

Paläont. Z.	65	3/4	239–268	52 Abb.	Stuttgart, Dezember 1991
-------------	----	-----	---------	---------	--------------------------

Über triassische »Loxonematoidea« und ihre Beziehungen zu rezenten und paläozoischen Schnecken

KLAUS BANDEL, Hamburg*

Mit 52 Abbildungen

Abstract: The Triassic Loxonematoidea represent a polyphyletic group of gastropods. Among these Ctenoglossa can be traced into Paleozoic time. Triphoroidea and Janthinoidea as modern representatives are well documented throughout the Tertiary into the Upper Cretaceous. In the Triassic fauna Ctenoglossa are represented by the Zygopleuroidea which merge with modern forms during the Late Mesozoic time. The ctenoglossan units can be defined by the morphology of their larval shell. Paleozoic Pseudozygopleuridae have given rise to the Triassic Protoculidae n. fam. In addition to the Zygopleuroidea the "Loxonematoidea" contain species similar to Devonian *Loxonema*, like *Polygyrina*. Its larval shell is unlike that of the Ctenoglossa. Relation of the Triassic Loxonematoidae can be suggested with Paleozoic fossils. There may also be a connection with post-Triassic Stromboidea. Zygopleuroidea are thus separated from Loxonematoidea and placed into the Ctenoglossa. Loxonematoidea are newly defined and provisionally placed within the Mesogastropoda.

Kurzfassung: Die klassischen Loxonematoidea erweisen sich als polyphyletische Gruppe. Zum Teil sind darin Ctenoglossa als eigene Gruppe der Caenogastropoda enthalten, die eine bis in das Paläozoikum zurückverfolgbare systematische Einheit bilden. Unter ihnen lassen sich Triphoroidea und Janthinoidea bis in die obere Kreide hinein gut belegen. In der Trias werden sie vornehmlich durch die Zygopleuroidea vertreten. Natürliche Einheiten der Ctenoglossa lassen sich anhand der Gestalt und Skulptur ihrer Larvalgehäuse erkennen. Neben den Zygopleuroidea enthalten »Loxonematoidea« auch der Gattung *Loxonema* ähnlich Formen wie *Polygyrina*, die ein charakteristisches Larvalgehäuse besitzt. Mit paläozoischen Formen lassen sich nähere Verbindungen vermuten. Unter den jüngeren Gastropoden besteht möglicherweise eine Verwandtschaft zu den Stromboidea. Durch die Abtrennung der Zygopleuroidea und ihrer Zuweisung zu den Ctenoglossa werden Loxonematoidea vorläufig neu definiert und den Mesogastropoda zugeordnet.

Einleitung

Aus dem Paläozoikum wird in der Systematik der Schnecken neben Archaeogastropoda und Neritomorpha die Existenz zweier Gruppen der Caenogastropoda gemeldet. Das sind die den Mesogastropoda zugerechneten Subulitoidea und Loxonematoidea (KNIGHT et al. 1960). Von beiden systematischen Größeneinheiten der Schnecken sollen heute keine Arten mehr leben. Sie werden aber gerne als Ursprungsgruppen für andere systematischen Schneckeneinheiten in Anspruch genommen (z.B. HOUBRICK 1987, HASZPRUNAR 1988). Beide Gruppen basieren auf paläozoischen Typus-Arten. Vertreter der Loxonematoidea werden aus dem Paläozoikum und Mesozoikum beschrieben und sollen vor dem Tertiär endgültig ausgestorben sein (WENZ 1938, KNIGHT et al. 1960).

* Anschrift des Autors: Professor Dr. KLAUS BANDEL, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Bundesstraße 55, 2000 Hamburg.

Aus dem reichhaltigen Material, welches von RINALDO ZARDINI, Cortina d'Ampezzo, in seinem langen Sammlerleben aus der obertriadischen St. Cassian Formation zusammengetragen wurde, konnte ich mir 1986 jene Schneckengehäuse auslesen, bei denen die frühontogenetischen Windungen noch erhalten waren. In diesem wohl erhaltenen Material sind auch zahlreiche Schnecken enthalten, die den Loxonematoidea zugeordnet werden. Zudem ergänzten im Sommer 1989 eigene Aufsammlungen bei St. Cassian und Cortina d'Ampezzo das Material. Vergleichsmaterial aus dem Naturhistorischen Museum in Wien wurde ebenfalls bearbeitet.

Die Gliederung der Loxonematoidea

KOKEN (1889) schuf die Familie Loxonematidae, basierend auf der silurischen Gattung *Loxonema*, die PHILLIPS (1841) benannte. Sie wurde mit der Typusart *Loxonema sinuosa* (J. DE C. SOWERBY, 1839) definiert, welche KNIGHT (1941: Taf. 48, Fig. 8) gut abbildete und beschrieb (Abb. 1). Demnach handelt es sich um ein hochturmförmiges, etwa 3 cm hohes Schneckengehäuse mit gerundeten Windungen und einem in der Mitte gebuchteten Außenrand der ovalen ganzrandigen Apertur. Über die Anfangswindungen liegt keine Information vor, da der einzige Vertreter dieser Art nicht von Paratypen begleitet ist und nur die letzten vier Windungen umfaßt.

WENZ (1938) erhob die Gruppe in den Stand einer Überfamilie Loxonematoidea, die hier im Einklang mit den Regeln der internationalen Nomenklatur Loxonematoidea genannt werden soll. Aus seiner Diagnose bleibt für die Loxonematoidea nur der Verlauf der Anwachsstreifung als charakteristisches Element zu entnehmen. Sie zeichnet die geschwungene Form der Außenlippe der Apertur nach. Die Vertreter der Überfamilie sollen im Paläozoikum entstanden sein, dort auf unbekannte Weise mit den geschlitzten Murchisonioidea in Verbindung stehen und schließlich im Jura wieder aussterben.

KNIGHT et al. (1960) übernahmen die WENZ'sche Diagnose weitgehend, fügten aber noch hinzu, daß die Schale keine Perlmuttersticht enthält. Sie transferierten zudem die Loxonematoidea von den Archaeogastropoda, wo sie bei WENZ (1938) eingeordnet sind, in die Caenogastropoda (= Mesogastropoda und Neogastropoda). KNIGHT et al. (1960) hielten ebenfalls an der Vorstellung fest, daß eine verwandtschaftliche Beziehung zu den Murchisonioidea besteht.

KNIGHT et al. (1960) unterteilen die Loxonematoidea in die vier Familien Loxonematidae, Palaeozygopleuridae, Pseudozygopleuridae und Zygopleuridae. Bei der Zuweisung einer schlanken, hochturmförmigen, fossilen Schnecke mit geschwungener Anwachsstreifung zu einer der genannten Familien spielen bei ähnlich gestaltetem Adultgehäuse besonders die Skulptur und Anzahl der Windungen des frühontogenetischen Gehäuses eine entscheidende Rolle.

Die Vertreter der Loxonematidae sollen eine mehrere Windungen umfassende glatte Larvenschale besessen haben (KNIGHT et al. 1960). *Loxonema elegantissima* aus dem Unterkarbon Australiens entspricht dieser Beschreibung (YOO 1988). Bei den Palaeozygopleuridae soll dagegen das frühontogenetische Gehäuse nur ein glatte Windung umfassen (HORNY 1955). In der Erweiterung der Definition der Palaeozygopleuridae durch HOARE (1980) bleibt der Protoconch glatt, darf aber auch mehrere Windungen umfassen. Die Pseudozygopleuridae zeichnen sich durch eine kräftig axial berippte Larvenschale aus (KNIGHT 1930, HOARE & STURGEON 1978, 1980, 1981 a u. b, 1985), die gut sichtbar von der glatten Embryonalschale wie auch der andersartig skulpturierten Adultschale unterschieden ist. Bei den Zygopleuridae soll hingegen die Lavalschale wieder glatt sein, während die Adultschale jener der Pseudozygopleuridae ähnelt und im Gegensatz zu den Loxonematidae daher meist axial berippt ist.

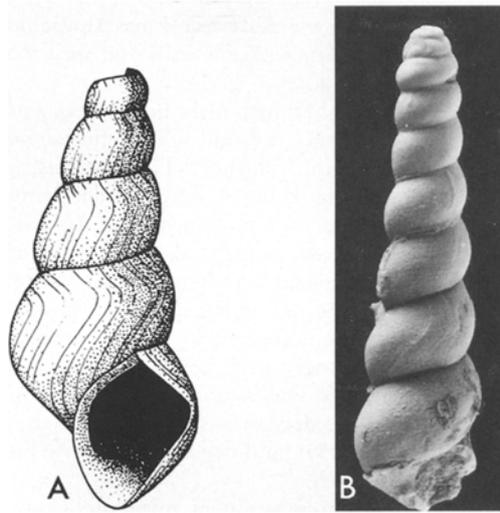


Abb. 1. A: Kopie der Zeichnung des Typus von *Loxonema* (KNIGHT et al. 1960: Fig. 206). – B: *Polygyrina lommeli* aus der St. Cassian Formation zeigt die wesentlichen Schalenmerkmale der Gattung *Loxonema*. Originalfoto von ZARDINI, $\times 6$.

Fig. 1. A: Copy of the drawing of the type of *Loxonema* (KNIGHT et al. 1960: fig. 206). – B: All essential features of the shell of *Polygyrina lommeli* from the St. Cassian Formation agree with those of the type of *Loxonema*.

Polygyrina lommeli und die Loxonematidae (Abb. 2–6)

Die Gattung *Polygyrina* KOKEN 1892 basiert auf der Typusart *Turritella lommeli* MÜNSTER 1841 aus den Schichten der St. Cassian Formation. Sie wird als einzige mesozoische Form in diese Familie gestellt, in der ansonsten nur Gattungen mit paläozoischer Verbreitung aufgeführt sind (KNIGHT et al. 1960). HAAS (1953) betrachtet *Polygyrina* (KOKEN) sogar nur als Untergattung von *Loxonema*. Damit folgte er der Vorstellung KITTLS (1894). LAUBE (1868) bevorzugte die Gattung *Holopella* M'COY, 1855, deren Typusmaterial aus dem Silur von Wales aber nicht gut erhalten ist (KNIGHT 1941: Taf. 48, Fig. 7). Daher betrachtete KNIGHT (1941) wie schon WENZ (1938) den Typus von *Holopella* als eine Art der Gattung *Loxonema*.

Beide Fossilien, jene, auf denen die Gattung *Loxonema* und die Gattung *Holopella* basieren, zeigen nur ein hochturmförmiges Gehäuse mit gerundeten Windungen, tiefen Nähten und geschwungenen Anwachsstreifen. Die apikalen Windungen sind für beide unbekannt. Die unterkarbonische *Loxonema elegantissima* ist in Gestalt, Dimension und Skulptur der *Polygyrina lommeli* sehr ähnlich (YOO 1988: Fig. 84–94), und von dieser Art sind die apikalen Windungen bekannt.

Polygyrina lommeli (MÜNSTER 1841) (Abb. 1 A, 2–6)

Beschreibung: Mit 12 Windungen des Teleoconches ist das Gehäuse etwa 2,5 cm lang und 0,5 cm breit. Die Windungsflanken sind gewölbt und zeigen in der unteren Hälfte meist eine stumpfe Kante. Die Anwachsstreifen sind so geschwungen, daß in der oberen Hälfte des Umganges eine Bucht und in der Umgangskante ein Sattel auftritt. Die Beschreibung von LAUBE (1868: 24, Fig. 5–7) und KITTL (1894: Taf. 4, Fig. 35–39) stellen diese Verhältnisse korrekt dar.

Die Gestalt des adulten Gehäuses sowie der Verlauf der Anwachsstreifung bei *Polygyrina lommeli* entspricht den Anforderungen, die man für ihre Zugehörigkeit zu den Loxonematiden gestellt hat.

Die frühontogenetische Schale ist bisher noch nicht beobachtet worden. Das planspirale Embryonalgehäuse ist nicht ganz 0,1 mm groß und umfaßt beinahe eine Windung. Es ist durch eine Wulst oder einen Absatz vom folgenden Larvalgehäuse getrennt. Die zweite Windung ist ebenfalls planspiral und zeigt keine Skulptur. In der dritten Windung wird das Gehäuse trochospiral, und mit viereinviertel Windungen endet das Lavalgehäuse. Es ist nun tonnenförmig, etwa 1,3 mm hoch und etwas mehr als 1 mm breit und mit gleichförmig gewölbten Flanken und tiefer Windungsnaht versehen. Auf der dritten Windung tritt eine Skulptur in Erscheinung. Sie besteht auf der apikalen Windungsseite aus wenigen Tuberkeln. Auf den Flanken befinden sich axial ausgerichtete Knotenreihen und Streifen. Diese verlaufen auf der Windungsflanke im Bogen nach hinten und bilden hier einen Lobus, der nahe der Naht in einen Sattel einmündet. Die Skulptur zeichnet den jeweiligen Mündungsrand nach, wie er während des Wuchses der Larvalschale vorhanden war. Die Larvalschale besaß einen mittleren Vorsprung im Außenrand der Mündung, wie ihn die planktotrophen Larven vieler Caenogastropoden besitzen.

Fundort: Obere Cassianer Schichten aus dem mittleren Hang der Westflanke des Pralongia-Kammes bei St. Kassian, Dolomiten.

Diskussion: *Polygyrina lommeli* ähnelt hinsichtlich der Gestalt, Dimension und Skulptur des Teleoconches der von Yoo (1988) aus dem Unterkarbon von New South Wales in Australien neu beschriebenen *Loxonema elegantissima*; ihre frühontogenetische Schale sieht aber anders aus. *L. elegantissima* weist eine 1,25 Windungen umfassende glatte Embryonalschale von etwa 0,2 mm Breite und Höhe auf (Yoo 1988: Fig. 86). Die Gestalt der Embryonalschale, auf die direkt der Teleoconch folgt, legt nahe, daß *L. elegantissima* keine planktotrophe Larve besaß, sondern die Eikapsel kriechend verließ. Die Gestalt und Größe der Embryonalschale belegt, daß es sich nicht um eine Archaeogastropode, sondern um eine Caenogastropode handelt. Bei Archaeogastropoda umfaßt die Embryonalschale weniger als eine Windung (BANDEL 1982). *Polygyrina lommeli* und *Loxonema elegantissima* könnten sehr gut nahe verwandten Schnecken mit unterschiedlicher Entwicklungsstrategie angehören, wenn die stratigraphische Position sie nicht zeitlich weit auseinander plazierte.

Das Larvalgehäuse von *Polygyrina* ähnelt den Larvenschalen der Zygopleuridae und Pseudozygopleuridae wie dem ihrer modernen Verwandten, den Janthinoidea und Triphoroidea, wegen der geschwungenen kurvigen Anwachsstreifung und der ihr folgenden Skulptur nicht. Es besteht eine gewisse Ähnlichkeit zu den Larvenschalen der im folgenden beschriebenen *Hemizyga*-Gruppe.

