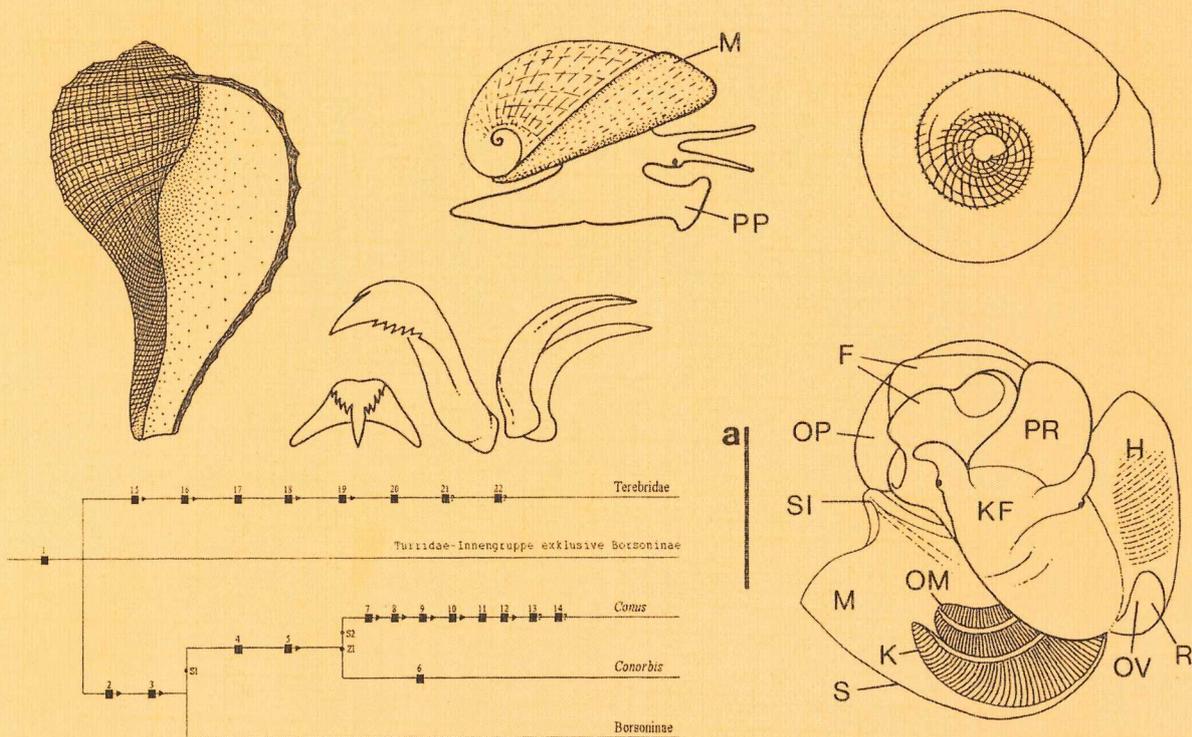


# BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN

Reihe E Band 32

Frank Riedel

## Ursprung und Evolution der „höheren“ Caenogastropoda



FU · TU · TFH

Berlin

2000

# **BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN**

**Reihe A: Geologie und Paläontologie · Reihe B: Geophysik · Reihe C: Kartographie  
Reihe D: Geoinformatik · Reihe E: Paläobiologie**

Herausgegeben von geowissenschaftlichen Instituten der Freien und der  
Technischen Universität Berlin sowie von der Technischen Fachhochschule Berlin

---

## **Reihe E: Paläobiologie**

Schriftleitung: Prof. Dr. Helmut Keupp, FU Berlin

Editorial Board:

Prof. Dr. B. Erdtmann, TU Berlin

Prof. Dr. B. Krebs, FU Berlin

Prof. h.c. Dr. W. Krutzsch, FU Berlin

Prof. Dr. J. Reitner, Georg-August-Universität Göttingen

Dr. R. T. Becker, Naturkundemuseum, Humboldt-Universität Berlin

---

ISBN 3-89582-077-6 · ISSN 0941-7338  
Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, FU Berlin  
Alle Rechte liegen beim Autor  
Druck: G. Weinert GmbH, Saalburgstraße 3, D-12099 Berlin

# Ursprung und Evolution der "höheren" Caenogastropoda

## Eine paläobiologische Konzeption

Frank Riedel

**Zusammenfassung:** Die "höheren" Caenogastropoden umfassen viele tausend rezente und fossile Arten. Ihre charakteristischen Gehäuse haben gewöhnlich einen hohen Wiedererkennungswert, sind häufige Elemente fossiler Ablagerungen und eröffnen damit ausgezeichnete Möglichkeiten neontologische und paläontologische Studien zu korrelieren. Das Ziel solcher Studien ist hier, Evolution nachzuzeichnen, um sie dann auch interpretieren und letztlich verstehen zu können. Es wurde ein tendenziell holistischer Arbeitsansatz gewählt, der die Synthese gehäusemorphologischer, anatomischer, molekulargenetischer, reproduktionsbiologischer, ökologischer und biogeographischer Daten in die zeitliche Dimension übersetzt und damit in den Kontext der Geodynamik stellt. Diese Vorgehensweise wird als paläobiologische Konzeption bezeichnet.

Im Ergebnis stehen folgende Erkenntnisse und darauf basierende Maßnahmen: die "höheren" Caenogastropoda sind sehr wahrscheinlich monophyletisch und werden als Überordnung Latrogastropoda nov. klassifiziert. Die Ordnung Neomesogastropoda ist paraphyletisch und Teile von ihnen repräsentieren die Stammgruppe der Ordnung Neogastropoda. Es zeigt sich, daß viele der neontologisch klar zu definierenden evolutiven Linien, ohne weitere paläontologische Studien, im systematischen Vakuum wurzeln. Die stammesgeschichtlichen Lücken können nun anhand von Merkmalsabgrenzung - nach "unten" und nach "oben" - definiert bzw. abstrahiert werden und als Phantombilder für zukünftige Recherchen dienen.

Auf Grundlage der phylogenetischen Analysen wurde eine weitreichende Revision der Klassifikation erforderlich und durchgeführt.

Der Ursprung der Latrogastropoda nov. könnte in einer Linie liegen, welche auch zu der Stammgruppe der Rissoidae führt. Letztere und die potentielle Latrogastropode *Maturifusus* traten erstmals im Jura in Erscheinung. Erste signifikante Radiationen der Latrogastropoda nov. gingen mit der postneokomen weltweiten Erwärmung und der entsprechenden Tropisierung der Tethys einher. Mit Beginn der Oberkreide differenzierten sich die Latrogastropoda infolge einer Reihe von Schlüsselinnovationen in ihre Hauptlinien. Die Wende vom Meso- zum Känozoikum spiegelt sich in der systematischen Entwurzelung der im Rezenten persistierenden Taxa wider; d.h. viele (noch genauer zu definierende) Stammlinien sind in der Erdneuzeit nicht mehr vertreten. Die weitere Evolution der Latrogastropoda nov. ist durch extreme Radiationen im Eozän und im Miozän geprägt. Die neogenen supragenerischen systematischen Einheiten zeigen bereits eine hohe Übereinstimmung mit rezenten Pendanten. Der relativ starke Wandel paläobiogeographischer Bezüge im Neogen korreliert also nicht mit evolutiven Innovationen von übergeordneter Bedeutung.

**Abstract:** The "higher" caenogastropods are represented by many thousand Recent and fossil species. Their characteristic shells can usually be well recognized and are frequently found particularly in marine Cenozoic deposits, thus offering excellent possibilities in respect of correlating neontological and palaeontological studies. Aim of such studies is here to trace evolution in order to obtain a basis for interpretation and actual insights respectively. A more or less "holistic" approach was chosen, which translates the synthesis of conchological, anatomical, molecular genetical, reproductive biological, ecological and biogeographical data into the past and thus regarding evolution in the context of geodynamics. This approach is labelled palaeobiological conception.

The different avenues of research led to the following results: the "higher" caenogastropods are very probably monophyletic and are classified as superorder Latrogastropoda nov. The order Neomesogastropoda is paraphyletic because it includes the stem lineage of the Neogastropoda. It becomes apparent that many of the evolutionary lineages, which can be well defined by neontological means, are not yet correspondingly recognized in the fossil record and therefore are rooted in a systematic vacuum. The phylogenetic gaps can be defined or considered respectively by analyzing the direction of the evolution of morphological characters, which e.g. allows the creation of hypothetical fossils, which can be searched for.

Based upon the phylogenetic analyses, the necessity of a far-reaching revision of the classification became evident and consequently was conducted.

The origin of the Latrogastropoda nov. could be found in a lineage, which also leads to the stem-lineage of the Rissoidae. The latter and the potential latrogastropod *Maturifusus* both appeared in the Jurassic for the first time. First significant radiations of the Latrogastropoda nov. correlated with the postneokomian global warming and corresponding tropical climate of the Tethys ocean. During the early Upper Cretaceous the Latrogastropoda nov. experienced key innovations which promoted the differentiation into their main lineages. The turn to the Cenozoic was accompanied by the systematic uprootal of taxa which persist in the modern fauna, which means that many stem-lineages (to be defined in detail) have not been detected in the Cenozoic. The Cenozoic evolution of latrogastropods is characterized by extreme Eocene and Miocene radiations. Neogene suprageneric systematic units show already great morphological correspondence with their Recent counterparts. Therefore the relatively strong change of palaeobiogeographic relations in the Neogene is not mirrored by principal evolutionary innovations.

**Anschrift des Verfassers:** Frank Riedel, Freie Universität Berlin, Institut für Paläontologie, Malteserstr.74-100, Haus D, D-12249 Berlin; Email: palaeont@zedat.fu-berlin.de

INHALTSVERZEICHNIS	Seite
<b>1. Einleitung</b>	<b>5</b>
1.1. Stand der phylogenetischen Forschung	5
1.2. Problemstellung und Zielsetzung	6
1.3. Danksagung	7
<b>2. Material, Methoden und Termini</b>	<b>8</b>
2.1. Material	8
2.2. Methoden	8
2.3. Termini und Abkürzungen	10
<b>3. Ein Abriß der Biologie der Neomesogastropoda und Neogastropoda</b>	<b>12</b>
<b>3.1. Naticoidea</b>	<b>12</b>
3.1.1. Naticidae	12
3.1.1.1. Verbreitung und Ökologie	12
3.1.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	13
3.1.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	16
<b>3.2. Cypraeoidea</b>	<b>18</b>
3.2.1. Cypraeidae	18
3.2.1.1. Verbreitung und Ökologie	18
3.2.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	19
3.2.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	22
3.2.2. Ovulidae	24
3.2.2.1. Verbreitung und Ökologie	24
3.2.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	24
3.2.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	26
<b>3.3. Lamellarioidea</b>	<b>27</b>
3.3.1. Triviidae	27
3.3.1.1. Verbreitung und Ökologie	27
3.3.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	28
3.3.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	31
3.3.2. Lamellariidae	32
3.3.2.1. Verbreitung und Ökologie	32
3.3.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	33
3.3.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	35
<b>3.4. Capuloidea</b>	<b>37</b>
3.4.1. Trichotropidae	37
3.4.1.1. Verbreitung und Ökologie	37
3.4.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	38
3.4.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	40
3.4.2. Capulidae	41
3.4.2.1. Verbreitung und Ökologie	41
3.4.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	41
3.4.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	42
<b>3.5. Calyptraeidea</b>	<b>43</b>
3.5.1. Calyptraeidae	43
3.5.1.1. Verbreitung und Ökologie	43
3.5.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	43
3.5.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	46

3.5.2. Hipponicidae	47
3.5.2.1. Verbreitung und Ökologie	47
3.5.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	48
3.5.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	49
<b>3.6. Laubierinioidea</b>	<b>51</b>
<b>3.6.1. Laubierinidae</b>	<b>51</b>
3.6.1.1. Verbreitung und Ökologie	51
3.6.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	51
3.6.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	52
<b>3.6.2. Pisanianuridae</b>	<b>53</b>
3.6.2.1. Verbreitung und Ökologie	53
3.6.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	53
3.6.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	54
<b>3.6.3. Haloceratidae</b>	<b>54</b>
3.6.3.1. Verbreitung und Ökologie	54
3.6.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	55
3.6.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	55
<b>3.7. Cassoidea</b>	<b>56</b>
<b>3.7.1. Ranellidae</b>	<b>56</b>
3.7.1.1. Verbreitung und Ökologie	56
3.7.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	56
3.7.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	60
<b>3.7.2. Personidae</b>	<b>62</b>
3.7.2.1. Verbreitung und Ökologie	62
3.7.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	62
3.7.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	63
<b>3.7.3. Cassidae</b>	<b>64</b>
3.7.3.1. Verbreitung und Ökologie	64
3.7.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	64
3.7.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	68
<b>3.8. Ficoidea</b>	<b>69</b>
<b>3.8.1. Thalassocynidae</b>	<b>69</b>
3.8.1.1. Verbreitung und Ökologie	69
3.8.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	69
3.8.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	70
<b>3.8.2. Ficidae</b>	<b>70</b>
3.8.1.1. Verbreitung und Ökologie	70
3.8.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	71
3.8.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	73
<b>3.9. Cancellarioidea</b>	<b>73</b>
<b>3.9.1. Cancellariidae</b>	<b>73</b>
3.9.1.1. Verbreitung und Ökologie	73
3.9.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	74
3.9.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	76
<b>3.10. Conoidea</b>	<b>77</b>
<b>3.10.1. Conidae</b>	<b>77</b>
3.10.1.1. Verbreitung und Ökologie	77
3.10.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	78
3.10.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	81
<b>3.10.2. Terebridae</b>	<b>82</b>
3.10.2.1. Verbreitung und Ökologie	83
3.10.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	83
3.10.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	86
<b>3.10.3. Turridae</b>	<b>87</b>
3.10.3.1. Verbreitung und Ökologie	88
3.10.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	88
3.10.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	92
<b>3.11. Muricoidea</b>	<b>96</b>
<b>3.11.1. Muricidae</b>	<b>96</b>
3.11.1.1. Verbreitung und Ökologie	96
3.11.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	97
3.11.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	104
<b>3.11.2. Turbinellidae</b>	<b>106</b>
3.11.2.1. Verbreitung und Ökologie	106
3.11.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	107
3.11.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	111
<b>3.11.3. Buccinidae</b>	<b>112</b>
3.11.3.1. Verbreitung und Ökologie	112
3.11.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	113

3.11.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung inklusive Experiment	122
<b>3.11.4. Columbellidae</b>	<b>125</b>
3.11.4.1. Verbreitung und Ökologie	125
3.11.4.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	126
3.11.4.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	128
<b>3.11.5. Volutidae</b>	<b>129</b>
3.11.5.1. Verbreitung und Ökologie	130
3.11.5.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	131
3.11.5.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	134
<b>3.11.6. Olividae</b>	<b>135</b>
3.11.6.1. Verbreitung und Ökologie	135
3.11.6.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	136
3.11.6.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	139
<b>3.11.7. Harpidae</b>	<b>140</b>
3.11.7.1. Verbreitung und Ökologie	140
3.11.7.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	141
3.11.7.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	142
<b>3.11.8. Marginellidae</b>	<b>143</b>
3.11.8.1. Verbreitung und Ökologie	144
3.11.8.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	145
3.11.8.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	146
<b>3.11.9. Mitridae</b>	<b>147</b>
3.11.9.1. Verbreitung und Ökologie	147
3.11.9.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	147
3.11.9.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	151
<b>3.11.10. Volutomitridae</b>	<b>152</b>
3.11.10.1. Verbreitung und Ökologie	152
3.11.10.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	153
3.11.10.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	154
<b>3.11.11. Costellariidae</b>	<b>154</b>
3.11.11.1. Verbreitung und Ökologie	154
3.11.11.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie	154
3.11.11.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung	157
<b>4. Molekulare Systematik</b>	<b>158</b>
4.1. Auswertung der 16S mtDNA-Sequenzen	159
4.2. Auswertung der 18S rDNA-Sequenzen	161
4.3. Auswertung: 16S mtDNA- und 18S rDNA-Sequenzen synthetisiert	163
4.4. Diskussion	165
<b>5. Die Zeitachse der Evolution</b>	<b>165</b>
5.1. Die Anfänge der höheren Caenogastropoda	165
5.2. Radiationen in der Kreidezeit	167
5.3. Radiationen im Tertiär	169
<b>6. Phylogenetische Hypothesen</b>	<b>176</b>
6.1. Systematische Kompartimente	177
6.1.1. Simrothina	177
6.1.2. Troschelina und Ficoidea	179
6.1.3. Conidae und Terebridae	182
6.1.4. Muricidae, Harpidae und Turbinellidae	183
6.1.5. Buccinidae und Columbellidae	185
6.1.6. Volutidae, Marginellidae und Olividae	186
6.1.7. Mitridae und Costellariidae	188
6.2. Szenario der Evolution der "höheren" Caenogastropoda	189
6.3. Eine neue Klassifikation der "höheren" Caenogastropoda	194
<b>7. Literatur</b>	<b>196</b>
<b>Appendix 1: Taxonomische Liste der erwähnten Arten und Gattungen</b>	<b>225</b>
<b>Appendix 2: Herkunft des zitierten bearbeiteten Materials</b>	<b>234</b>
<b>Appendix 3: Tafelabbildungen</b>	<b>Tafel 1-21</b>

## 1. Einleitung

Warum ausgerechnet die Stammesgeschichte der "höheren" Caenogastropoda erforschen? Was für den Außenstehenden wie ein hochspezielles Thema anmutet, ist für Malakozoologen ein weites, kaum zu überschauendes Arbeitsfeld. Die Zahl der rezenten Arten liegt irgendwo zwischen 10000 und 20000, zu denen einige tausend fossile Pendanten addiert werden können.

Die "höheren" Caenogastropoda tragen oftmals auffällige bis spektakuläre Gehäuse, an denen weder Sammler noch Wissenschaftler ohne weiteres vorbeisehen können. So haben auch die meisten Schneckenforscher schon wissenschaftlich mit ihnen gearbeitet, was sich in einer gewaltigen Anzahl entsprechender Publikationen widerspiegelt. Außer vielleicht für ein paar Spezialisten scheinen die Zusammenhänge mit jeder zusätzlichen Publikation stärker zu verschwimmen, was sich nicht zuletzt daran zeigt, daß sich immer mehr Malakozoologen auf die Bearbeitung einiger weniger Familientaxa beschränken - nach dem Motto: weniger ist manchmal mehr. Folgt man dieser Ansicht prinzipiell, dann überläßt man den Erkenntnisgewinn, der sich aus übergeordneten Korrelationen und Konstellationen ergeben kann, den Theoretikern. Das kann nur zu einer müden Bilanz führen, da entsprechendes Detailverständnis in der Regel fehlt und oft falsche Generalisierungen die Folge sind.

Die Alternative soll hier vorgeführt werden: Der Spezialist sucht die systematische Breite und abstrahiert den Erkenntnisgewinn selbst. Die "höheren" Caenogastropoda sind nicht nur im Rezenten in nahezu allen marinen Ökosystemen zu finden, sondern repräsentieren bereits ab der oberen Kreidezeit häufige Elemente entsprechender Malakofaunen. Damit sind die externen Voraussetzungen gegeben, die gesteckten Ziele erreichen zu können (siehe 1.2.).

### 1.1. Stand der phylogenetischen Forschung

Primäre Vergleichsbasis sämtlicher moderner phylogenetischer Betrachtungen ist die Arbeit von Johannes Thiele (1929), der in seinem "Handbuch der Systematischen Weichtierkunde" Gattungsdiagnosen der zu seiner Zeit bekannten rezenten "höheren" Caenogastropoda in einen breiten systematischen Kontext stellte und entsprechend klassifizierte. Die Caenogastropoda gliederten sich bei Thiele (1929) noch in Mesogastropoda und Stenoglossa (= Neogastropoda). Letztere wurden in die vier Überfamilien (Thieles "Stirps") Muricoidea, Buccinoidea, Volutoidea (inklusive Cancellariidae) und Conoidea (= Toxoglossa) differenziert.

Die Stammesgeschichte ergab sich beiläufig aus der Reihenfolge der Klassifikation, d.h. die Stenoglossa folgten auf die Cassoidea (= Doliacea in Thiele, 1929). Diese phylogenetische Skizze dominiert bis heute die Lehrbücher. Wenz (1938-44) ergänzte Thieles Zusammenstellung um zahlreiche fossile Taxa.

Die Klassifikation von Taylor und Sohl (1962) orientierte sich weitgehend an Thiele (1929) und Wenz (1938-44), mit dem hier relevanten Unterschied, daß die Mitridae (zuvor Volutoidea) als Mitracea gemeinsam mit den Conacea zu den Toxoglossa gestellt wurden. Hieraus ergab sich eine taxonomische Ungleichgewichtung, die dadurch aufgelöst wurde, daß die verbliebenen Stenoglossa (nach Thiele, 1929) ihren Namen behielten und unter dem gemeinsamen Dach Neogastropoda den Toxoglossa gleichberechtigt gegenübergestellt wurden (Taylor & Sohl, 1962).

Diese "Hypothesen" zur Phylogenese der "höheren" Caenogastropoda wurden durch Ponder (1973a) im Rahmen seiner Suche nach dem Ursprung der Neogastropoda radikal in Frage gestellt. Der neue Ansatz spiegelte sich in seiner Klassifikation wider, in welcher Ponder (1973a) die drei stenoglossen Überfamilien in den Muricoidea zusammenführte, und zwar unter Herausnahme der Cancellariidae, die ebenfalls Überfamilienstatus (vergl. Olsson, 1970) erhielten sowie unter Eingliederung der Mitridae, die er nicht als toxoglossen Schnecken ansah. Die Neogastropoda setzten sich also aus Muricoidea, Cancellarioidea und Conoidea zusammen. Die nach Ponder (1973a) monophyletischen Neogastropoda wurden nun nicht mehr von neotaenioglossen Caenogastropoda (z.B. Cassoidea) hergeleitet, sondern alternativ von Archaeogastropoda oder "niederen" Caenogastropoda, speziell den hauptsächlich paläozoischen Subulitoidea (siehe Wenz, 1938-44; vergl. Nützel, 1998). Die erste Alternative wurde von Haszprunar (1988) widerlegt, der nachwies, daß die Caenogastropoda monophyletisch sind. Die verbliebene Hypothese wird von Ponder (mündliche Mitteilung, 1998) weiterhin vertreten.

Haszprunar (1988) analysierte die Großtaxa (Überfamilien und höher) der Gastropoda und postulierte eine phylogenetische Hypothese, die einen gemeinsamen Ursprung der "höheren" Caenogastropoda für möglich hält und in der die Neogastropoda aus den neotaenioglossen Caenogastropoda hervorgehen. Taylor und Morris (1988) synthetisierten neontologische und paläontologische Daten, um die Phylogenese der Neogastropoda skizzieren zu können. Die Schlüsselrollen spielten bei Taylor und Morris (1988) die mesozoischen Purpurinidae, die als mögliche Schwestergruppe der Neogastropoda angesehen wurden und die Columbelloidea (vergl.

Kapitel 5), welche die Autoren als Stammgruppe sowohl der Cypraeoidea als auch der Cassoidea diskutierten. In der Klassifikation moderner Neogastropoda folgten Taylor und Morris (1988) der Gliederung von Ponder (1973a) und plädierten für die Monophylie des Taxons. Der Ursprung der "höheren" Caenogastropoda wurde nicht gesucht.

In einer paläobiologischen Konzeption definierten Bandel und Riedel (1994) einen Teil der neotaenioglossen Caenogastropoden als Neomesogastropoda, mit den evolutiven Hauptlinien Simrothina und Trochelina. Bandel (1997) vermutete einen gemeinsamen Ursprung von Neomesogastropoda und Neogastropoda in der Unterkreide.

Auf der Basis anatomischer Merkmale, insbesondere der vorderen Nahrungstrakte, wagte Kantor (1996) eine systematische Neubewertung der Neogastropoda und klassifizierte diese in die fünf Großtaxa Cancellarioidei, Conoidei, Olivellidoidei, Pseudolividoidei und Muricoidei. Die Monophylie der Neogastropoda sah Kantor bestätigt, ohne einen Außengruppenvergleich, z.B. mit den Neomesogastropoda vorgenommen zu haben. Paläontologische Daten wurden von Kantor (1996) nicht berücksichtigt.

Ponder und Lindberg (1997) entwarfen für die Gastropoda stammesgeschichtliche Hypothesen nach dem Hennig'schen Prinzip der phylogenetischen Systematik (Hennig, 1950). Bezüglich der "höheren" Caenogastropoda demonstrierende Aussagen wie "Neogastropods are well defined, ..." und "Most neotaenioglossan superfamilial groupings have not been included in the analysis" (Ponder & Lindberg, 1997), daß Thieles (1929) Ableitung der Neogastropoda aus den "höheren" neotaenioglossen Gastropoden gar nicht getestet wurde. Nach dem Modell von Ponder und Lindberg (1997) repräsentieren Muricidae und Conoidea Schwestergruppen, die gemeinsam das Adelphotaxon der Buccinidae bilden. Direkt basal dazu stehen die Ranellidae (Cassoidea). Weitere hier relevante Familientaxa wurden nicht in die Analyse integriert.

In den letzten Jahren erschien eine Reihe molekularsystematischer Arbeiten, in denen "höhere" Caenogastropoda involviert sind (siehe Kapitel 4). Eine phylogenetische Hypothese für die Neogastropoda auf Basis von 18S rDNA und Cytochrom-c-Oxidase-I legten Harasewych et al. (1997) vor, mit dem Ergebnis, daß Muricoidea und Buccinoidea monophyletische sowie Volutoidea und Conoidea paraphyletische Taxa repräsentieren. Cancellarioidea wurden nicht analysiert, die Schwestergruppe der Neogastropoda nicht gesucht.

Auf die hier skizzierten wichtigsten Arbeiten zur Thematik wird noch einmal in den Kapiteln "Molekulare Systematik" und "Phylogenetische Hypothesen" eingegangen.

**Fazit:** Die Stammesgeschichte der "höheren" Caenogastropoda ist weitgehend ungeklärt, was damit korreliert, daß ein holistischer Forschungsansatz bisher fehlt. In keiner Studie wurden neontologische (einschließlich Molekulare Genetik) und paläontologische Befunde umfassend und konsequent synthetisiert.

## 1.2. Problemstellung und Zielsetzung

Die Existenz einer riesigen Anzahl von Publikationen, die sich mit "höheren" Caenogastropoda befassen impliziert, daß eine entsprechende Datenfülle lediglich einer umfassenden, holistischen Analyse unterworfen werden muß, um die Stammesgeschichte dieser Schnecken zu erschließen. Hier steht jedoch einerseits die Relativität bestimmter Parameter im Wege, und andererseits gibt es trotz der Datenfülle noch essentielle Erkenntnislücken, die nur durch weitere Forschung geschlossen werden können.

Relative Merkmalsbewertungen - z.B. "lange Proboscis" oder "große Speicheldrüse" - sind ohne entsprechende Dokumentation nicht vergleichbar und machen eine interne Objektivierung der Daten unabdingbar, will man nicht prinzipiell auf sie verzichten. Dieses ist das Grundmotiv, warum zu den meisten Familientaxa eigene anatomische Untersuchungen durchgeführt wurden.

Unter Zoologen ist die Ansicht verbreitet, daß zahlreiche Gehäusetypen der Gastropoden konvergent entstanden sind; d.h. auf der Basis von Gehäusemerkmalen allein wäre demnach eine phylogenetische Analyse nicht möglich. Hier soll gezeigt werden, daß eine konsequent ontogenetische Betrachtung der Gehäuse Merkmalskomplexe erschließt, die in der Regel zur Auflösung vermeintlicher Konvergenzen führen. Die Konsistenz solcher Gehäusemerkmale wird durch korrelierte Merkmale insbesondere der Weichkörper aufgezeigt. Beispielhaft sei der Mantelrandtentakel olivider Schnecken genannt, dessen Ausformung mit der charakteristischen Eintiefung der Gehäusesutur korreliert (siehe 3.11.6.).