Hemizyga-Gruppe (Abb. 7–13)

Aus dem Unterkarbon von New South Wales beschrieb Yoo (1988: Fig. 88–91) *Hemizyga decussata* mit wohlerhaltener Larvalschale. Da die Typusart der Gattung *Hemizyga* Girty 1915 aus dem Oberkarbon der USA nur ohne Anfangswindungen beschrieben ist, erweiterte Yoo (1988) die Diagnose der Gattung mit Daten der neuen australischen Art. Demnach ist die kleine, spitz-littoriniforme Schneckenschale mit einem feinen Muster aus Spiral- und Axialstreifen bedeckt und die Mündung nach vorne etwas ausgezogen. Die Larvalschale zeigt eine feine Skulptur aus sich überkreuzenden Linien. Bei *Hemizyga decussata* Yoo 1988 umfaßt die Larvalschale 4,25 Windungen. Die glatte Embryonalschale besteht aus weniger als zwei Windungen, ist erhoben und gerundet. Die folgende Larvalschale wird von zwei gleichstarken Rippensystemen bedeckt, die einander kreuzen. Zirka 30

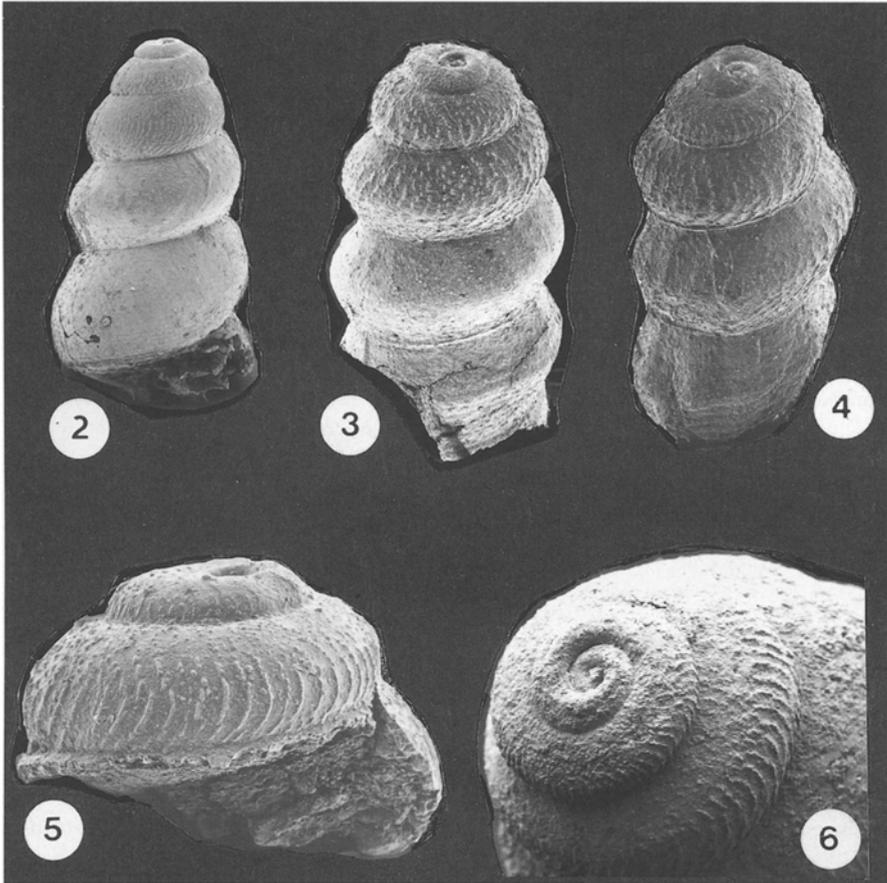


Abb. 2–6. *Polygyrina lommeli* vom Pralongia-Kamm bei St. Kassian.

2: Die Larvalschale umfaßt etwa 3,5 Windungen und endet in einem etwas erhabenen Rand. Höhe der Schale, 2,8 mm.

3 und 4: Die Skulptur des Larvalgehäuses besteht aus Axialrippen und Punktreihen, während die Windungen des Teleoconches bis auf Anwachsstreifen glatt sind. Schale auf Abb. 3 ist 2,1 mm und auf Abb. 4 1,8 mm hoch.

5: Die Larvalschalenskulptur besteht auf der oberen Flanke aus Punktreihen, die in der unteren Flanke in zurückgebogene Axialrippen übergehen. Schale etwa 0,8 mm breit.

6: Das Embryonalgehäuse ist in den Apex der Larvalschale eingesenkt, umfaßt etwa eine Windung und ist nur etwa 0,1 mm breit.

Figs. 2–6. Aspects of *Polygyrina lommeli*.

2: The larval shell consists of 3.5 whorls and ends with a thickened margin produced at the pediveliger phase of ontogeny.

3 and 4: The sculpture of the larval shell consists of fine axial ribs and rows of tubercles, while the teleoconch is smooth with the exception of fine growth lines.

5: Sculpture of the larval shell consists of rows of tubercles on the upper portion of the whorl and axial ribs with a backward-oriented sinus on the lower portion.

6: The embryonic shell consists of about one 0.1 mm wide whorl that lies in an apical depression of the larval shell.

feine Rippen folgen der Gestalt der Außenlippe und bilden oben eine Bucht und in der Mitte der Flanke eine Vorwölbung, die sich bis zur Kolumella hin fortsetzt. Oberhalb der Windungsmitte kreuzen feine, etwas unregelmäßige Spiralstreifen, unterhalb der Mitte verlaufen hingegen regelmäßig feine Rippen von links oben nach rechts unten. Dadurch entsteht im unteren Windungsteil ein regelmäßiges Netzmuster aus rautenförmigen Maschen.

Gattung *Cassianozyga* nov. gen.

Die Typusart der Gattung ist *C. seelandica* aus den Cassianer Schichten, von denen sich der Gattungsname herleitet. Die Endung ist der *Hemizyga* angeglichen, die das Verbindungsglied in das Paläozoikum bildet.

Diagnose der Gattung: Kleine, kreiselförmige Schale mit wenigen Windungen des Teleoconches. Die Mündung weist einen nach innen gebogenen Ausguß auf und ist beim ausgewachsenen Gehäuse sowohl an der Spitze des Ausgusses als auch am Vorderrand der Außenlippe erweitert, so daß die Mündung vorne gerade erscheint (ZARDINI 1978: Taf. 38, Fig. 8). Der Protoconch zeigt die Skulptur des *Hemizyga*-Protoconches.

Cassianozyga seelandica n.sp. (Abb. 7, 8)

Holotypus: Auf Taf. 38, Fig. 8a und b von ZARDINI (1978) dargestelltes Stück aus der Sammlung des Heimatmuseums in Cortina d'Ampezzo, Nr. 3907.

Paratypus: In Abb. 7, 8 dargestelltes Stück aus der Hamburger Sammlung, welches 1989 auf der Seelandalpe aufgesammelt wurde.

Locus typicus: Alpe di Specie oder Seelandalpe nördlich von Cortina d'Ampezzo.

Stratum typicum: Schichten der St. Cassian Formation der Obertrias.

Derivatio nominis: Benannt nach dem Fundort, der Seeland Alpe.

Beschreibung: Die zur Gattung gegebenen Daten gelten. Die Larvalschale ist deutlich von der Adultschale abgesetzt und umfaßt etwa 3 Windungen. Das Larvalgehäuse ist helicoid mit gerundeten Windungen und etwa 0,27 mm hoch und 0,3 mm breit. Die etwas weniger als eine Windung aufweisende Embryonalschale mißt etwa 0,1 mm im Durchmesser. Ihre Skulptur ist nicht erhalten. Auf der folgenden, von der planktotrophen Larve gebildeten Schale bilden kräftige, der Mündungsform folgende Axialrippen eine Bucht auf der oberen Flanke, die von dem Sattel im unteren Teil der Flanke abgelöst werden. Der folgende Teleoconch ist in der ersten Windung nicht breiter als die Larvalschale und wird erst in den folgenden Windungen der *Hemizyga* ähnlich. Allerdings besteht die Skulptur vornehmlich aus feiner, der Anwachsstreifung folgender Axialstreifung, gekreuzt von noch feineren undeutlichen Spiralstreifen. Das Gehäuse einer juvenilen Schnecke mit nur etwas mehr als zwei Windungen des Teleoconches ist etwa 1,2 mm hoch und 0,5 mm breit. Das ausgewachsene Gehäuse ist etwa 4,5 mm hoch und 2,2 mm breit und umfaßt 4 Windungen des Teleoconches. Auf den letzten zwei Windungen tritt eine Kante auf, die sich in die Außenlippenbucht fortsetzt.

Diskussion: *Cassianozyga seelandica* ist eine Schnecke mit der Larve der karbonischen *Hemizyga* und wurde von ZARDINI (1978: Taf. 38, Fig. 6, 7, 8) abgebildet und als noch unbeschriebene Art aufgeführt. Die Larvalschale dieser obertriassischen Art ähnelt sehr der Jugendschale von *Anchura*, einem Vertreter der Aporrhaidae innerhalb der Stromboidea aus obercampanen Ablagerungen des Coffee-Sands von Friendship in Mississippi, die von DAVID DOCKERY gesammelt wurde (Abb. 9, 10). Der nur anderthalb Windungen umfassende Teleoconch weist Gestalt und Skulptur von *Hemizyga* und *Cassianozyga* auf (Abb. 9, 10). Die Larvalschale besitzt mit zwei Windungen eine Windung weniger als *C. seelandica* aus der Trias und zwei weniger als *Hemizyga decussata* aus dem Unterkarbon, ist aber ganz

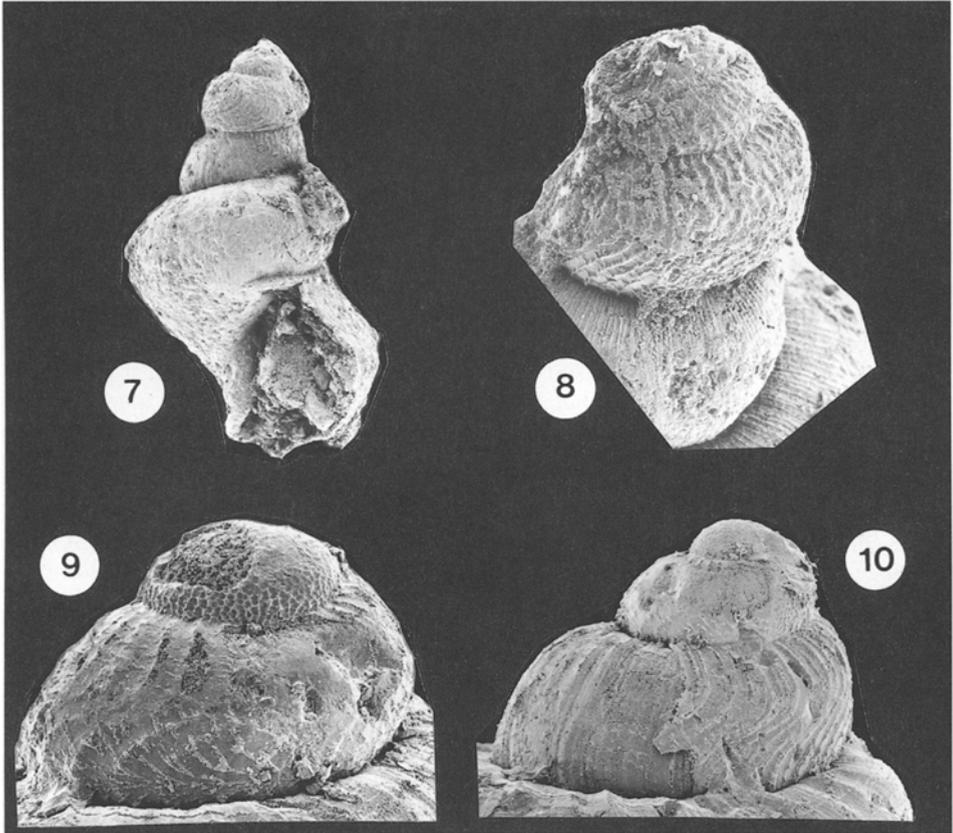


Abb. 7–10

7: Paratypus von *Cassianozyga seelandica* mit geblähter Larvalschale und strombiformer Jugendschale mit zum Siphon ausgezogener Mündung. Schale etwa 1,2 mm hoch. Fundort: Seelandalpe bei Cortina d'Ampezzo.

8: Die Larvalschale von *Cassianozyga seelandica* zeigt kräftige Rippen, die dem Verlauf des Mündungsrandes folgen. Sie werden im unteren Flankenteil von feinen, geneigt verlaufenden Rippen gekreuzt. Larvalschale maximal 0,3 mm breit.

9: Die Larvalschale von *Anchura* sp. aus dem oberen Campan von Mississippi besitzt sehr ähnliche Skulptur wie jene von *Cassianozyga*. Larvalschale etwa 0,3 mm breit. Fundort: Chapelville im nördlichen Mississippi.

10: Die fast zwei Windungen umfassende Larvalschale von *Anchura* geht mit scharfem Übergang in den Teleoconch über. Windung mit Übergang etwa 0,4 mm breit.

Figs. 7–10

7: The paratype of *Cassianozyga seelandica* consists of a globular larval shell and a stromboid juvenile shell. The aperture continues into a siphon.

8: The sculpture of the larval shell of *Cassianozyga seelandica* consists of strong ribs reflecting the position of the apertural margin during growth. In the lower portion of the whorl fine, incised ribs cross the larger axial ribs.

9: The larval shell of *Anchura* sp. from the Upper Campanian Coffee Sand in northern Mississippi shows quite a similar sculptural pattern as that of *Cassianozyga*.

10: The transition of larval shell into that of juvenile shell in the Upper Cretaceous aporrhaid *Anchura* is sharp.

gleichartig skulptiert wie letztere. Die Skulptur der Embryonalschale ist hier erhalten. Sie besteht aus feinen, von scharfen Kämme umgebenen Gruben von 6 bis 10 μ Durchmesser (Abb. 9). Die von der Veligerlarve gebildete Windung ist mit etwa 30 geschwungenen Axialrippen bedeckt, die von gefächerten spiraligen bis geneigten Streifen gekreuzt werden. Das Larvalgehäuse ist etwa 0,3 mm hoch und breit.

Ähnlichkeit der Larvalgehäuse vom *Hemizyga*-Typus besteht zu fossilen Larvalgehäusen aus dem Westfal des Ruhrkarbons (HERHOLZ 1990) sowohl, was Gestalt als auch die feine Rippensculptur angeht (Abb. 11, 12). Aus den triassischen Zlambachmergeln der Nordalpen konnte TICHY (bildliche Mitteilung) Larvalschalen isolieren, die weitgehend jenen aus dem Ruhrkarbon gleichen (Abb. 13). Im Gegensatz zum Larvalgehäuse von *Polygyrina* ist aber bei diesen Larven der Embryonalgehäuseteil nicht in den Apex eingesenkt. Von *Cassianozyga seelandica* unterscheidet die deutlichere Axialskulptur.

Ähnlichkeit besteht auch zu den Larvalschalen einiger mitteljurassischer Stromboidea der Gattung *Dicroloma* (Aporrhaidae) (SCHRÖDER 1991) mit ebenfalls rundlich-tonnenförmigen Larvalgehäusen und einer Skulptur, die im oberen Windungsbereich anders verläuft als im unteren. Auch die vorgeschwungene Mündungsaußenlippe der Larve der jurassischen Arten ist vergleichbar. Besonders ähnlich zu den jurassischen sind die Larvalschalen aus dem Oberkarbon des Ruhrgebiets (HERHOLZ 1990) (Abb. 12).

Während also Vertreter der Stromboidea in charakteristischer Form des Adultgehäuses mit Beginn des Jura nachweisbar sind, läßt sich die typische Larvalschale der *Anchura*-Gruppe der Aporrhaidae bis in das Unterkarbon hinein verfolgen. Mit der kleinwüchsigen

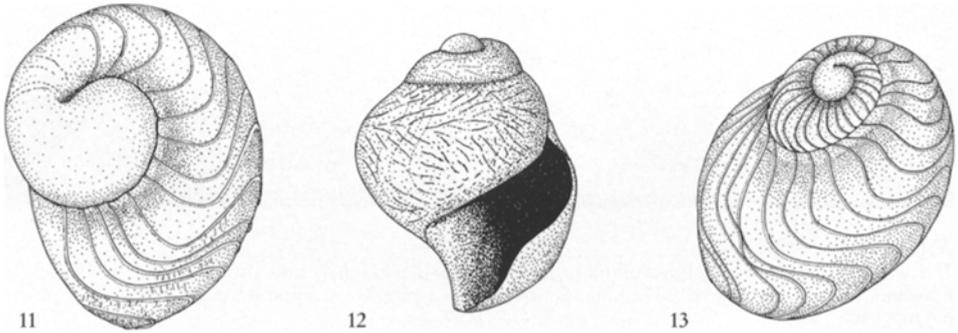


Abb. 11–13

11: Larvalschale aus dem Oberkarbon des Ruhrgebietes, die in Gestalt und Rippensculptur jener von *Cassianozyga* und *Anchura* ähnelt. Umgezeichnet nach Original von HERHOLZ (1990).

12: Larvalschale aus dem Westfal des Ruhrkarbons, umgezeichnet nach HERHOLZ (1990), zeigt eine etwas feinere Skulptur des *Hemizyga*-Typus, wie er auch bei jurassischen Aporrhaiden nachweisbar ist. Schalenhöhe etwa 0,5 mm.

13: Larvalschale aus den obertriassischen Zlambachmergeln der nördlichen Alpen (umgezeichnet nach einem Foto von G. TICHY, Salzburg) gleicht weitgehend jener der unterkarbonischen *Cyclozyga sinusigera* Yoo (1988: Fig. 94).

Figs. 11–13

11: A larval shell from the Pennsylvanian of the Ruhr area in Germany resembles that of *Cassianozyga* and *Anchura* in shape and sculptural pattern.

12: A larval shell of the Pennsylvanian of the Ruhr area in Germany shows a fine sculptural pattern of the *Hemizyga* type which is similar to that found in *Dicroloma* (Aporrhaidae) of the Middle Jurassic of Germany.

13: A larval shell from the Upper Triassic Zlambach-marls of the Northern Alps (Salzburg) resembles in sculptural pattern and shape the Lower Carboniferous *Cyclozyga sinusigera* of New South Wales in Australia.

Cassianozyga ist auch bereits in der Trias eine Gehäuseform nachgewiesen, bei der die Mündungsaußenlippe sich beim ausgewachsenen Tier in charakteristischer Form erweitert. Allerdings liegen noch nicht flügelartige oder fingerförmige Erweiterungen der Außenlippe vor, wie sie für die Aporrhaidae mit Beginn der Jurazeit kennzeichnend sind. Auch ist das Gehäuse von *Cassianozyga seelandica* im Vergleich zu den meisten Stromboidea der späteren Zeit sehr klein.

Die Zygopleuridae mit der Gattung *Zygopleura* KOKEN 1892

WENZ (1938) gliederte die Zygopleurinae aus der Gruppe der Loxonematoidea als eigene zusammengehörige Einheit. Dabei nutzte er die Gestalt der Protoconches als kennzeichnendes Merkmal. Dieser soll auf Vorschlag KNIGHTS glatt sein. Die in dieser Gruppe von WENZ eingegliederten Gattungen wurden aber praktisch in keinem Falle auf dieses Merkmal hin überprüft. Selbst in der Gattung *Zygopleura* tritt neben dem geforderten Protoconchtyp noch ein zweiter, ganz andersartiger Typ auf. So zeigen die bei ZARDINI (1978) abgebildeten und mit dem Rasterelektronenmikroskop nachuntersuchten und als *Zygopleura acuticostata*, *Z. cylindrica*, *Z. hybrida* bestimmten Arten eine fast glatte Larvalschale. Die als *Zygopleura arctecostata* und *Z. tenuis* bezeichneten besitzen dagegen eine axial berippte Larvalschale.

Von den *Zygopleura*-Arten mit nur axialen Rippen auf dem Teleoconch beschrieb LAUBE (1968) die Arten *Z. tenuis* und *Z. hybrida* so gut, daß sie einigermaßen sicher wiedererkannt werden können. Dagegen sind die Beschreibung und Abbildungen KITTLs (1894) nicht so geartet, daß ein Wiedererkennen der Arten leicht gelingen kann. KITTL (1894) faßte beide Arten in einer Gruppe zusammen und meinte sogar, daß es Übergänge von *Z. tenuis* zu *Z. hybrida* gäbe. Das ist in Anbetracht der völlig verschiedenartigen Larvalschalen sicher eine Unmöglichkeit. Doch in der Folge vertrat auch BROILI (1907) die Auffassung, daß *Zygopleura hybrida*, *Z. tenuis* und *Z. arctecostata* aus den Pachycardientuffen der Seiser Alm zu einer einzigen Art gehören, wie KITTL (1894) bei den gleichen Arten von St. Cassian vermutet hatte. Endgültige Klarheit kann hier nur eine monographische Neubearbeitung der artenreichen Fauna der St. Cassian-Schichten und der Pachycardientuffe bringen.

Gattung *Zygopleura* KOKEN 1892

Typusart: *Turritella hybrida* MÜNSTER 1841 (Abb. 14).

Beschreibung: Die Schale ist schlank, zylindrisch kegelförmig und rechtsgewunden. Die Windungen sind gewölbt und mit axialen Rippen bedeckt. Sie stellen glatte und kräftige Falten dar, die nach vorne geneigt sind. Neben der Axialskulptur tritt keine Spiralskulptur auf. Die Larvalschale ist konisch, und ihre Flanken bilden miteinander einen Winkel, der größer ist als jener, den die Flanken des Teleoconches miteinander bilden. Auf den abgeflachten Larvalwindungen befinden sich unter der Suture eine Reihe von Längsnoppen. Sonst ist die Larvalschale glatt. Im Anschluß an das Larvalgehäuse verändert sich der Gehäusewinkel, und es findet ein Skulpturwechsel zur Axialrippe statt.

Zygopleura hybrida (MÜNSTER 1841) (Abb. 14)

Beschreibung: Das Gehäuse umfaßt bis 15 Windungen, mißt bis 10 mm Länge und 2 mm Breite. Die Flanken der ersten vier Windungen bilden einen Winkel von fast 40 Grad, während die folgenden Windungen nur einen Winkel von etwa 30 Grad miteinander aufweisen. In der auf die Larvalschale folgenden ersten Windung des Teleoconches sind oft gleichviele Rippen (etwa 9–12) vorhanden, wie auf den folgenden Windungen, oder aber die Zahl vergrößert sich nur unwesentlich. Die gerundeten Rippen sind leicht nach vorne geneigt und zeichnen in ihrem Verlauf den Mündungsrand ab. Die Windungsbasis ist gerundet und glatt. Die Mündung hat ovalen Umriss und mündet bei jugendlichen Schalen in einen schwachen, bei älteren in einen deutlichen Ausguß ein.

Das Larvalgehäuse ist etwa 0,7 mm hoch, 0,6 mm breit und besteht aus viereinhalb Windungen, die an das etwa eine Windung umfassende Embryonalgehäuse mit etwa 0,1 mm Durchmesser anschließen. Weitere Arten, die in die Gattung *Zygopleura* gehören:

1. Eine schlankere Form stellt *Zygopleura arctecostata* (MÜNSTER 1841) dar (Abb. 15 und 16). Das untersuchte Exemplar stammt aus der Wiener Sammlung und diente KITTL (1894) als Vorlage zu seiner Fig. 11 auf Taf. 4. Hier sind die Gehäusewinkel der Larvalschale jener des jugendlichen Teleoconches etwa gleich (33 Grad), während das spätere Gehäuse schlanker wird (28 Grad).

2. Eine an der Basis eckige Form stellt *Zygopleura* cf. *haueri* (KLIPSTEIN 1841) dar (Abb. 19–21). Sie entspricht in etwa der Form, die LAUBE (1868: Taf. 24, Fig. 17) und ZARDINI (1978: Taf. 25, Fig. 1–5) als *Zygopleura tenuis* abbildeten. Auf den Stuoereswiesen wurde 1989 eine große Anzahl von gut erhaltenen Gehäusen aufgesammelt, deren Larvalschale etwas rundlichere Windungsflanken aufweisen, als bei *Zygopleura hybrida* und *Zardinistylus misurinensis* entwickelt sind (Abb. 20, 21). Hier bleibt der Winkel der Larvalschalenwindung etwa dem der Teleoconchwindungen gleich, und somit erfolgt auch die Größenzunahme der Windungen gleichförmig. Das Ende des Larvalgehäuses zeigt einen starken mittleren Vorsprung des Mündungsrandes. Bevor der eigentliche, mit gerader Anwachstreifung und wenigen kräftigen Axialrippen versehene Teleoconch nach der Metamorphose von der planktotrophen Larve zum kriechenden Jungtier weitergebaut wurde, mußte erst die tiefe Bucht der Mündungsaußenlippe aufgefüllt werden. Die Gestalt der Schale der Larve von *Zygopleura tenuis* entsprach weitgehend dem, was bei heutigen Vertretern der Cerithiopsidae anzutreffen ist, wie der Vergleich mit einer Larvenschale aus dem Roten Meer (Abb. 22) zeigt.

Abb. 14–21

14: Jugendgehäuse von *Zygopleura hybrida* mit konischer Larvalschale und deutlich hiervon abgesetztem Teleoconch. Etwa 2,5 mm hoch. Fundort: Campo bei Cortina d'Ampezzo, Sammlung ZARDINI.

15: *Zygopleura arctecostata* mit 7 mm langem Gehäuse. St. Cassian Formation. Sammlung Naturhistorisches Museum Wien. Nr. 1899/V. 383. (Original zu KITTL 1884).

16: Das Detail des Apex zeigt die typische mit Noppen unterhalb der Sutura geschmückte Larvalschale der Gattung *Zygopleura*. Schalenlänge etwa 1,5 mm.

17: Die etwa 3,5 mm lange Schale von *Zardinistylus misurenensis* ist im Gegensatz zu jener von *Zygopleura* nicht mit kräftigen Radialrippen versehen. Fundort: Misurina bei Cortina d'Ampezzo.

18: Die Larvalschale von *Zardinistylus misurenensis* ist jener von *Zygopleura* sehr ähnlich; 0,7 mm hoch.

19: Jugendliche Schale von *Zygopleura* cf. *haueri* (KLIPSTEIN) von den Stuoereswiesen bei St. Cassian von 1,6 mm Länge.

20: Das Larvalgehäuse von *Zygopleura* cf. *haueri* endet mit einem kräftigen Vorsprung der Außenlippe in der fünften Windung. Schalenhöhe 0,8 mm.

21: Das Embryonalgehäuse von *Zygopleura* cf. *haueri* ist glatt. Die typische Noppenskulptur der Larvalschale beginnt erst in der zweiten Windung, die 0,21 mm breit ist.

Figs. 14–21

14: The juvenile shell of *Zygopleura hybrida* demonstrates the conical larval shell with its drastic transition into the differently sculptured and shaped teleoconch.

15: This 7 mm long shell of *Zygopleura arctecostata* from the St. Cassian Formation was one of the originals studied by KITTL (1894) in his monograph on the gastropods.

16: The close-up of Fig. 15 demonstrates a typical *Zygopleura*-type larval shell.

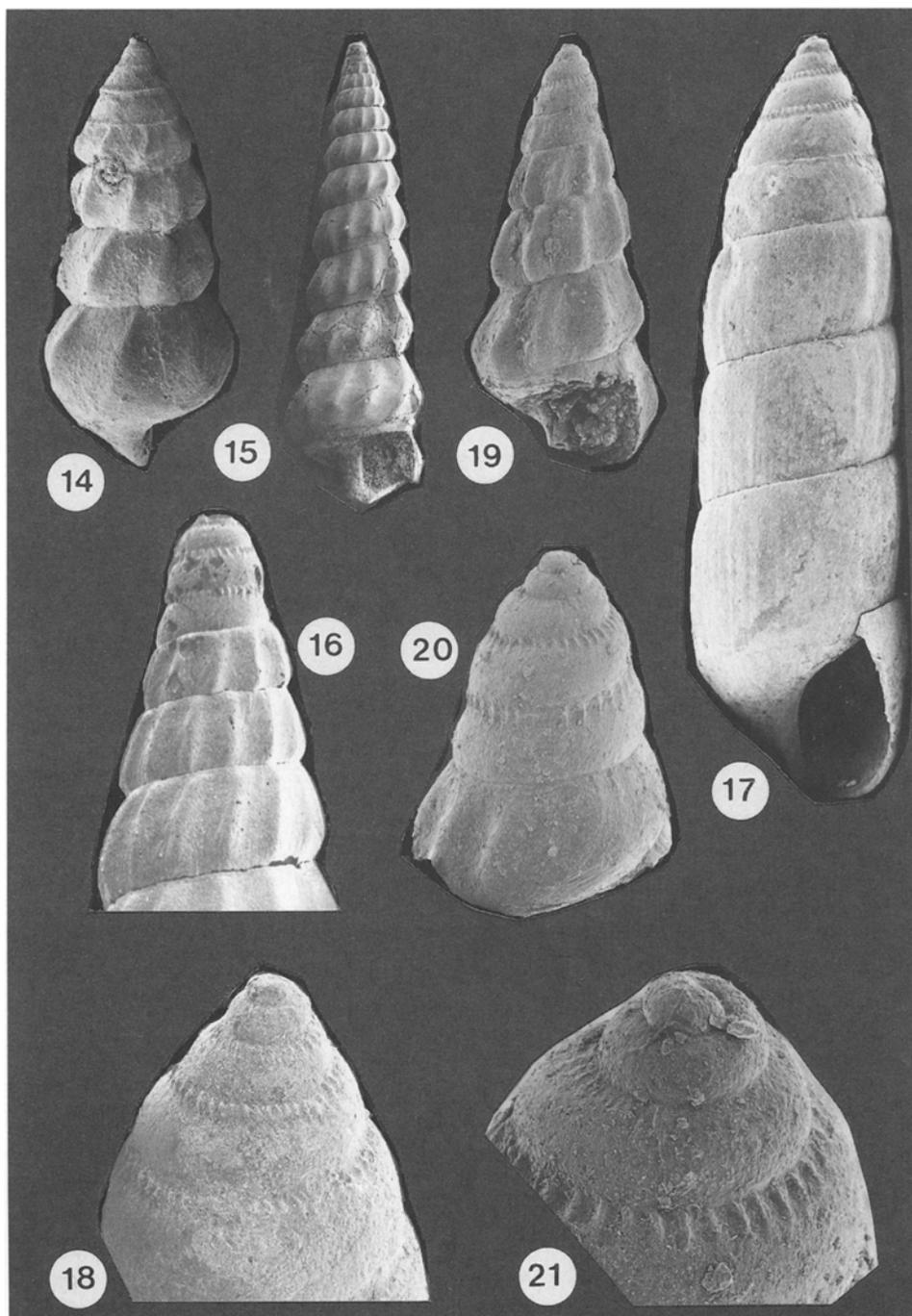
17: The adult shell of *Zardinistylus misurenensis* differs from that of *Zygopleura* by the absence of axial ribs.