Der Nachweis, daß Gehäusemerkmale mit anatomischen, reproduktionsbiologischen und ökologischen Parametern korrelieren, ist Grundvoraussetzung für eine erfolgreiche Translation aktueller Erkenntnisse in die Vergangenheit. Die Synthese neontologischer und paläontologischer Daten wird hier als paläobiologische Konzeption bezeichnet und steht für die vierdimensionale Betrachtung der Evolution.

Die Erforschung der Phylogenese der "höheren" Caenogastropoda erlaubt bzw. erfordert teilweise sogar die Verknüpfung von Momentaufnahmen zu Prozessen. Die stratigraphische Abfolge läßt einerseits die Lesrichtung der Evolution (inklusive Heterochronie) besser oder überhaupt erkennen und andererseits können z.B. die relativen molekularen Alter kalibriert werden. Phylogenetische Regeln wie die von Dollo (in der Evolution einmal verlorengegangene Strukturen oder Funktionen können nicht erneut erworben werden) oder von Cope (stetige Größenzunahme in phylogenetischen Reihen) werden falsifizierbar.

Eine breit angelegte, möglichst holistische Aufarbeitung der Phylogenese erlaubt es z.B. auch, iterative Evolution, Homoplasien oder Extremevolution deutlicher zu kennzeichnen. Die Problematik sowohl der Extremevolution als auch der Pöcilogenie wird in einem Experiment mit UV-Strahlung angekratzt, welche einen natürlichen Umwelt- und potentiellen Steuerungsfaktor der Evolution repräsentiert.

Getestet werden soll hier auch, welchen Einfluß die Geodynamik auf die Paläobiogeographie der "höheren" Caenogastropoda nahm und wie sich die großen Faunenschnitte (u.a. an der Wende von der Kreidezeit zum Tertiär) in deren Evolution widerspiegelten.

Das übergeordnete und von der Thematik unabhängige Ziel ist es, dieser Studie einen falsifizierbaren Charakter zu verleihen, indem der Datensatz entsprechend klar präsentiert wird. Es soll möglich sein, die "Phylogenetische Hypothesen" ohne großen Aufwand zu testen, und das schließt den potentiellen Entwurf alternativer Hypothesen ein - entweder auf Basis des hier zur Verfügung gestellten Datensatzes oder unter gezielter Erweiterung desselben.

### 1.3. Danksagung

In der Hoffnung mich bei Gelegenheit einmal revanchieren zu können, bedanke ich mich bei Klaus **Bandel** (Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg) für viele gemeinsame Forschungsaktivitäten, Diskussionen und Überlassung von Material; Dietmar **Blohm** (Zentrum für Umweltforschung und Technologie der Universität Bremen) für die Kooperation bei den molekulargenetischen Arbeiten; Annie **Dhondt** (Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brüssel) für den Zugang zur paläontologischen Sammlung und Ausleihe von Material; Theo **Engeser** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für die Mitarbeit bei Konstanze Stehr (s.u.); Hanne **Glowa** (Institut für Angewandte Geowissenschaften der Technischen Universität

Berlin) für einen Teil der Photoabzüge; Uwe **Gloy** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für die Unterstützung bei der Anwendung von Computerprogrammen; Petra **Großkopf** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für die digitale Nachbearbeitung von Abbildungen; Stefan **Hain** (OSPARCOM, London) für die Überlassung einiger Photographien; Bernhard **Hausdorf** (Zoologisches Institut und Museum der Universität Hamburg) für die Ausleihe von Material; David **Herbert** (Natal Museum, Pietermaritzburg, Südafrika) für die Überlassung von Material; Ute **Heyer** (ehemals Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für die Unterstützung raster-elektronenmikroskopischer Arbeiten; Arie **Janssen** (ehemals Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Niederlande) für den Zugang zur paläontologischen Sammlung und Ausleihe von Material; Paul **Jeffery** (Natural History Museum, London) für den Zugang zur paläontologischen Sammlung und Überlassung von Material; Helmut **Keupp** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin), nicht nur für die Gewährung größtmöglicher Freiheiten, sondern auch für aktive Unterstützung, wann immer sie notwendig war; Rolf **Kohring** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für seine Hilfe bei der Drucklegung dieser Arbeit; Annette **Kossler** (Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg) für redaktionelle Unterstützung, insbesondere bei dem Layout; Bruce **Marshall** (National Museum of New Zealand, Wellington) für seinen Einsatz zur Beschaffung des lebenden Fossils *Thalassocyon*; Praynesh **Moorthy** (Marine Biological Station Porto Novo, Tamil Nadu, Indien) für die gezielte Aufsammlung gewünschter Gastropoden und entsprechenden Transport nach Berlin; Noel **Morris** (Natural History Museum, London) für den Zugang zur paläontologischen Sammlung und Diskussionen; Wolfgang **Müller** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für einen Teil der Photoabzüge; Bettina von **Rützen** (Institut für Paläontologie der Universität Würzburg) für die Überlassung von Material; Andreas **Scharenberg** (Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg) für die Präparation der UV-bestrahlten Embryonen und einiger Larvalstadien; Gerd **Schreiber** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für präparative Tätigkeiten an Gehäusen; Michael **Schudack** (Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin) für Diskussionen und Ratschläge; Rainer **Söller** (Zentrum für Umweltforschung und Technologie der Universität Bremen) für die Koordinierung und Durchführung der molekulargenetischen Arbeiten;

Konstanze **Stehr** (Bibliothek Fachbereich Geowissenschaften der Freien Universität Berlin) für Hinweise auf relevante Literatur und insbesondere für die Redigierung des Manuskripts; Claudia **Taebel** (ehemals Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg) für das Photographieren einiger fossiler Gehäuse; Horst **Weikert** (Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg) für die Überlassung von Material - und bei allen Personen und Institutionen, die in indirekter Weise zum Erfolg des Unternehmens beigetragen haben.

Die **DEUTSCHE FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT** förderte die vorliegende Arbeit im Rahmen der Projekte Ba 675/14 und Ri 809/2.

## 2. Material, Methoden und Termini

### 2.1. Material

Eine alphabetische Auflistung der abgebildeten Taxa im Kontext ihrer Sammlungskordinaten erscheint im Appendix 2. Diese Informationen werden hier einerseits ergänzt und zwar um die Fossilfundstellen aus denen Material untersucht, jedoch im folgenden nicht dokumentiert ist und andererseits im Hinblick auf die Erläuterungen zu den angewendeten Methoden einleitend zusammengefaßt.

Rezentmaterial: Die meisten der hier untersuchten Schnecken (siehe Appendix 2) stammen von eigenen Aufsammlungen: Neuseeland mit Schwerpunkt Otago (Portobello Marine Station) - Oktober/November 1990; Australien mit Schwerpunkt Heron Island und Lizard Island - Dezember 1990 bis Februar 1991; Bali (Indonesien) - März 1991; Cebu (Philippinen) - Februar/März 1994; Bretagne - Juli/August 1996; Bahamas mit Schwerpunkt Eleuthera - März 1997; Isla de Margarita (Venezuela) - November 1997.

Materialergänzungen erfolgten durch folgende Kollegen: David Herbert (Pietermaritzburg) stellte eine vor der Küste Natal's (Südafrika) genommene Schillprobe zur Verfügung. Praynesh Moorthy (Porto Novo) brachte von Fischern vor der Küste Tamil Nadus (Indien) gefangene Gastropoden in Alkohol fixiert nach Berlin. Horst Weikert (Hamburg) gestattete die Bearbeitung von Larvalhäusen aus Planktonfängen der Meteorfahrt 1987 (Rotes Meer, Fahrtabschnitt 5/5). Bettina von Rützen (Würzburg) stellte Gehäuse von Neogastropoden aus dem Bathyal des Roten Meeres zur Verfügung. Klaus Bandel (Hamburg) überließ einen *Capulus ungaricus*, den er im Mittelmeer (bei Banyuls) aufgegriffen hatte. Bernhard Hausdorf (Hamburg) verließ die cancellariide *Solatia* cf. *piscatoria*. Bruce Marshall (Wellington) besorgte

aus dem "Museum of Victoria" (Australien) Individuen von *Thalassocyron tui* (Ficoidea).

Der Materialbezug bzw. der Ursprung phylogenetisch analysierter DNA-Sequenzen wird im Kapitel "Molekulare Systematik" im direkten Kontext der Auswertung tabellarisch präsentiert.

Fossilmaterial: Gastropoden aus nordamerikanischen Ablagerungen wurden von Klaus Bandel (Hamburg) in Zusammenarbeit mit David Dockery (Jackson/Mississippi) aufgesammelt und stammen aus dem oberen Campan und dem Maastricht (Selma Group) von Mississippi und Tennessee (Coffee Sand, Owl Creek Formation, Ripley Formation\*), dem Paleozän von Matthew's Landing\* (Alabama, Midway Group) und dem Eozän von Jackson (Mississippi).

Aus europäischen Ablagerungen untersuchte Gastropoden stammen aus dem Lower (Apt/Alb) und Upper (Alb) Greensand (Großbritannien; Sammlung Natural History Museum); aus den campanischen Grünsanden von Vaals, dem Thanet von Mons (beide Belgien; Sammlung des Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen in Brüssel); aus dem Eozän des Pariser Beckens (Sammlung des Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden), speziell der Lokalitäten Chateaurouge\*, Daméry\*, Fercourt\*, Fleury\*, Grignon\* (alle Lutet), Gan\* (?Ypres/Lutet) und St. Gobain\* (Ypres) sowie aus den Barton Beds von Alum Bay (Großbritannien; Sammlung des Nationaal Natuurhistorisch Museum und vom Natural History Museum überlassenes Material).

Die auf den Tafeln 17-21 dokumentierten Gehäuse stammen von den mit einem Asteriskus (\*) gekennzeichneten Lokalitäten.

### 2.2. Methoden

Lebendbeobachtungen: Aut- und Synökologie vieler Gastropoden wurden auf zahlreichen Tauchgängen insbesondere im Rahmen der Materialaufsammlungen (siehe 2.1.) beobachtet. Zusätzlich wurden jeweils vor Ort viele später zu fixierende Tiere zuvor eine Zeitlang in Aquarien gehalten, systematisch beobachtet und oftmals auch ihr Verhalten getestet.

Planktonfänge und frisch aus Eikapseln geschlüpfte Embryonen konnten auf allen Sammelreisen mit Hilfe von Binokularen untersucht werden. Photoaufsätze zur entsprechenden Dokumentation standen nur an der Lizard Island Research Station (Australien) und der Station Biologique Roscoff (Bretagne) zur Verfügung.

Fixierung der Weichkörper: Schnecken aller ontogenetischer Stadien wurden gewöhnlich in einer zu

Meerwasser isotonischen MgCl-Lösung betäubt, um eine Retraktion der Tiere in ihr Gehäuse während des Fixierungsvorganges zu verhindern oder zumindest abzuschwächen. Ein Teil der Schnecken wurde in 5-10%iger Formaldehyd-Lösung fixiert, die meisten jedoch - insbesondere im Hinblick auf molekulargenetische Untersuchungen - in etwa 70 bis 94%igem Äthanol. Zur Untersuchung am Rasterelektronenmikroskop vorgesehene Embryonen und Larven wurden für 3-6 Stunden in 2.5% Seewasserglutaraldehyd fixiert.

Anatomie: Die Gehäuse wurden mit Hilfe eines Schraubstockes schonend zerznackt, so daß die Weichkörper mehr oder weniger unbeschädigt entnommen werden konnten. Anatomische Skizzen wurden unter Zuhilfenahme eines Binokulars (Wild) mit Zeichenspiegel angefertigt. Radulae und Kiefer wurden gewonnen, indem komplette Buccalmassen herausgetrennt und in eine etwa 15-20%ige KOH-Lösung überführt wurden. Nach der weitgehenden Auflösung des Gewebes wurden die Hartteile entnommen, in 35%igem Wasserstoffperoxid gereinigt und in Eppendorfgläsern in 94%igem Äthanol zur weiteren Verwendung aufbewahrt.

Gehäuse: Fossile Gehäuse wurden in Wasserstoffperoxid (etwa 10%ig) vorgereinigt und dann ebenso wie ihre rezenten Pendanten im Ultraschallbad endgereinigt. Intakte Protoconche an größeren rezenten Adultgehäusen wurden abgesägt, um sie rasterelektronenmikroskopisch untersuchen zu können. In den convoluten Adultgehäusen von *Cypraea* (Cypraeoidea) und *Trivia* (Lamellarioidea) versteckte Protoconche wurden teilweise herauspräpariert. Eine Reihe von Gehäusen wurden entlang ihrer Spindel aufgesägt, um den Verlauf von Columellarfalten zu erkennen.

Experiment UV-Strahlung: Die Durchführung erfolgte an der Station Biologique Roscoff. Versuchsobjekte waren Embryonen in den Eikapseln von *Nassarius reticulatus* (Buccinidae). Die Eikapseln wurden durch Absammeln von der Braunalge *Fucus serratus* (Fucaceae) im Gezeitenbereich und von in Aquarien abbleichenden Tieren erhalten.

Die lateral abgeflachten, etwa 5 mm hohen, 4 mm breiten und 1 mm dicken Eikapseln wurden jeweils in zwei stabile, durchsichtige, ebenbödige Plastikschachteln überführt. Die Schachteln wurden mit 0.6 bzw. 1.1 cm Meerwasser aufgefüllt, so daß die Eikapseln mit 0.5 bzw. 1 cm Wasser überdeckt waren. Der zweite definierte Abstand, zwischen Objekt und Strahlungsquelle, betrug 3.5 bzw. 6 cm.

Als Strahlungsquellen standen eine neoLab-UV-Handlampe Type 6 (6 Watt Leistung) und eine neoLab-UV-Handlampe Type 12 (12 Watt Leistung)

mit jeweiligen Wellenlängen von 254 nm bzw. 366 nm (umschaltbar) zur Verfügung. Da keine entsprechenden Versuche publiziert waren, mußte die Wirkung der UV-Strahlung auf die intrakapsulären Embryonen in Testreihen erst herausgefunden werden. Unter Zuhilfenahme von Zeitschaltuhren wurden die Eikapseln anfangs sehr kurz (30 Minuten) bzw. sehr lang (24 Stunden) bestrahlt und keine bzw. eine komplett letale Wirkung beobachtet.

Die gewünschte Konstellation, daß einige Embryonen im Strahlungsschatten anderer unbeschädigt bleiben und den Dotter anderer, beschädigter Embryonen fressen (Abb.T6/13,14), wurde nach 5.5 Stunden Strahlungsdauer mit einer Wellenlänge von 254 nm, einer Leistung von 12 Watt, einem Abstand zwischen Objekt und Strahlungsquelle von 6 cm und einer Wasserbedeckung der Eikapsel von 1 cm erreicht. Drei Tage nach der Bestrahlung wurden die Embryonen fixiert (Abb.T6/13).

Rasterelektronenmikroskopie: Etwas aufwendiger war nur die Vorbereitung der embryonalen und larvalen Weichkörper. Die in Seewasserglutaraldehyd fixierten Stadien wurden über eine Alkoholreihe dehydriert und mit Hilfe eines Exsikkators getrocknet. Um die Objekte letztendlich möglichst schadensfrei (z.B. ohne Risse) und sauber dokumentieren zu können, wurden zuvor Präparat-Behandlungskapseln der Firma Agar Scientific wie folgt eingesetzt: der Kapselboden wird mit einem Skalpell abgetrennt, der poröse Kapseldeckel dann abgehoben und eine etwa 5-7 mm durchmessende Öffnung hineingeschnitten. Auf die Innenseite des Deckels und dessen Ränder deutlich überragend, wird ein vorher zurechtgeschnittenes Stück ultrafeine Gaze (Maschenweite 20 µm) gelegt und dann zwischen Deckel und Kapsel eingeklemmt. Auf dieser Gaze liegend können dann die winzigen Objekte bequem gehandhabt und in die notwendigen chemischen Medien überführt werden (unpublizierte Methode von A. Scharenberg).

Sämtliche Präparate - Gehäuse, Radulae, Kiefer, getrocknete Weichkörper - wurden auf mit graphitischen Leit-Tabs (Firma Plano) beklebte Probensteller überführt. Radulae wurden größtenteils einen dünnen Draht (Gitarrensaiten) überquerend befestigt, um dort eine Biegung des Radulabandes und eine Aufrichtung der Zähne, ähnlich wie beim lebenden, fressenden Tier zu erhalten. Relativ große Gehäuse wurden zur besseren Ableitung der Elektronen zusätzlich mit einem Kohlenstoffkleber (Leit-C, Firma Plano) am Probensteller befestigt.

Je nach Objekt wurden die Proben 3-6 Minuten mit Gold beschichtet und mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskopes der Firma Cambridge untersucht und dokumentiert.

**Vermessungen:** Weichkörper wurden auf Millimeterpapier gelegt, um die absoluten Maße zu erhalten. Insbesondere Organlängen wurden mit einem 1 mm breiten Millimeterpapierstreifen aufgenommen, der aufgrund seiner geringen Breite biegsam genug ist, auch gekrümmte Organe wie z.B. den Penis direkt zu vermessen.

Parameter der am Rasterelektronenmikroskop untersuchten Objekte wurden anhand von Video-prints und Photographien aufgenommen. Zur Errechnung absoluter Dimensionen wurden die entsprechend dokumentierten Maßstablinien benutzt bzw. morphologische Elemente direkt ausgezählt (u.a. Radulazahnreihen). Windungszahlen und Höhen der Protoconche wurden nach Riedel (1995: Fig. 1) ermittelt.

**Molekulargenetische Untersuchungen: DNA-Extraktion:** Es wurde die Chelex-Methode nach Walsh et al. (1991) mit folgenden Modifikationen angewendet. In der Regel wurden Teile des jeweiligen Schneckenfußes in winzige Teile zerlegt und in ein mit 0.5 ml autoklavierter 5%iger Chelex-100-Lösung (Biorad/München) gefülltes 1.5 ml Reaktionsgefäß überführt. Dann wurden 25 µl DTT (100 mM; Böhringer/Mannheim) und 20 µl Proteinase K (20 mg/ml; Böhringer) zugeführt und die Mischung für 1-3 Stunden bei 52 °C (Thermoblock; Eppendorf/Hamburg) inkubiert und dabei geschüttelt (1000 rpm). Die Abtrennung der Chelex Resinattropfen erfolgte mit Hilfe einer Mikrozentrifuge (1 min bei 12000 g). Das Resinat verblieb als Kügelchen am Boden des Reaktionsgefäßes, während die DNA aufschwamm. Die DNA wurde entweder direkt für die Polymerase-Kettenreaktion (PCR) eingesetzt oder bei minus 20°C zwischengelagert.

**Primer und PCR:** Die für die PCR und direkte Sequenzierung von PCR-Produkten benutzten Primer wurden von der Firma Pharmacia Biotech bereitgestellt (hergestellt von Genosys; Cambridge/UK). Primer, Zusammensetzung der Standard-PCR und Durchführung thermischer Zyklen zur PCR-Bestimmung sind in Söller und Riedel (1999) beschrieben.

**DNA-Sequenzierung:** Die direkte Sequenzierung der PCR-Fragmente erfolgte mit dem "PRISM ReadyReactionDyeDeoxy Terminator AmpliTaqFS-Kit", den Anwendungsvorgaben des Herstellers (PE-Applied Biosystems/Weiterstadt) folgend. Zyklische Sequenzierung erfolgte in insgesamt 25 Zyklen (siehe Söller & Riedel, 1999). Elektrophoretische Trennung und Online-Analyse der Sequenzreaktionen wurden mit einem automatischen Sequenzierer (ABI 377) auf Polyacrylamid-

Gel (LongRanger; FMC Bioproducts, Biozym/Oldendorf) durchgeführt. Die DNA-Sequenzen wurden in die EMBL Datenbank gestellt (für Zugriffscodes siehe Söller & Riedel, 1999).

**Phylogenetische Analyse:** DNA-Sequenzen wurden mit Hilfe des Programms MEGALIGN (Lasergene, DNASTAR) linear ausgerichtet ("aligned"). Die Sequenzen wurden dann hinsichtlich ihrer durchschnittlichen Nukleotid-Zusammensetzung, ihrer paarweisen Verhältnisgleichungen von Transitionen zu der absoluten Anzahl der Basensubstitutionen und der paarweisen genetischen Distanzen mit dem Programm PAUP (Testversion 4.0d64; Swofford, unpubliziert) kalkuliert. Eine Überprüfung der Daten erfolgte mit dem Programm MEGA (Version 1.01; Kumar et al., 1993). Die prinzipielle Indikation für die Existenz phylogenetischer Information in den DNA-Sequenzen wurde durch Kalkulation der Asymmetrien und  $g_i$ -Werte (Hillis und Huelsenbeck, 1992) eines nach dem Zufallsprinzip ausgewählten Satzes von  $10^6$  Kladogrammen erhalten (Option "Evaluate Random Trees" in PAUP).

Die Konstruktion der Kladogramme erfolgte entweder mit MEGA und PAUP (Distanzbäume) oder ausschließlich mit PAUP (Parsimoniebäume). Die für die "Neighbor-Joining-Trees" (siehe Saitou & Nei, 1987) benötigten Matrizen der paarweisen genetischen Distanzen wurden über die absolute Anzahl der Substitutionen erhalten, oder geschätzte genetische Distanzen wurden mit Hilfe der Tamura-Nei-Gleichung (Tamura & Nei, 1993) statistisch korrigiert (u.a. Rückmutationen).

Die Robustheit der Kladen (Distanz- und Parsimoniebäume) wurde in PAUP mit einer Bootstrap-Analyse (Felsenstein, 1985) getestet (1000 Replikationen) (für weitere methodische Details siehe Söller & Riedel, 1999 und Kapitel 4).

### 2.3. Termini und Abkürzungen

Da einige der in den folgenden Kapiteln benutzten Termini in der Literatur in unterschiedlicher Bedeutung verwendet werden, erfolgen hier entsprechende Definitionen:

**Columellarzähnen:** skulptuelles Element, das weitgehend auf die Aperturinnenlippe beschränkt ist;

**Columellarfalte:** skulptuelles Element, das leistenartig von ontogenetisch älteren Abschnitten der Columella zur Aperturinnenlippe verläuft;

**Embryogenese:** die ontogenetische Phase von der ersten Zellteilung bis zum Schlupfzeitpunkt;

**Embryonalgehäuse:** das vom Embryo während des Schlupfzeitpunktes getragene Gehäuse;

**Embryonalschale:** die Schale, die während der Embryogenese sekretiert wird;

**Holokapsuläre Frühontogenese:** die Metamorphose findet vor dem Schlüpfen aus der Eikapsel statt;

**Kommissur:** wird hier benutzt für die in der Regel kurzen Nervenverbindungen zwischen Ganglien gleicher Art, also den Cerebralganglien einerseits und den Pedalganglien andererseits;

**Konnektiv:** mehr oder weniger lange Nervenverbindung zwischen Ganglien unterschiedlicher Art;

**Larvalgehäuse:** das während der Beendigung der Larvalphase, zum Zeitpunkt der Metamorphose getragene Gehäuse;

**Larvalphase:** ontogenetischer Abschnitt zwischen Schlupfzeitpunkt und Metamorphose; holokapsuläre Larven sind Teil der Embryogenese;

**Larvalschale:** während der Larvalphase sekretierte Schale;

**Ösophagusdrüse:** wird einheitlich für die große, unpaare Vorderdarmdrüse benutzt, inklusive der sogenannten Leiblein'schen Drüse, die sich nur graduell unterscheidet;

**Planktotropher Veliger:** Bezeichnung für einen Veliger, der einige Tage bis Monate frei umherschwimmt und dessen Metabolismus weitgehend auf externe Energiezufuhr angewiesen ist; der Gehäusezuwachs in dieser Phase ist mäßig bis sehr groß;

**Protoconch:** umfaßt bei Ontogenesen mit semiplanktischer oder planktotropher Phase die bis zur Metamorphose gebildete Schale; bei intrakapsulärer Metamorphose entspricht der Protoconch dem Embryonalgehäuse;

**Semi-planktischer Veliger:** Bezeichnung für einen Veliger, der Stunden bis wenige Tage frei umherschwimmt und dessen Metabolismus weitgehend auf eigene Dotterreserven zurückgreift; der Gehäusezuwachs in dieser Phase ist entsprechend gering;

**Teleoconch:** umfaßt bei Ontogenesen mit semiplanktischer oder planktotropher Phase nach der Metamorphose gebildete Schale; bei intrakapsulärer Metamorphose entspricht er der dem Embryonalgehäuse folgenden Schale.

Die Abkürzungen in den Abbildungen werden nur hier und nicht in den entsprechenden Legenden erklärt. Das alphabetische Abkürzungsverzeichnis steht allerdings zusätzlich als "Lesezeichen" zur Verfügung:

A = Auge  
AD = Albumendrüse  
AS = Akzessorische Speicheldrüse

B = Buccalmasse oder deren Lage  
BC = Bursa copulatrix  
BD = Bohrdrüse  
BS = Basalfortsätze des Siphos  
CG = Cerebralganglion  
DG = Drüsengang  
DK = Dotterkugeln  
EK = Eikapsel  
EP = Epiprobooscis  
F = Fuß  
FF = Fußfalte  
FT = Futtertasche  
GD = Gonodukt  
GK = Giftdrüsenkomplex  
H = Hypobranchialdrüse  
HZ = Herz  
K = Kieme  
KD = Kapseldrüse  
KI = Kiefer  
KF = Kopf mit Fühlern  
KL = Kopflappen  
LF = linker Fühler  
LN = larvale Niere  
LV = Leiblein-Ventil  
M = Mantel  
MA = Magen  
MD = Mitteldarmdrüse  
MF = Mantelfalte  
MP = Metapodium  
MR = Mantelrand  
MS = Mantelsinus  
MT = Manteltentakel  
N = Niere  
NA = Nacken  
NR = Nervenring  
NT = Nahrungstrakt  
O = Ovarium  
OD = Ösophagusdrüse  
OM = Osphradium  
OP = Operculum  
OS = Ösophagus  
OV = Ovidukt  
P = Penis  
PDG = Pedalganglion  
PLG = Pleuralganglion  
PP = Propodium  
PPF = propodiale Fortsatz  
PPS = propodiale Siphos  
PR = Proboscis  
PRS = Proboscissack  
PS = Primäre Speicheldrüse  
PT = Prostata  
R = Rectum  
RA = Radula oder deren Lage  
RCS = Receptaculum seminis  
RF = rechter Fühler

RM	=	Retraktormuskel
RS	=	Radulasack
S	=	Schnitt
SBG	=	Subintestinalganglion
SC	=	Scaphoconch
SH	=	Schale
SI	=	Sipho
SP	=	Samengangporus oder -papille
SPG	=	Supraintestinalganglion
SPS	=	Schnauze oder Pseudoproboscis
SR	=	Samenrinne
ST	=	Stomodeum
T	=	Testis
V	=	Visceralmasse
VE	=	Velum

### 3. Ein Abriss der Biologie der Neomesogastropoda und Neogastropoda

In diesem Kapitel werden Daten zu Biogeographie, Ökologie, Gehäusemorphologie, Anatomie und Ontogenie zusammengetragen. Die Struktur der Datensynthese soll insbesondere eine Korrelation anatomischer und schalenmorphologischer Merkmale erlauben und damit robuste aktualistische Grundlagen zur Interpretation fossiler Faunen schaffen.

Im folgenden werden besonders solche aus der Literatur abstrahierte und eigene Daten synthetisiert, die bereits in einer gewissen taxonomischen Breite erfaßt sind und damit auch eine ausreichende Vergleichbarkeit für phylogenetische Analysen gewährleisten. Merkmale, die nach dem derzeitigen Stand der Forschung noch systematisch ungeordneter Natur sind, z.B. Spermienstrukturen, werden hier nicht integriert, jedoch im Rahmen des Kapitels "Phylogenetische Hypothesen" in Betracht gezogen.