18: With respect to its larval shell *Zardinistylus misurenensis* is closely related to *Zygopleura*.

19: Juvenile shell of *Zygopleura* cf. *haueri* (KLIPSTEIN) from the meadows of Stuoeres near St. Cassian.

20: The larval shell of *Zygopleura* cf. *haueri* ends with a strong projection of the outer lip in the fifth whorl.

21: The embryonic shell of *Zygopleura* cf. *haueri* is smooth and the characteristic row of knobs on the upper flank of the larval whorl begins in the second whorl.



Gattung *Zardinistylus* n. gen.

Eine zigarrenförmige Art mit dem für *Zygopleura* charakteristischen Protoconch nannte ZARDINI (1978: Taf. 33, Fig. 5, 6, 7) *Coelochrysalis misurinensis* und (1985: Taf. 4, Fig. 11, 12) *Zygopleura misurinensis*. Sie soll als Typusart der zu Ehren von RINALDO ZARDINI benannten Gattung *Zardinistylus* dienen.

Gattungsdiagnose: Das der *Zygopleura hybrida* ähnelnde Larvalgehäuse bildet einen Winkel größer als 40 Grad, während das folgende Jugendgehäuse innerhalb von zwei Windungen eine Dicke erreicht, die in den folgenden Windungen nur noch unerheblich zunimmt. Die Skulptur des Teleoconches besteht vornehmlich aus Anwachsstreifung.

Zardinistylus misurinensis (ZARDINI 1978) (Abb. 17, 18)

Beschreibung: Die Gattungsbeschreibung gilt für diese Art, die ZARDINI (1978: 48) erstmalig kurz beschrieb. Das Embryonalgehäuse mißt etwa 0,1 mm im Durchmesser, und das Larvalgehäuse weist weitere 4 Windungen auf. Nur auf der ersten Windung des Teleoconches treten schwache gerade Axialrippen auf, später ist nur noch gerade Anwachsstreifung vorhanden. Die vier Windungen des Teleoconches neben dem Protoconch umfassende Schale mißt fast 4 mm in der Länge und fast 1 mm in der Breite. Der Fundort der Individuen dieser Art ist der Ausstrich der St. Cassian Formation in Misurina bei Cortina d'Ampezzo.

Diskussion: MÜNSTER (1841) stellte bei seiner Art *Turritella hybrida* fest, daß die Schale sowohl konisch als auch turmförmig ausfallen kann, daß Umgänge konvex sind und durch mehr oder weniger tiefe Nähte getrennt sein können und daß 10 bis 12 gerade oder schiefe Rippen auf jedem Umgang anzutreffen sind. Zudem soll die Mündung fast rund sein. Die Durchsicht des vorliegenden Materials und des von ZARDINI 1978, 1980 und 1985 abgebildeten macht klar, daß es sich bei der MÜNSTERschen Art um eine Formengruppe handelt. In ihr sind Arten mit glatter und axial berippter Larvalschale zusammengefaßt.

KITTL (1894) bemerkte, daß sich die drei Arten *Loxonema hybrida*, *L. tenuis* und *L. arctecostata* hinsichtlich der Gestalt ihres Teleoconches nicht so recht voneinander unterscheiden lassen. Dieser Befund kann bestätigt werden. Die größere Anzahl der Querrippen pro Windung trennt *Loxonema* = *Zygopleura arctecostata* von *Zygopleura hybrida*. Doch findet man solch einen Wechsel in der Anzahl der Rippen manchmal innerhalb der aufeinanderfolgenden Windungen eines einzigen Gehäuses.

Neben *Zygopleura* stammen auch die Typusarten der Gattungen *Kittliconcha* (BONARELLI 1927) mit *L. cassiana*, *Anoptychia* (KOKEN 1892) mit *A. supraplecta*, *Hypsipleura* KOKEN 1892 mit *H. cathedrali*, *Tyrsoecus* KITTL 1892 mit *T. cassiana* und *Goniospira* COSSMANN 1985 mit *G. armata* aus dem Cassianer Schichten bzw. nahe gelegenen, fast zeitgleichen Ablagerungen. Abbildungen von *Kittliconcha cassiana* bei Zardini (1978: Taf. 128, Fig. 4) und bei WENZ (1938: Abb. 921) stellen verschiedene Schnecken dar. Die Beschreibungen von WENZ (1938) und KNIGHT et al. (1960) passen auch auf *K. obliquocostata* (BONN). Diese Art besitzt nach eigenen Untersuchungen eine Larvalschale, die den Anforderungen von KNIGHT (1930) für die Zygopleuriden entspricht. Die Larvalschale ist breit, konisch und zeigt als einzige Skulptur eine Knotenreihe über der Sutura wie bei *Zygopleura hybrida* und Verwandten.

Auch *Anoptychia supraplecta* (MÜNSTER) in der Abbildung von WENZ (1938: Abb. 924) ist eine andere Schnecke als in der Abbildung von KNIGHT et al. (1960: Fig. 209, 7). Letztere ähnelt *Melania supraplecta* MÜNSTER 1841 (Taf. 9, Fig. 40), die KOKEN als Typus für die Gattung festgelegt hatte. Eine ganz ähnliche Schnecke aus den Cassianer Schichten von Cortina d'Ampezzo erweist sich als Art mit heterostrophem Larvalgehäuse, welches den für die Allogastopoda typischen Wechsel im Windungssinn vollzieht (eigene Beobachtungen).

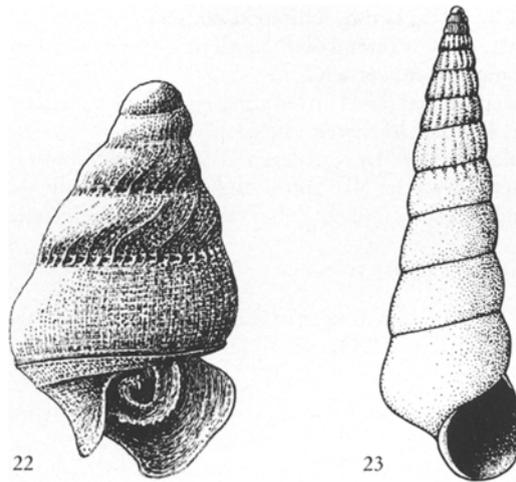


Abb. 22–23

22: Die Larvalschale des Pediveligers einer Cerithiopside aus dem südlichen Roten Meer zeigt alle Elemente, wie sie auch bei Zygopleuriden-Larvalschalen anzutreffen sind (umgezeichnet von einem REM-Bild durch LEWANDOWSKI). Schale etwa 0,7 mm hoch; Material aus der Forschungsreise der Meteor 5/5, August 1987.

23: Kopie der Zeichnung des Types der Gattung *Pseudozygopleura* aus dem Oberkarbon der USA, wie von KNIGHT et al. (1960: Fig. 208, 12) gegeben; $\times 10$.

Figs. 22–23

22: The 0.7 mm high shell of the pediveliger of a member of the Cerithiopsidae from the Plankton of the Red Sea caught during the Meteor cruise 5/5 (1987) demonstrates features as seen in the fossil Zygopleuridae.

23: Copy of the drawing by KNIGHT et al. (1960: fig. 208, 12) to characterize the genus *Pseudozygopleura* from the Pennsylvanian of the USA.

Ehe hier Klarheit in die Taxonomie einkehren kann, müssen alle noch erreichbaren Typen der älteren Autoren, die sich mit Schnecken der St. Cassian-Schichten und ähnlichen Ablagerungen befaßt haben, nachuntersucht werden und mit Material unterlegt werden, bei welchem die frühontogenetischen Gehäuse erhalten sind.

Die Pseudozygopleuridae des Karbons

KNIGHT (1930) fand, daß die Anfangswindungen der Arten der Gattung *Zygopleura* aus den St. Cassian-Schichten, die er in der amerikanischen Sammlung des Peabody Museums studieren konnten, glatt sind. Damit entsprechen sie der Beschreibung KOKENS (1897), der die Typusart für *Zygopleura* auf *Turritella hybrida* MÜNSTER 1841 basierte und feststellte, daß deren Anfangswindungen glatt sind.

KNIGHT (1939) fand bei den zahlreichen Arten der triassischen *Zygopleura* sehr ähnlichen Schnecken aus dem Oberkarbon (Pennsylvanian) der USA als verbindende Gemeinsamkeit eine kräftig axial skulpturierte Larvalschale. Dieses Merkmal schien ihm so charakteristisch, daß er alle karbonischen Schnecken mit ihm in den Pseudozygopleuriden vereinigte. Die ganze Gruppe betrachtete er als eine Einheit der Loxonematoidea. Die Blüte der Pseudozygopleuridae lag im Karbon, und ihre Vertreter sollen die Perm-Trias Grenze nicht überlebt haben. So konnte diese Gruppe, die seither im Detail von HOARE & STURGEON

(1978, 1980, 1981 a und b, 1985) neu beschrieben und erweitert wurde, als einer der Belege für das drastische Artsterben während der Krise in der Entwicklung der Biosphäre zur Wende Perm-Trias herangezogen werden.

Doch zu einer so weitreichenden Auftrennung eignen sich die karbonischen Pseudozygopleuriden nicht. Sie können höchstens belegen, daß die Überlieferung lückenhaft ist. Denn in der St. Cassian-Fauna der mittleren Trias der Dolomiten gibt es zahlreiche Vertreter der Loxonematoidea, hier als Protorculidae behandelt, die den Pseudozygopleuriden zumindest sehr ähnlich sehen und eine ebenfalls axial skulpturierte Larvenschale besitzen.

Gattung *Pseudozygopleura* (Abb. 23)

Die Typusart ist *P. semicostata* (MEEK), von welcher die Larvalschale von HOARE & STURGEON (1978: Fig. 1–4; Fig. 2 P.Q.) abgebildet ist. Die Embryonalschale ist glatt, und

Abb. 24–32

24: Jugendliche, 3,3 mm hohe Schale von *Protorcula subpunctata* mit axial berippter Larvalschale und hiervon stark abweichend skulpturierter und geformter Jugendschale des Teleoconches. Fundort: Seelandalpe, Sammlung ZARDINI.

25: Die Larvalschale von *Protorcula subpunctata* umfaßt mehr als 6 Windungen. Kräftige Axialrippen werden von feinen, dicht aufeinander folgenden Spiralstreifen gekreuzt. Schalenhöhe 1,2 mm.

26: Larvalschale einer Protorculide aus den Mergeln der St. Cassian Formation von Pralongia bei St. Cassian in der Apikalsicht zeigt eine nur 0,1 mm große und glatte Embryonalschale mit etwa einer Windung.

27: Das schlanke Larvalgehäuse einer Protorculide aus gleicher Fundposition wie Abb. 26 ähnelt jenem von *Protorcula*, weist aber keine feine Spiralstreifung auf. Die Schale ist etwa 0,4 mm hoch.

28: Das Larvalgehäuse von *Ampezzopleura* sp. ist etwa 0,4 mm hoch und zeigt bei gerundeten Windungsflanken kräftige Axialrippen mit feiner Spiralsteifung. Fundort: Seelandalpe, Aufsammlung 1989.

29: 1,2 mm hohe Jugendschale von *Ampezzopleura* sp. zeigt den starken Unterschied in Gestalt und Skulptur des tönchenförmigen Larvalgehäuses und der schlanken Jugendschale. Fundort: Seelandalpe, Aufsammlung 1989.

30: Das Larvalgehäuse von *Ampezzopleura* sp. weist ein Embryonalgehäuse von etwa einer Windung auf, ehe die Axialberippung beginnt, die von feinen Spiralstreifen gekreuzt werden. Schale 0,4 mm hoch. Fundort: Seelandalpe, Aufsammlung 1989.

31: Jugendliche 2,5 mm hohe Schale von *Ampezzopleura tenuis* mit dicht berippter Larvalschale und locker beripptem, schlanken Teleoconch. Fundort: Campo bei Cortina d'Ampezzo, Sammlung ZARDINI.

32: Das Larvalgehäuse von *Ampezzopleura tenuis* umfaßt über 5 Windungen, die im Gegensatz zu den Windungen des Teleoconches gerundet sind. Höhe der Schale 1,2 mm.

Figs. 24–32

24: The juvenile shell of *Protorcula subpunctata* of the Alpe di Specie near Cortina d'Ampezzo shows the rapid transition from the axially sculptured, rounded whorls of the larval shell to the flattening and differently sculptured whorls of the teleoconch.

25: The 6 whorls of the larva shell of *Protorcula subpunctata* are sculptured by strong axial ribs that are crossed by fine spiral striae.

26: The larval shell of a protorculid from the Pralongia ridge near St. Cassian is provided with a small, only 0.1 mm large smooth embryonic shell consisting of a little less than one whorl.

27: A slender, 0.4 mm high larval shell of an other protorculid from the same locality as Fig. 26 demonstrated prominent axial ribs which are not crossed by fine striae as in the case of *Protorcula*.

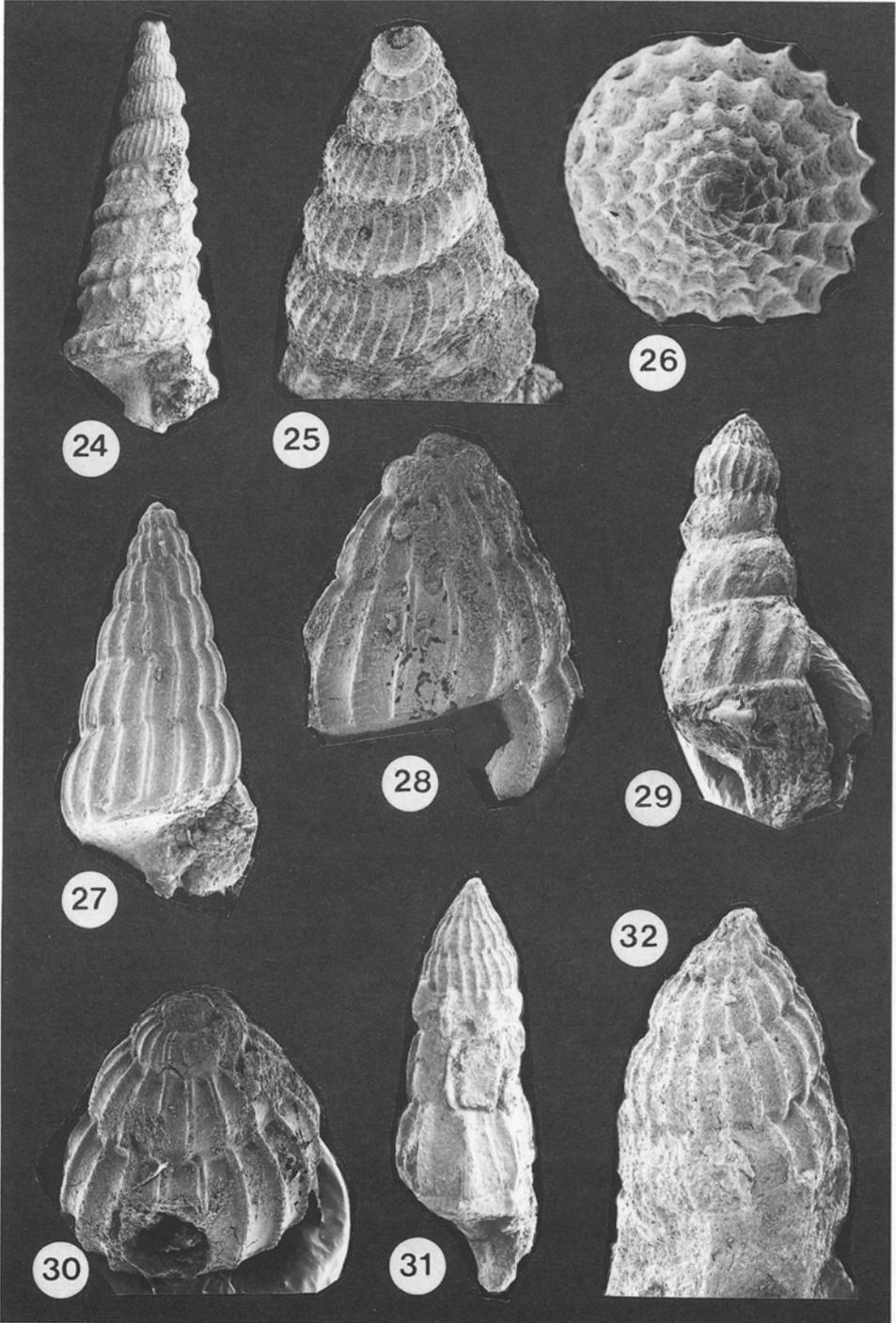
28: The 0.4 mm high larval shell of *Ampezzopleura* sp. from the Alpe di Specie near Cortina d'Ampezzo has rounded whorls, strong axial ribs and fine spiral striae crossing them.

29: The juvenile shell of *Ampezzopleura* sp. from the Upper Triassic St. Cassian Formation of Alpe di Specie gives a good impression of the barrel-shaped larval shell on a slender teleoconch.

30: The embryonic shell consists of one whorl only; axial ribs begin with the onset of the larval shell of *Ampezzopleura* sp.

31: The juvenile shell of *Ampezzopleura tenuis* from Campo near Cortina d'Ampezzo shows the densely sculptured larval shell on the slender teleoconch.

32: The larval shell of *Ampezzopleura tenuis* of the Upper Triassic St. Cassian Formation consists of 5 rounded whorls, while the flanks of the whorls of the teleoconch are flattened.



die Larvalschale besitzt 3–5 Windungen. Die axialen Rippen biegen sich unterhalb der Mitte der Außenlippen in einem starken Haken nach vorne. KNIGHT (1939) fand 55 neue Arten mit der für *Pseudozygopleura* typischen Larvalskulptur, wobei die Abbiegung der axialen Rippen bei vielen Arten nahe der Mitte der Windung gelegen ist, bei einer Reihe aber auch nahe oder an der Basis. Letztere ähneln dann hinsichtlich dieses Merkmals den Protorculidae der Trias (Abb. 24–33) und vielen »Loxonematidae« späterer Zeiten, wie etwa jenen aus der Oberkreide (SOHL 1964) (Abb. 43–48) und aus Jura und Unterkreide Nordwestdeutschlands und Polens (SCHRÖDER 1991) (Abb. 34a).

Der Teleoconch gleicht in vielfacher Hinsicht jenem der Gattung *Zygopleura* aus der Trias, indem axiale Rippen das vorherrschende Skulpturelement sind und Spiralstreifen nicht auftreten oder sehr zart sind. Die Gehäuse sind meist schlank und mittelhoch (HOARE & STURGEON 1981, 1985).

***Protorcula* KITTL 1894 und die Protorculidae nov. fam.**

Protorcula wurde von KITTL (1894) als Untergattung von *Undularia* KOKEN 1892 aufgestellt, um kräftig skulpturierte Formen aus den St. Cassian-Schichten von glatten aus dem Muschelkalk zu trennen. WENZ (1938) betrachtete *Protorcula* als eigenständige Gattung und stellte sie zusammen mit *Undularia* in die Coelostylinidae, die eine Familie der Loxonematoidea darstellen soll. KNIGHT et al. (1960) führt sie als nicht mehr hierher gehörig auf. Von der Typusart der Gattung *Protorcula*, *Turritella subpunctata* MÜNSTER 1841 liegen eine Anzahl gut erhaltener Larvalgehäuse aus der Sammlung von ZARDINI des Bereiches um Cortina d'Ampezzo aus den St. Cassian-Schichten vor.

***Protorcula subpunctata* (MÜNSTER 1841) (Abb. 24, 25, 33)**

Beschreibung: Das Gehäuse besteht aus zahlreichen, flachen Umgängen, die von einander durch schmale, eingesenkte Nähte getrennt sind. Ein kräftiger Knotenkiel begleitet die Naht apikal, und ein schwächerer ist apertural davon gelegen. Auf der Flanke sind ansonsten feine Anwachsstreifen mit einer leichten Vorwölbung oder Neigung zur Basis-kante hin sowie feine Spiralstreifen vorhanden. Die Unterseite ist abgeflacht und die Mündung viereckig und mit kurzem Ausguß versehen.

Die Larvalschale umfaßt 6,5 gerundete Windungen, die von kräftigen Axialrippen bedeckt sind. Das Embryonalgehäuse ist etwa 0,13 mm breit und beinahe flach aufgerollt. Die Flanken der darauf folgenden Windungen bilden einen Winkel von etwa 30 Grad. Das Larvalgehäuse ist etwa 1,3 mm hoch und 0,8 mm breit. Die 20–30 Axialrippen jeder Windung sind leicht nach vorne geneigt und knicken an der unteren Kante in einen kleinen Vorsprung ein, der die Mündungsaußenlippe der Larve in einen kurzen Larvalhaken auslaufen läßt.

Protorculidae n. fam.

Beschreibung: Schlanke, turmförmige Schnecken mit vielen Umgängen haben eine mit kurzem Ausguß versehene Apertur. Das Larvalgehäuse ist vom Teleoconch deutlich abgesetzt und zeigt an der Basis der Außenlippe einen kurzen Larvalhaken, der von der folgenden Windung überdeckt wird. Die Skulptur der gerundeten Windungen des Larvalgehäuses besteht aus geraden oder schwach nach unten-vorne geneigten, kräftigen Axialrippen. Die Dimension der Embryonalschale liegt bei etwa 0,1 mm Durchmesser und der Larvalschale bei etwa 1 mm Höhe.

Weitere Gattungen der Protorculidae

Gattung *Ampezzopleura* n. gen. (Abb. 31, 32)

Typusart: *Zygopleura tenuis* (MÜNSTER 1841) der Abbildung in Taf. 25, Fig. 7 von ZARDINI (1978). Bei diesem Exemplar ist die Larvalschale auf dem Teleoconch erhalten und abgebildet. Die Art wurde von MÜNSTER (1841: Taf. 13, Fig. 37) abgebildet und als *Turritella tenuis* beschrieben. Das Original zeigt keine Larvalschale und ist aus der Abbildung nicht von anderen ähnlichen Schnecken der Cassian-Schichten zu trennen. Die Abbildungen von LAUBE (1868: Taf. 24, Fig. 17) der *Loxonema tenuis* (MÜNSTER) entsprechen weitgehend der hier beschriebenen Art, doch auch diese Stücke zeigen den Protoconch nicht. LAUBES Beschreibung der Adultschale paßt aber weitgehend: Gehäuse schlank, Windungen abgeflacht, Apertur rundlich. Die Beschreibung der *Loxonema tenuis* von KITTL (1894: Taf. 4, Fig. 1–5) paßt hingegen nicht, und seine Abbildungen legen eher nahe, daß er eine echte *Zygopleura* mit glatter Larvalschale vorliegen hatte.

Definition: Teleoconch konvergent mit *Zygopleura* getürmt, mit gerundeten oder abgeflachten Windungsflanken und glatten, kräftigen Axialrippen. Die Mündung ist rundlich und weist einen kurzen Ausguß auf. Zwischen den Axialrippen ist die Schale glatt. Die Larvalschale zeigt die kräftige Axialberippung der Protoconculiden, und ihre Flanken sind gerundet und bilden miteinander einen größeren Winkel als jene des folgenden Teleoconchs.

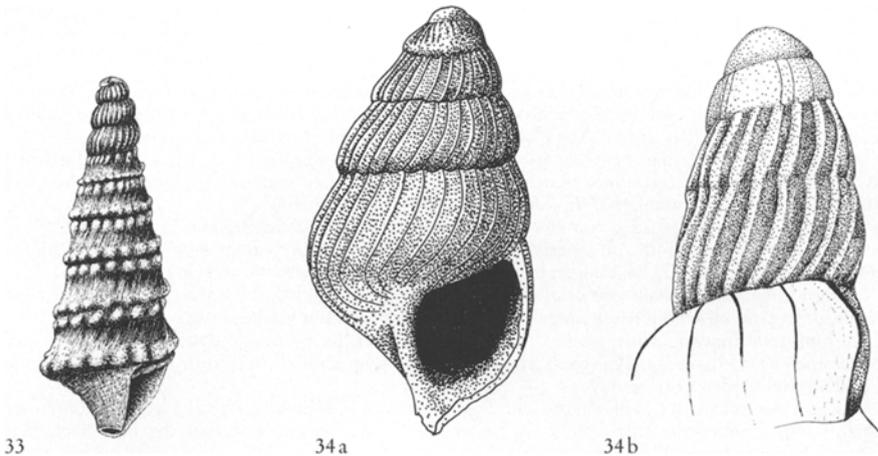


Abb. 33–34

33: Jungendliches Gehäuse von *Protorcula subpunctata* (Zeichnung LEWANDOWSKI); $\times 7$.

34a: Das Larvalgehäuse eines Vertreters der Ctenoglossa aus der unteren Kreide von Polen könnte gleichermaßen den Protorculidae wie auch den Epitoniidea zuzuordnen sein (umgezeichnet nach SCHRÖDER 1991).

34b: Eine »Opalia« aus dem Mitteleozän vom Brazos River in Texas ist den Epitoniidea zuzurechnen (Larvenschale etwa 0,4 mm hoch).

Figs. 33–34

33: Juvenile shell of *Protorcula subpunctata*.

34a: Larval shell from the Lower Cretaceous of Poland that could belong to a member of the Protorculidae or to the Epitoniidae (redrawn from SCHRÖDER 1991).

34b: Drawing of »Opalia« from the Middle Eocene of the Brazos River, Texas, with a protorculid type of larval shell connected to a member of the Epitoniidae.

Ampezzopleura tenuis (MÜNSTER 1841 nach ZARDINI 1978) (Abb. 31, 32)

Beschreibung: Das Gehäuse ist hochgetürmt mit flachen bis schwach gebogenen Windungskanten, die einen Winkel von etwa 25 Grad miteinander bilden. 6 bis 7 gerade Axialrippen treten auf der ersten Windung des Teleoconches auf und bilden mit den Rippen der folgenden Windungen gerade oder etwas nach rechts geneigt zusammenhängende Linien. Die Larvalschale umfaßt 5,5 Windungen, ist etwa 1 mm hoch und 0,7 mm breit und pro Windung mit 14 bis 20 geraden Axialrippen bedeckt. Die Embryonalschale mißt 0,1 mm im Durchmesser.

Vorkommen: *Ampezzopleura tenuis* ist besonders in der Fundstelle Campo von Cortina d'Ampezzo in den St.-Cassian-Schichten häufig.

Ampezzopleura sp. (Abb. 28, 29, 30)

Beschreibung: Das schlanke Gehäuse besitzt viele Umgänge, die flach gewölbt sind. Die Mündung weist einen kurzen Ausguß auf, und die Skulptur besteht aus geneigten Axialrippen sowie einer unter der Sutura gelegenen Wulst. Das Larvalgehäuse weist 4 gerundete Windungen auf, ist etwa 0,5 mm hoch und 0,35 mm breit. Die Axialberippung ist verknüpft mit sehr feiner Spiralskulptur.

Vorkommen: Cassian Formation der Lokalität Alpe di Specie (Seelandalpe) bei Cortina d'Ampezzo aus der Sammlung von R. ZARDINI und von eigenen Funden, 1989.

Abb. 35–40

35: Die Schale des Pediveligers von *Cerithiopsis* aus dem Mittelmeer (RICHTER & THORSON 1975: *C. barlei*) ist etwa 0,6 mm hoch und weist eine Mischung von Skulpturelementen auf, wie bei Protorculidae und Zygopleuridea anzutreffen wären. Aus Planktonfang bei Banyuls-sur-Mer, Frankreich.

36: Die etwa 0,7 mm Schale des Pediveligers von *Cerithiopsis* (*C. minima* nach RICHTER & THORSON 1975) aus dem Mittelmeer zeigt im wesentlichen Skulpturelemente, wie sie bei Zygopleuridea auch anzutreffen sind. Aus Planktonfang bei Banyuls-sur-Mer, Frankreich.

37: Das 1,2 mm hohe Jugendgehäuse von »*Cerithiella A*« nach der Bezeichnung von DOCKERY (1991) aus dem obercampanan Coffee Sand von Mississippi (Lokalität: Friendship) zeigt eine fast 6 Windungen umfassende Larvalschale, wie sie bei einigen heutigen Cerithiopsidae ebenfalls zu finden ist.

38: Die 0,5 mm hohe Larvalschale von *Triphora* cf. *obesula* aus dem Schwarzen Meer ist linksgewunden, zeigt aber ansonsten im wesentlichen die Merkmale des Larvaltypus der Ctenoglossa.

39: Das 1,6 mm hohe Jugendgehäuse von »*Cerithiella* sp. B« der Terminologie von DOCKERY (1991) aus dem Obercampan von Mississippi (Coffee Sand; Friendship) zeigt ähnliche Skulptur und Gestalt wie die in Abb. 37 dargestellte gleichaltrige Art.

40: Die Skulptur der Schale des Pediveligers von *Triphora* aus dem Mittelmeer zeigt Elemente, die bisher von mesozoischen Ctenoglossa noch nicht nachgewiesen werden konnten. Schale 0,6 mm hoch. Aus Planktonfang bei Banyuls-sur-Mer, Frankreich.

Figs. 35–40

35: 0.6 mm high shell of the pediveliger of *Cerithiopsis barlei* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer, France, demonstrates a melange of sculptural elements seen in Protorculidae and Zygopleuridae.