Die Klassifikation von Ponder und Warén (1988) dient weitgehend als taxonomischer Leitfaden der Datensynthese. Ausnahmen werden explizit angemerkt.

#### 3.1. Naticoidea FORBES, 1838

##### 3.1.1. Naticidae FORBES, 1838

##### 3.1.1.1. Verbreitung und Ökologie

Naticiden haben nahezu alle marinen Weichsedimente besiedelt, von den Tropen bis in die Polargeässer (u.a. Dell, 1990; Golikov & Sirenko, 1988; Thorson, 1936), vom Intertidal bis ins Abyssal. Einige Arten zeigen eine extreme Tiefentoleranz: z.B. 0-2000 m bei *Lunatia alderi* (Graham, 1988) oder 800-4900 m bei *Amauropsis sphaeroides* (Bouchet & Warén, 1993), welche zugleich die

maximal bekannte Tiefe der Familie belegt (siehe Anmerkung).

In Lokomotion befindliche Individuen gleiten, mit dem großen, durch Wasseraufnahme geschwollenen Fuß, über (dann vergleichsweise schnell) oder durch die oberen Zentimeter der Weichsubstrate. Hierbei legt sich das Propodium über den Kopfbereich, so daß ein Weichkörperkeil in Kriechrichtung entsteht, der die Bewegung durch das Sediment erleichtert (vergl. Trueman, 1968). Der horizontale Grabvorgang hinterläßt bei einigen Arten eine Spur an der Oberfläche (nach oben verdrängtes Sediment; vergl. u.a. Olividae), z.B. *Polinices mellosus* (eigene Beobachtungen), sehr viel häufiger jedoch nicht. Der Einströmsipho wird ebenfalls durch das Propodium geformt (1). Bei vielen Arten wird das Propodium, zusammen mit dem Metapodium, benutzt, um Teile des Gehäuses oder sogar das gesamte Gehäuse zu umhüllen - letzteres z.B. bei *Sinum perspectivum* (Meinkoth, 1995). Arten mit besonders großem Fuß sind teilweise nicht in der Lage, sich vollständig in das Gehäuse zurückzuziehen (eigene Beobachtungen).

Naticiden sind ausnahmslos Jäger, relativ spezialisiert auf Weichboden bewohnende Mollusken (Muscheln, Scaphopoden, Schnecken), jedoch durchaus opportunistisch innerhalb dieses Nahrungsspektrums. Selbst Artgenossen werden als Nahrung angenommen (Baur, 1992); laut Ziegelmeier (1954) jedoch kein Aas, laut Bandel (1976c) werden dagegen selbst tote Fische gefressen. Diatome Mollusken werden aufgrund ihrer relativen Unbeweglichkeit häufiger erbeutet als Schnecken. Die Beute wird im oder - weniger häufig - auf dem Sediment angegriffen, jedoch wohl immer im Sediment gefressen. Epibenthische Opfer werden mit dem Hinterfuß gepackt und in das Sediment gezogen (Hughes, 1985; Ziegelmeier, 1954).

Die Beute wird gewöhnlich angebohrt (siehe Anmerkung). Der Bohrvorgang erfolgt im Wechselspiel von Radula und Bohrdrüsenkomplex (Carriker, 1981). Die Löcher sind in der Regel kreisrund, bei dünneren Schalen auch oval (Ziegelmeier, 1954; eigene Beobachtungen) und können im Detail von denen der Muriciden unterschieden werden (siehe Abb.T21/15). Frisch metamorphisierte Naticiden sind sofort bohrfähig. Sehr wahrscheinlich ist sogar bereits der Veliger zum Anbohren von Larvalgehäusen in der Lage, da entsprechende Bohrlöcher dokumentiert werden können (Abb.T7/3).

Die große Tiefentoleranz mag damit zusammenhängen, daß Naticiden hauptsächlich endobenthisch leben, zudem blind (s.u.) und räuberisch sind und es deswegen für eine Art relativ unwichtig ist, ob sie im durchlichteten oder aphotischen Bereich lebt.

Muscheln, denen beim Schließen der Klappen ein Korkstreifen zwischen dieselben geklemmt wurde (Veneridae:

*Timoclea ovata*), sind von *Lunatia alderi* dennoch nicht durch den vorhandenen Öffnungsschlitz leergefressen, sondern ebenfalls angebohrt worden (eigene Versuche an der Biologischen Station Roscoff, 1996). Dieses steht in gewissem Kontrast zu den Ausführungen von Ziegelmeier (1954), der für *Lunatia nitida* schrieb, daß durch gezieltes Abtasten der Beute bereits vorhandene Zugänge zum Weichkörper gefunden werden und der Bohrvorgang dann entfällt. Da z.B. Scaphopoden kein Operculum besitzen, mit dem sie ihr Gehäuse verschließen könnten, also immer einen Zugang zum Weichkörper "anbieten", jedoch trotzdem angebohrt werden (u.a. Yochelson et al., 1983; eigene Beobachtungen), muß davon ausgegangen werden, daß es entweder eine gezielte Suche der Naticide nach bereits vorhandenen Öffnungen nicht gibt, sondern beim Einnehmen der optimalen Bohrposition diese zufällig entdeckt und dann wohl auch genutzt werden, oder bestimmte Öffnungen zwar gefunden, aber aufgrund ihrer Lage nicht genutzt werden

können, weil die Naticide das Opfer nicht entsprechend festhalten kann.

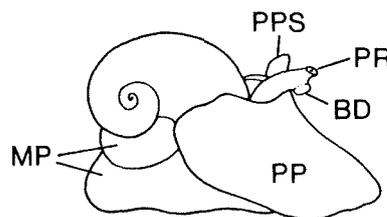


Abb.1: *Neverita josephinia* (nach Ankel, 1936).  
Ohne Maßstab.

### 3.1.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

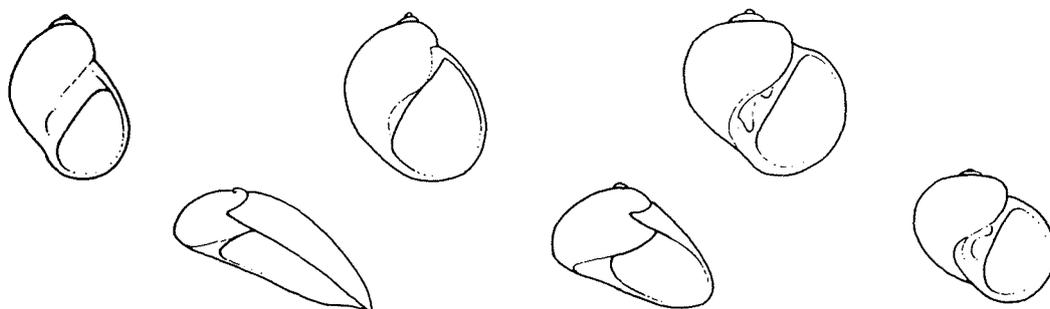


Abb.2: Gehäusetypen rezenter Naticidae. Ohne Maßstab.

**Adultgehäusemorphologie:** Die Höhen der dextralen Gehäuse liegen etwa zwischen 1 cm und 12 cm (Literatur: siehe Verbreitung). Die kleinsten Arten gehören zur Gattung *Natica*, die größten zu *Lunatia* (siehe Meinkoth, 1995). Die Gattungen werden insbesondere mit Hilfe der Mündungs- und Umbilikalmerkmale unterschieden. Die Gehäuseform reicht von ohrförmigen - *Simum* - über kugelige - viele *Natica*-Arten - bis hin zu konisch-eiförmigen Formen - *Polinices* (Abb.2). Die Columellarseite der Apertur ist häufig callös. Skulpturale Elemente der Schale fehlen oder es sind schwach ausgebildete Lirae vorhanden; eine Ausnahme bildet die Axialberippung bei *Stigmaulax sulcatus* (Abb.7/12). Die weitmündigen Formen sind vergleichsweise dünnschaliger als die engmündigen. Im Karbonatsand lebende Arten tendieren zu dickeren Schalen. Farbmuster treten relativ häufig auf, sind meist einfach, teilweise jedoch komplex.

*Cernina* (= *Globularia*) ist nach neueren Untersuchungen (Kase, 1998; Healy, mündliche Mitteilung, 1998) keine Naticidae.

**Anatomie: Übersicht:** Extrem großer, schwellfähiger Fuß mit gut entwickeltem Propodium und verbreitertem Metapodium (s.o.); Operculum kalkig

bei *Natica* s.l., ansonsten hornig, bei *Simum* reduziert; Augen fehlen; Bohrdrüse unterhalb der Unterlippe - bei *Simum* laut Haller (1892) fehlend, laut Carriker (1981) vorhanden; Mantelhöhle flach und kurz; Eingeweidesack relativ klein.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat; sehr lang und breit, mit relativ hohen, im Längsschnitt etwa dreieckigen, beigefarbenen Lamellen bei *Natica* (s.u.; Haller, 1892); flachere Lamellen bei *Simum* (Haller, 1892) und *Polinices* (s.u.). Osphradium bipectinat, bräunliche gerundete Fiederlamellen (Feinstrukturen bei Maeda, 1988; Taylor & Miller, 1989), schmal, nahezu Kiemenlänge bei *Natica* (Haller, 1892; s.u.), deutlich kürzer bei *Simum* (Haller, 1892) und *Polinices* (s.u.); vorderes Ende nach hinten gebogen. Hypobranchialdrüse nicht sicher nachgewiesen (s.u.).

**Vorderer Nahrungstrakt:** Akrembolischer Rüssel, hinter Mundöffnung zwei kräftige Kiefer (z.B. Ziegelmeier, 1954; Abb.T1/3); Buccalhöhle bei *Simum* (Haller, 1892) weiter als bei *Natica* oder *Polinices* (Reid & Friesen, 1980; s.u.), mit zwei kleinen bis mittelgroßen Drüsen, deren relativ lange Gänge durch den Nervenring führen; Ösophagusventil (Hirsch, 1915); große, unpaare, integrierte, kompakte Ösophagusdrüse (Haller,

1892; Hirsch, 1915; eigene Beobachtungen), mit Zelltyp wie von Leiblein'scher Drüse bekannt (Reid & Friesen, 1980; siehe Kapitel 2.3.).

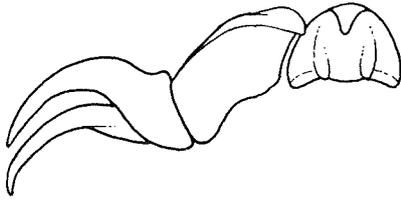


Abb.3: Radulahalbreihe von *Amauropsis brassiculina* (nach Bouchet & Warén, 1993). Ohne Maßstab.

Die taenioglossen Radulae sind vielfach abgebildet worden (u.a. Azuma, 1961; Bandel, 1984; Bouchet & Warén, 1993; Cernohorsky, 1971b; Dell, 1990; Golikov & Sirenko, 1988; Kilburn, 1976; Marincovich, 1977; Troschel, 1856-1863). Charakteristisch sind insbesondere zwei zusätzliche basale Höcker der Zentralzähne und ein basaler, zahnförmiger Höcker der Lateralia (siehe Anmerkung). Es können mindestens zwei Radula-Typen unterschieden werden: der eine mit  $\pm$  trapezförmigem Zentralzahn (Abb.T1/2) - z.B. *Natica*, *Polinices*, *Lunatia*, *Neverita*, *Bulbus* s.s., *Sinum* - der andere mit  $\pm$  halb-elliptischem Zentralzahn (Abb.3) - z.B. *Amauropsis*, *Falsilunatia*. Lateralia sind meist oligocuspide, Marginalia krebsscheren- oder sichelförmig.

Die basalen Fortsätze der Mittel- und Lateralzähne schaffen die zum Bohren benötigte Stabilität, da beim Raspeln jeder Zahn den vorhergehenden so stützt, daß er nur sehr schwer abbrechen kann.

**Genitaltrakt:** Geschlechter getrennt; Weibchen mit relativ sehr großem Uterus, besonders groß bei *Sinum* (Haller, 1892); Eileiter zweigeteilt, uteraler Abschnitt (mit Albumen- und Kapseldrüse) dicker und kürzer als hinterer Abschnitt, welcher lang (*Natica*) bis sehr lang (*Sinum*) ist und spiralig aufgerollt bzw. aufgeknäuelte vorliegt (Haller, 1892). Männchen mit zweigeteiltem Samengang, bei *Natica* (s.u.) in der Leibeshöhle verlaufend, hinterer Abschnitt dünn und bei *Natica* rosettenförmig zusammengelegt (*Vesica seminalis*), vorderer Abschnitt dick, schlaufig oder aufgeknäuelte (*Prostata*) und bei *Natica* geschlossen bleibend (eigene Beobachtungen); *Polinices* (s.u.) mit externem, kurzem, dickem, offenem, vorderem Samengang; Penis dick tentakelförmig oder abgeflacht fingerförmig; bei *Natica* mit basaler Papille (s.u.). Männlicher Genitaltrakt von *Sinum* nicht beschrieben.

**Nervensystem:** Cerebralganglien ohne sichtbare Kommissur; Pleural- den Cerebral-

ganglien und Pedal- den Pleuralganglien bei *Sinum* direkt angelagert, bei *Natica* durch kurze Konnektive abgesetzt (Haller, 1892; vergl. Bouvier, 1887;). Sehnerven fehlen; Supraintestinalkonnektiv relativ lang, bei *Natica* etwas kürzer als bei *Sinum*; Subintestinalkonnektiv sehr kurz bei *Sinum*, deutlich länger bei *Natica* (Abb.4); linksseitige Zygoneurie; Pedalganglien kompakt, mit nach vorn abgesetzten Knoten (Thiele, 1929).

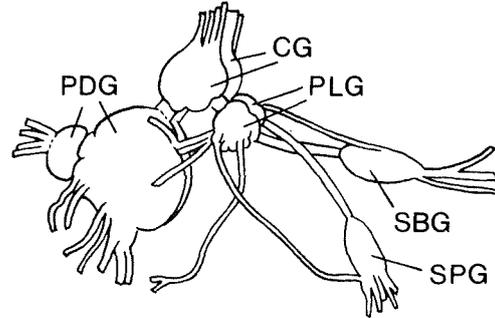


Abb.4: Zentralnervensystem von *Natica lineata* (nach Haller, 1892). Ohne Maßstab.

NEUBESCHREIBUNG zweier Anatomien sowie einer Radula:

*Natica fasciata* (Abb.5): Die Anatomie entspricht weitgehend der von Haller (1892) für *Natica lineata* beschriebenen.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat, beigefarben, lang und breit, mehr oder weniger spitz zulaufend, deutlich hinter dem Osphradium endend; Lamellen im Längsschnitt etwa spitzwinkelig, ungleichschenkelig dreieckig. Osphradium bipectinat, 2/3 der Kiemenlänge, mit leichter Einbuchtung im mittleren Abschnitt und nach hinten gebogenem vorderem Abschnitt, der seitlich, etwas vor der Kiemenspitze liegt; dicker weißlicher Stützstab; dicke, braune, terminal gerundete Lamellen. Hypobranchialdrüse nicht diagnostiziert, netzartige Struktur vorhanden.

**Vorderer Nahrungstrakt:** Typischer Bohrdrüsenkomplex (vergl. Carriker, 1981; Ziegelmeier, 1954), der unterhalb der Öffnung der mäßig langen akrembolischen Proboscis liegt; Buccalmasse mit kräftigen Kiefern; Buccalhöhle mit basal einmündenden Gängen zweier mittelgroßer, gelbweißlicher Drüsen; braune Ösophagusdrüse sehr groß und kompakt, den größten Teil der Leibeshöhle einnehmend.

Die Radula (Abb.T1/1,2) zeigt einen  $\pm$  trapezförmigen - Unterkante 100  $\mu$ m, Oberkante 55  $\mu$ m breit, Höhe etwa 45  $\mu$ m - tricuspiden Zentralzahn, mit abgesetzten Schenkeln, deren Enden leicht nach hinten gebogen sind, und zwei  $\pm$  basalen, schnabelförmig zulaufenden Verdickungen. Lateral-

zahn etwa 50  $\mu\text{m}$  hoch, mit breiter, verdickter, nach innen höckerförmig vorspringender Basis; breite Schneide mit spitzem, geschwungenem Hauptdentikel, ein bis zwei äußeren und zwei bis drei

inneren Nebendentikeln. Marginalzähne etwa 80  $\mu\text{m}$  lang; innerer Marginalzahn bifid, krebsscherenförmig; äußerer Marginalzahn einfach, sichelförmig.

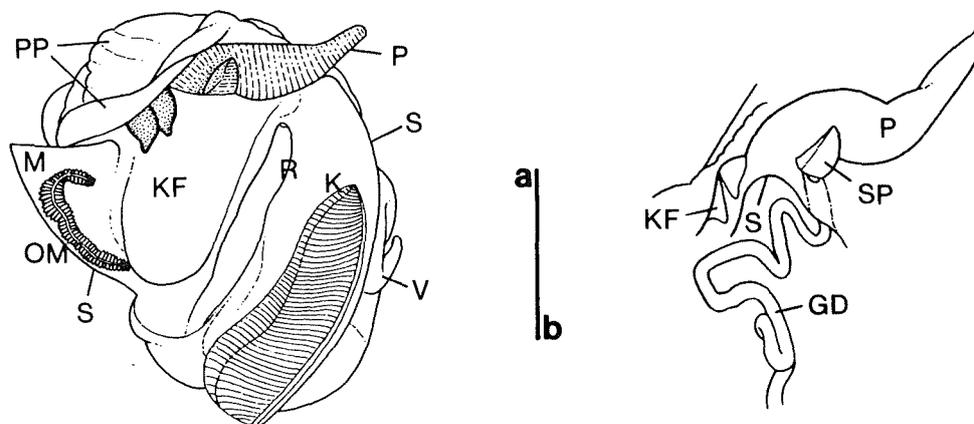


Abb.5: Anatomische Skizzen von *Natica fasciata*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle und b) vorderer Genitaltrakt, mit in der Leibeshöhle verlaufendem Samengang. Maßstablinie  $\cong$  5 mm.

Genitaltrakt: Ovidukt nicht untersucht. Männchen mit dickem vorderem Samengang, der lang und aufgeknaeuelt in der Leibeshöhle liegt und in eine schwammig-drüsige, tetraedische Papille mündet, die der äußeren Basis des Penis entspringt. Penis dick tentakelförmig, terminal verjüngend; Basis direkt am rechten Kopftentakel.

Sonstiges: Fuß sehr groß, mit gut ausgebildetem Propodium; Metapodium mit kalkigem Operculum. Mantelhöhle relativ kurz; Mantelrand einfach, ohne Siphonallappen. Kopf weitgehend reduziert; Fühler einfach, ohne Augen und ohne basale Verdickungen. Beim Kriechen exponierte Körperteile beigefarben und ohne Musterung.

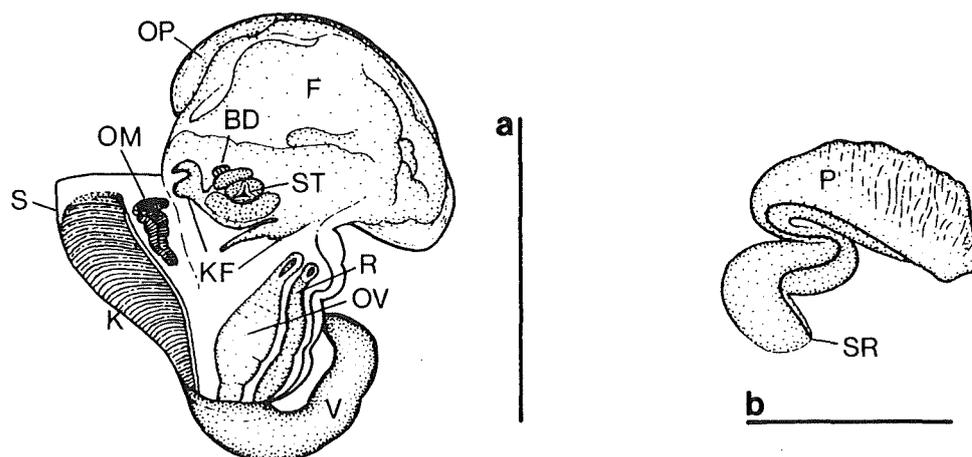


Abb.6: Anatomische Skizzen von *Polinices mellosus*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle und b) Penis mit offener Samenrinne. Maßstablinie a)  $\cong$  2 cm und b)  $\cong$  5 mm.

*Polinices mellosus* (Abb.6): Die Beschreibung erfolgt im direkten Vergleich mit *Natica fasciata*.

Mantelhöhlenorgane: Kiemenlamellen einfacher, ohne dreieckigen Längsschnitt; Kiemenende gerundeter und vergleichsweise etwas näher

am Mantelrand endend. Osphradium deutlich kürzer, etwa  $2/5$  der Kiemenlänge; prinzipieller Aufbau wie bei *N. fasciata*, Stützstab jedoch dünner. Hypobranchialdrüse ebenfalls nicht diagnostiziert.

Vorderer Nahrungstrakt: Bohrdrüsenkomplex relativ größer als bei den genannten *Natica*-Arten; zu anderen, oben aufgeführten Merkmalen keine nennenswerten Unterschiede.

Die Radula (Abb.T1/6-9) zeigt den bereits beschriebenen tricuspiden Zentralzahn-Typus, dessen Ober- und Unterkante jedoch deutlicher gebuchtet sind: Unterkante 160 µm, Oberkante 110 µm breit; Höhe etwa 65 µm. Lateralzahn etwa 180 µm lang, Schneide 90 µm breit, 1 Hauptdentikel, innen und außen begleitet von jeweils 1-2 rudimentären Nebendentikeln; basaler Vorsprung breit, kaum gebogen, in Raspelhaltung der Schneidenbasis des nächst jüngeren Lateralzahnes aufliegend. Marginalzähne etwa 170 µm lang, innerer Marginalzahn bifid sichelförmig, äußerer Marginalzahn einfach sichelförmig.

Genitaltrakt: Weibchen mit großem Uterus und zweigeteiltem Eileiter, der kürzer als bei *Natica lineata* ist; Albumendrüse etwa ein Drittel so groß wie Kapseldrüse. Männchen mit dickem, kurzem, auf der Leibeshöhlenwand verlaufendem, vorderem Samengang, der von der Prostata bis unterhalb der Penisspitze offen ist; Penis abgeflacht, breiter als hoch, mit stumpfer Spitze, Oberseite mit Querfalten, linksseitig Runzeln (Abb.6b).

Sonstiges: Prinzipiell wie *N. fasciata*, jedoch Fühler mit abgesetzten, basalen Verdickungen, welche die Lage der Augen stammesgeschichtlicher Vorfahren wahrscheinlich noch aufzeigen.

*Neverita* sp. (Abb.T1/4,5), Radula: Die Beschreibung erfolgt in Abgrenzung der Radulae von *Natica fasciata* und *Polinices mellosus*. Der Mittelzahn entspricht dem trapezoiden Typus der beiden anderen Arten: Unterkante 150 µm, Oberkante 80 µm breit; Höhe etwa 70 µm. Lateralzahn etwa 150 µm lang, Schneide 90 µm breit, 1 relativ weit außen liegender Hauptdentikel, begleitet von einem direkt angesetzten, rudimentären inneren und einem abgesetzten äußeren Nebendentikel; basaler Vorsprung sehr ausgeprägt, nach unten gebogen, der Schneidenbasis des nächst jüngeren Lateralzahnes anliegend. Marginalzähne etwa 180 µm lang; innerer Marginalzahn etwa 50 µm breit, mit kräftiger Schneide; äußerer Marginalzahn sichelförmig, ohne Schneide.

### 3.1.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Laich von Naticiden ist vielfach beschrieben und abgebildet worden (u.v.a. Amio 1955; Bandel, 1976c; Giglioli, 1955; Gohar & Eisawy, 1967; Thorson, 1935,

1942, 1946; Winner, 1985; Ziegelmeier, 1961) und gilt als charakteristisch für die Familie. Typisch ist ein kragenförmiger Laichring (siehe Anmerkung), der durch zusammengeklebte Eikapseln und Sandkörner aufgebaut wird (z.B. Ziegelmeier, 1961). Dieser Gelegetypus wurde bisher für *Natica*, *Lunatia*, *Polinices*, *Amauropsis* (Thorson, 1935), *Neverita* (Winner, 1985) und auch für *Sinum*-Arten dokumentiert (Smith et al., 1989). Der Laichkragen kann aus etwas weniger als einem (Ankel, 1936) oder bis zu sechs (Gohar & Eisawy, 1967), dann spiralig übereinandergelagerten Umgängen bestehen. Die diesbezügliche intraspezifische Variabilität ist hoch (Bandel, 1976c). Der Kragenlaich wird auf das Substrat gelegt.

Innerhalb der Gattung *Polinices* werden auch Gelege ohne Einbau von Sandkörnern produziert, in der Form eines gebogenen dicken Würstchens (Murray, 1963) oder eines Diadems (Smith et al., 1989). Ersteres wird auf das Substrat, letzteres in das Substrat gelegt. Giglioli (1955) beschrieb eine Art der gleichen Gattung, die fakultativ wenig oder auch gar keine Sandkörner einbaute.

Die Kragenform ist aus statischen Gründen mit dem Einbau von Sandkörnern korreliert. Ohne Sandkörner wird ähnliche Stabilität durch starke Verdickung des Laichstranges erzeugt. Instabile Gelege werden in das Weichsubstrat gelegt.

Die Zahl der Eikapseln pro Gelege variiert sowohl intra- als auch interspezifisch ziemlich stark (Bandel, 1976c; Winner, 1985; Ziegelmeier, 1961). Die intraspezifische Variationsbreite hängt besonders von der Länge des Laichbandes ab, jedoch auch von ontogenetisch bedingten Größenunterschieden der Muttertiere. Interspezifische Unterschiede korrelieren eng mit dem Modus der frühontogenetischen Entwicklung. Gelege, aus denen planktotrophe Veliger schlüpfen (mit bereits voll funktionstüchtigem Operculum; eigene Beobachtungen), wie etwa bei *Lunatia alderi* enthalten einige tausend Eikapseln (eigene Beobachtungen), in denen sich jeweils ein Embryo entwickelt. Natarajan (1957) zählte in einem Gelege von *Natica tigrina* 55.000 Embryonen, Soliman (1991) berichtete von 580.000 Eiern bei *Polinices mammillus*. Viele Naticiden produzieren nur wenige, relativ große Eikapseln - um die 24 im Laich von *Lunatia pallida* (in Thorson, 1946) - was jedoch auf die Ernährungsweisen der Embryonen nicht rückschließen läßt: es können mehrere, sich zu semi-planktischen oder planktotrophen Veligern entwickelnde Embryonen enthalten sein - z.B. *Natica livida* (in Bandel, 1976c) oder *Natica janthostomoides* (in Amio, 1955); es können

mehrere Eier enthalten sein, von denen sich eines oder wenige entwickeln, während die anderen als Nähreier dienen - z.B. *Lunatia catena* (in Ankel, 1930; Fioroni, 1966); es können sich wenige Embryonen von Eiklar ernähren - z.B. *Natica groenlandica* oder *Amauropsis islandica* (beide in Thorson, 1946).

Die extremen K-Strategen zeigen zu den extremen R-Strategen ein Reproduktionsverhältnis von etwa 1 : 25000.

Die Embryonalschalen haben Durchmesser von 0.11 mm - z.B. *Natica* sp. (in Bandel et al., 1997) - bis zu etwa 1.5 mm - z.B. *Lunatia pallida* (in Thorson, 1946). Durchmesser und Entwicklungsmodi sind weitgehend korreliert. Beobachtungen zu Embryonalentwicklungen von 18 Arten (u.a. aus Amio, 1955; Bandel, 1975b; Thiriou-Quévèreux & Scheltema, 1982; Thorson, 1946; eigene Daten) können folgendermaßen zusammengefaßt werden: 0.7 mm Durchmesser und größer (1.5-2.0 Windungen) reflektieren holokapsuläre Entwicklung (3 Arten); 0.5 mm bis 0.33 mm Durchmesser (1.2-1.5 Windungen) korreliert mit Embryonen, die als semi-planktische Larven mit kleinem, mehr oder weniger quadrilobatem Velum schlüpften (6 Arten) und 0.3 mm bis 0.14 mm durchmißt die Embryonalschale (0.9-1.1 Windungen) der Embryonen, die als planktotrophe, bilobate (eine Ausnahme) Veliger die Eikapseln verließen. Noch kleinere Embryonalschalen (s.o.) müssen demnach als sicherer Beleg für sich anschließende planktotrophe Entwicklung angesehen werden. Embryonalschalen von Arten mit planktotropher Entwicklung sind in der Regel mit Tuberkeln besetzt, die oftmals in spiralförmigen Reihen verlaufen (Abb.T7/2), während die semi-planktischen und holokapsulären Larven selten Embryonalschalenskulptur zeigen (Abb.T7/8).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Die frisch geschlüpften, in der Regel bilobaten Veliger (Amio, 1955) entwickeln bereits nach wenigen Tagen ein quadrilobates Velum (Winner, 1985), dessen Lappen dann bei späten Larven etwa die zweifache Länge des Gehäuses haben (Bandel, et al., 1997; Lebour, 1936, 1945). Die vollausgebildeten Velarlappen zeigen terminale dunkle Pigmentflecken (Fretter & Pilkington, 1970; Richter & Thorson, 1975; eigene Beobachtungen an *Lunatia alderi*). Einige Larven wurden auf dem offenen Atlantik gefischt (Laursen, 1981; Simroth, 1895), so daß sie als teleplan gelten können.

Die Gehäuse der Metamorphose-bereiten Larven ähneln dem Teleoconch des *Natica*-Formenkreises (Abb.T7/1). Der Embryonalwindung schließen sich maximal 2.5, in der Regel 1.5-2.0 Larvalwindungen an (u.a. Bouchet & Warén, 1993; s.u.), so daß die

Protoconche bis zu 3.5 Windungen aufweisen können. Der maximale Durchmesser beträgt etwa 1.8 mm (siehe Bouchet & Warén, 1993) und liegt damit in vergleichbarer Dimension wie die größten Protoconche der nicht-planktotrophen Formen. Die große Mehrzahl der Arten mit planktotropher Frühontogenese zeigt Protoconch-Durchmesser von 0.7-1.0 mm (Bandel et al., 1997; Richter & Thorson, 1975; s.u.). Die Larvalschale ist meist mehr oder weniger glatt, kann jedoch mit axialen Kurzrippen und/oder Spirallirae skulpturiert sein. Die Larvalgehäuse werden mit linksspiral aufgebauten Operculi verschlossen, deren Nukleus in der jungen Larve zentral liegt, in der späten Larve sich jedoch nach links verlagert (Bandel et al., 1997; Abb.T7/1).

Extreme Protoconch-Größen sind bei Kaltwasser-Arten zu finden. Eine Sinusigera-Apertur ist von keinem Larvalgehäuse bekannt.

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Lunatia alderi*: 3.3 Windungen mit einem Durchmesser von 1.0 mm, davon die erste Windung 0.17 mm (entspricht Embryonalschale). Auf den initialen 0.7 Windungen mit schwach ausgeprägten, sich mehr oder weniger zu spiralförmigen Reihen ordnenden Tuberkeln besetzt; terminales Einsetzen von Anwachsstreifung, die auch einziges Skulpturelement der Larvalschalenwindungen bleibt. Die Larve war **planktotroph**.

*Natica fasciata* (Abb.T7/4): 2.0 Windungen mit einem Durchmesser von 0.8 mm, davon die erste Windung 0.42 mm. Anwachsstreifung korrodiert, auch sonst keine Skulptur erkennbar. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Natica* sp. (Abb.T7/5): 3.0 Windungen mit einem Durchmesser von 0.75 mm, davon die erste Windung 0.12 mm (entspricht Embryonalschale). Einsetzen von Anwachsstreifung kennzeichnet Transition zu Larvalwindungen, die sonst nicht skulpturiert sind. Die Larve war **planktotroph**.

*Neverita* sp. (Abb.T7/8): 1.25 Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.48 mm. Anwachsstreifung beginnt nach einer Windung, ansonsten keine Skulptur. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Polinices melanostomus* (Abb.T7/6,7): 2.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.8 mm, davon die erste Windung 0.19 mm (entspricht Embryonalschale). Embryonalschale lediglich mit Anwachsstreifung skulpturiert. Larvalwindungen mit kurzen, subsuturalen, prosoklinen Rippen. Auf ersten 0.8 Larvalwindungen suprasuturale, schwach ausgeprägte, spiral verlaufende Striae; dann Einsetzen der Striae auch subsutural, dabei die axialen Rippen kreuzend; die letzte halbe Larvalschale

lenwindung durchgehend mit bis zu 20 Lirae skulpturiert. Die Larve war **planktotroph**.

*Polinices mellosus* (Abb.T7/9): 1.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.45 mm. Anwachsstreifung beginnt nach einer Windung; ansonsten keine Skulptur. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Polinices* sp. (Abb.T7/10,11): 2.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.6 mm, davon die erste Windung 0.19 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Embryonalschale mit Tuberkeln skulpturiert, die sich subsutural zu schwach ausgeprägten Lirae formieren; terminales Einsetzen von Anwachsstreifung, die einziges Skulpturelement der Larvalschale darstellt. Die Larve war **planktotroph**.

*Stigmaulax sulcatus* (Abb.T712,13): 1.25 Windungen mit einem Durchmesser von 0.6-0.7 mm, davon die erste Windung 0.44 mm. Anwachsstreifung beginnt nach einer Windung; ansonsten keine Skulptur. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

### 3.2. Cypraeoidea RAFINESQUE, 1815

#### 3.2.1. Cypraeidae RAFINESQUE, 1815

Die gehäusemorphologisch relativ homogen erscheinende Familie wurde insbesondere von dem Ehepaar Schilder (z.B. 1927, 1939, 1963, 1971) taxonomisch bearbeitet und in vier Unterfamilien mit zahlreichen Gattungen untergliedert (vergl. Cossignani & Passamonti, 1991). Andere Autoren sahen die Cypraeidae als monogenerisch und mono- bis oligosubgenerisch (u.a. Gosliner & Liltved, 1985; Kay, 1960, 1979; Wilson, 1993) oder polysubgenerisch mit bis zu 61 Untergattungen (z.B. Vaught, 1989) an. Kay (z.B. 1979), die ursprünglich auf Distanz zur Schilder'schen Systematik ging, hat sich nun stark an diese angenähert und führt 27 rezente Gattungen auf (Kay, 1996), allerdings ohne entsprechende Diagnosen zu formulieren. Hier wird deshalb vorläufig lediglich der Gattungsname *Cypraea* benutzt (siehe Anmerkung).

Das monogenerische Konzept wird nicht befürwortet, weil es für ausreichend gehalten wird, sondern aufgrund einer fehlenden konsequenten phylogenetischen Bewertung der Schilder'schen Gliederung, die möglicherweise dem natürlichen System am nächsten käme. Mikroanatomische Merkmalskomplexe wie die Mantelpapillen oder mikroconchologische Merkmale, insbesondere der frühontogenetischen Schale sind kaum erfaßt, bzw. analysiert worden. Die Molekulargenetik hat sich bisher überhaupt nicht mit den Cypraeiden befaßt. Eine entsprechende Neuordnung der Cypraeidae liegt außerhalb der Zielsetzung dieser Publikation.

#### 3.2.1.1. Verbreitung und Ökologie

Cypraeiden haben eine rein marine, pantropische Verbreitung (z.B. Burgess, 1985). Nur relativ

wenige Arten sind jenseits der Wendekreise zu finden und dann nicht nördlicher oder südlicher als der 35. Breitengrad. Im nordpazifischen Raum stellen die süd-japanischen Gewässer (Kira, 1965) oder die nördlichen Hawaii-Inseln (Kay, 1979) Verbreitungsgrenzen dar. Die südlichste Verbreitung im Pazifik repräsentieren zwei Ausnahmefunde bei den neuseeländischen Three Kings Islands (Powell, 1979). Im Ostpazifik, an der Küste Südamerikas setzt, bedingt durch den kalten Humboldtstrom, das Verbreitungsgebiet erst an der nördlichen peruanischen Küste ein (Groves, 1992). Die südlichste Küste Afrikas ist nur von wenigen Arten besiedelt (Kensley, 1973), der Upwelling-Bereich an der Atlantikküste Südafrikas und Namibias ist frei von Cypraeiden. Im Bereich des südlichen West-Atlantik sind nur nördlich der südlichsten brasilianischen Küste Arten beschrieben (Rios, 1985). Im Nord-Atlantik sind Arten vereinzelt an der Küste von North Carolina (Abbott, 1974) und im Osten in der Lusitanischen Provinz zu finden (Cosel, 1982).

Cypraeiden sind typische epibenthische Flachwasserbewohner und am häufigsten im Litoral, insbesondere auf und in der Nähe von Korallenriffen, aber auch an felsigen Habitaten zu finden. Einige Arten - z.B. *Cypraea capricornica* - leben sublitoral in einigen hundert Metern Wassertiefe. Die größte nachgewiesene Tiefe beträgt 800 m (*C. cruickshanki* - Gosliner & Liltved, 1985). Die Cypraeiden des durchlichteten Bereichs gelten als nachtaktiv, mehr oder weniger omnivore Weidengänger (u.a. Wilson, 1993). Da die Arten in der Regel kryptische Habitate besiedeln, bezieht sich die Nachtaktivität jedoch weniger auf die Nahrungsaufnahme, die auch tagsüber z.B. in geschützten Bereichen von Korallenschutt erfolgt, sondern auf Wanderungen über offene Flächen. Auch hier kann weiter differenziert werden: Wanderungen beginnen oftmals bereits vor Einbruch der Dunkelheit, und es sind häufiger große Arten wie *C. tigris* anzutreffen (eigene Beobachtungen), was mit einem höheren Nahrungsbedarf korreliert sein mag. Es wurde jedoch auch die kleine Art *C. annula* im vollen Tageslicht auf offener Sandfläche beobachtet (Maes, 1967).

Hayes (1983) untersuchte u.a. den Mageninhalt von *C. maculifera* und fand Reste von Grün- und Rotalgen, Diatomeen, Foraminiferen, Schwämmen (größter Anteil), Hydrozoen und Bryozoen. Das Nahrungsspektrum kann andererseits sehr eng sein und Monophagie mag auftreten (Hayes, 1983), es wurde jedoch hinsichtlich möglicher Nahrungspräferenzen keine Standortabhängigkeit getestet. Die bathyal lebende Art *C. iutsui* scheint sich überwiegend von Schwämmen zu ernähren (Gosliner & Liltved, 1985).

Die Gehäuse der Cypraeiden sind sowohl in Ruhestellung als auch während der Lokomotion fast vollständig von einem rechten und einem linken Mantellappen bedeckt. Bei vielen Arten sind zwei dorsale Mantellinien zu erkennen, die nur selten median liegen, sondern meistens mehr oder weniger linkslateral. Diese Asymmetrie hat ontogenetische Ursachen. Die Juvenilgehäuse haben noch eine scharfe Außenlippe, über die sich der linke Mantelrand nur wenig vorschiebt, da hier der Gehäusevorbau stattfindet, während der rechte Mantelrand in der Regel weit über die Medianlinie reicht und fast das gesamte Gehäuse bedeckt (eigene Beobachtungen an *C. annula* und *C. errones*). Mit Abschluß der Einfaltung der Außenlippe schiebt sich dann auch der linke Mantelrand weiter vor und die Entstehung der Mantellinien in der

späteren Ontogenese zeigt, daß die Lage der Mantellappen genetisch fixiert ist. Trotz der Mantelbedeckung von außen bleibt das Gehäuse funktionell ektocochleat, da die Schnecken bei Attacken den Mantel sehr schnell in das Gehäuse zurückziehen können und dieses volle Schutzfunktion gewährleistet (vergl. Lamelliariidae; siehe Anmerkung).

Obwohl einige tiefer lebende Arten an kälteres Wasser adaptiert sind, ist die maximale Verbreitung der Cypraeidae mit Oberflächenwassertemperaturen über der 15°C-Isolinie korreliert.

Das rasche Zurückziehen des Mantels von der glänzenden Schale ähnelt ein wenig dem Öffnen eines Cephalopoden- oder Vertebratenauges, und es kann darüber spekuliert werden, ob ein Angreifer irritiert sein könnte.

### 3.2.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

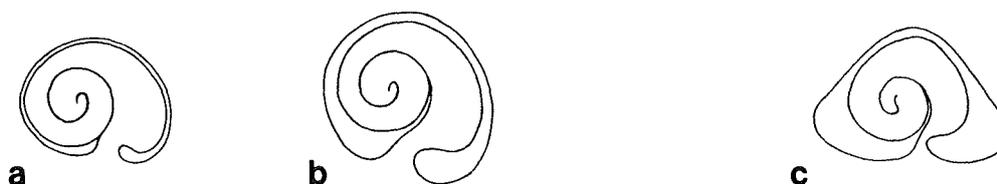


Abb. 7: Schalenquerschnitte bei Cypraeidae: (a) frühes und b) spätes Adultgehäuse von *Cypraea vitella* sowie c) spätes Adultgehäuses von *C. caputserpentis* (beides original). Ohne Maßstab.

**Adultgehäusemorphologie:** Die Gehäusehöhen bzw. -längen liegen zwischen 1 cm - z.B. *Cypraea minoridens* - und 19 cm: *Cypraea cervus* (Wilson, 1993; andere Angaben in Abbott, 1974 und Meinkoth, 1995). Die Mehrzahl der Arten trägt Gehäuse, die zwischen 2 und 8 cm hoch sind (Literatur: siehe Verbreitung). Die eiförmigen Teleoconche sind dextral aufgewunden - in seltenen Fällen treten sinistrale Formen auf (Dance, 1972; Gosliner & Liltved, 1985) - und prinzipiell convolut (Abb. 8), wodurch die Höhe der Apertur etwa der Gehäusehöhe entspricht. Die Außenlippe ist - die Apertur verengend - nach innen gefaltet und mit zahlreichen gerippten Dentikeln besetzt. Die Columellarlippe ist entsprechend mit kurzen Rippen skulpturiert, teilweise einwärts mit einer zweiten Reihe. Die Zahnrippen können aber auch vollkommen fehlen - z.B. bei *C. teulerei*. Die Apertur ist anterior und posterior zu kurzen Siphonalausgüssen ausgeformt.

Aufgrund des außen aufliegenden Mantels glänzen die Gehäuse und sind niemals von Organismen bewachsen oder korrodiert. Nur wenige

Arten sind mit Tuberkeln - z.B. *C. staphylaea* - oder mit von der Apertur auf die Dorsalseite übergreifenden Dentikelrippen - z.B. *C. childreni* - skulpturiert. Von einigen Arten wurde Sexualdimorphismus beschrieben (u.a. Gosliner & Liltved, 1985), die Männchen kleiner als die Weibchen. Dieses konnte hier auch für *C. vitella*, *C. errones*, *C. arabica*, *C. moneta*, *C. annula* und *C. erosa* festgestellt werden und ist möglicherweise charakteristisch für die gesamte Familie.

Das Größenwachstum der Adultgehäuse (siehe Anmerkung) ist stark limitiert, beschränkt sich aber nicht wie oft angenommen (u.a. Wilson, 1993) auf eine reine Dickenzunahme durch Auflagerung von Schalenmaterial des außen liegenden Mantels, sondern eine Ausdifferenzierung, inklusive Verlängerung, der Siphonalausgüsse kann stattfinden (eigene Beobachtungen). Die Schalenverdickung nach außen kann von Schalenresorption innen begleitet sein, in der Spätontogenese wird jedoch in der Regel auch innen Schale sekretiert, allerdings begrenzt auf die Außenwand der letzten Windung.

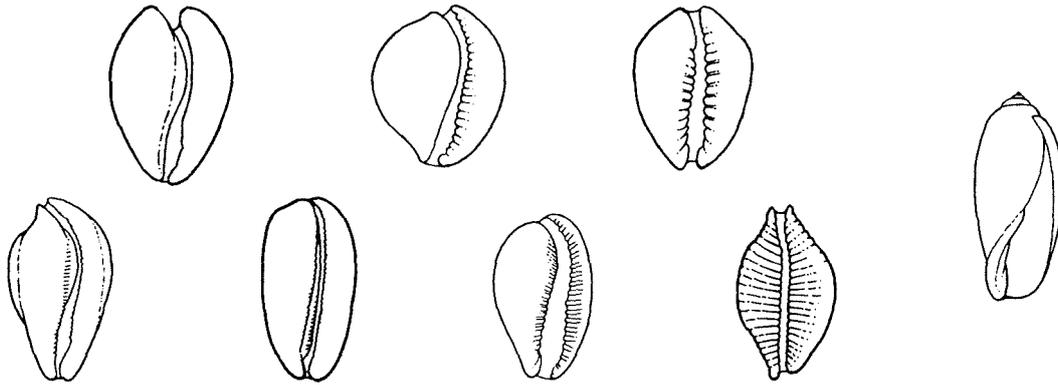


Abb.8: Gehäusetypen rezenter Cypraeidae; rechts ein typisches Juvenilgehäuse. Ohne Maßstab.

Die Schalen werden im Mündungslippen- und ventrolateralen Bereich am dicksten (Abb.7).

Das fortschreitende Größenwachstum nach Einfaltung der Außenlippe war lange Zeit unverstanden: "The growth of the animal appears to increase too large for its cell; it gradually swells and cracks the shell, and I think that some powerful solvent or decomposing fluid is distributed over the outer surface by the mantle of the fish (vom englischen shell-fish), for it gets thinner in substance, and the colours duller in appearance. The shell then entirely disappears, the Cowry becomes to all appearances, a naked mollusk, with no other covering than its membranous mantle, and in a short time secretes a thin layer of glutinous matter which in a few days obtains the fragile consistency of shellac. From this step its growth is more rapid, and it becomes more and more consolidated into the adult shell" (Hankey - zitiert in Ray, 1950).

Im Gegensatz zu den Arten der meisten anderen Gastropodenfamilien ist bei den Cypraeiden dem Protoconch (s.u.) und dem Adultgehäuse ein distinktes Juvenilgehäuse (Abb.8) zwischengeschaltet. Es ist oliviform, die Apertur bereits sehr hoch, die Außenlippe noch scharf und der Apex deutlich mit einem kurzen Gewinde abgesetzt. Frühe Juvenilgehäuse sind einfarbig, oftmals cremefarben oder zeigen bereits echte, vom rechten Mantellappen ausgeschiedene Farbmuster. Die Farbmuster der späten Juvenilgehäuse, insbesondere die der ontogenetischen Phase der Einfaltung der Außenlippe, sind wenig ausgeprägt, erscheinen verwischt, und erst die definitive stabile Lage der Mantellappen (s.o.) ermöglicht den Aufbau klar definierter Muster.

Anatomie: Übersicht: Fuß nur wenig größer als ventrale Gehäusefläche, relativ flach, vorne und hinten gerundet; Propodium wenig ausgebildet; Operculum fehlt (vergl. jedoch Frühontogenese). Außenliegende Mantellappen mit einfachen oder verweigten Papillen; dem convoluten, engmündigen Gehäuse entsprechend liegen Fuß und Mantelhöhle  $\pm$  transversal; Eingeweidesack sehr kurz. Mantelrand formt vorne und hinten jeweils kurzes

Siphonalrohr; gewöhnlich nur das anteriore exponiert und mäßig lang. Kopf relativ klein, ohne Schnauze; Augen basal, an relativ kurzen, dünnen Fühlern.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, beigefarbene Fiederlamellen, mäßig groß, mäßig bis stark gekrümmt (hufeisenförmig) und spitz zulaufend, annähernd quer bis diagonal ausgerichtet (u.a. Gosliner & Liltved, 1985; Haller, 1890; eigene Beobachtungen). Osphradium  $\pm$  trigonal, triactine Basis, modifiziert bipectinat, braune Fiederlamellen (Mikrostrukturen in Taylor & Miller, 1989) - nach Kay (1963) bei zwei Arten  $\pm$  diactin, genau diese jedoch nach Haller (1890) und Vayssière (1923) deutlich triactin-trigonal. Hypobranchialdrüse aus zahlreichen lamelligen Wülsten, großflächig das hintere Mantelhöhlendach bedeckend.

Vorderer Nahrungstrakt: Akrembolische Proboscis; Buccalmasse relativ groß und muskulös, mit  $\pm$  großen, aber dünnen, flexiblen Kiefern oder diese fehlend; Radulasack lang, teilweise aufgerollt; paarige (auch fusionierte), traubige bis schwammige Speicheldrüsen mit dünnen Gängen durch Nervenring zur Buccalhöhle; große, unpaare, kompakte, integrierte Ösophagusdrüse (u.a. Amaudrut, 1898; Gosliner & Liltved, 1985; Haller, 1890; Wilson & McComb, 1967; eigene Beobachtungen).

Die Radulae (Abb.9) sind relativ heterogen: Zentralzahn und Lateralzahn  $\pm$  gleich kräftig, mono- bis quinquecuspid, meistens mit basalen Fortsätzen; Zentralzahn hoch trapez- bis flach halbkreisförmig, Lateralzahn trapezförmig bis halb-elliptisch; innerer Marginalzahn stets kräftig, vom Lateralzahn-Typus oder schlanker und höher und dann meistens ohne basalen Fortsatz; äußerer Marginalzahn meistens kräftig, in der Regel schlanker und hakenförmiger als inneres Pendant (u.a. Bandel, 1984; Gosliner & Liltved, 1985; Troschel, 1856-63, Vayssière, 1923; eigene Beob-

achtungen). Radulalängen, bzw. Anzahl der Zähne sehr unterschiedlich: von etwa 80 bis 280 Querreihen (u.a. Bandel, 1984; Schilder & Schilder, 1961; Soemodihardjo, 1972; Vayssière, 1923).

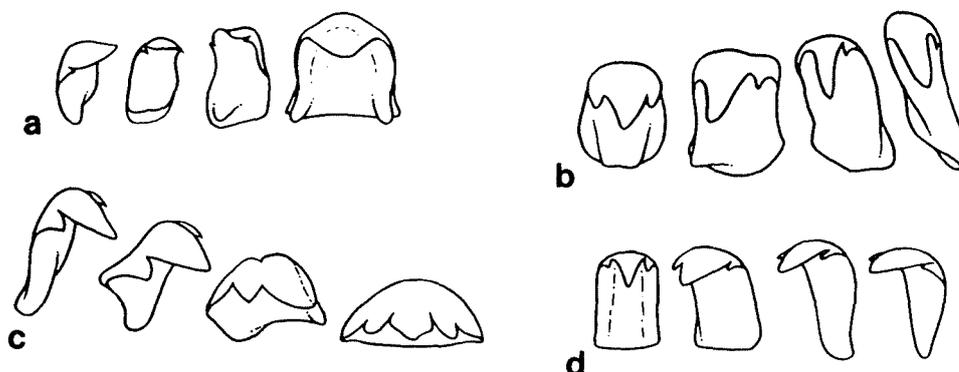


Abb. 9: Radulalalbreihen von a) *Cypraea cinerea* (nach Bandel, 1984); b) *C. hesitata*; c) *C. lynx* (beide nach Vayssière, 1923) und d) *C. iutsui* (nach Gosliner & Liltved, 1985). Ohne Maßstab. Vergleiche Abb. 11.

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; pallialer Ovidukt auffallend kurz; Kapseldrüse und Eiweißdrüse jeweils groß, etwa gleich dick; Eileiter terminal mit oder ohne Bursa copulatrix. Männlicher pallialer Genitaltrakt deutlich länger; mit

Dimorphismus und pathologische Abnormitäten wurden u.a. von Schilder und Schilder (1961, 1963, 1966) dokumentiert und diskutiert.

einfachem, sichelförmigem Penis, anterolateral zum Kopfbereich terminierend; vorderer Samengang stets als offene Rinne (u.a. Gosliner & Liltved, 1985; Haller, 1890; Kay, 1960; Wilson & McComb, 1967; eigene Beobachtungen).

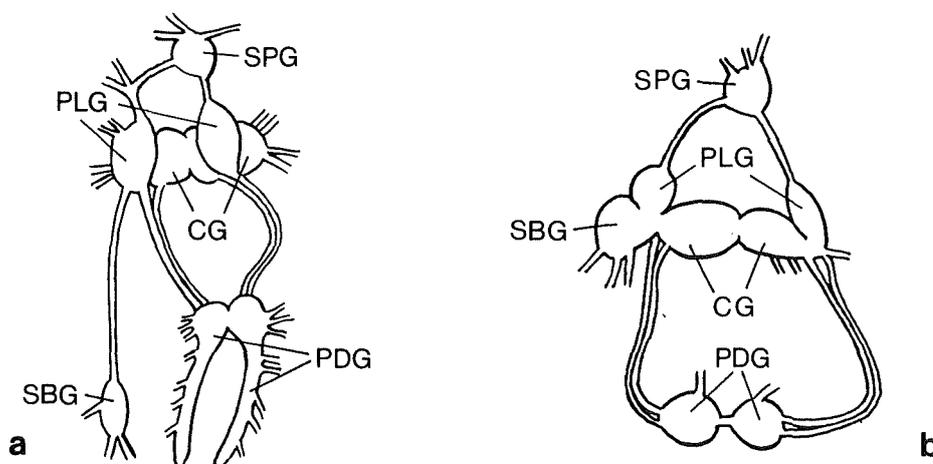


Abb. 10: Zentralnervensysteme von a) *Cypraea fuscorubra* und b) *C. iutsui* (beide nach Gosliner & Liltved, 1985). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Cerebralganglien ohne sichtbare Kommissur aneinanderliegend; Pleuralganglien direkt angelagert. Pedalganglien durch mittellange Konnektive abgesetzt; diese in der Regel als anterior verdickte Stränge ausgebildet (u.a. Bouvier, 1887; Riese, 1931; Risbec, 1937; Shaw 1909; siehe Anmerkung), bei zwei Arten jedoch sphäroidisch (Gosliner & Liltved, 1985). Supraintestinalkonnektiv kurz und meist dick; Subintestinalkonnektiv relativ lang; bei der bathyalen Art *Cypraea iutsui* jedoch Supraintestinalganglion deutlicher abgesetzt und Subintestinalganglion di-

rekt an linkes Pleuralganglion angelagert (Gosliner & Liltved, 1985); linksseitige Zygoneurie.

Ähnliche Pedalganglionstränge der Architaenioglossen, die von einigen Autoren (u.a. Haller, 1890; Sitnikova & Starobogatov, 1982) zur Postulierung direkter Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen wurden, können zwanglos als konvergent entstanden angesehen werden, da sie einerseits leicht durch Fusion mehrerer Nervenstränge entstehen können und andererseits kein durchgängiges Merkmal der Cypraeiden darstellen. Im Gegensatz zu Kay (1960) sahen Thiele (1929) und Schilder (1936) die Pedalganglionstränge als sekundär abgeleitet an, was auch besser mit der hohen Cephalisation korreliert.

Die verbreitete Annahme, daß eine relativ einheitliche Anatomie keine generische Aufspaltung der Cypraeidae

erlaubt, ist unbegründet. Die Radulae sind bisher nicht konsequent phylogenetisch ausgewertet worden. Als wichtiger Merkmalskomplex kann auch z.B. die histologische und morphologische Spezialisierung der Mantelepithelien dienen. Es wird hier hypothesiert, daß die Farbmuster der Adultgehäuse mit artspezifischen Sekreten der Mantelepithelien korreliert sind, die der chemischen Identifizierung von Populationen dienen. Hierfür spricht auch, daß innerhalb der Cypraeidae kein Farbmuster zweimal auftritt.

#### NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Cypraea vitella* (Abb.12): Die Grobanatomie entspricht weitestgehend der anderer Arten (s.o.) und kann hier sehr kurz vergleichend skizziert werden.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopektinat, stark gekrümmt und etwa 35 mm lang, spitz zulaufend, annähernd transversal am Mantelhöhlendach; beigefarbene Fiederlamellen bis zu 7 mm lang. Osphradium relativ groß (etwa 10 mm lang), braune Fiederlamellen,  $\pm$  trigonal, triactine Basis - kiemenwärtiger Zweig etwas länger; in Kiemenbiegung, jedoch nach vorne ausgerichtet an der Einströmsiphobasis liegend. Hypobranchialdrüse aus zahlreichen, weißlichen, lamelligen Wülsten, das hintere Mantelhöhlendach zwischen Kieme und Rektum bedeckend.

**Vorderer Nahrungstrakt:** Akrembolische Proboscis mit relativ großer Buccalmasse, Kieferelemente stark ausgedünnt und schwach; Radulasack etwa 12 mm lang; paarige, weißliche, schwammige Speicheldrüsen, mit kurzen, dünnen Gängen durch Nervenring zur Buccalhöhle; große, unpaare, kompakte, orange-braune,  $\pm$  integrierte Ösophagusdrüse - füllt hinteren Abschnitt der flachen Leibeshöhle aus.

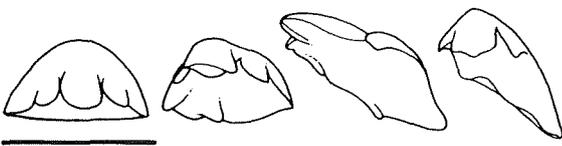


Abb.11: Radulahlreihe von *Cypraea vitella* (original). Maßstablinie  $\cong$  0.2 mm. Vergleiche Abb.T1/10.

Radula (Abb.11 und T1/10) sehr lang (etwa 16 mm) und ziemlich breit (0.8 mm): Zentralzahn  $\pm$  halbkreisförmig, Unterkante etwa 190  $\mu$ m breit, etwa 105  $\mu$ m hoch; quinquecuspid mit großem, gerundetem Hauptdentikel und kleinen, spitzen Nebendentikeln, ohne basale Fortsätze. Lateralzahn dem Zentralzahn sehr ähnlich aber asymmetrisch,  $\pm$  halbkreisförmig, Unterkante etwa 170  $\mu$ m breit, etwa 105  $\mu$ m hoch; quinquecuspid mit großem, gerundetem Hauptdentikel und kleinen, spitzen

Nebendentikeln; basaler Fortsatz. Innerer Marginalzahn etwa 230  $\mu$ m lang;  $\pm$  quinquecuspid mit großem, gerundetem, Hauptdentikel, 2-3 innere und ein äußerer, spitzer Nebendentikel; äußerer basaler Fortsatz, der innere Basis des äußeren Marginalzahns umfaßt. Äußerer Marginalzahn 220-230  $\mu$ m lang, tricuspit mit großem, gerundetem Hauptdentikel; Nebendentikel deutlich kleiner, aber kräftig,  $\pm$  spitz; äußere Basis umfaßt äußere Schulter des ontogenetisch nächst jüngeren Zahnes.

Dieser Radulotypus ist ausgesprochen kraftvoll einsetzbar. Dafür spricht die Kombination aus sehr muskulöser Buccalmasse und sich unterstützenden Zahnreihen, wobei, im Gegensatz zu den Naticidae (s.o.), die Mittelzähne ausgenommen sind und deshalb wohl eher eine untergeordnete Rolle spielen.

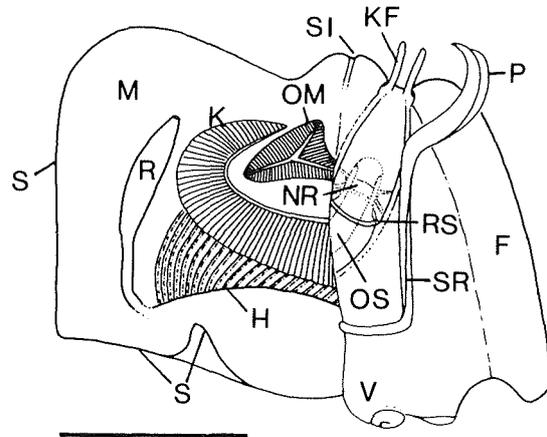


Abb.12: Anatomische Übersichtsskizze von *Cypraea vitella*; Mantelhöhle und Leibeshöhle geöffnet. Maßstablinie  $\cong$  2 cm.

**Genitaltrakt:** Männchen mit einfachem, sichelförmigem Penis, Basis am rechten Kopfbereich etwas oberhalb des Nervenringes - Spitze den Kopfbereich überragend; Samenleiter relativ dick, Prostata unauffällig; gesamter vorderer Abschnitt als offene Rinne, aus Testis transversal verlaufend heraustretend, dann nach anterior abknickend und auf der Außenseite der Penissichel terminierend. Weibchen nicht untersucht.

**Sonstiges:** kleine Mantelpapillen einfach gegabelt; große Mantelpapillen basal dick, einfach gegabelt oder mit 3-4 Fortsätzen; einfache Kopf-tentakel mit basalen Verdickungen, auf denen die Augen liegen.

#### 3.2.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Die Gelege und Eikapseln der Cypraeiden sind relativ charakteristisch. Die Kapseln sind zylindrisch bis ellipsoidisch-sphäroidisch, mit einer lateral am Apex liegenden Schlupföffnung (u.a. Bandel, 1973;

Barkati & Achmed, 1984; D'Asaro, 1970b; Tanaka, 1980; eigene Beobachtungen - Abb.13) und in der Regel auf einer Ebene basal oder auf mehreren Ebenen basal-lateroapikal aneinandergeklebt (u.a. Barkati & Achmed, 1984; Winner, 1985). Etwa 30 (Gosliner & Liltved, 1985) bis 1500 (Ostergaard, 1950) Eikapseln formen ein in Aufsicht  $\pm$  ovales Gelege, das etwa vom Fuß des Muttertieres abgedeckt werden kann. Das "Bebrüten" des Laiches scheint die Regel zu sein

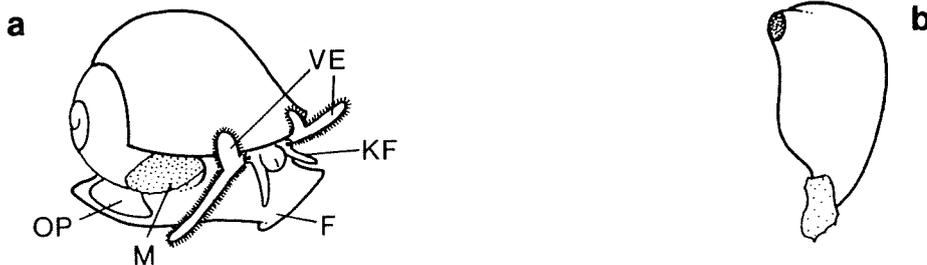


Abb.13: a) Nähreierfressender Embryo von *C. venusta* (nach Wilson, 1985) und b) schematische Darstellung einer typischen Cypraeiden-Eikapsel (nach D'Asaro, 1970b).

Es sind bisher nur zwei frühontogenetische Ernährungsstrategien bekannt: sämtliche Eier entwickeln sich zu bilobaten Veligern, die nach etwa zwei Wochen (temperaturabhängig) freischwimmend schlüpfen und dann Plankton fressen, oder ein einziges Ei entwickelt sich zum Embryo, der sich von den anderen Eiern ernährt und nach 6-8 Wochen Entwicklung kriechend aus der Kapsel schlüpft (Wilson, 1985). Letzterer Entwicklungsmodus ist bisher nur von südaustralischen (Griffiths, 1962; Wilson, 1985) und südafrikanischen (Gosliner & Liltved, 1985) Arten beschrieben.

Die extremen K-Strategen zeigen zu den extremen R-Strategen ein Reproduktionsverhältnis von etwa 1 : 17000. Die K-Strategie tritt nur bei Arten der Verbreitungsgrenzen auf, also nicht bei den tropischen Cypraeidae.

Embryonalgehäuse haben Durchmesser von 0.13 mm - z.B. *C. lynx* (s.u.) - bis 2.2 mm - z.B. *C. venusta* (Wilson, 1985). Arten mit planktotropher Entwicklung (s.u.) schlüpfen mit etwa einer Gehäusewindung, die 0.13 mm bis 0.32 mm durchmißt und mehr oder weniger kräftig mit einem Wulst-Gruben-Muster skulpturiert ist. Arten mit holokapsulärer Frühontogenese durchlaufen ein deutliches Veligerstadium und schlüpfen mit 2.5-3.0 Gehäusewindungen, die in etwa dem Juvenilgehäusetypus entsprechen (s.o.) und mit spiral verlaufenden Punktreihen skulpturiert sein können (Wilson, 1985).

Die convoluten Gehäuse bedingen eine Überdeckung des Protoconches, insbesondere bei adulten Tieren. Bereits bei

(z.B. Bandel, 1973; Gosliner & Liltved, 1985; Ostergaard, 1950; eigene Beobachtung an *C. arabica*), so daß eine sichere taxonomische Zuordnung gegeben ist. Die Anzahl sich entwickelnder Eier pro Kapsel liegt zwischen einem (Gosliner & Liltved, 1985) und etwa 1000 (Ostergaard, 1950), so daß bis zu 500.000 Veliger aus einem Gelege schlüpfen können (vergl. Tabellen in Tanaka, 1980 und in Wilson, 1985).

juvenilen Tieren, die ihre Apertur-Außenlippe noch nicht eingefaltet haben, sekretiert der Mantel Schale auf den Apex. Aufgrund der anfänglichen relativen Transparenz können entsprechende Apicis mit Hilfe des Lichtmikroskopes grob untersucht werden, jedoch nicht mit dem Rasterelektronenmikroskop. Zudem sind Juvenilgehäuse oftmals nur schwer den entsprechenden Adultgehäusen zuzuordnen (s.o.). Röntgenstrahlen schaffen ebenfalls keine ausreichende Dokumentation der Protoconchstrukturen (eigene Beobachtungen). Die taxonomisch einwandfreie Verknüpfung aller ontogenetischen Stadien kann deshalb nur auf freipräparierten Protoconchen (s.u.) der post-metamorphotischen Stadien basieren.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Die frisch geschlüpften, bilobaten Veliger (u.a. Ostergaard, 1950; Tanaka, 1980; Winner, 1985) entwickeln im Plankton rasch ein quadrilobates Velum, dessen Lappen schließlich jeweils etwa die doppelte Larvalgehäuselänge erreichen (Bandel et al., 1997). Die Larven zeigen pigmentierte Mäntel, die über das Gehäuse geschoben werden können. Die Larvalgehäuse haben kugelige bis konische Umrisse (vergl. Richter & Thorson, 1975), sind milchigtransparent, oder orange-braun bis dunkelbraun (eigene Beobachtungen) und können von einem hornigen, spiral aufgebauten Operculum gut verschlossen werden. Es werden bis zu 4.5 Larvalwindungen ausgeschieden, die in der Regel mit einem Kästchenmuster skulpturiert sind und eine Sinusigera-Apertur zeigen. Die Gehäusehöhen können 2 mm erreichen, liegen aber meistens bei  $\pm$  1 mm.

Über die Länge der Larvalphasen kann nur spekuliert werden. Sie müssen, aufgrund biogeographischer Verbreitungsmuster (s.u.) und sehr küstenferner Nachweise ent-

sprechender Veliger im Plankton (Simroth, 1895), zumindest bei einigen Arten, viele Wochen andauern.

Im Detail sind Protoconche der Cypraeidae relativ heterogen und für taxonomische Fragestellungen brauchbar. Im Gegensatz zu den Adulti tragen die Larvalstadien ein Operculum - nach Wilson (1985) kann auch ein benthisches Jungtier noch ein Operculum besitzen.

Kay (1996) listete 27 rezente Gattungen auf, von denen 19 als planktonisch indiziert wurden. Solange jedoch nicht alle Arten einer Gattung diesbezüglich untersucht sind, darf sich der Entwicklungsmodus nicht auf Gattungen beziehen, da es unterschiedliche frühontogenetische Entwicklungen bei kongenerischen Arten geben kann (s.o.).

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Cypraea lynx* (Abb.T7/15): 5 Windungen von etwa 1.1 mm Höhe und einem Durchmesser von 0.95 mm, davon die 1. Windung 0.13 mm. 1. Windung entspricht Embryonalschale, insbesondere lateral mit Wulst-Gruben-Skulptur, apikal ± glatt. Larvalwindungen mit Axial- und Spiralskulptur, die ein dichtes Kästchenmuster zusammensetzen, Kreuzungspunkte knotig; Kästchen auf letzten beiden Windungen 20-30 µm breit, teilweise gerundet; Sinusigera-Apertur (die anschließende Juvenilwindung zeigt schwache Spiralkiele). Die Larve war **planktotroph**.

*Cypraea vitella* (Abb.T8/1,2) (siehe Anmerkung): 4.8 Windungen von etwa 1.2 mm Höhe und einem Durchmesser von 0.95 mm, davon die erste Windung 0.15 mm. 1. Windung entspricht Embryonalschale, mit undeutlicher Wulst-Gruben-Skulptur. Larvalwindungen mit Axial- und Spiralskulptur, die ein dichtes Kästchenmuster zusammensetzen, Kreuzungspunkte knotig; Kästchen auf letzten beiden Windungen 20-50 µm breit, quadratisch bis flach rechteckig; Axialrippen deutlich opisthoklin; Sinusigera-Apertur. Die Larve war **planktotroph**.

Die frühontogenetischen Gehäuse weiterer Arten können nur skizziert werden: *C. arabica*, *C. annula*, *C. moneta*, *C. caputserpentis* und *C. erroneus* mit mehreren Larvalwindungen, Kästchen-skulptur: **planktotroph**. *C. erroneus* mit 320 µm durchmessender Embryonalschale (Abb.T7/14).

Bandel et al. (1997) dokumentierten ein Larvalgehäuse aus dem Roten Meer, welches im Detail mit dem Protoconch von *Cypraea vitella* übereinstimmt und wahrscheinlich diese Art repräsentiert.

### 3.2.2. Oculidae FLEMING, 1822

#### 3.2.2.1. Verbreitung und Ökologie

Oculiden sind in den tropischen und subtropischen Meeren verbreitet. Lediglich der warme Golfstrom erlaubt es einigen Arten weiter nördlich vorzu-

dringen, im Einzelfall - *Simnia patula* - sogar bis zu den am 59. Breitengrad liegenden schottischen Orkney-Inseln (Rendall, 1936). *Pedicularia sicula* ist aus dem Nordostatlantik bis zum 50. Breitengrad nachgewiesen (Bouchet & Warén, 1993). Die südliche Verbreitungsgrenze endet jedoch schon am 35. Breitengrad, z.B. an der nördlichen neuseeländischen Nordinsel (Powell, 1979). Viele Arten haben eine weite indo-pazifische Verbreitung (vergl. Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Cernohorsky, 1967a; Kay, 1979; Liltved, 1989; Springsteen & Leobrera, 1986; Wilson, 1993). *Pseudosimnia carnea* kommt auf beiden Seiten des Atlantiks vor (Abbott, 1974; s.u.).

Soweit bekannt, sind Oculiden ausschließlich mit Coelenteraten vergesellschaftet (u.a. Gosliner et al., 1996), insbesondere mit Octocorallia (Lederkorallen, Hornkorallen, Seefedern), deren Polypen, und damit einhergehend auch andere organische Bestandteile, von den Schnecken abgeweidet bzw. abgenagt werden (u.a. Bandel & Wedler, 1987; Wilson, 1993; eigene Beobachtungen an *Calpurnus verrucosus*). *Pedicularia*-Arten leben hemi-sessil, fest angeheftet, auf verkalkten Hydrozoen, z.B. Stylanderiden (Arnaud & Zibrowius, 1979; Cernohorsky, 1967a; Vayssière, 1923) oder Milleporiden (Abbott, 1974). Die Ernährungsweise dieser Gruppe ist nicht nachgewiesen, doch kann angenommen werden, daß die Polypen der Hydrozoen die Nahrung bilden, möglicherweise auch auf parasitischem Wege.

Das Nahrungsspektrum der Oculiden gilt als relativ bis sehr spezifisch (Wilson, 1993). Viele Arten zeigen Mimese bezüglich ihrer Wirtskolonien (Gosliner et al., 1996; Gowlett-Holmes & Holmes, 1989), die durch Farbmuster des außenliegenden Mantels, im Zusammenspiel mit den Mantelpapillen (Polypen- oder Kelch-ähnlich) zustande kommt.

Oculiden sind vom Litoral bis zum Bathyal nachgewiesen: *Pedicularia sicula* wurde aus bis zu 2200 m Tiefe gedredged (Locard, 1897). Die meisten Arten leben im gut bis mäßig durchlichteten Bereich des Litorals und Sublitorals (u.a. Cernohorsky, 1967a; Gosliner et al., 1996; Wilson, 1993).

Die Verbreitung ist wie bei den Cypraeidae eng mit warmen Meeresströmungen korreliert, die Temperaturtoleranz ist insgesamt jedoch größer. Dafür spricht nicht nur die geographische Verbreitung, sondern auch die bathymetrische Verteilung. Die Verbreitung einiger Oculiden-Arten stimmt zum Teil nicht mit der Verbreitung der entsprechenden, angeblich spezifischen Wirtskoelenterate überein, so daß Monophagie angezweifelt werden kann.

#### 3.2.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Die dextralen Teleconche sind convolut, ei- bis spindelförmig, im

Längsschnitt auch  $\pm$  triangulat, mit teilweise extrem langen Siphonalrinnen (Abb.14); Gehäuselängen liegen etwa zwischen 6 mm - z.B. *Diminovula aurantiomacula* (siehe Wilson, 1993) und 13 cm - z.B. *Volva volva* (siehe Hinton, 1972), bei der Mehrzahl der Arten zwischen 1 cm und 3 cm (Literatur: siehe Verbreitung). Apertur durch Einfaltung der Außenlippe verengt (Ausnahme: *Pedicularia*), diese häufig mit Zahnrippen; Columellarseite ohne Falten oder nur im posterioren Abschnitt. Schale

glatt-hochglänzend oder transversalstriat-glänzend, im Einzelfall - z.B. *Prosimnia semperi* (siehe Wilson, 1993) - feingranuliert-mattglänzend; *Pedicularia*-Arten transversal berippt, nicht glänzend, auch korrodiert; *Calpurnus verrucosus* dorsal zu den Siphonalausgüssen, mit jeweils einem Knopf skulpturiert: Farbe einheitlich oder einfache Streifen- bzw. Fleckenmuster; Mantellinien kaum oder gar nicht erkennbar; Gehäusewachstum entspricht dem der Cypraeidae.

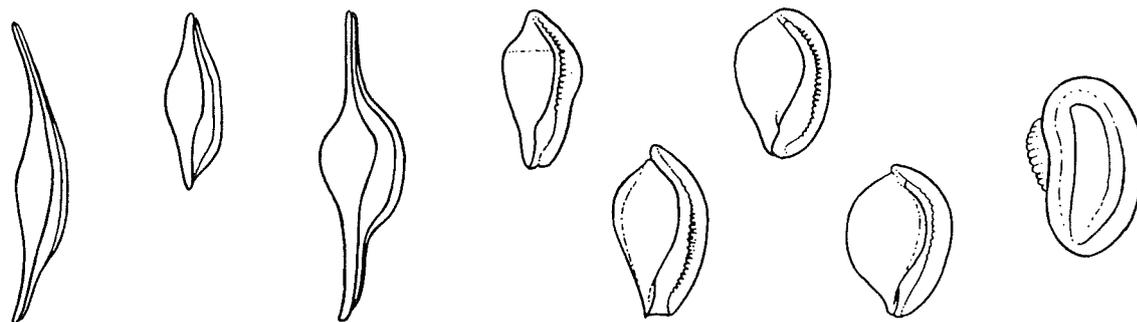


Abb.14: Gehäusetypen rezenter Ovulidae. Ohne Maßstab.

Sexualdimorphismus nicht explizit nachgewiesen, intraspezifisch deutlich differierende Größenangaben (u.a. Cate, 1973, 1976) deuten jedoch darauf hin.

Im Vergleich zu den Cypraeidae sind die Gehäuse überwiegend kleiner, dünnschaliger und gestreckter, ist die Apertur weniger bezahnt und teilweise lang ausgezogen; Farbmuster sind einfacher.

Die mehr oder weniger fest angeheftete Lebensweise der Pedicularien kann nicht mit einem nach außen vorzuschiebenden Mantel korrelieren, woraus sich die entsprechenden Abnutzungerscheinungen der Schale erklären, die nur bei diesen Ovuliden auftreten.

Anatomie. Übersicht: Fuß flach,  $\pm$  oval; mäßig groß bis sehr groß (z.B. *Calpurnus verrucosus*); Propodium mäßig entwickelt, Metapodium ohne Operculum (vergl. jedoch Frühontogenese); Pigmentierung oftmals der des Mantels ähnlich. Mantel unterschiedlich gefärbt und papilliert, bzw. auch ohne Papillen - z.B. *Primovula heleneae* (siehe Gowlett-Holmes & Holmes, 1989); Vorderrand formt kurzes bis mäßig langes Siphonalrohr; Eingeweidesack sehr kurz. Kopf mit kurzer Schnauze; Augen auf basalen, teilweise relativ langen Verdickungen der Fühler.

Mantelhöhlenorgane: Lage und Morphologie wie bei Cypraeiden, Osphradium in der Regel kleiner (Ghiselin & Wilson, 1966; Vayssière, 1923;), bei einigen Arten jedoch sehr groß (Azuma & Cate, 1971) - *Pedicularia californica* mit links-

seitig reduzierten Lamellen (Gosliner & Liltved, 1985).

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis fehlt z.B. bei *Cyphoma*, *Simnia* oder *Ovula*, entsprechend weite orale Röhre im Schnauzenbereich noch vorhanden (Fretter & Graham, 1981, Ghiselin & Wilson, 1966) - von *Pedicularia* nicht bekannt; Buccalmasse groß und muskulös, Kiefer mäßig entwickelt und flexibel oder fehlend; paarige Speicheldrüsen lang und traubig, mit dünnen Gängen den Nervenring innen passierend; große, unpaare, über einen Gang deutlich abgesetzte Ösophagusdrüse (Vayssière, 1923; vergl. Kapitel 3.12.).

Radulae (Abb.15) mit etwa 100 bis 300 Zahnreihen; weitgehend durch ihre großen, fächerförmigen, kammartigen Marginalia charakterisiert (Bandel, 1984; Troschel, 1856-63; Vayssière, 1923). Dieses trifft jedoch nicht auf Pedicularien zu, die sichelförmige Marginalia mit jeweils zwei antennenartigen Fortsätzen zeigen (Bouchet & Warén, 1993; Habe, 1955; Thiele, 1929). Zentralzahn oftmals breiter als hoch, mit gerader oder konvexer Basis, teilweise deutlich schmaler als Schneide; basale Fortsätze fehlen (Azuma, 1988, 1989; Azuma & Cate, 1971); Schneide ebenfalls gerade bis konvex; in medianen, deutlich dominanten, spitzen Hauptdentikel, der selbst 2-4 kleine Dentikel tragen kann (Bandel, 1984; Troschel, 1856-63) und in bis zu 14, spitze bis leicht gerundete Nebendentikel differenziert, die symmetrisch angeordnet sind und von denen einige größer

als andere sein können. Lateralzahn deutlich höher als Zentralzahn, hakenförmig, Hauptdentikel lang ausgezogen und spitz, wenige bis zahlreiche Nebendentikel, die in der Regel mehrheitlich auf der

äußeren Schneide sitzen; Basis oftmals geschenkelt, auch mit kurzen Fortsätzen (u.a. Azuma & Cate, 1971).

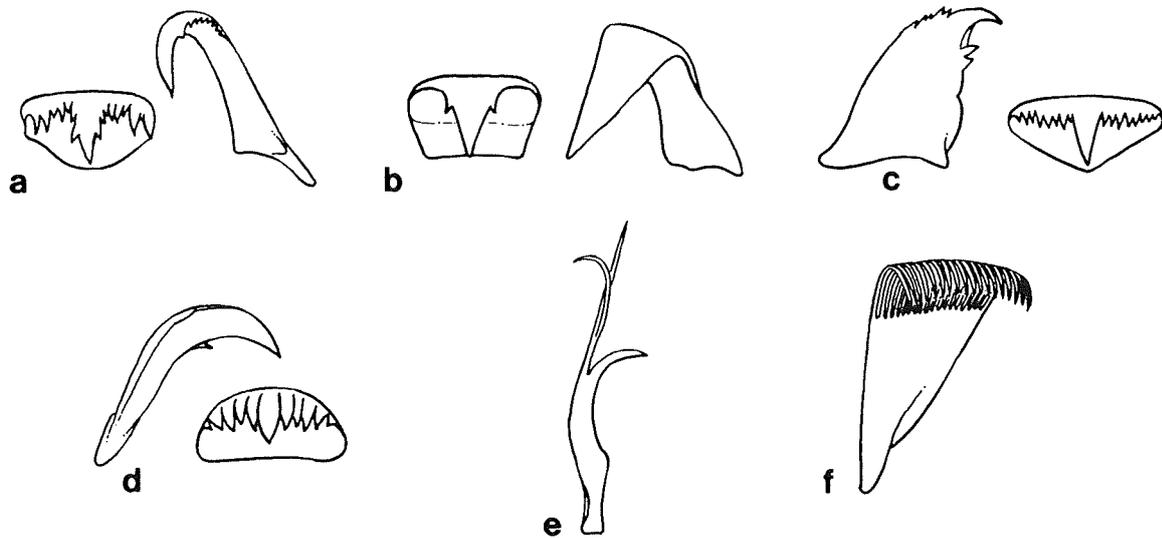


Abb.15: Radulazähne von a) *Simnia acicularia* (nach Bandel, 1984); b) *Calpurnus verrucosus*; c) *Ovula ovum* (beide nach Vayssière, 1923); d) *Globovula margarita* (nach Azuma, 1989) - jeweils ohne Marginalia; e) Marginalia von *Pedicularia* (nach Bouchet & Warén, 1993) im Vergleich zu dem (f) anderer Ovuliden-Gattungen (nach Bandel, 1984). Ohne Maßstab.

Die Radula ist generell schwächer als bei den meisten Cypraeiden und spiegelt die unterschiedliche Ernährungsweise - Weichkruste versus Hartkruste - deutlich wider. Ovuliden zeigen spezialisierte Marginalia, Cypraeiden dem Zentralzahn entsprechende Lateralia. Im Vergleich mit taenioglossen Radulae anderer Gruppen erscheint der Pedicularien-Typus innerhalb der Cypraeoidea am ursprünglichsten.

**Genitaltrakt:** Geschlechter getrennt, *Pedicularia sicula* möglicherweise proterandrischer Hermaphrodit (Bouchet & Warén, 1993); Aufbau der Organe wie bei den Cypraeidae - *Pedicularia californica* mit durch einen separaten Gang abgesetzter Prostata (Gosliner & Liltved, 1985).

**Nervensystem:** Entspricht  $\pm$  dem der Cypraeidae; "Collier oesophagien constitué comme celui des *Cypraea* vrais, avec des ganglions radiciformes se prolongeant presque sur toute la longueur du pied" (Vayssière, 1923); *Pedicularia californica* mit sphäroidischen Pedalganglien (Gosliner & Liltved, 1985).