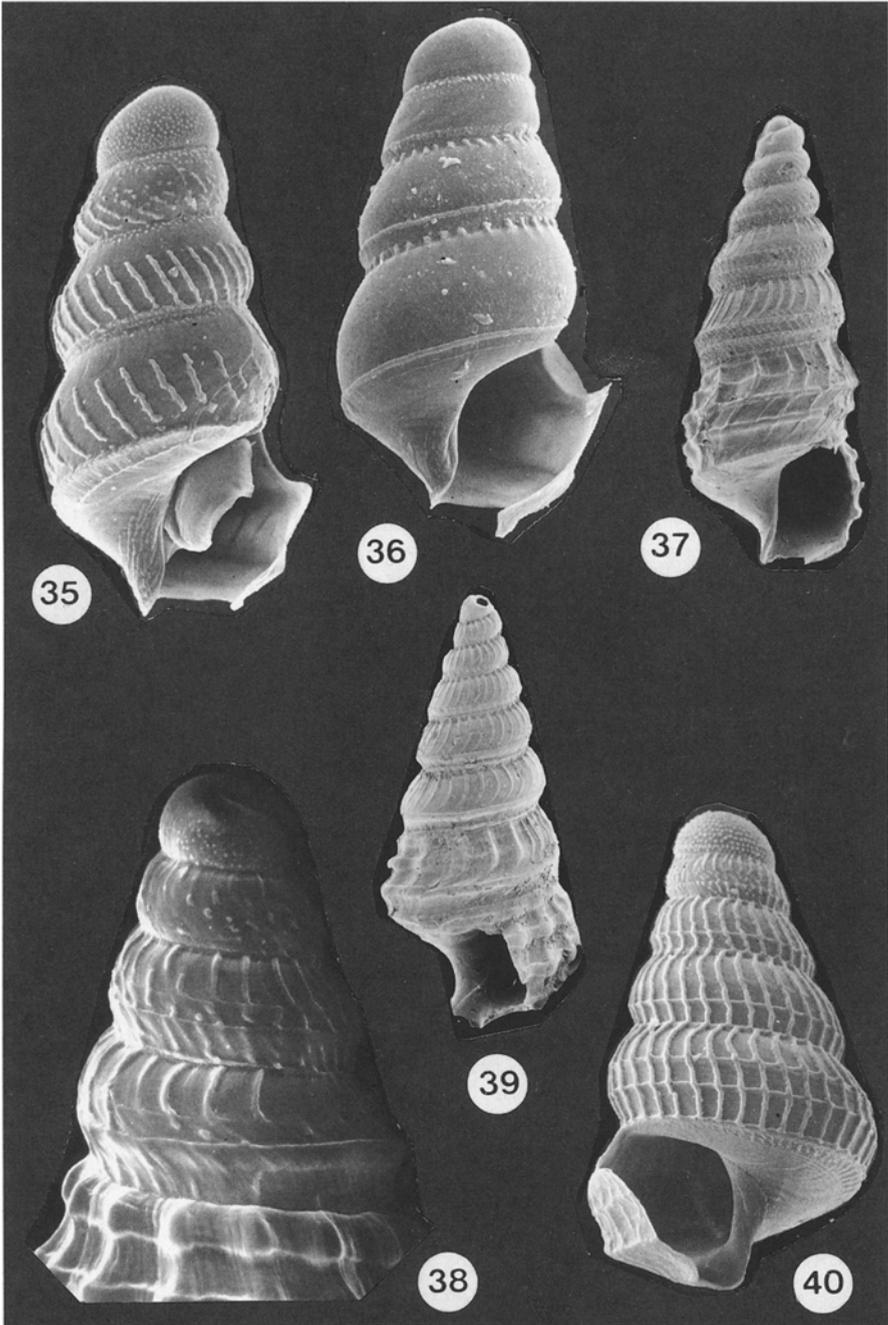
36: The shell of the pediveliger of *Cerithiopsis minima* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer in France shows all essential features of sculptures and morphology present in the Triassic Zygopleuridae.

37: "*Cerithiella A*" of DOCKERY (1991) from the Upper Campanian Coffee Sand of Mississippi has a larval shell with 6 whorls that resembles closely larval shells of modern members of the Cerithiopsidae.

38: The 0.5 mm high, sinistral larval shell of *Triphora* cf. *obesula* from the Black Sea shows the essential features of a ctenoglossan larva.

39: "*Cerithiella B*" in DOCKERY's (1991) terminology has a typical larval shell of a member of the Cerithiopsidae and resembles that of "*Cerithiella* sp. A" (Fig. 37).

40: The 0.6 mm high shell of the pediveliger of *Triphora* from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer in France shows sculptural elements that have not been noted on Mesozoic Ctenoglossa.



Bei einer weiteren Protorculidenart aus den an *Polygyrina lommeli* reichen Lagen im Westhang des Pralongia-Kammes bei St. Kassian fanden sich Larvalgehäuse von etwa 1,5 mm Höhe und fast 7 Windungen. Die geraden Axialrippen sind glatt und nur an der Basiskante nach vorne gebogen (Abb. 26, 27).

Diskussion: Die Protorculiden der St. Cassain Formation zeigen die kräftige Berippung der auf die Embryonalschale folgenden Windungen der Larvalschale, wie sie auch bei rezenten und fossilen Arten bei Janthinoidea sowie einigen Triphoroidea zu finden ist (Abb. 43–51). Unklar ist die systematische Stellung einer Art aus der unteren Kreide Polens (Abb. 34a), die sowohl zu den modernen Gruppen als auch zu den Protorculidae gehören könnte (SCHRÖDER 1991).

Palaeozygopleurodae und dotterreiche Embryogenese

Bei praktisch allen Meeresschnecken, die eine planktonfressende freischwimmende Larve besitzen, treten nahe verwandte Arten auf, deren Larvalphase in die Eikapsel hineinverlagert ist. Die planktotrophe Phase ist durch eine Dotterernährung zu ersetzen (BANDEL 1982), das Programm der Larvalschalenbildung setzt aus, und damit gekoppelt wird die Embryonalschale ausgebaut (BANDEL 1975, 1982). Die Möglichkeit des raschen Wechsels im Ernährungsstil verwandter Arten und ihre starke Auswirkung auf die Gestalt der ersten Windungen ist vielen Bearbeitern von marinen Gastropoden nicht geläufig. So meinte THIELE (1931:219) bei der Besprechung der Gestalt der ersten Windungen bei Triphoroidea, daß hier bei einer Reihe von Arten die Embryonalschale wohl häufig abgestoßen würde und alsdann die erste erhaltene Windung mehr oder weniger groß und rundlich ausfällt. THIELE meint aber immerhin, daß Arten mit solchen größeren Anfangswindungen taxonomisch nicht von Arten getrennt werden sollten, die weniger große Anfangswindungen aufweisen. KILBURN (1985) beherzigt im Falle der Gliederung der Epitoniiden den THIELSchen Ratschlag aber nicht und definiert einige Gattungen nach der Anzahl der Windungen des frühontogenetischen Gehäuses. Beispiele verwandter Arten der Ctenoglossa mit Larvalschale und ohne eine solche beschreiben BOUCHET & FECHTER (1980) von *Triphora*-Arten aus Atlantik und dem Eozän des Pariser Beckens.

Die Art der Embryonalernährung bestimmt, ob eine Larvalschale ausgebildet wird oder nicht. Arten mit einer freien Larve bilden also ein Merkmal aus, welches in der Systematik gut nutzbar ist, während bei Arten ohne eine freischwimmende, planktonfressende Larve dieses Merkmal nicht auftritt. Damit können sie auch hinsichtlich dieser Eigenschaft nicht bewertet werden.

Was für die heute lebenden Arten gilt, ist selbstverständlich auch auf die Schnecken früherer Zeiten anzuwenden. Es ist daher nicht möglich, auf das Merkmal einer einfachen, weniger Windungen umfassenden Embryonalschale eine über die Art hinausgehende taxonomische Einheit zu basieren. Das ist aber im Falle der Palaeozygopleuridae geschehen, denn die beiden Gattungen *Palaeozygopleura* HORNY 1955 und *Devonozyga* HORNY 1955 könnten gut Arten in sich vereinigen, deren Larvalphase in die Eikapsel hineinverlegt worden ist. Damit wären bei ihnen die kennzeichnende Larvalschale nicht mehr ausgebildet und eventuelle nächste Verwandte unter den Loxonematiden oder Pseudozygopleuriden nicht mehr auszumachen. Auch für die karbonischen Palaeozygopleuriden, die von ANDERSON et al. (1985) beschrieben wurden, könnte das gleiche gelten. Eine eigene, größere systematische Einheit Palaeozygopleuridae ist demnach wohl nicht abgrenzbar. Im Falle von *Loxonema elegantissima* aus dem Unterkarbon von New South Wales mit glatter, großer Embryonalschale und ohne Larvalschale wurde die mögliche systematische Nähe zu *Polygyrina* bereits oben diskutiert.

Über die Triphoroidea

Die Gehäuse der Triphoroidea (Cerithiopsidae und Triphoridae) sind hochkonisch und umfassen zahlreiche Windungen. Triphoridae sind praktisch die linksgewundenen Spiegelbilder der Cerithiopsidae. Beide leben von Schwämmen, an denen sie fressen und in denen sie parasitieren. Hinsichtlich ihrer Anatomie wie auch der Gestalt der Spermien ähneln sich die Vertreter beider Gruppen (HASZPRUNAR 1988). Beide besitzen auch ganz charakteristische Larvalgehäuseforme (Abb. 35–42) und Skulpturen, die sie gut von anderen Gruppen absetzen und mit fossilen Gruppen in Verbindung bringen lassen. So meldet WENZ (1938) die ältesten Vertreter der Cerithiopsidae aus der Unterkreide und jene der Triphoridae vom Ende der Kreide. GRÜNDEL (1980) machte Vertreter der Cerithiopsidae bereits aus dem Jura bekannt, was von SCHRÖDER (1991) bestätigt werden konnte.

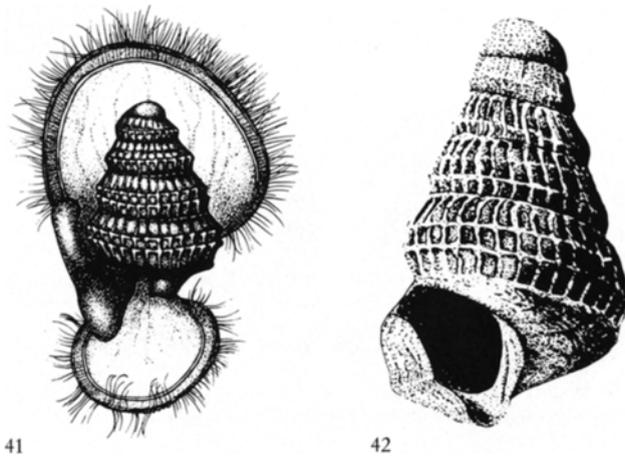


Abb. 41–42

41: Die schwimmende Pediveligerlarve einer Triphoride aus dem Roten Meer, umgezeichnet nach Foto, welches 1987 an Bord des Forschungsschiffes Meteor angefertigt wurde.

42: Typische Schale einer Triphoridenlarve mit dem charakteristischen Kästchenmuster der Skulptur. Meteor 5/5, Rotes Meer, 0,4 mm hoch.

Figs. 41–42

41: Drawing of a triphorid larva of a pediveliger from the Red Sea based on photographs made during cruise 5/5 of the research vessel Meteor (1987) shows the characteristic position of the velum above the shell during swimming.

42: The characteristic pattern of the sculpture of the larval shell of *Triphora* and relatives consists of straight axial and spiral ribs crossing each other.

Larven der modernen Triphoroidea als Modell der Larve der Zygopleuroidea

Viele Triphoroidea besitzen eine Larve, die über längere Zeit hinweg im Plankton verbleibt und sich hier zumeist von einzelligem Phytoplankton ernährt. Bei den Larven der Triphoroidea ist wie bei jenen der Cerithoidea das Velum in zwei ungleiche Elemente aufgeteilt (Abb. 41) (BANDEL & EL-NAKHAL 1991). Das größere der beiden Segel ist beim Schwimmen über der Schale aufgespannt, während das kleinere vor der Öffnung gelegen ist (Abb. 41). Die Velumsegel werden in stabiler Lage gehalten, unterstützt durch einen kräftigen Vorsprung der Außenlippe der Mündung, der die Velumbasen voneinander getrennt hält. Beim Schwimmen liegt das Gehäuse horizontal unter dem großen Flügel des

Abb. 43–51

43: Die etwa 1 mm hohe Larvalschale von *Acirsa (Plesioacirsa)* (SOHL 1964: pl. 51) vom Obercampan des Coffee Sand (Mississippi, Friendship), deren Teleoconch ein Kästchenmuster aufweist, gleicht jener von cf. *Aciculiscala* (Abb. 44), deren Teleoconch nur glatte Axialrippen besitzt. Fundort Chapelville, Mississippi, Sammlung DOCKERY.

44: Die Larvalschale einer cf. *Aciculiscala* aus dem Coffee Sand (Obercampan von Mississippi) ähnelt den Larvalschalen von triassischen Protorculiden, wie jenen mancher rezenter Epitoniiden. Schale 1,5 mm hoch. Fundort Chapelville, Mississippi, Sammlung DOCKERY.

45: Larvalschale eines Vertreters der Ctenoglossa aus dem obercampanen Coffee Sand mit den Protorculidae ähnlicher Skulptur, aber wohl einer Zugehörigkeit zu Arten, wie in Abb. 46 und 47 dargestellt. Schalenhöhe 1,1 mm. Fundort Chapelville, Mississippi, Sammlung DOCKERY.

46: Die 1,5 mm hohe Jugendschale von *Acirsa wadei* COSSMANN (SOHL 1964: Taf. 51) aus der Ripley Formation von Tennessee (Maastricht) zeigt eine Larvalschale, wie in Abb. 45 und 47 dargestellt. Sammlung SOHL.

47: Die Jugendschale von *Acirsa* sp. aus dem Maastricht der Ripley Formation von Tennessee ist 1,1 mm hoch und mit einer Larvalschale vom »*Loxonema* Typus« (Abb. 45) versehen. Sammlung SOHL.

48: *Seila meeki* WADE aus dem obercampanen Coffee Sand von Mississippi besitzt eine Larvalschale vom *Protorcula*-Typus, während bei der modernen *Seila* aus dem Karibischen Meer der *Cerithiopsis/Zygopleura* Typ anzutreffen ist. Schalenhöhe 1,3 mm. Fundort Chapelville, Mississippi, Sammlung DOCKERY.

49–50: Die Schale einer Art der Ctenoglossa aus dem Eozän von Gan in den nordwestlichen Pyrenäen weist Merkmale auf, die sowohl eine Zuweisung zu den Janthinoidea als auch zu den Triphoroidea erlaubten. Die 0,7 mm hohe Larvalschale (Abb. 49) mit 6 Windungen entspricht dem Protoculidentypus, bis auf den starken Haken der Außenlippe letzten Windung.

51: Die Epitoniide *Nystiella* cf. *concava* (DALL 1889) aus dem Bereich des tieferen Schelfes der US-Südostküste zeigt eine Larvalschale, die jener der Protorculidae sehr ähnelt. Schale 0,7 mm hoch.

Figs. 43–51

43: The larval shell of *Acirsa (Plesioacirsa)* (SOHL 1964: pl. 51) from the Upper Campanian of the Coffee Sand in Mississippi resembles that of cf. *Aciculiscala* (Fig. 44) while the teleoconchs of both are quite different from each other.

44: The larval shell of cf. *Aciculiscala* from Coffee Sand is similar to Fig. 43 from the same locality and resembles that of Triassic Protorculidae..

45: The "Loxonematid" larval shell belonging to a member of the Ctenoglossa from the Coffee Sand of Mississippi (Upper Campanian) resembles those shown in Figs. 46 and 47 from the Maastrichtian Ripley Formation.