### 3.2.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Der Laich wird an den entsprechenden Wirt geklebt und dann nicht bebrütet (Lebour, 1932; Main, 1982; Wilson, 1993) oder befindet sich bei *Pedicularia* seitlich am Fuß (Bouchet & Warén, 1993) bzw. in der Mantelhöhle (Di Natale & Mangano, 1985; Robertson,

1971). Die wenige Millimeter großen, linsenförmigen Eikapseln werden in Reihen aneinandergeklebt und enthalten jeweils einige hundert Eier. Die Anzahl der Eikapseln pro Gelege wird mit 4-60 angegeben (Bandel, 1973; Gowlett-Holmes & Holmes, 1989). Die höchste Reproduktionsrate, mit etwa 30.000 Embryonen pro Laich, ist von *Simnia barbarensis* beschrieben (Main, 1982).

Es ist keine holokapsuläre Entwicklung bekannt. Die Eier entwickeln sich zu Embryonen, die, je nach Art und Wassertemperatur, nach etwa 1.5-5 Wochen (Bandel, 1973; Lebour, 1932) als bilobate Veliger die Eikapsel verlassen. Das Operculum ist voll ausgebildet (u.a. Gowlett-Holmes & Holmes, 1989). Schlupfgehäuse bestehen aus einer Windung, durchmessen 0.13-0.16 mm und zeigen eine mehr oder weniger ausgeprägte Wulst-Gruben-Skulptur (Bandel, 1975b; Bandel et al., 1997; Bouchet & Warén, 1993; Gowlett-Holmes & Holmes, 1989; Habe, 1955; Lebour, 1932; Main, 1982; Robertson, 1971; Scheltema, 1971; Thiriott-Quévieux, 1967).

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Die ausgeschlüpften Veliger entwickeln in ihrer planktischen Phase ein quadrilobates Velum, dessen Lappen wie bei den Cypraeiden schmal und langgestreckt sind und etwa die zweifache Gehäuselänge erreichen (u.a. Bandel et al., 1997; Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1932, 1945). Larvalgehäuse milchig-

transparent oder braun, aus bis zu 5.5 Windungen (einschließlich Embryonalwindung), 0.6-1.0 mm hoch, ovale bis konische Umrisse, Sinusigera-Apertur (Bandel & Riedel, 1994; Bandel et al. 1997; Richter & Thorson, 1975; Robertson, 1971; Simroth, 1895); opistho- und prosokline Rippen

bilden dominante, charakteristische Rautenskulptur (Abb.16); zumindest bei *Pedicularia* auf der ersten Larvalwindung Kästchenskulptur vorhanden (Bouchet & Warén, 1993; Richter & Thorson, 1975; Robertson, 1971; Simroth, 1895).

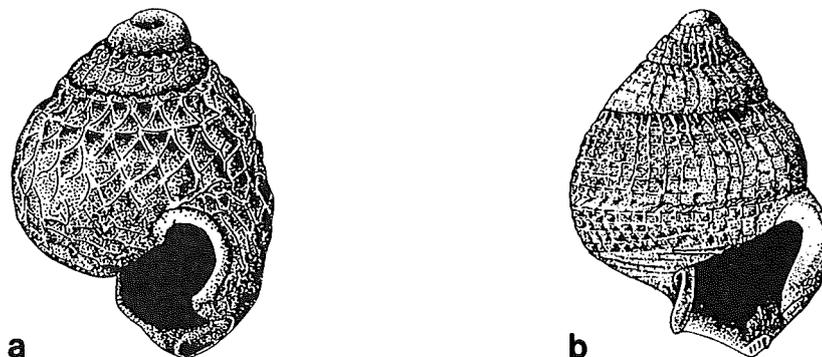


Abb.16: Larvalgehäuse a) einer Ovulide, mit Rautenskulptur und b) rechts daneben, zum Vergleich die Kästchenskulptur auf einem Cypraeiden-Larvalgehäuse (Bandel, unpubliziert. Ohne Maßstab.

Entsprechend den Cypraeiden-Larven sind auch die Veliger der Ovuliden sehr küstenfern gefangen worden (u.a. Simroth, 1895) und einige Arten - ? *Pseudosimnia carnea* (siehe Verbreitung) - können möglicherweise Ozeane überqueren.

Die Protoconche der Ovuliden sind durchschnittlich kleiner und zeigen eine etwas geringere morphologische Spannbreite als die der Cypraeiden. Letzteres mag mit der weniger erforschten Frühontogenese der Ovuliden zusammenhängen. Die Kästchenskulptur auf der intialen Larvalwindung einiger Ovuliden entspricht der des Cypraeiden-Larvalgehäuses (vergl. Kapitel 5.3.).

### 3.3. Lamellarioidea ORBIGNY, 1841

Thiele (1929) und Ponder und Warén (1988) stellten, neben den Triviidae und Lamellariidae, die Pseudosacculidae in diese Überfamilie. Es ist nur die Art *Pseudosacculus okai* beschrieben, die in Ascidien lebt und die Schale vollkommen reduziert hat (Hirase, 1927). Es besteht daher keine Notwendigkeit, ein eigenes Unterkapitel für diese monospezifische Familie zu gliedern.

#### 3.3.1. Triviidae TROSCHER, 1863

Die im folgenden zusammengefaßten Daten stammen hauptsächlich von *Trivia* s.l., von der einige Arten untersucht wurden. Über *Erato* s.l. ist sehr viel weniger bekannt und der Kenntnisstand basiert, mit Ausnahme der Adultgehäusemorphologie, fast ausschließlich auf der Art *E. voluta*.

#### 3.3.1.1. Verbreitung und Ökologie

Triviiden sind, mit Ausnahme der (anti-) borealen und (ant-) arktischen Gewässer (siehe u.a. Bouchet & Warén, 1993; Dell, 1990; Hain, 1989; Kozloff, 1996), in allen Meeren anzutreffen, auch in geographisch isolierten Gebieten wie etwa an den Hawaii- oder Kokos-Inseln (Kay, 1979; Maes, 1967). Der Schwerpunkt der Verbreitung liegt im Indo-Westpazifischen Bereich (u.a. Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Wilson, 1993). Südlichste Nachweise stammen von Tasmanien (Powell, 1979) oder Südafrika (Liltved, 1986), während im Norden keine Arten jenseits von Zentral-Japan (Kira, 1965) oder North Carolina (Abbott, 1974) beschrieben sind, im Ost-Atlantik jedoch *Erato voluta* bis an die südnorwegische Küste vorgedrungen ist (Fretter & Graham, 1981).

Triviiden sind in der Regel mit Arten der Ascidiaceae vergesellschaftet, von denen sie sich auch ernähren (u.a. Fretter & Graham, 1981). Vayssière (1923) beschrieb jedoch u.a. Schwammnadeln und Foraminiferen aus dem Mageninhalt einiger *Trivia*-Arten (siehe Anmerkung). Triviiden leben vom Niedrigwasserbereich des Intertidals bis zu etwa 1000 m Wassertiefe - z.B. *Trivia arctica*. Die meisten Arten leben im Sublitoral (Fretter & Graham, 1981; Gosliner & Liltved, 1982, 1987; Kay, 1979; Wilson, 1993; eigene Beobachtungen). Einige Arten sind bisher nur aus Fischmägen bekannt (Liltved, 1986).

Die Gehäuse (s.u.), insbesondere aktiver Triviiden, werden mehr oder weniger vollständig von einem rechten und einem linken Mantellappen bedeckt (u.a. Fretter & Graham, 1962; Gosliner et.

al., 1996; eigene Beobachtungen). Wird der außenliegende Mantel mechanisch gereizt, so zieht er sich, anders als bei den diesbezüglich getesteten Cypraeiden (s.o.), vergleichsweise langsam in das schützende Gehäuse zurück. Dieses scheint mit der Fähigkeit der Tiere korreliert zu sein, zur Abwehr des Angreifers Säure über den Mantel ausscheiden zu können (Thompson, 1960, 1961).

Die hin und wieder auftretende Tatsache, daß dort die Artenzahlen am höchsten sind, wo am intensivsten geforscht wurde, macht sich bei den kleinwüchsigen und deswegen von Tauchern häufig nicht bemerkten Triviiden besonders bemerkbar. So sind von der südafrikanischen Küste etwa 30 Arten beschrieben (u.a. Gosliner, 1987; Gosliner & Liltved, 1982; Liltved, 1986), während z.B. von den Philippinen bisher nur eine Art sicher diagnostiziert ist (Springsteen & Leobrera, 1986).

Der Nachweis von Schwammnadeln im Magen einiger Arten durch Vayssière (1923) beruht möglicherweise auf

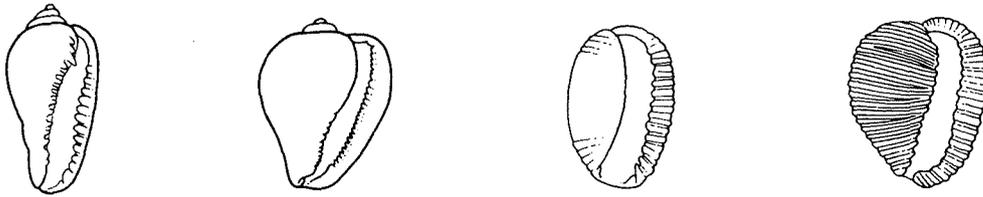


Abb.17: Gehäusetypen rezenter Triviidae. Ohne Maßstab.

Die dextral aufgewundenen Teleoconche sind ei- bis birnenförmig und weißlich, gelblich oder hell rötlich gefärbt, teilweise mit dunkleren Flecken. Während *Trivia* s.l. ein dem der Cypraeiden entsprechendes convolutes Gehäuse baut (s.o.), ist bei *Erato* s.l. zwar ebenfalls eine hohe Apertur mit nach innen eingefalteter Außenlippe vorhanden, die apikalen Windungen bleiben jedoch mehr oder weniger sichtbar; anteriorer und posteriorer Siphonalausguß vorhanden (Abb.17).

Die Gehäuse von *Trivia* s.l. sind gewöhnlich mit transversalen Rippen skulpturiert, die in die Zahnrippen der Mündungslippen übergehen bzw. diesen entspringen; dorsal oft mit axialer Furche. Einige Arten sind jedoch glattschalig, können dann auf der Columellarlippe eine Reduktion der Zahnrippen zeigen (Liltved, 1986) und vermitteln so morphologisch zu einigen *Erato* s.l. Letztere sind meist glattschalig, können aber mit feinen Granulae und kurzen  $\pm$  axial angeordneten Lirae skulpturiert sein - z.B. *Proterato sulcifera*. Dann kann auch hier eine dorsale Furche ausgeprägt sein (Abb.T8/3; siehe Anmerkung).

Der Gehäuseontogenese der Cypraeoidea entsprechend, tritt ein distinktes, oliviformes Jugendgehäuse auf (s.o.), das bei *Trivia* s.l. bereits transversale Rippen zeigen kann (Fretter & Graham,

einer Mißinterpretation, da auch Tunicaten Spiculae ausbilden können. Die erwähnten Foraminiferen sind auf Tunicatenkolonien zu finden und werden einfach ungezielt mitgefressen.

### 3.3.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

**Adultgehäusemorphologie:** Die Gehäuselängen liegen etwa zwischen 1.5 mm - z.B. *Erato maugeriae* (in Abbott, 1974) - und 27 mm - z.B. *Trivia aperta* (in Gosliner & Liltved, 1987). Die Mehrzahl der Arten trägt Gehäuse mit Höhen von 4 und 15 mm, wobei die *Erato*-Verwandtschaft im Durchschnitt kleiner ist (Literatur: siehe Verbreitung). Sexualdimorphismus ist nicht explizit nachgewiesen. Die teilweise großen intraspezifischen Variationsbreiten (siehe Liltved, 1986) deuten jedoch darauf hin.

1962; eigene Beobachtungen an *T. monacha* und *T. arctica*).

Dorsale, axial verlaufende Furchen, entstehen durch die bilaterale Erhöhung von Skulptur durch den Mantel und reflektieren damit den Abstand zwischen den Rändern der Mantellappen.

**Anatomie: Übersicht:** Fuß relativ schmal, nach posterior die ventrale Gehäusefläche selten etwas überragend; Propodium wenig entwickelt, Metapodium ohne Operculum (vergl. jedoch Frühontogenese). Vorderer Mantelrand formt Siphon, dessen Gewebeoberflächenstruktur in der Regel undifferenzierter als die des eigentlichen äußeren Mantels ist; außenliegende, warzig-drüsige,  $\pm$  spezifisch gemusterte Mantellappen lassen einen mehr oder weniger breiten, dorsalen,  $\pm$  medianen Schalenabschnitt unbedeckt. Kopf mit sehr kurzer Schnauze bei *Trivia* s.l. - *Erato* s.l. ohne Schnauze; Augen an basalen Verdickungen dünner Tentakel.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monoplectinat, relativ lang, etwa hufeisenförmig,  $\pm$  quer am Manteldach hängend - Spitze weit nach links zeigend. Osphradium bipectinat, auffällig breite Basis, stark gekrümmt - Anzahl der Fiederlamellen stark asymmetrisch; groß bis sehr groß, das "U" der Kieme weitgehend ausfüllend - Einströmsiphon auf

U-Öffnung gerichtet (Fretter, 1946, 1951; Fretter & Graham, 1962; Gosliner & Liltved, 1982; Haszprunar, 1985; Vayssi re, 1923). Hypobranchialdr se aus w lstigen Querlamellen (Vayssi re, 1923) oder  $\pm$  wabenf rmig (Fretter & Graham, 1962).

Vorderer Nahrungstrakt: Akrembolische Proboscis; Buccalmasse gro , mit relativ

kr ftigen Kieferelementen; Radulasack vergleichsweise kurz; Speicheldr sen paarig, fingerf rmig, mit d nnen G ngen durch Nervenring zur Buccalh hle; gro e, unpaare, kompakte, integrierte  sophagusdr se (Fretter, 1951; Fretter & Graham, 1962; Gosliner & Liltved, 1982, 1987; Vayssi re, 1923; eigene Beobachtungen).

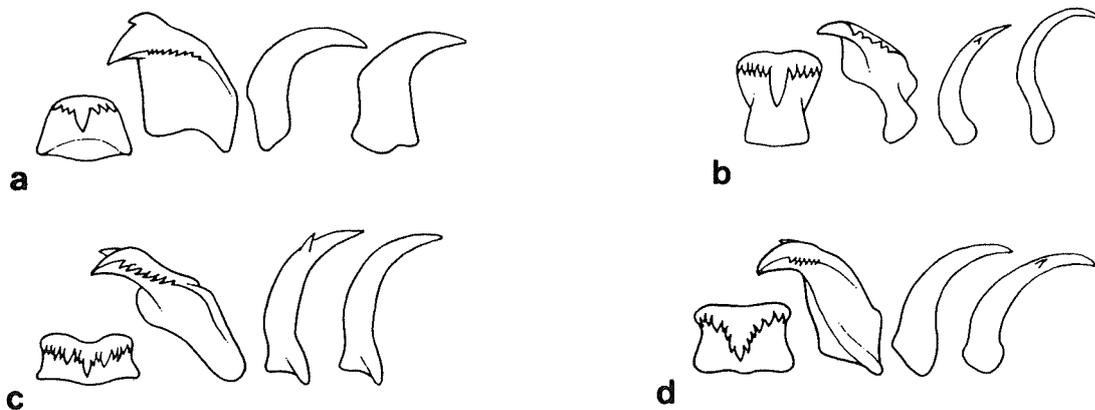


Abb.18: Radulahlbreihen von a) *Trivia pellucidula* (nach Gosliner & Liltved, 1987); b) *Erato voluta* (nach Bandel, 1984); c) *T. exigua* (nach Vayssi re, 1923) und d) *T. splendidissima* (nach Gosliner & Liltved, 1987). Ohne Ma stab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Die taenioglossen Radulae (Abb.18 und Abb.T1/11,12) sind aus etwa 50-80 Querreihen zusammengesetzt (Bandel, 1984; Vayssi re, 1923; eigene Beobachtungen), zeigen einen relativ einheitlichen Typus, sind jedoch im Detail taxonomisch sehr brauchbar (u.a. Bandel, 1984; Gosliner & Liltved, 1982, 1987; Liltved, 1986; Troschel, 1856-63; Vayssi re, 1923): Zentralzahn rechteckig bis trapezf rmig, teilweise tailliert, meist hoch wie breit; Hauptdentikel links und rechts mit jeweils 4-10 Nebendentikeln, wobei eine asymmetrische

Anordnung relativ h ufig auftritt; Basis einfach, teilweise etwas geschwungen und leicht geschenkelt. Lateralzahn  $\pm$  breit hakenf rmig, deutlich h her, bzw. l nger als Zentralzahn; Hauptdentikel innen meist von einem kr ftigen und au en von 3-14 schwachen Nebendentikeln begleitet; die Anzahl der  u eren Nebendentikel unterliegt relativ gro er intraspezifischer Variationsbreite; Basis relativ breit und  $\pm$  V-f rmig aufsitzend. Marginalz hne schlank hakenf rmig, etwas l nger als Lateralzahn; ohne oder mit 1-2 inneren Nebendentikeln.

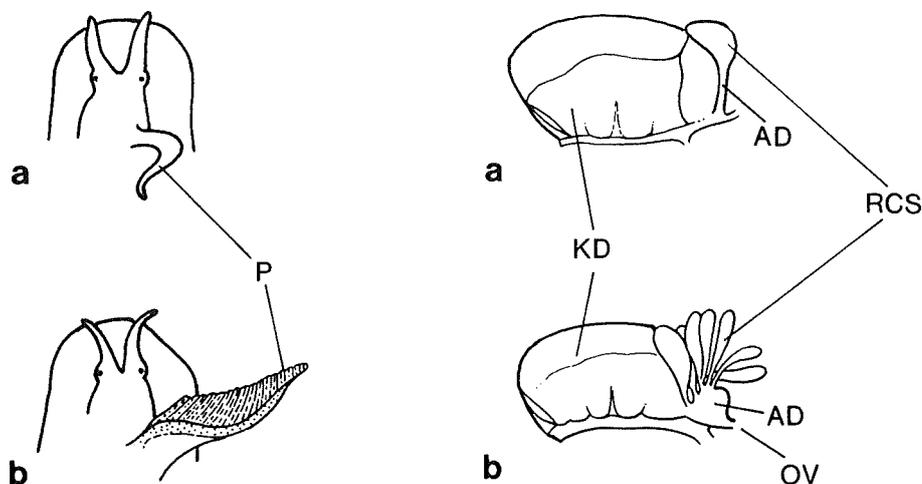


Abb.19: Intragenerische Unterschiede der Penismorphologie und der Ovidukte - a) *Trivia monacha* b) *T. arctica* (nach Pelseneer, 1926 und Fretter, 1947).

Genitaltrakt: Gonochoristisch oder proterandrisch hermaphroditisch; Ovidukt mit großer Kapseldrüse, etwa 1.5fach bis 2fach länger als hoch, mehr oder weniger deutlich in membranalen und mucoidalen Abschnitt untergliedert; Receptaculum seminis keulenförmig, einfingerig oder mehrfingerig (Abb.19); Albumendrüse basal oder lateral zum Receptaculum seminis, finger- oder beulenförmig; Bursa copulatrix nicht bekannt. Penis meist einfach fingerförmig; bei *Trivia arctica* abgeflacht, breiter als hoch, Oberseite mit Querspalten (Abb.19); Prostata anterior mit Schlitzöffnung zur Mantelhöhle; Samengang sonst geschlossen (Fretter, 1946, 1951; Gosliner & Liltved, 1982, 1987; Pelseneer, 1926).

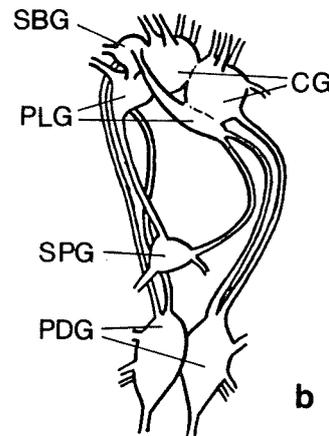
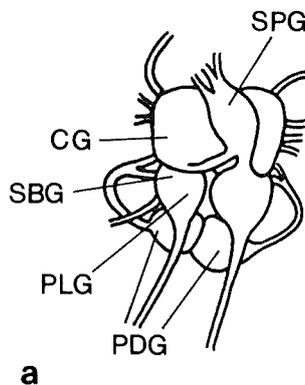


Abb.20: Zentralnervensysteme von a) *Trivia ovulata* (abgeändert nach Gosliner & Liltved, 1982) und b) *T. monacha* (nach Vayssière, 1923). Ohne Maßstab.

Gosliner und Liltved (1982) beschrieben für *Trivia ovulata* eine angebliche Fusion von Pleural- und Subintestinalganglion. Das Supraintestinalganglion, welches Konnektive zu den Pleuralganglien haben muß, verbinden die Autoren jedoch linksseitig basal mit einem Nervenknoten, der ihrer Ansicht nach das Cerebralganglion repräsentiert. Daher ist anzunehmen, daß linkes Cerebralganglion und Pleuralganglion verschmolzen sind. Das Pleuralganglion ist der basale Abschnitt und das Supraintestinalganglion damit "ordnungsgemäß" verbunden. Das Subintestinalganglion (linkes Pleuralganglion der Autoren) ist an die verschmolzenen Ganglien herangerückt ist, was z.B. auch bei den Naticiden ähnlich zu finden ist (s.o.).

#### NEUBESCHREIBUNG einer Radula:

*Trivia arctica* (Abb.T1/11,12): Die Anatomie dieser Art ist bereits sehr gut bekannt (s.o.). Die Konfiguration der Radula liegt jedoch nur als maßstabslose Zeichnung vor (z.B. Thiele, 1929), und wird deshalb kurz von einem Tier mit 1 cm Gehäuselänge beschrieben.

Nervensystem: Untersuchungen wurden bisher nur an *Trivia* s.l. durchgeführt (Gosliner & Liltved, 1982, 1987; Vayssière, 1923). Cerebralganglien ohne sichtbare Kommissur direkt aneinanderliegend; Pleural- den Cerebralganglien direkt angelagert. Pedalganglien ovoid, mit relativ kurzen bis mittellangen Konnektiven vom Cerebralganglion-Pleural-Komplex abgesetzt; Supra- und Subintestinalganglion kurz bis sehr kurz (dann verdickt) oder Subintestinalganglion den Platz des linken Pleuralganglions einnehmend, dieses dann mit dem linken Cerebralganglion verschmolzen (siehe Anmerkung und Abb.20); Chiastoneurie aufgehoben.

Radula etwa 2.5 mm lang und im funktionellen Bereich 0.4 mm breit: Zentralzahn ± schwach rechteckig, 85-90 µm breit, 70 µm hoch, leicht tailliert; Schneide mit großem, spitzem Hauptdentikel sowie links und rechts jeweils mit 4-6 relativ kräftigen Nebendentikeln, die teilweise asymmetrisch angeordnet sind. Lateralzahn etwa 100 µm lang; mit großem, spitzem Hauptdentikel, einem relativ kräftigen Nebendentikel auf der Innenseite und 4-10 mäßig kräftig bis schwach ausgeprägten Nebendentikeln auf der Außenseite; Basis gerundet V-förmig aufsitzend, anterior etwa dreimal breiter als posterior. Innerer und äußerer Marginalzahn jeweils etwa 150-160 µm lang, schlank hakenförmig, ohne Nebendentikel.

### 3.3.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

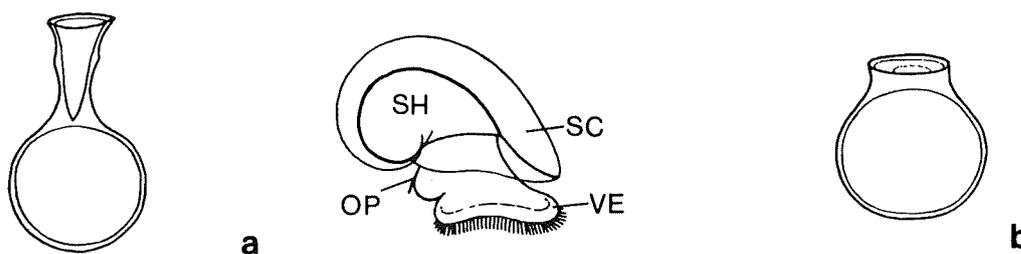


Abb.21: a) Eikapsel und schlupfbereiter Veliger von *Trivia monacha* (nach Pelseneer, 1926) und b) zum Vergleich die Eikapsel von *Lamellaria perspicua* (nach Ankel, 1936; siehe Lamellariidae). Ohne Maßstab.

Eigelege und Embryonalentwicklung: Der Laich von *Trivia* s.l. besteht aus isolierten Eikapseln, in Form charakteristischer Kugelamphoren (Abb.21), die in von der Schnecke ausgebissene Geweblöcher von Ascidien deponiert werden (u.a. Ankel, 1936; Fretter & Graham, 1962; Lamy, 1928; Lebour, 1931b; Pelseneer, 1926). Die Gelege von *Erato* s.l. sind nicht beschrieben. Die Eikapsel z.B. von *Trivia monacha* ist etwa 5 mm hoch und damit riesig, im Vergleich zur Gehäuselänge von nur 12 mm. Die Anzahl der Eier pro Kapsel liegt bei dieser Art bei etwa 800 (Pelseneer, 1926) und ist von anderen Triviiden nicht bekannt. Die Anzahl der Eikapseln pro Laichvorgang ist unklar und damit auch die Reproduktionsrate.

Es ist bisher nur die Embryogenese von *Trivia monacha* dokumentiert, so daß über mögliche andere frühontogenetische Ernährungsstrategien in dieser Familie nur spekuliert werden kann. Die Embryonen von *T. monacha* entwickeln sich sämtlich zu bilobaten, operculaten Veligern, die nach etwa 3 Wochen schlüpfen (Lebour, 1931b; Pelseneer, 1926; beide Autoren machen keine Angabe über die Wassertemperatur). Bereits vor dem Schlüpfen beginnt der Mantelrand ein sekundäres, gelatinöses Gehäuse auszuschleiden - den Scaphoconch (s.u.). Es handelt sich somit um sogenannte Echinospira-Larven (u.a. Fretter & Graham, 1962; Krohn, 1853; Lebour, 1937; Simroth, 1895). Das innenliegende Embryonalgehäuse hat einen Durchmesser von etwa 0.16 mm (Lebour, 1931b) und zeigt keine Skulptur. Der Scaphoconch durchmißt zum Schlupfzeitpunkt 0.35 mm und ist ebenfalls  $\pm$  skulpturlos (Fretter & Graham, 1981). Das Embryonalgehäuse von *T. arctica* hat einen Durchmesser von etwa 0.3 mm (eigene Beobachtungen; Abb.T8/4,5), das von *Erato voluta* etwa 0.25 mm (Lebour, 1933b). Frühontogenetische Schalen anderer Triviiden-Arten sind nicht dokumentiert, was sicherlich auch mit dem convoluten Adultgehäusetypus zusammenhängt (siehe Anmerkung in 3.2.1.3.).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Das anfangs bilobate Velum vergrößert sich stark, bevor eine weitere Differenzierung in der späten Larvalphase einsetzt. Allometrisches Wachstum erzeugt laterale Einbuchtungen. Während die Veli von *Erato voluta* und *Trivia monacha* diesen pseudo-quadrilobaten (funktionell bilobat) Zustand bis zur Metamorphose beibehalten (Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1931b, 1933b), findet bei *T. arctica* eine Differenzierung zu vier großen Velarlappen statt (Lebour, 1933a). Es werden etwa 1-1.5 Larvalwindungen ausgeschieden, die den Durchmesser des Gehäuses auf 0.55 mm - z.B. *Erato* sp. (s.u.) - bis zu 1.1 mm erhöhen - z.B. *T. arctica*. Die Scaphoconche haben dann jeweils etwa eine Windung mehr und durchmessen 1.6 mm (Lebour, 1933a, 1933b). Larvalgehäuse und Scaphoconch sind flach helicoid aufgewunden (Abb.22). Der Scaphoconch von *E. voluta* zeigt zwei periphere, schwach ausgeprägte Kiele (Lebour, 1933b).