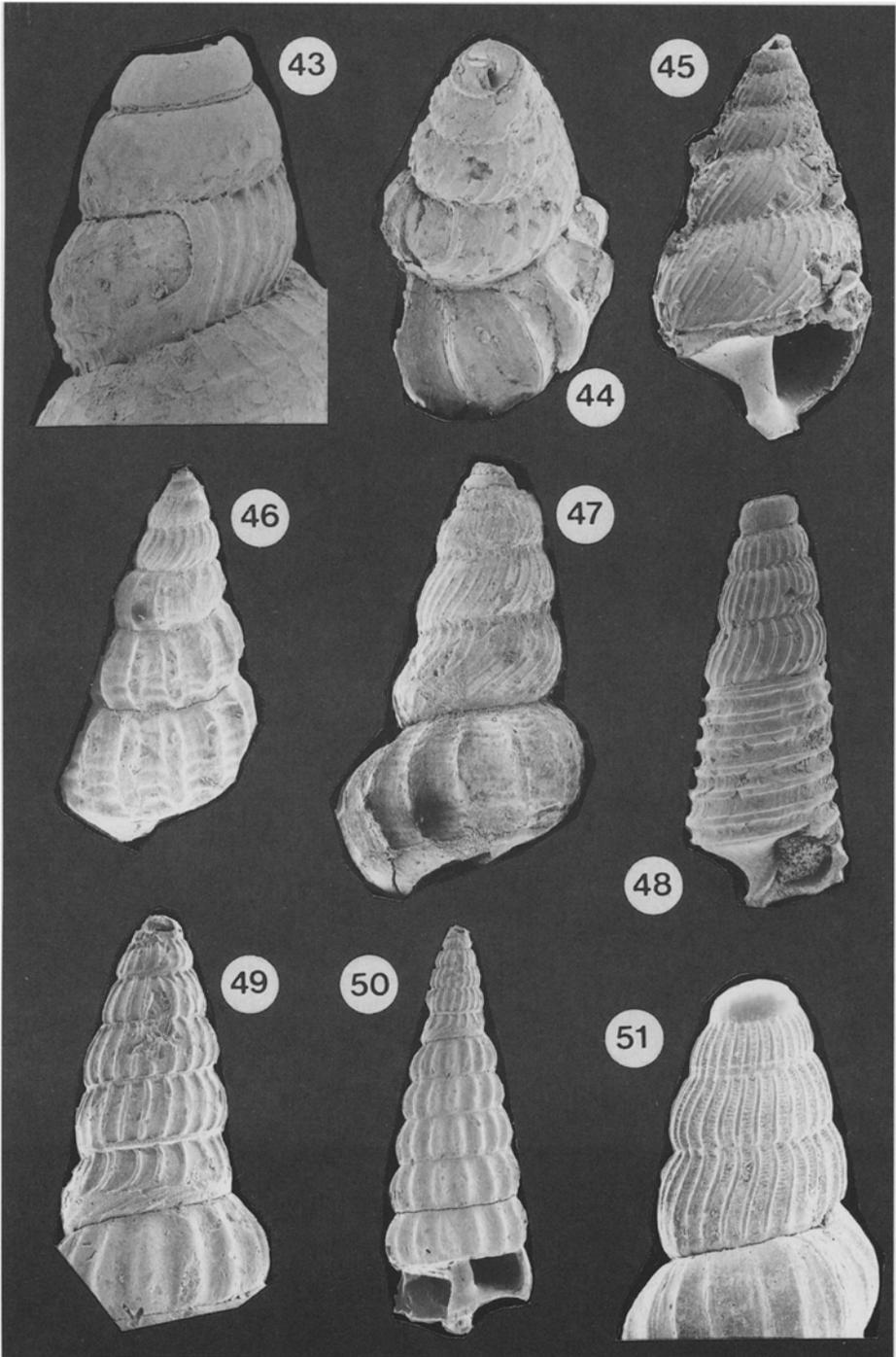
46: The shell of a juvenile *Acirsa wadei* COSSMANN as described by SOHL (1964: pl. 51) from the Ripley Formation of Tennessee shows a larval shell similar to those figured in Figs. 45 and 47.

47: A larval shell of the loxonematid type illustrated in Fig. 45 is present in *Acirsa* sp. from the Maastrichtian Ripley Formation of Tennessee.

48: While modern members of the genus *Seila* have larval shells of the *Cerithiopsis/Zygopleura* type, *Seila meeki* WADE from the Upper Campanian Coffee Sand of Mississippi has a larval shell of the *Protorcula* type.

49–50: The shell of a ctenoglossan species from the Eocene of Gan in the northwestern Pyrenees has features which can be considered as characteristic of the Janthinoidea or for the Triphoroidea. The 0,7 mm high larval shell (Fig. 49) resembles the type of the Protoculidae, but has a large apertural projection in the last whorl.

51: The larval shell of the epitoniid species *Nystiella* cf. *concava* (DALL 1889) from the deeper shelf offshore from the southeastern USA is of the *Protorcula* type.



Velums und hängt nicht einfach herab. Der kleine Fuß wird an der Innenlippe der Apertur nach außen gestreckt und trägt das klar durchsichtige Operculum. Erst beim zur Metamorphose bereiten Veliger (Pediveliger) kann der Fuß auch zum Kriechen genutzt werden. Die Mantelhöhle einer mit fünf Gehäusewindungen versehenen Larve reicht etwa anderthalb Windungen in die Schale hinein. In den von ihr beim Rückzug ins Gehäuse frei gemachten Raum kann das große Velum vollständig zurückgezogen werden, und das Operculum versiegelt dann die Öffnung. Der Kopf trägt ein Paar Fühler, an deren Basis seitlich Augen gelegen sind. Beim jungen Veliger liegt hinter dem Kopf das Larvalherz. Beim metamorphosebereiten Pediveliger ist das Larvalherz meist nicht mehr aktiv, und das im Hinterende der Mantelhöhle gelegene Adultherz pumpt das Blut durch den Körper.

Die Larven führen ein völlig vom benthischen, erwachsenen Tier unterschiedliches Leben. Das planktotrophe Dasein kann mehrere Monate dauern und stellt damit einen wesentlichen Abschnitt im oft nur etwa ein Jahr währenden Leben dieser kleinwüchsigen, meist tropischen Schnecken dar. Die heute lebenden Arten der Triphoroidea sind bei weitem noch nicht hinreichend bekannt. Es läßt sich jedoch dennoch schon belegen, daß verwandte Arten während des Tertiärs lebten und daß auch in der oberen Kreide ähnliche Schnecken existierten (Abb. 37, 39). Dann allerdings wird die Abgrenzung zu möglichen Vertretern der Janthinoidea sowie der Zygopleuroidea zunehmend schwieriger.

Janthinoidea von heute bis zur Kreide

Janthinoidea umfassen die benthischen Epitoniiden und die planktonischen Janthinidae. Beider Nahrung besteht aus Coelenteraten. Größere Arten der Epitoniiden fressen Anthozoen, indem sie ihre rüsselartige Schnauze in das Gewebe ihres Opfers versenken und davon bis zum Tode des Tieres fressen. Andere Epitoniiden leben sogar im Inneren ihrer Opfer und parasitieren an ihm, ohne es dabei umzubringen (Abb. 52).

In der heutigen Gruppe der Epitoniidae finden wir vornehmlich Arten mit turmförmigem Gehäuse. Die Gestalt der Schale sowie ihre Skulptur liefern die wichtigsten Merkmale, auf der die Klassifikation der lebenden Epitoniiden basiert (WENZ 1940; KILBURN 1985). Zumeist liegen verschiedenartige axiale Rippen vor, die von feinen Spiralrippen gekreuzt sein können. Selten sind Spiral- und Axialrippen gleich stark, oder es treten auch nur Spiralrippen auf.

Epitoniidae (= Scalidae) lassen sich ohne alle Schwierigkeiten von heutigen Formen ausgehend durch das Tertiär hindurch bis in die Kreide verfolgen. Von dort an allerdings wird der Bericht in der Literatur verworren, obwohl es eine Kontinuität hochkegeliger Gehäuse mit vielen Windungen über Jura und Trias hinein bis in das Paläozoikum gibt. Allerdings werden die betreffende Arten der Tradition gemäß zumeist den Loxonenmatoida zugeordnet.

Die Skulptur der Larvalschale der häufigsten Vertreter der Epitoniidae ist jener der Janthinidae ähnlich, auch wenn die Gehäuse der Larven letzterer etwas kürzer und runder sind (BANDEL 1991). Meist folgt auf die Embryonalschale, die etwa eine Windung umfaßt, die aus mehreren Windungen bestehende Larvalschale, auf der regelmäßige axiale Rippen als Skulptur dominieren. Der Mündungsrand des Larvalgehäuses bleibt bei rezenten Arten meist glatt.

Der Veliger schwimmt mit zweilobigem Velum, bei welchem die Flügel wie bei Veligern der Triphoroidea oder Cerithioidea unterschiedlich groß sind. Der größere Flügel wird über der Schale gehalten, während der kleinere vor der Mündung ausgestreckt ist (BANDEL 1991). Die Schwimmhaltung ist ganz stabil, obwohl bei den meisten Epitoniidenlarven kein Vorsprung in der Mündungsaußenlippe die Flügelbasen des Velums in ihrer Lage unterstützt.

BOUCHETS (1976) Abbildung der frühontogenetischen Schale der rezenten Art *Epitonium formosissimum* zeigt eine Schale, wie sie SOHL (1960: Taf. 6, Fig. 21–24) als Loxonematide A und B aus der Oberkreide des SE der USA abgebildet hat. Wahrscheinlich stellen diese fossilen Jugend-Gehäuse nur die Jugendstadien von *Acirsa*-Arten dar, die SOHL (1964: Taf. 51, Fig. 14–16; 29–30) aus diesen Schichten beschrieb. DOCKERY (in prep.) weist die in Abb. 43 dargestellte Art aus dem obercampanen Coffee Sand von Mississippi der Epitoniiiden-Gattung *Eccliseogyra* zu. Eine sehr ähnliche Larvialschale, die aber auf einer mit einfachen Axialrippen gegliederten Jugendschale aufsitzt, stellt Abb. 44 dar. Dieses ebenfalls aus dem oberen Campan von Mississippi stammende Fossil könnte leicht mit einem Vertreter der Protorculidae der Trias verwechselt werden. *Acirsa wadei* COSSMANN aus der Ripley Formation, die dankenswerterweise von NORMANN SOHL zur Untersuchung überlassen wurde, ist in Abb. 46 dargestellt. Eine große Ähnlichkeit besteht zu *Acirsa* sp. aus dem Maastricht der Ripley Formation in Tennessee (Abb. 47) und einer Larve aus dem Coffee Sand von Mississippi (Abb. 45). Auch aus der unteren Kreide Polens konnte SCHRÖDER (1991) ähnliche Larvalgehäuse belegen (Abb. 34a).

Im Eozän von Texas (Claibornian am Brazos River bei College Station), wie im Eozän der Nordpyrenäen (Lutet von Gan bei Pau) sind Epitoniiiden, die der Gattung *Ophalia* zugewiesen werden, mit einer Larvialschale versehen, die zwischen Protorculiden und Epitoniiiden vermittelt (Abb. 34b, 49, 50), da hier ein Mündungsvorsprung vorhanden ist.

Iphitus tuberculatus besitzt eine Larvialschale, welche jener von *Nystiella* aus Atlantik vor der nordamerikanischen Küste sehr ähnelt (BOUCHET 1967) (Abb. 51). Wie bei *Protorcula* und der *Ampezzopleura*-Larve sind hier zwischen den Radialstegen feine Spiralstreifen entwickelt. HERHOLZ (1990) beschrieb Larvialschalen aus dem Karbon des Ruhrgebietes, die weitgehend jenen der meisten rezenten Vertreter der Gattung *Epitonium* entsprechen und nur feine Axialfurchen besitzen (ROBERTSON 1983, 1985; BANDEL 1991).

Wo stehen Loxonematoidea im System der Schnecken?

Der Vergleich der frühontogenetischen Gehäuse aus der Trias mit solchen aus jüngeren Schichten sowie von rezenten Arten der Triphoroidea und Janthinoidea legt nahe, daß zumindest Teile der Loxonematoidea keineswegs ausgestorben sind. Auch stehen sie weder den Murchisonioidea noch den Cerithioidea verwandtschaftlich sonderlich nahe.

Zur Erläuterung der Begriffe aus dem systematischen Einteilungsprinzip wird eine hierarchische Gliederung der Sektion der Ctenoglossa unter den Gastropoden vorgeschlagen. Sie kann noch keinen Anspruch auf Allgemeingültigkeit geltend machen, solange nicht die vielen fossilen Formen ausführlich revidiert und neu beschrieben sind. Es handelt sich hierbei vielmehr um ein Arbeitskonzept, in welchem die vielen neuen Möglichkeiten der Gliederung HASZPRUNARS (1988) sowie PONDER & WARÉNS (1988) mit eigenen Daten verknüpft sind.

Mollusca CUVIER 1795
 Conchifera GEGENBAUR 1878
 Gastropoda CUVIER 1797
 Caenogastropoda COX 1959
 Ctenoglossa GRAY 1853

- | | |
|--------------------------------------|-----------------------------|
| 1. Zygopleuroidea nov. | 3. Janthinoidea GRAY 1853 |
| a) Pseudozygopleuridae KNIGHT 1930 | a) Epitoniidae BERRY 1910 |
| b) Zygopleuridae WENZ 1938 | b) Janthinidae LAMARCK 1812 |
| c) Protorculidae nov. | 4. Eulimoidea TROSCHEL 1853 |
| 2. Triphoroidea GRAY 1847 | |
| a) Triphoridae GRAY 1847 | |
| b) Cerithiopsidae H. & A. ADAMS 1853 | |

Mesogastropoda

- | | |
|----------------------------------|-------------------------------|
| 1. Truncatelloidea/Littorinoidea | 4. Stromboidea |
| 2. Cerithioidea FLEMING 1822 | a) <i>Hemizyga</i> -Gruppe |
| 3. Loxonematoidea KOKEN 1889 | b) Aporrhaidae MÖRCH 1852 |
| a) ?Loxonematidae KOKEN 1889 | c) Strombidae RAFINESQUE 1815 |
| b) Polygyridae nov. | etc. |

Es bleibt also noch abzuwarten, wie das frühontogenetische Gehäuse einer silurischen-devonischen *Loxonema* aussieht. Solange der Apex der Typusart *Loxonema sinuosa* weitgehend unbekannt bleibt, ist dieser Verwandtschaftskreis innerhalb der Schnecken unsicher. Das Larvalgehäuse von *Pseudozygopleura*, *Protorcula*, *Zardinistylus*, *Zygopleura* und *Ampezzopleura* belegt, daß die auf diesen Gattungen basierenden taxonomischen Einheiten der Loxonematoidea den Ctenoglossa angegliedert werden können. Damit ist dieser Zweig der Caenogastropoda bis in das Karbon hinein belegt, und es spricht viel dafür, daß die Geschichte dieser Gruppe noch weiter zurückreicht.

Die Geschichte der Ctenoglossa im Mesozoikum ist noch so lückenhaft bekannt, daß eine dauerhafte Bewertung noch nicht erfolgen kann. In Formen wie jener »*Opalia*« aus dem Eozän des Brazos River in Texas (Abb. 34b), einer Epitoniide mit Larvalhaken aus dem Obercampan von Mississippi (Abb. 43) sowie einer vermeintlichen Epitoniide aus dem Eozän von Gan (Abb. 49, 50) und der der Gattung *Seila* (Cerithiopsidae) zugeordneten Art aus dem Coffee Sand (Obercampan), deren Larvalschale jenem der Pseudozygopleuroidea ähnelt (Abb. 48), kann man den Übergang der Merkmale der Gruppen untereinander aufzeigen. *Seila adamsi* (H. C. LEA 1845) aus der Karibischen See weist hingegen ein Larvalgehäuse auf, wie es in der Cerithiopsidenlarve in Abb. 22 dargestellt ist. Damit bleibt noch unklar, ob der Vertreter der Gattung *Seila* aus der Kreide hinsichtlich des Teleoconches der heutigen *Seila* konvergent ist oder ob sich innerhalb der Gattung seither die Gestalt der Larvalschale verändert hat.

Aus der Gestalt des Teleoconches läßt sich ableiten, daß auch die Lebensweise der karbonischen und triadischen Ctenoglossa sich nicht wesentlich von jener ihrer rezenten Vertreter unterschieden hat. Es treten in dieser Gruppe mit *Helminthozyga* aus dem Oberkarbon entrollte Formen auf, die wie heutige Epitoniiden mit ähnlicher Gehäusegestalt im Innern von größeren Coelenteratenkolonien gelebt haben könnten (Abb. 52), mit einem Vertreter der Gattung *Allostrophia* lebten in der St. Cassian-Zeit der Trias linksgewundene Formen, die eine den Triphoriden ähnliche Lebensweise im Inneren von Schwämmen geführt haben könnten.

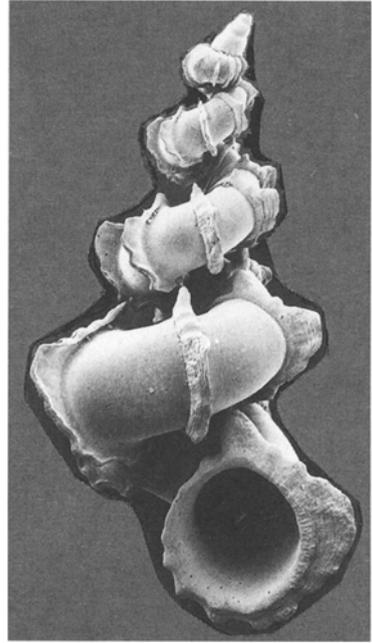


Abb. 52. In der etwa 7 mm hohen Schale der Epitoniide *Cycloscala hyalina* (SOWERBY 1844) aus dem Pazifik haben die Windungen keinen Kontakt mehr zueinander. Die Schnecke lebt im Inneren ihres Wirtstieres, wie wohl auch die karbonische *Helminthozyga* der Pseudozygopleuridae.

Fig. 52. The epitoniid *Cycloscala hyalina* (SOWERBY 1944), a parasite from the Indo-Pacific, lives within its host and the whorls that follow the larval shell are disconnected from each other like in the Pennsylvanian *Helminthozyga*.

Als noch unsicher kann der Bezug der Polygyriniden zu den anderen Formen mit ähnlich rundlich tonnenförmigen Larvalgehäusen gelten. Eine interessante Möglichkeit wäre eine Beziehung zu den Stromboidea, welche eine neue Bewertung dieser mit Beginn des Jura so deutlich in Erscheinung tretenden Gruppe der Mesogastropoden eröffnet. Ganz sicher gehören *Polygyrina* nicht in den engeren Verwandtschaftskreis der Ctenoglossa.

Cassianozyga kann hingegen mit einiger Wahrscheinlichkeit in die Vorfahrenschaft der Stromboidea eingeordnet werden. *C. seelandica* verknüpft diesen Abschnitt der Mesogastropoda mit paläozoischen Vorläufern, die in der Gattung *Hemizyga* schon während des Unterkarbons lebten (YOO 1988), und mit mesozoischen Formen, wie in der jurassischen Gattung *Dicroloma* und der kretazischen Gattung *Anchura* der Aporrhaidae vertreten sind.

Acknowledgements

Much of the studied material from the St. Cassian Formation was collected by the late Dr. RINALDO ZARDINI and by ROLANDO LANCEDELLI from Cortina d'Ampezzo. Additional material was loaned from the Naturhistorisches Museum, Wien, due to the courtesy of Dr. H. KOLLMANN. DAVID DOCKERY (Jackson, Mississippi) and Dr. NORMAN SOHL (Washington) provided additional material from the Cretaceous of the USA. DAVID DOCKERY also helped me during the collection of additional material in Mississippi and Tennessee. FRANK RIEDEL and NIKOLAUS LEHMANN (Hamburg) helped in collecting additional material in the Dolomites. To all these persons I am very grateful. Many of the drawings have been carried out by GERDA VAN SPAENDONK-BANDEL for which I thank her. The staff of the Geologisch-Paläontologisches Institut, University Hamburg, helped in many ways and thanks go to MICHAEL SCHRÖDER who provided data on his work with Mesozoic gastropods. The German Science Foundation (DFG) financially supported the collecting trips to the USA and the Alps in projects Ba 675/3-1; 6-1 which is gratefully acknowledged.

Literatur

- ANDERSON, J. R.; HOARE, R. D. & STURGEON, M. T. 1985. The Pennsylvanian genera *Orthonema* MEEK and *WORTHEN* and *Streptacis* MEEK from the Appalachian Basin. – *Journal of Paleontology* **59**: 1011–1027, Tulsa.
- BANDEL, K. 1975. Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusca). – Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz; Abhandlungen der mathematisch naturwissenschaftlichen Klasse Jahrgang 1975, 1: 1–133, Wiesbaden.
- 1976. Observations on spawn, embryonic development and ecology of some Caribbean lower Mesogastropoda (Mollusca). – *The Veliger* **18**: 249–271, Berkeley.
 - 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – *Facies* **7**: 1–198, Erlangen.
 - 1984. The radula of Caribbean and other Neogastropoda and Mesogastropoda. – *Zoologische Verhandlungen* **214**: 1–188, Leiden.
 - 1988. Early ontogenetic shell and shell structure as aid to unravel gastropod phylogeny and evolution. – [In:] PONDER, W. F. (ed.) *Prosobranch Phylogeny*. Proceedings of a Symposium held at the 9th International Malacological Congress, Edinburgh Scotland, *Malacological Review, Supplement* **4**: 267–272, Ann Arbor/Mich.
 - 1991. Observations on *Janthina exigua* from the Red Sea. – In prep.
- BANDEL, K. & EL-NAKHAL, H. A. 1991. The history and relationship of *Scaliola*, a gastropod that cements particles to its shell. – *Mitteilungen Geologisch-Paläontologisches Institut, Universität Hamburg*, **69**: Hamburg.
- BOUCHET, P. 1976. Mise en évidence de stades larvaires planctoniques chez des Gastéropodes Prosobranches des étages bathyale et abyssal. – *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* (3. série) **400**: 947–971, Paris.
- 1985. Les *Triphoridae* de Méditerranée et du proche Atlantique (Mollusca, Gastropoda). – *Atti. Simp. Bologna* **24–26**: 5–58, Bologna.
- BOUCHET, P. & FECHTER, R. 1980. Two Recent *Triforis* from the Eastern Atlantic (Gastropoda: Cerithiopsidae). – *Archiv für Molluskenkunde* **111**: 165–172, Frankfurt.
- BOUCHET, P. & GUILLEMOT, H. 1978. The *Triphora perversa* – complex in Western Europe. – *Journal of Molluscan Studies* **44**: 344–356, London.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1979. Planktotrophic larval development in deep-water gastropods. – *Sarsia* **64**: 37–40, Bergen.
- DOCKERY, D. T. III. 1991. Gastropods of the Tupelo Tongue (Coffee Sand, Upper Campanian of Mississippi). – Dissertation, Univ. Mississippi.
- FRETTER, V. 1951. Observations on the life histories and functional morphology of *Cerithiopsis tubercularis* (MONTAGU) and *Triphora perversa* (L.). – *Journal of the Marine Biological Association of Great Britain* **29**: 567–586, Plymouth.
- GRÜNDEL, J. 1980. Bemerkungen zur Überfamilie Cerithiopsacea H. & ADAMS A., 1854 (Gastropoda), sowie zur Fassung einiger ihrer Gattungen. – *Zoologischer Anzeiger* **204**: 209–264, Jena.
- HAAS, O. 1953. Mesozoic invertebrate faunas of Peru. – *American Museum of Natural History, Bulletin* **101**: 3–328, New York.
- HASZPRUNAR, G. 1985. The fine morphology of the osphradial sense organs of the Mollusca. I. Gastropoda – Prosobranchia. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **B 307**: 457–496, London.
- 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. – *Journal of Molluscan Studies* **54**: 367–441, London.
- HEALY, J. M. 1988. Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda. – [In:] PONDER, W. F. (ed.) *Prosobranch Phylogeny*. Proceedings of a Symposium held at the 9th International Malacological Congress, Edinburgh Scotland, *Malacological Review, Supplement* **4**: 241–250, Ann Arbor/Mich.
- HERHOLZ, M. 1990. Mikromorphe Mollusken und Brachiopoden aus dem Oberkarbon des rheinisch-westfälischen Steinkohlereviere: Systematik, Paläontologie und Stratigraphie. – Dissertation, Münster.
- HOARE, R. D. 1980. Pennsylvanian pseudozygopleurid gastropods in the collections of the Illinois State Geological Survey. – *Compass* **57**: 54–59.
- HOARE, R. D. & STURGEON, M. T. 1978a. The Pennsylvanian gastropod genera *Cyclozyga* and *Helminthozyga* and the classification of the Pseudozygopleuridae. – *Journal of Paleontology* **52**: 850–958, Tulsa.
- 1980a. The Pennsylvanian pseudozygopleurid gastropod genus *Gamizyga* n. gen. from Ohio and West Virginia. – *Journal of Paleontology* **54**: 159–187, Tulsa.

- 1980b. New Pennsylvanian gastropods from Ohio. – *Journal of Paleontology* **54**: 1035–1040, Tulsa.
 - 1981a. Pennsylvanian pseudozygopleurid gastropods from the Appalachian Basin. – *Journal of Paleontology* **55**: 571–585, Tulsa.
 - 1981b. The Pennsylvanian gastropod genus *Microtychis* LONGSTAFF in Ohio. – *Journal of Paleontology* **55**: 186–191, Tulsa.
 - 1985. The Pennsylvanian gastropod *Pseudozygopleura* (*Pseudozygopleura*) from the Appalachian Basin. II. – *Journal of Paleontology* **59**: 60–78, Tulsa.
- HONG-FU, Y. & YOCHELSON, E.L. 1983. Middle Triassic Gastropoda from Qingyan, Ghizhou Province, China: Euomphalacea and Loxonematacea. – *Journal of Paleontology* **57**: 1098–1127, Tulsa.
- HORNÝ, R. 1955. Palaeozygopleuridae, nov. fam. (Gastropoda), ze stredoceskeho devonu. – *Sborník Ustredniho Ustavu geologickeho od paleont.* **20**: 17–143, Praha.
- HOUBRICK, R. 1984. Adelacerithiinae: A new subfamily of the Triphoridae (Mollusca: Gastropoda). – *Journal of Molluscan Studies* **50**: 78–84, London.
- 1987. Description of a new, giant *Ataxocerithium* species from Australia with remarks on the systematic placement of the genus (Prosobranchia: Cerithiopsidae). – *The Nautilus* **101**: 155–171, Philadelphia.
- KITTL, E. 1894. Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian der südalpiner Trias. Teil III. – *Annalen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums* **9**: 144–277, Wien.
- KNIGHT, J.B. 1930. The gastropods of the St. Louis; Missouri, Pennsylvanian outlier: The Pseudozygopleurinae. – *Journal of Paleontology* (Suppl. 1) **4**: 1.89, Tulsa.
- 1941. Paleozoic gastropod genotypes. – *Geological Society of America, Special Papers* **32**: 510p., Boulder.
- KNIGHT, J.B.; COX, L.R.; KEEN, A.M.; BATTEN, R.L.; YOCHELSON, E.L. & ROBERTSON, R. 1960. Systematic descriptions [Archaeogastropoda]. – [In:] MOORE, R.C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca 1: 1169–1351*, Geological Society of America, New York, and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- KOKEN, E. 1896. Die Leifossilien, ein Handbuch für den Unterricht und das Bestimmen von Versteinerungen. – 848 S., Leipzig.
- 1897. Die Gastropoden der Trias um Hallstatt. – *Abhandlungen K. K. geologische Reichsanstalt* **17**: 1–112, Wien.
- KOSUGE, S. 1966. The family Triphoridae and its systematic position. – *Malacologia* **4**: 297–324, Ann Arbor/Mich.
- LAUBE, G. C. 1868. Die Faune der Schichten von St. Cassian. – *Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Denkschrift* **28**: 29–94, Wien.
- MARSHALL, B.A. 1977. The dextral triforid genus *Metaxia* (Mollusca: Gastropoda) in the south-west Pacific. – *New Zealand Journal of Zoology* **4**: 111–117, Wellington.
- 1978. Cerithiopsidae (Mollusca: Gastropoda) of New Zealand, and provisorial classification of the family. – *New Zealand Journal of Zoology* **5**: 47–120, Wellington.
 - 1980. The systematic position of *Triforis* DES-HAYES. – *New Zealand Journal of Zoology* **7**: 85–88, Wellington.
 - 1983. A revision of the Recent Triphoridae of southern Australia (Mollusca: Gastropoda). – *Records Australian Museum, Supplements* **2**: 1–119, Adelaide.
- PONDER, W.F. & WARÉN, A. 1988. Classification of the Caenogastropoda and Heterostropha – A list of the family group and higher category names. – [In:] PONDER, W.F. (ed.) *Prosobranch Phylogeny. Proceedings of a Symposium held at the 9th International Malacological Congress, Edinburgh, Scotland.* – *Malacological Review, Supplement* **4**: 88–128, Ann Arbor/Mich.
- RICHTER, G. & THORSON, G. 1975. Pelagische Prosobranchier-Larven des Golfes von Neapel. – *Ophelia* **13**: 109–185, Oslo.
- ROBERTSON, R. 1983. Observations on the life history of the wendletrap *Epitonium albidum* in the West Indies. – *American Malacological Bulletin* **1**: 1–12, Houston.
- 1985. Four characters and higher category systematics of gastropods. – *American Malacological Bulletin, Special Edition* **1**: 1–22, Houston.
- SCHRÖDER, M. 1991. Über die frühontogenetische Schale bei Schnecken aus Jura und Unterkreide. – *Dissertation, Hamburg.*
- SOHL, N.F. 1960. Archaeogastropoda, Mesogastropoda and Stratigraphy of the Ripley Owl Creek, and Prairie Bluff Formation. – *United States Geological Survey, Professional Paper* **331-A**: 1–151, Washington.
- 1964. Gastropods from the Coffee Sand (Upper Cretaceous) of Mississippi. – *United States Geological Survey, Professional Paper* **331-C**: 345–396, Washington.
- STURGEON, M.T. 1964. Allegheny fossil invertebrates from Eastern Ohio-Gastropoda. – *Journal of Paleontology* **38**: 189–226, Tulsa.

- WENZ, W. 1936. Gastropoda, Teil I. – [In:] SCHINDEWOLF, O.H. (ed.): Handbuch der Paläozoologie 6: 1–1639, Borntraeger, Berlin.
- ZARDINI, R. 1978. Fossili Cassiani. – 58 S., Cortina d'Ampezzo.
- 1980. Fossili Cassiani. – 16 S., Cortina d'Ampezzo.
 - 1985. Fossili Cassiani. – 16 S., Cortina d'Ampezzo.
- YOO, E. K. 1988. Early Carboniferous Mollusca from Gundy, Upper Hunter, New South Wales. – Records of the Australian Museum 40: 233–264, Sydney.

Annahme des revidierten Manuskripts durch die Schriftleitung am 31. 10. 1990.