Im Zuge der Metamorphose, bevor der Scaphoconch abgeworfen wird, löst sich das Operculum ab, und der Mantel überdeckt - dem Adultzustand entsprechend - das Gehäuse von *Erato voluta* fast vollständig (Fretter & Graham, 1962). Dieser Vorgang erfolgt bei den genannten *Trivia*-Arten erst nach Reduktion des Scaphoconchs.

Abgeleitet von den Aufzuchtversuchen Lebour (1933a) und der biogeographischen Situation (s.o.) müßte die Verweildauer der Larven im Plankton einige Wochen, jedoch nicht Monate andauern, da z.B. der Atlantik nicht überquert werden kann (siehe Laursen, 1981; Scheltema, 1971, 1986; Simroth, 1895).

Die Scaphoconche von *Trivia arctica*, *T. monacha* und *Erato voluta* zeigen den gleichen generellen Typus von etwa gleicher Größe, obwohl das Larvalgehäuse letzterer Art deutlich kleiner und relativ höher ist. Das zeigt einerseits, daß Scaphoconch- und Larvalgehäusebau nur bedingt korrelieren. Andererseits klingen die unterschiedlichen Adultgehäusemorphologien bereits in der Frühontogenese an, ohne daß der selektive Vorteil einer larvalen Schwebhilfe entsprechend verkleinert wird. Die relativ kleinere *Erato*-Verwandtschaft unterliegt im Plankton den gleichen oder sehr

ähnlichen Selektionsdrücken wie die relativ größere *Trivia*-Verwandtschaft.

Die wenigen vorhandenen Daten zu Larvalgehäusen deuten gruppenspezifische Skulpturunterschiede an: *Trivia*-Protoconche sind skulpturlos, während *Erato* auf dem Larvalgehäuse Spiralskulptur zeigt.

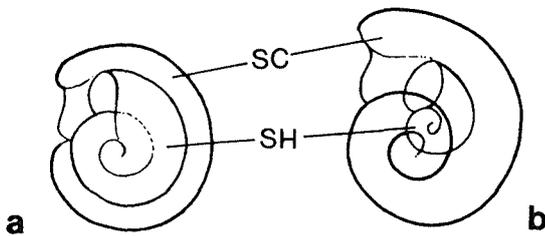


Abb.22: Größenrelationen zwischen Larvalgehäuse und Scaphoconch a) *Trivia monacha* (nach Lebour 1931b) und b) *Erato voluta* (nach Lebour, 1933b). Ohne Maßstab.

NEUBESCHREIBUNG eines Protoconches:

*Erato* sp. (Abb.T8/6,7): 2 Windungen von etwa 0.75 mm Höhe und einem Durchmesser von 0.55 mm, davon die erste Windung 0.25 mm (entspricht Embryonalschale). Larvalwindung mit 6 sichtbaren und 6 von der nachfolgenden Windung überdeckten Spirallirae (anschließende Juvenilwindung zeigt zahlreiche schwach ausgeprägte Spirallirae); Außenlippe der Apertur undifferenziert. Die Larve war wahrscheinlich planktotroph.

### 3.3.2. Lamellariidae ORBIGNY, 1841

Im Zuge der Bearbeitung zeigte sich, daß eine als *Marseniopsis sharonae* bezeichnete Art weder zu *Marseniopsis*, noch zu anderen Gattungen der Lamellariiden gestellt werden kann. Es erscheint sinnvoll, die neue Gattung im Vorfeld der Datensynthese zu diagnostizieren, um sie zwanglos integrieren zu können.

#### *Hainotis* gen. nov.

Typusart: *Lamellaria sharonae* Willet, 1939  
Derivatio nominis: Nach dem Kollegen Stefan Hain.

Diagnose: Siehe die der Typusart und hier beschriebene Radula.

Differentialdiagnose: Gehäuse relativ klein; ± ohrförmig, ähnlich *Marsenina* oder *Lamellaria*. Protoconch etwa 2 Windungen, mit subsuturalen, axialen Falten als Folge sekundärer Gehäusespiralisierung (Abb.28) - sekundäre Spiralisierung sonst nur von *Lamellaria* bekannt, dort aber kräftigere Falten bei geringerer Windungszahl. Radula im Gegensatz zu *Lamellaria* mit Marginalia (Abb.25) - alle Zähne relativ klein, von etwa gleicher Größe und ähnlichem Typus, ± haken-

förmig und zwei- bis dreimal höher als breit, einfache Basis; Marginalia mit gegabelter Spitze, stärker hakenförmig als *Lateralia* und Zentralzahn. Anmerkungen: Die Typusart lebt vor der kalifornischen Küste und wurde von Abbott (1974) für die juvenile oder verzweigte Form von *Marsenina rhombica* gehalten (s.u.). Teleoconche und Mantelstrukturen der beiden Arten ähneln einander tatsächlich, was aber nur die Tatsache belegt, daß diese Merkmalskomplexe besonders konvergenz-anfällig sind, da Radulae und Protoconche die Taxa sehr deutlich voneinander abgrenzen. Die Radulae der Lamellariidae haben sich als art- und gruppenspezifisch erwiesen. Radula- und Protoconchmerkmale korrelieren auf generischem Niveau (s.u.).

#### 3.3.2.1. Verbreitung und Ökologie

Lamellariiden sind - von den Tropen bis zu den nördlichsten bzw. südlichsten Breitengraden - in allen Ozeanen und in den Randmeeren mit vollmarinen Bedingungen zu finden. Da die Taxonomie vieler Arten nur auf Merkmale des äußeren Mantels und des Adultgehäuses beruht, diese jedoch auch intergenerische Konvergenz zeigen können (s.u.), sind zoogeographische Muster mit einiger Vorsicht zu betrachten. Momentan zeichnet sich ab, daß *Lamellaria* die größte Verbreitung hat (u.a. Abbott, 1974; Bosch et al. 1995; Gosliner et al., 1996; Habe, 1968; Powell, 1979), jedoch mit Schwerpunkt in den warmen und gemäßigten Gewässern und mit nur wenigen Arten im Boreal, dort wo der Golfstrom noch signifikanten Einfluß zeigt (Fretter & Graham, 1981). Einige Arten sind transatlantisch - z.B. *L. perspicua*. Diese soll zudem im Ostpazifik vorkommen (Abbott, 1974; Marcus, 1959; siehe Anmerkungen).

*Marseniopsis* und *Lamellariopsis* leben im Antiboreal und zirkumantarktisch (Bergh, 1886; Dell, 1990; Thiele, 1929); *Velutina*, *Capulacmaea* (= *Piliscus*), *Onchidiopsis* und *Marsenina* im Boreal und arktischen Gewässern (u.a. Behrens, 1980; Fretter & Graham, 1981; Friele, 1903; Kozloff, 1996; Ohdner, 1913; Sars, 1859). *Calypsoconcha* hat sich im Nordatlantik eingemischt (Bouchet & Warén, 1993), *Hainotis* gen. nov. ist bisher auf die östliche nordpazifische Subregion begrenzt (Behrens, 1980; s.o.) und *Mysticoncha* nur aus der Tasmansee bekannt (Powell, 1979).

Lamellariiden sind mit Ascidien vergesellschaftet (Behrens, 1980; Fretter & Graham, 1981; Gosliner et al.; 1996), von denen sie sich ernähren, indem sie mit der Radula ein Loch in die Tunicaten-Epidermis schneiden und sich mit Hilfe der Proboscis durch das Gewebe fressen (Ankel, 1936; Lambert, 1980). Lebour (1935 - *Lamellaria latens*) - und Fretter und Graham (1981 - *Velutina*

*plicatilis*) vermuteten, daß auch Coelenteraten zum Nahrungsspektrum gehören. Hierfür gibt es jedoch keinen Nachweis.

Die Färbung des außen liegenden Mantels kann bei einigen Lamellariiden interspezifisch stark variieren (Behrens, 1980; Thompson, 1973). Insbesondere die endocochleaten Arten der Gattung *Lamel-*

*laria* können ein den Ascidien erstaunlich konvergentes Aussehen annehmen (siehe Gosliner et al., 1996; Abb.23). Thompson (1960) wies nach, daß der Mantel von *Lamellaria perspicua* bei Reizung Säure sekretiert und daß angreifende Fische daraufhin die Beute nicht annehmen (siehe Anmerkungen).



Abb.23: *Lamellaria nigra* (nach Gosliner et al., 1996) ist obligatorisch endocochleat (b), während bei *Velutina velutina* (nach Ankel, 1936) der Mantel nicht über der Schale fusioniert ist (a). Ohne Maßstab.

Lamellariiden meiden das Intertidal und sind häufig im Sublitoral zu finden, einige Arten jedoch auch im Bathyal oder gar Abyssal - *Calyptoconcha pellucida* wurde aus bis zu 4500 m Wassertiefe nachgewiesen (Bouchet & Warén, 1993). Von verschiedenen Arten ist große Tiefentoleranz bekannt - z.B. *Lamellaria perspicua* vom höchsten Sublitoral bis in 1200 m Tiefe (Fretter & Graham, 1981).

Habe (1968) berichtete, daß die "Lamellariide" *Caledoniella montrouzieri* die Abdominalplatten von *Gonodactylus* (Heuschreckenkrebs) als Lebensraum bevorzugt und auch die Eikapseln dort befestigt. Dieses Verhalten deutet eher auf eine Verwandtschaft mit den Calyptraeidea hin (s.u.), und es handelt sich somit sehr wahrscheinlich um morphologische Konvergenz. Hierfür sprechen auch die unterschiedlichen Radulae (siehe Thiele, 1929). Wilson (1993) dokumentierte das Gehäuse von *Caledoniella* sp., das hier jedoch als *Lamellaria nigra* identifiziert werden konnte (s.u.). Die systematische Stellung von *Caledoniella* ist also

sehr unklar, und die entsprechend publizierten Daten werden folglich nicht zur Charakterisierung der Lamellariidae benutzt.

Das Vorkommen der transatlantischen Art *Lamellaria perspicua* auch an der Westküste Chiles muß angezweifelt werden, da enorme Verbreitungslücken zwischen den Populationen bestehen, die aufgrund der vorherrschenden Strömungsverhältnisse nicht überbrückt werden können. Die diesbezüglichen, angeblich intraspezifischen anatomischen Unterschiede (Marcus, 1959) können zwanglos als interspezifisch angesehen werden.

Die Fähigkeit, zur Abwehr von Angreifern Säure über den Mantel ausscheiden zu können, war offensichtlich die entscheidende Prä-Adaptation (siehe Triviidae), um den makro-evolutiven Schritt von ektocochleat zu endocochleat vornehmen zu können, also die Schutzfunktion des Gehäuses aufzugeben (s.u.). Dennoch reicht die Säuresekretion offensichtlich nicht aus, um alle Freßfeinde abzuschrecken, da z.B. die Ascidien-Mimese von *Lamellaria* nur als Schutzanpassung sinnvoll erscheint.

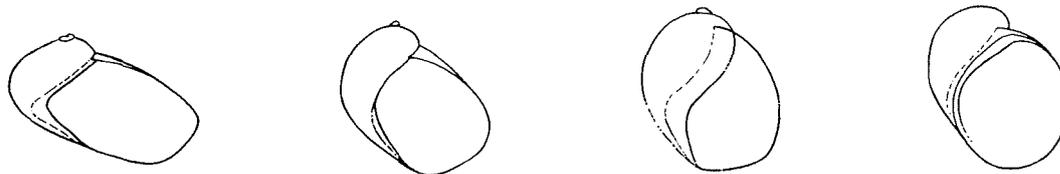


Abb.24: Gehäusetypen rezenter Lamellariidae. Ohne Maßstab.

### 3.3.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

**Adultgehäusemorphologie:** Die Gehäuselängen liegen etwa zwischen 7 mm - z.B. *Hainotis sharonae* (in Behrens, 1980) - und 45 mm - z.B. *Lamellaria nigra* (in Bosch et al., 1995) - die Mehrzahl der Arten zwischen 10 und 25 mm (u.a. Abbott, 1974; Behrens, 1980; Fretter & Graham, 1981; Powell, 1979; Wenz, 1938-1944).

Die dextral aufgewundenen Gehäuse sind napfförmig (*Capulacmaea*) oder flach ohrförmig bis  $\pm$  kugelig (*Mysticoncha* entspricht etwa einer juvenilen *Tonna*), stets ohne Umbilicus; Apertur holostom (Abb.24). Obligatorisch endocochleate Gehäuse haben vergleichsweise dünneres Periostracum als z.B. *Velutina*, bei der die Schale nur teilweise vom Mantel umhüllt wird (Fretter & Graham, 1981; eigene Beobachtungen); kalkige Schale extrem dünn, auch bei *Velutina* (hier wird die vorhandene Fest-

schaligkeit durch das dicke Periostracum erzeugt), nach Entfernen des Periostracums  $\pm$  transparent; keine Farbmuster.

Die Skulpturierung der Teleoconche (vergl. Protoconche) beschränkt sich oftmals auf mehr oder weniger kräftige Anwachsstreifung; schwach bis deutlich ausgeprägte Spiralkiele können insbesondere bei den semi-endocochleaten Taxa zusätzlich auftreten - z.B. bei *Velutina velutina* (siehe Fretter & Graham, 1981).

Im Gegensatz zur Periostracumdicke, korreliert die Gehäuseform nur sehr bedingt mit der Tendenz das Gehäuse nach innen zu verlagern: das kugelige Gehäuse von *Mysticoncha* ist obligatorisch endocochleat (Powell, 1979), während das halbkugelige bis ohrförmige Pendant von *Velutina* nur randlich vom Mantel überdeckt wird (Ankel, 1936). Die extrem dünnen Kalkschalen treten nicht nur bei den obligatorisch endocochleaten Taxa auf, sondern auch bei den Arten, die sich in das Gehäuse zurückziehen können. Die Ursachen sind wahrscheinlich unterschiedlich: einerseits Reduktion, im Anschluß an nicht mehr vorhandene Schutzfunktion, andererseits korreliert mit der in Kaltwasserhabitaten erhöhten Kalklöslichkeit z.B. von *Velutina* oder *Capulacmaea*, die zum Erhalt der Gehäuseschutzfunktion ein sehr dickes Periostracum sekretieren.

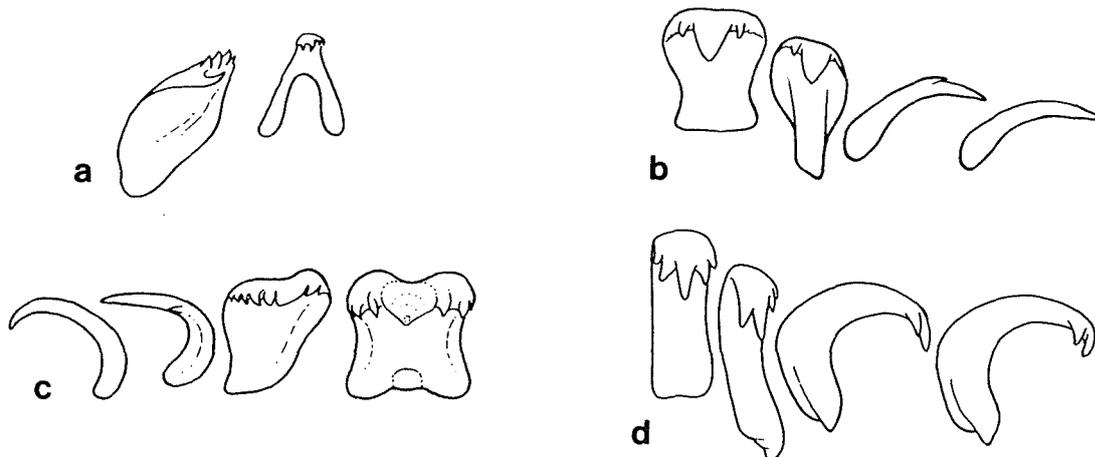


Abb.25: Radulahalbreihen von a) *Lamellaria perspicua* (nach Bouchet & Warén, 1993 und Thiele, 1929), b) *Marsenina rhombica*, c) *Velutina prolongata* und d) *Hainotis* gen. nov. *sharonae* (nach Hain, unpubliziert). Ohne Maßstab.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, die gesamte Länge der Mantelhöhle einnehmend; Osphradium bipectinat, sehr groß, mit breiter Basis, kaum gekrümmt, vor oder neben der Kieme liegend; Hypobranchialdrüse ausgeprägt - großer faltiger Längswulst oder breite Querwülste (Fretter & Graham, 1962; Marcus, 1959).

Vorderer Nahrungstrakt: Akrembolische Proboscis; Buccalmasse groß, Kieferplatten auf kurzem Abschnitt fusioniert (Gosliner & Liltved, 1985; siehe Anmerkung) oder getrennt, Radulasack mäßig bis ziemlich lang (Eales, 1923; Marcus, 1959; Thiele, 1929); Speicheldrüsen paarig, relativ klein (Fretter & Graham, 1962; Marcus, 1959); große, unpaare, kompakte, faltig

Anatomie: Übersicht: Fuß relativ klein bis mäßig groß; kürzer als ventrale Grundfläche endocochleater Arten (s.u.); bei semi-endocochleaten Arten (s.u.) etwas länger als Gehäuse; Propodium relativ gut entwickelt, Metapodium ohne Operculum (vergl. Frühontogenese). Mantel umhüllt Gehäuse (endocochleat: *Calyptoconcha*, *Hainotis* gen. nov., *Lamellaria*, *Lamellariopsis*, *Marseniopsis*) - dann Ränder der Mantellappen  $\pm$  vollständig fusioniert, Oberfläche mehr oder weniger stark differenziert - oder bedeckt nur teilweise und  $\pm$  undifferenziert die äußere Schale (semi-endocochleat: *Velutina*, *Capulacmaea*); *Marsenina* und *Onchidiopsis* "intermediär",  $\pm$  endocochleat, aber meist mit dorsaler Mantelöffnung; deutliche anteriore Mantelsiphonalrinne nur bei endocochleaten Arten - bei *Lamellaria* und *Calyptoconcha* median oder etwas nach rechts verlagert, sonst etwas links von der Medianebene verlaufend. Kopf abgeflacht, ohne Schnauze; dünne Tentakel mit basalen Verdickungen, auf denen mehr oder weniger gut ausgebildete Augen sitzen.

gestreifte Ösophagusdrüse (von einigen Autoren als "Blättermagen" bezeichnet).

Gosliner und Liltved (1985) führten "fusionierte Kiefer" als Synapomorphie der Lamellariidae an. Es existierte m.E. zu diesem Zeitpunkt jedoch lediglich eine entsprechende Skizze von Marcus (1959) für *Lamellaria* sp., während z.B. Eales (1923) die Kiefer von *Marseniopsis conica* als Einzel-elemente skizzierte. Andere Autoren erwähnten dieses Merkmal nicht (Bouchet & Warén, 1993; Eales, 1923; Fretter & Graham, 1962, 1981; Thiele, 1929). Die Abbildung eines Kieferelementes von *Calyptoconcha pellucida* in Bouchet und Warén (1993, ohne Bildkommentar) zeigt jedoch eine Bruchstelle an der Innenseite, so daß ziemlich sicher eine Fusion vorlag. Das Merkmal wäre damit allerdings lediglich für *Lamellaria* und *Calyptoconcha*

belegt, die bereits die fehlenden Marginalia gemeinsam haben (siehe nächster Absatz).

Radulae sehr heterogen (Abb.25) - die meisten Arten mit 7 Zähnen pro Querreihe; bei *Lamellaria* und *Calyptoconcha* nur 3 Zähne, bei prinzipiell ähnlichem Typus: Mittel- und Lateralzähne jeweils breit, kräftig und sehr spitz zulaufend, Zentralzahn von *Lamellaria* jedoch extrem geschenkelt. Mittel- und Lateralzahn von *Hainotis* gen. nov. sind mehrfach höher als breit; Zentralzähne und Lateralia von *Lamellariopsis* und *Marseniopsis* sind etwas höher als breit, die von *Velutina*, *Onchidiopsis* und *Capulacmaea* breiter als hoch, *Marsenina* zwischen den beiden letzten Gruppen vermittelnd (Bandel, 1984; Bouchet & Warén, 1993; Hain, 1989; Marcus, 1959; Taki, 1972; Thiele, 1929; Troschel, 1856-63; Warén, 1989; Wellens, 1991). Marginalia prinzipiell einfach hakenförmig, mit Ausnahme von *Hainotis* gen. nov., wo sie in zwei Spitzen terminieren (Abb.25d).

Genitaltrakt: *Velutina*, *Onchidiopsis*, *Capulacmaea* und *Marsenina* hermaphroditisch, Arten anderer Gattungen gonochoristisch (u.a. Ankel, 1936; Bouchet & Warén, 1993; Eales, 1923; Fretter, 1946; Fretter & Graham, 1981; Marcus, 1959; Thiele, 1929). Große Kapseldrüse, einfache Bursa copulatrix vorhanden (Thiele, 1929; vergl. jedoch Fretter, 1946); Receptaculum seminis in erster Gruppe einblasig (mit Ausnahme von *Marsenina*), in zweiter Gruppe mehrblasig, der Albumendrüse aufsitzend (Thiele, 1929; Fretter, 1946). Penis finger- bis keulenförmig, seitlich abgeflacht, mit Flagellum (auch Papille genannt); akzessorische Prostata-Öffnung mit oder ohne kurzen Gang; Samengang geschlossen, verläuft von der Prostata bis etwas unterhalb der Penisbasis in der Muskulatur der Leibeshöhle, dann mit einem mehr oder weniger langen Abschnitt in der vorderen Leibeshöhle, um schließlich in den Penis einzutreten und der Flagellumspitze zu münden (Bouchet & Warén, 1993; Fretter & Graham, 1981; Marcus, 1959; Wellens, 1991; vergl. *Natica fasciata* in 3.1.1.2.).

Nervensystem: Hoch konzentriert (Abb. 26); genauere Untersuchungen wurden an *Lamellaria perspicua* durchgeführt (Bouvier, 1887). Cerebralganglien mit sehr dicker, kurzer Kommissur verbunden, die jedoch wahrscheinlich die Verschmelzung jeweiliger lateraler Bereiche widerspiegelt; Pleuralganglien weitgehend mit Cerebralganglien verschmolzen; Pedalganglien etwas ovoid, direkt an Cerebropleural-Komplex gerückt. Supra- und Subintestinalkonnektive sehr kurz und die Ganglien entsprechend in den Nervenring einbezogen.

Weitere Arten wurden bereits von Bergh (1853, 1886) untersucht, der z.B. bedeutende Unterschiede zwischen *Marsenina prodita* und *M. micromphala* dokumentierte. Relativ große intragenerische Unterschiede in der Nervenkonzentration treten auch bei *Trivia* auf (s.o.) und müssen deshalb hier nicht angezweifelt werden (siehe Bouvier, 1887); allerdings reichen die Skizzen von Bergh nicht aus, um genauere Vergleiche vornehmen zu können.

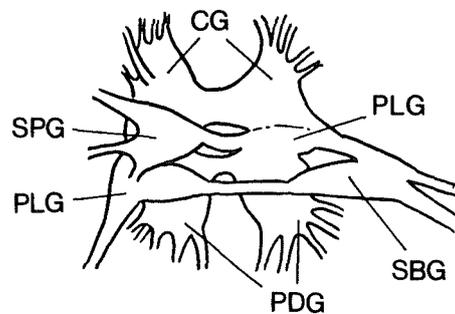


Abb.26: Zentralnervensystem von *Lamellaria perspicua* (nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

### 3.3.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Es sind bisher lediglich die Laiche von *Lamellaria perspicua* (Ankel, 1936; Lebour, 1935; Pelseneer, 1911) und *Velutina velutina* sicher identifiziert worden (Diehl, 1956; siehe Anmerkung). Die wenige Millimeter großen, kugel- bis sackförmigen, mit einem kurzen Schlupftrichter versehenen Eikapseln (Abb.21) werden in ausgebissene Gewebelöcher von Ascidien deponiert. Einige tausend Eier pro Kapsel entwickeln sich sämtlich zu bilobaten, operculaten Veligern (Ankel, 1936; Diehl, 1956). Holokapsuläre Entwicklung ist bisher nicht beschrieben und entsprechend zu korrelierende frühontogenetische Gehäuse sind nicht dokumentiert.

Bereits nach Bildung der ersten organischen Schalenkappe wird ein Scaphoconch ausgeschieden (Fioroni & Meister, 1976; vergl. Triviidae; s.u.). Die Embryonalschalen sind primär  $\pm$  skulpturlos (sekundäre Falten können auftreten; s.u.) und durchmessen zum Schlupfzeitpunkt zwischen etwa 0.2 mm - z.B. *Hainotis sharonae* (s.u.) oder *Calyptoconcha pellucida* (Bouchet & Warén, 1993) - und 0.6 mm - z.B. *Marseniopsis* cf. *mollis* (Bandel et al., 1993).

Die von Thorson (1935) der Art *Velutina undata* zugerechneten Eikapseln müssen als fehlinterpretiert gelten, da sie sich im Aufbau grundsätzlich von den sicher identifizierten Kapseln unterscheiden und einen nassariinen Typus zeigen. Zudem wurden sie angeheftet an Algen gefunden. Die entsprechend abgebildeten Embryonen zeigen aperturale Merkmale, die im Widerspruch zum Wachstum weitmündiger Gehäuse stehen.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Die Veli der Larven sind prinzipiell symmetrisch. Das Velum von *Velutina* entwickelt zwar im Laufe der Larvalphase laterale Einbuchtungen, so daß tendentiell vier Lappen entstehen, der Funktionstypus entspricht aber weiter eher dem bilobaten Zustand (Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1935). *Lamellaria* zeigt in der späteren Larvalphase zwei zusätzliche Velarlappen, die den genannten Einbuchtungen entspringen und ist somit 6-lobat (Fretter & Graham, 1962; Kay, 1979; eigene Beobachtungen). *Marseniopsis* entwickelt vier lange Velarlappen (Bandel et al., 1993; Abb.T8/8). Die Larven der anderen Gattungen sind nicht bekannt.

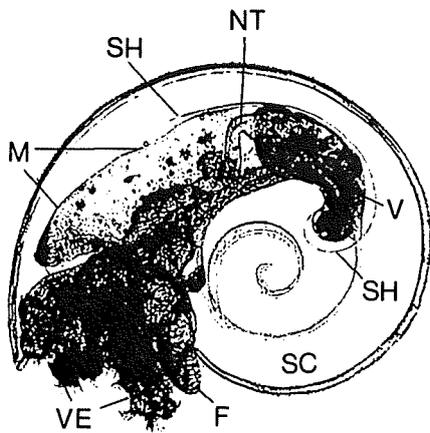


Abb.27: Echinospira-Larve von *Lamellaria perspicua* (original). Maximaler Durchmesser  $\approx$  2.1 mm.

Es treten mindestens zwei Typen von Scaphoconchen auf: der  $\pm$  undifferenzierte, paucispiral-sphärische bei *Velutina* (Fretter & Pilkington, 1970; Thorson, 1946) und der  $\pm$  differenzierte, multispiral-nauticoide bei *Lamellaria* s.l., der vielfach beschrieben und abgebildet wurde (u.a. Bandel & Riedel, 1994; Kay, 1979; Krohn, 1853; Laursen, 1981; Lebour, 1935; Pilkington, 1976; Richter, 1973a, Simroth, 1895; Thiriote-Quévieux, 1969; Todd et al., 1996). Es handelt sich um mindestens 7 verschiedene Arten, von denen vier aber noch nicht korreliert sind. Einige Larven wurden sehr küstenfern angetroffen (u.a. Laursen, 1981; Simroth, 1895) und können als teleplan eingestuft werden, d.h. sie können mehrere Monate im Plankton verbleiben und potentiell Ozeane überqueren (s.u.).

Ein von Krohn (1853) und später von Laursen (1981) beschriebener Scaphoconch zeigt einen offenen Umbilicus, so daß wahrscheinlich eine andere Gattung als *Lamellaria* involviert ist. Die Skulptur der Scaphoconche besteht aus 2 oder 4 Spiralkielen, die entweder undifferenziert sind oder zackige Elemente zeigen. Die Apertur ist leicht

Sinusigera-förmig und wird zusätzlich durch die Längsskulptur geprägt. Die Windungszahl der spätlarvalen *Lamellaria*-s.l.-Scaphoconche beträgt etwa 3-4, mit einem Durchmesser von 2-2.5 mm.

Am besten untersucht ist die Larve von *Lamellaria perspicua* (u.a. Fretter & Graham, 1962; Lebour, 1935; Thiriote-Quévieux, 1969, 1974; eigene Beobachtungen). Der Mantelrand vor dem Bereich der Periostracumdrüse ist extrem verlängert und sekretiert den Scaphoconch (Abb.27). Die Larvialschale ist offen aufgerollt, im Verhältnis zum Scaphoconch sehr klein und nicht mineralisiert (s.u.). Die Larvialschale von *Velutina* spp. ist eng spiralisiert (Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1935; Thorson, 1946; s.u.) und im Verhältnis zum Scaphoconch relativ größer (siehe weitere Anmerkungen).

Bandel et al. (1993) untersuchten die Echinospira-Larve von *Marseniopsis* cf. *mollis* (Abb.T8/8) und wiesen nach, daß der vermeintliche Scaphoconch nicht aus Gallerte, sondern aus Mantelgewebe besteht. Es ist also bei dieser Art bereits der Veliger endocochleat. Die nachgewiesenen Drüsenzellen im Mantelepithel der Larve sind sehr wahrscheinlich denen des metamorphisierten Tieres homolog (vergl. Thompson, 1960), und es kann somit angenommen werden, daß bereits die Larve die Fähigkeit hat, über Säure-Exkretion Angreifer abzuwehren. Der Veliger von *M.* cf. *mollis* hat kein Operculum.

Merkmale von Larvalgehäusen und Protoconchen stimmen dort nicht überein, wo eine sekundäre, synmetamorphotische Spiralisierung der Schale stattfindet (Bandel et al., 1997). Es werden hier deswegen die Charaktere der frühontogenetischen Schalen einheitlich anhand der Protoconche zusammengefaßt. Synmetamorphote Spiralisierung ist bisher von *Lamellaria* s.l. (siehe Abb.T8/9) und *Hainotis sharonae* (Abb.28) bekannt. Eine  $\pm$  offene Spiralisierung bleibt bei *Calyptoconcha pellucida* erhalten (Bouchet & Warén, 1993). Die anderen bekannten Protoconche sind eng spiralisiert.

Der Protoconch von *Lamellaria* s.l. zeigt kräftige subsuturale Axialfalten, eine starke Zunahme des Windungsdurchmessers und etwa 1.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.8 bis 1.0 mm (Bandel & Riedel, 1994; Bandel et al., 1997; s.u.). *Hainotis* gen. nov. *sharonae* zeigt deutlich schwächere Axialfalten, eine geringere Zunahme des Windungsdurchmessers und etwas mehr als zwei Windungen, die einen knappen Millimeter durchmessen. Ähnliche Größenverhältnisse sind auch bei *Velutina* spp. (Thorson, 1946; s.u.) und *Marseniopsis rhombica* anzutreffen (s.u.). In anderen Größen-Dimensionen liegen die Protoconche von *Calyptoconcha pellucida* mit etwa 2 mm (Bouchet & Warén, 1993) und *Marseniopsis* cf. *mollis* mit 3 mm Durchmesser (Bandel et al., 1993) - beide bei etwa 2.3 Windungen. Spiralskulptur kann bei *Marseniopsis* und *Velutina* auftreten.

Die Dimensionen der Protoconche sind relativ einheitlich, mit Ausnahme einiger deutlich größerer Kaltwasserformen. Funktionsmorphologisch können zwei Typen unterschieden werden: die primär offen eingerollten und sekundär spiralierten sowie die primär spiralierten frühontogenetischen Gehäuse. Der Protoconch von *Calyptoconcha pellucida* vermittelt zwischen diesen Typen.

Der Verlust des Scaphoconchen bei *Marseniopsis* cf. *mollis* zeigt, daß hochspezielle Merkmalskomplexe durch heterochronische Prozesse rasch und restlos verschwinden

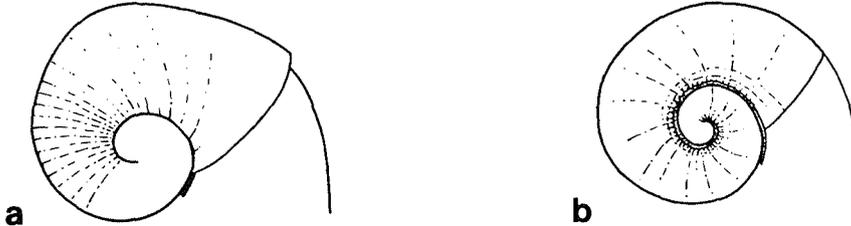


Abb.28: Frühontogenetische Schalen von a) *Marsenina rhombica* und b) *Hainotis* gen. nov. *sharonae* (beide nach Photographien von Hain, unpubliziert). Dimensionen siehe Beschreibung.

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Lamellaria nigra* (Abb.T8/9): 1.4 im Umfang rasch zunehmende Windungen mit einem Durchmesser von 0.95 mm, davon die erste Windung 0.4 mm (entspricht Embryonalschale). Ab 0.7 bis 1.2 Windungen kräftige subsuturale axiale Verfaltungen, die das sekundäre Spiralisieren des Larvalgehäuses dokumentieren (s.o.); ansonsten skulpturlos - auch keine Anwachsstreifung erkennbar. Apertur mit ventrolateraler Einbuchtung. Die Larve war **planktotroph**.

*Marsenina rhombica* (Abb.28a): 1.6 Windungen mit einem Durchmesser von 0.85 mm, davon die erste Windung 0.42 mm (entspricht Embryonalschale). Anwachsstreifung setzt kurz vor Ende der ersten Windung ein (Schlupfzeitpunkt), auf der folgenden Viertelwindung deutlich erkennbar, dann sehr schwach ausgeprägt; ansonsten skulpturlos. Mündung undifferenziert, mit deutlichem Absatz von Juvenilschale abgesetzt. Die Larve war wahrscheinlich **planktotroph**.

*Hainotis* gen. nov. *sharonae* (Abb.28b): 2.2 Windungen mit einem Durchmesser von 0.9 mm, davon die erste Windung 0.22 mm (entspricht Embryonalschale). Ab 0.6 bis 2.1 Windungen kurze (sub-) suturale Axialfalten, die nur teilweise deutlich absutural übergreifen. Schwach ausgeprägte Anwachsstreifung vorhanden, ansonsten skulpturlos. Apertur undifferenziert; Übergang zur Juvenilschale ohne Absatz, aber kräftige Verstärkung der Anwachsstreifung. Die Larve war **planktotroph**.

können, zudem ohne daß Schalenmerkmale dieses widerspiegeln würden (s.u).

Im Gegensatz zu den Adultgehäusen weisen die Protoconche keine Reduktionsmerkmale auf und sind somit vergleichsweise taxonomisch wertvoller. Die klassische Folgerung "paucispiraler Protoconch reflektiert eine nicht-planktotrophe Entwicklung" gilt für die Lamelliariidae nicht.

#### 3.4. Capuloidea FLEMING, 1822

##### 3.4.1. Trichotropidae GRAY, 1850

##### 3.4.1.1. Verbreitung und Ökologie

"Essentially a cold water family, ..." (Bosch et al., 1995). Die große Mehrzahl der Arten lebt sublitoral bis abyssal in allen (anti-) borealen und (ant-) arktischen Meeren (u.a. Abbott, 1974; Bouchet & Warén, 1993; Dell, 1990; Fretter & Graham, 1981; Habe, 1968; Hain, 1989; Powell, 1979; Thiele, 1929; Warén, 1991; Warén et al., 1986). *Trichotropis* s.l. siedelt in relativ "flachem" Wasser (ab zehn, bis einige hundert Meter), während *Torellia* s.l. (*Torellia* s.s. im Nordatlantik, *Trichoconcha* und *Neoconcha* im Antiboreal) in der Regel erst im unteren Sublittoral einsetzt und bis 5000 m Tiefe nachgewiesen ist - z.B. *T. didyma* (Bouchet & Warén, 1993). Einige Arten von *Trichotropis* s.l. sowie *Lippistes* spp. sind vereinzelt in den gemäßigten und selbst tropischen Gewässern anzutreffen, allerdings ebenfalls unterhalb des Intertidals (Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Wilson, 1993).

Über die Lebensweise der Trichotropiden ist sehr wenig bekannt. Sie gelten als Epibenthonten primärer und sekundärer Hartsubstrate (Fretter & Graham, 1981; Hain, 1989). Es wurden lediglich zwei *Trichotropis*-Arten genauer untersucht, die als allgemein mikrophag (Graham, 1954 - *T. borealis*), bzw. als Kiemenfiltrierer (Yonge, 1962 - *T. cancellata*) bezeichnet wurden - für *Torellia* wurde ebenfalls Mikrophagie vermutet (Fretter & Graham, 1981; siehe Anmerkung). Der Ernährungsweise entsprechend sind Trichotropiden wohl nicht sonderlich bewegungsaktiv (Graham, 1954; Yonge, 1962).

Das dicke, oftmals borstige Periostracum wird, zumindest bei *T. cancellata*, häufig von Epizoen

besiedelt, etwa Hydrozoa, Schwämme, Polychaeten oder sogar Ascidien, die größer als das Schneckengehäuse werden können (Yonge, 1962). Zwischen den Periostracumborsten sind kleine Kommensalen wie Copepoden zu finden.

Yonges (1962) Behauptung, daß *Trichotropis cancellata* Nahrungspartikel mit der Kieme filtriert, ist diskussionswürdig. Nicht die Kieme zeigt Spezialisierungen wie etwa Vergrößerung oder Lageänderung, sondern allein der Mundbereich, wo die Unterlippe zu einer Proboscis-ähnlichen, basal mit Cilien besetzten Rinne ausgezogen ist (s.u.). Dieser wird zur mikrophagen Ernährung eingesetzt und zwar sehr wahrscheinlich zur Aufnahme von Detritus. Yonges (1962) Aquarienbeobachtungen, daß *T. cancellata* zur Wasseroberfläche klettert und dort verharrt um zu filtrieren (was natürlicherweise nicht stattfinden kann, da bisher keine Trichotropide im Intertidal gefunden worden ist), werden von dem

Autor (1962: 178) großzügig für das natürliche Habitat uminterpretiert.

### 3.4.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Die Gehäusehöhen liegen zwischen 4 mm - z.B. *Trichotropis pulcherrima* (in Melvill & Standen, 1901) - und 5 cm - z.B. *Trichotropis bicarinata* (in Kozloff, 1996) - die der Mehrzahl der Arten zwischen 15 und 25 mm (siehe Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Dell, 1990; Kira, 1965; Powell, 1979). Sexualdimorphismus kann nicht auftreten, da die Tiere - soweit bekannt - zum Zeitpunkt der maximalen Gehäusegröße Hermaphroditen oder Weibchen sind (s.u.).

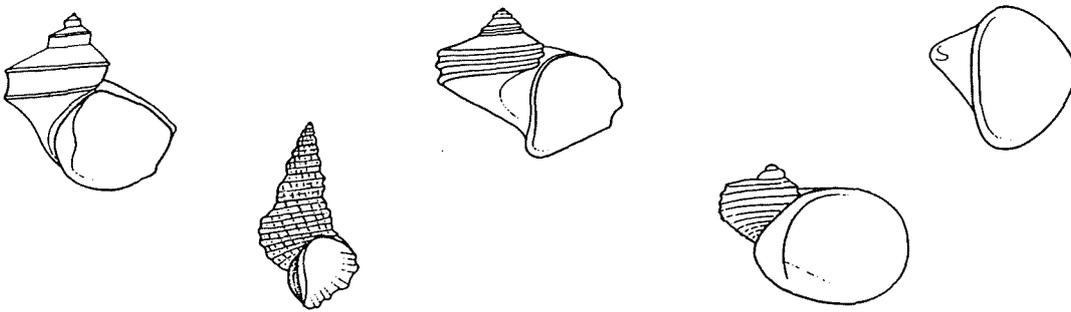


Abb. 29: Gehäusetypen rezenter Trichotropiden und von *Capulus* (ganz rechts). Ohne Maßstab.

Es treten drei prinzipielle Gehäusetypen auf: *Trichotropis* s.l., hochturmförmig bis  $\pm$  schalenförmig (*Lippistes* mit weitem Umbilicus); mit geschulterten, meist multicarinaten Windungen; Apertur siphonostom; *Torellia* s.l. mit mehr oder weniger naticoidem und *Zelippistes* mit capuloidem Teleoconch (Abb. 29). Gemeinsame Merkmale sind das relativ dicke Periostracum (außer *Lippistes*) und die relativ dünne Kalkschale. Die Skulptur wird meist durch unterschiedlich ausgeprägte Spiralelemente dominiert; teilweise Kästchenskulptur. Sinistrale Gehäuse sind nicht bekannt.

Die Ausbildung eines dicken Periostracums ist offensichtlich mit den Kaltwasserhabitaten korreliert, da die Arten der wärmeren Meere dieses Merkmal nicht zeigen.

Vaughts (1989) listete noch *Akibumia* (Laubierinidae), *Haloceras* (Haloceratidae) oder *Provanna* (Provannidae) unter den Trichotropiden auf, alles Gattungen, die allein aufgrund der Adultgehäusemorphologie systematisiert wurden und nun in andere Überfamilien gestellt werden müssen. Tatsächlich ist der Trichotropiden-Teleoconch relativ uncharakteristisch und entspricht einem Typus wie er selbst bei Archaeogastropoden zu finden ist.

Warén (1989) gliederte die neue Gattung *Pseudotorellia* von *Torellia* ab und stellte sie aufgrund von Radulamerkmale in die Verwandtschaft von *Velutina* (Lamellariidae). Es sprechen jedoch andere Merkmale für die Trichotropiden-Zugehörigkeit von *Pseudotorellia*, die deshalb hier in die Datensynthese einbezogen wird. Die kleinsten Trichotropiden fanden sich in der Gattung *Icuncula*, die

gewöhnlich dieser Familie zugeordnet wird (u.a. Thiele, 1929; Vaught, 1989; Wilson, 1993) - z.B. *I. torcularis* mit 2 mm Gehäusehöhe (in Wilson, 1993). Die systematische Zuordnung beruht jedoch lediglich auf conchologischen Ähnlichkeiten zu *Trichotropis* s.l. (noch nicht einmal deren siphonostome Apertur zeigend) und muß angezweifelt werden.

Anatomie: Übersicht: Fuß etwa Gehäuselänge; mit großem Propodium; bei *Trichotropis* anterior mit gerader Kante (Graham, 1954; Yonge, 1962), sonst länglich oval (Eales, 1923; Fretter & Graham, 1981) - horniges, teilweise Größenreduziertes Operculum. Mantelrand glatt bis wellig, ohne siphonale Falte. Kopf mit sehr kurzer Schnauze, jedoch ventral durch Pseudoproboscis (s.u.) verlängert; Augen an basalen Verdickungen dünner Tentakel.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, lang und schmal; Osphradium etwa ein Drittel der Kiemenlänge, mehr oder weniger asymmetrisch bipectinat (Eales, 1923; Graham, 1954) oder monopectinat (Yonge, 1962; siehe Anmerkung); Hypobranchialdrüse aus einer Reihe gut entwickelter wulstiger Lappen (Yonge, 1962).

Vorderer Nahrungstrakt: Mundbereich zu mit Cilien besetzter, dorsal offener Nahrungsaufnahmerinne ausgezogen (Pseudoproboscis, siehe Anmerkung); rudimentäre pleurembo-

liche Proboscis (Warén & Bouchet, 1991; siehe Anmerkung); Buccalapparat gut entwickelt: *Trichotropis* ohne (Yonge, 1962) oder mit mehr oder weniger rudimentären Kieferelementen (Graham, 1954; Troschel, 1856-63); längliche Kieferelemente bei *Neoconcha*, sehr kurze bei *Trichoconcha*

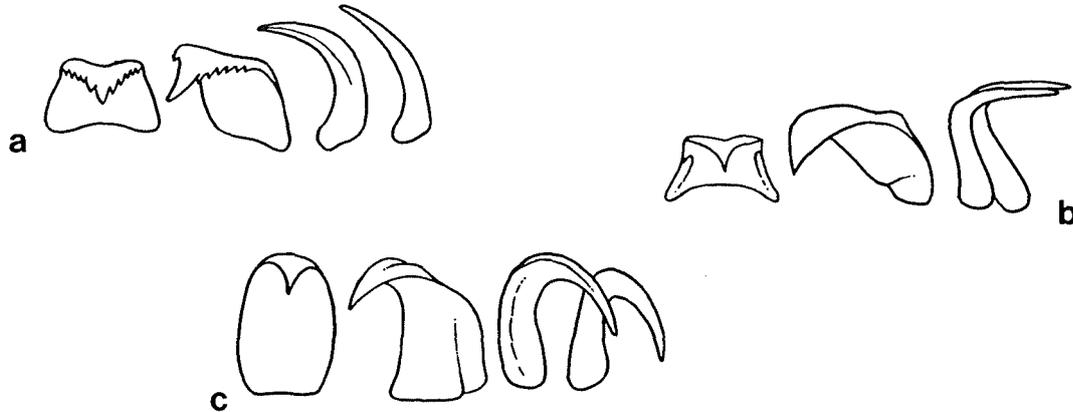


Abb.30: Radulalahlreihen von a) *Trichotropis borealis* (nach Troschel, 1856-63); b) *Torellia vestita* und c) *Neoconcha angulifera* (beide nach Warén et al., 1986). Ohne Maßstab.

Radulae (Abb.30) von *Trichotropis*, *Torellia* s.s. und *Trichoconcha* sind relativ einheitlich: Mittelzahn leicht trapezoid, breiter als hoch, Basis lateral zu  $\pm$  kurzen Schenkeln ausgezogen, Schneide monocuspid oder schwach gezähnt; Lateralia nur wenig höher als Zentralzahn, mit breiter, median verdickter Basis und langer, monocuspider oder schwach gezählter Schneide; Marginalia etwas länger,  $\pm$  sichelförmig, mit einfacher Schneide (Bouchet & Warén, 1993; Eales, 1923; Hain, 1989; Troschel, 1856-63; Warén et al., 1986). *Neoconcha* zeigt  $\pm$  ovale Mittelzähne, höher als breit, Schneide monocuspid, mit oder ohne schwache Zähnelung oder tricuspid; Lateralia von

(Eales, 1923). Speicheldrüsen paarig, vor dem Nervenring liegend; Ösophagusdrüse nicht beschrieben; Kristallstiel im Magen von *Trichotropis* spp. (Yonge, 1962) - von anderen Trichotropiden nicht bekannt (z.B. Eales, 1923).

etwa gleicher Höhe, mit breiter, median verdickter Basis und einfacher Schneide; Marginalia kaum länger,  $\pm$  sichelförmig, mit einfacher Schneide (Eales, 1923; Hain, 1989; Warén et al., 1986).

Die Pseudoproboscis ist laut Eales (1923) oder Graham (1954) ein Derivat der Unterlippe, wird nach Meinung von Fretter und Graham (1981) vom Propodium gebildet und von Warén und Bouchet (1991) als Struktur einer Proboscis-scheide angesehen. Wer auch immer recht hat: die Pseudoproboscis ist ein charakteristisches Körperteil, das in dieser Form nur von den Trichotropiden und Capuliden (s.u.) bekannt ist.

Yonge (1962) beschrieb das Osphradium von *Trichotropis cancellata* als monopectinat, zeichnete es jedoch bipectinat

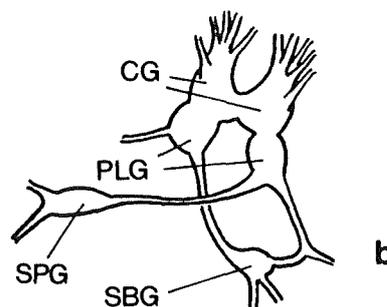
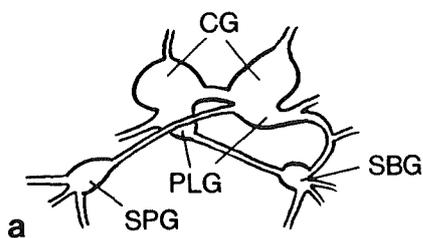


Abb.31: Zentralnervensystem von a) *Neoconcha vestita* (ohne Pedalganglien; nach Eales, 1923) und zum Vergleich b) das von *Capulus ungaricus* (ebenfalls ohne Pedalganglien; nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

Genitaltrakt: Proterandrisch-konsequente Hermaphroditen; offener Samengang, Penis einfach fingerförmig bei *Trichotropis* (Graham, 1954; Yonge, 1962), mit spatelförmiger Spitze bei *Neoconcha vestita* (Eales, 1923); Ovidukt offen, Receptaculum seminis einfach, Bursa copulatrix

nicht vorhanden (Graham, 1954; Warén & Bouchet, 1991).

Nervensystem: Cerebralganglien mit kurzer Kommissur; Pleuralganglien teilweise mit Cerebralganglien verschmolzen und deutlich kleiner als diese; Supra- und Subintestinalganglien relativ

klein und mit mäßig langen bis relativ kurzen Konnektiven von Pleuralganglien abgesetzt; Subintestinalganglion mit Verbindung auch zum rechten Pleuralganglion (rechte Zygoneurie); Pedalganglien direkt aneinanderliegend und mit relativ langen Konnektiven vom Cerebropleuralkomplex abgesetzt (Eales, 1923; Graham, 1954; Thiele, 1929; Abb.31).

### 3.4.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Die Eikapseln von *Trichosirius inornatus* sind linsenförmig, 2-3 mm im Durchmesser und etwa 1.5 mm hoch. In Aquarien wurden sie an Röhren von *Sabellaria* (Polychaeta) befestigt (Pilkington, 1974). Thorson (1935) fand mehr oder weniger sphärische, 3-5 mm durchmessende Eikapseln: die von *Trichotropis conica*, ebenfalls an serpulimorphen Röhren und die von *T. borealis* an Muschelschalen. Die Eikapseln der *Trichotropis*-Arten enthielten jeweils 5-13 Embryonen, welche in den Eikapseln metamorphisierten und kriechend schlüpften (Thorson, 1935). Hain (1989) beschrieb 8 mm durchmessende sphärische Eikapseln von *Trichoconcha mirabilis*, die 25-30 Embryonen enthielten.



Abb.32: a) Embryonalgehäuse und b) Larvalgehäuse von *Trichosirius inornatus* mit vermeintlichem Scaphoconch (aus Pilkington, 1974, 1976). Ohne Maßstab.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Pilkington (1974, 1976) dokumentierte Stadien der frei schwimmenden Larve von *Trichosirius inornatus* und wies erstmals den Echinospira-Typus bei einer Trichotropide nach. Die beiden Velarlappen buchten sich im Laufe der Larvalphase jeweils mehr oder weniger zu einem (pseudo-) quadrilobaten Velum ein, das aber funktionell bilobate bleibt. Der transparente Scaphoconch bleibt dünn, differenziert sich jedoch und zeigt mehrere Spiralleisten. Während der Metamorphose soll der Scaphoconch der eigentlichen Schale als zusätzliche Verkalkungsmatrix dienen und wird demnach nicht abgeworfen (Pilkington, 1976; siehe Anmerkungen).

An den Protoconchen kann man ablesen, daß etwa eine - z.B. *Trichotropis crasscostata* (in Warén & Bouchet, 1991) - bis etwas mehr als zwei

Die zahlreichen Embryonen in den Eikapseln von *Trichosirius inornatus* entwickelten sich zu bilobaten Veligern und schlüpften mit 0.8 Gehäusewindungen - mit einem dünnen, median einfach gekielten Scaphoconch umhüllt (Pilkington, 1974). Dieser wurde bei den beiden sich holokapsulär entwickelnden *Trichotropis*-Arten nicht nachgewiesen.

Die Durchmesser der Embryonalgehäuse betragen 0.15 mm - z.B. *Zelippistes benhami* (s.u.) - bis zu etwa 1.9 mm - z.B. *Trichoconcha mirabilis* (Hain, 1989; vergl. Bandel & Riedel, 1994; Bouchet & Warén, 1993; Pilkington, 1974; Thorson, 1935; Warén & Bouchet, 1991; Warén et al., 1986). Die kleinen Embryonalgehäuse (etwa 0.15 mm bis 0.3 mm) von Arten, bei denen sich ein planktotrophes Stadium anschließt (s.u.), zeigen keine Skulptur (Bandel & Riedel, 1994; eigene Beobachtungen) oder eine suprasaturale Spiralleiste (Warén et al., 1986). Die großen Embryonalgehäuse (etwa 0.7 mm bis 1.9 mm) von *Trichotropis* s.l. (inkl. *Trichosirius*) zeigen wenige kräftige Spiralkiele (Thorson, 1935; eigene Beobachtungen), die von *Torellia* s.l. (inkl. *Neoconcha* und *Trichoconcha*) zahlreiche Spirallirae (Hain, 1989; Warén et al., 1986) bzw. zahlreiche Axialrippchen (Bouchet & Warén, 1993).

Larvalwindungen sekretiert werden - z.B. *Zelippistes benhami* (Abb.T8/10; s.u.). Die Durchmesser liegen etwa zwischen einem und zwei Millimeter (Bandel & Riedel, 1994; Bouchet & Warén, 1993; Pilkington, 1976; Warén & Bouchet, 1991; Warén et al., 1986).

Die Beobachtung von Pilkington (1976), daß der Scaphoconch nach der Metamorphose etwa wie ein zweites Periostracum fungiert, ist funktionsmorphologisch nicht unproblematisch, da es nicht bekannt ist wie der Raum zwischen primärer (Periostracum) und sekundärer (Scaphoconch) organischer Schale mineralisieren könnte. Der Scaphoconch der Lamellarioidea (s.o.) ist sehr viel voluminöser und kann als Schwebelhilfe dienen, was hier nicht der Fall ist. Der Scaphoconch von *Trichosirius inornatus* ist histologisch nicht untersucht und besteht möglicherweise lediglich aus differenziertem Periostracum. Er wäre dann nicht nur funktionell grundsätzlich verschieden von dem der

Lamellarioidea (vergl. Capulidae). Die Periostracumhaare, z.B. am Larvalgehäuse von *Torellia delicata*, mögen ein Indiz sein, daß dort noch nicht einmal ein Pseudoscaphoconch ausgebildet wird, da keine funktionsmorphologische Korrelation zwischen beiden Merkmalen hergestellt werden kann.

Im offenen Ozean sind bisher keine Trichotropiden-Larven nachgewiesen wurden, so daß die Veliger wohl nicht in der Lage sind größere Meere zu überqueren.

Die bisher bekannten Protoconche zeigen ein zahlenmäßig ausgeglichenes Verhältnis zwischen Arten mit planktotropher und solchen mit nicht-planktotropher Entwicklung an.

NEUBESCHREIBUNG zweier Protoconche:

*Zelippistes benhami* (Abb.T8/10): 3.1 Windungen mit einem Durchmesser von 0.9 mm, davon die erste Windung 0.15 mm (entspricht Embryonal-schale). Signifikante Skulptur nur auf der letzten Viertelwindung, wo zwei schwach ausgeprägte Spiralkiele und 4-5 Axialrippen erscheinen, welche ein Kästchenmuster andeuten; Apertur undifferenziert. Die Larve war **planktotroph**.

*Trichosirius* sp.: 1.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.5 mm; durchgehend mit 5 Spiralkielen skulpturiert. Die Larve war wahrscheinlich **nicht-planktotroph**.

### 3.4.2. Capulidae FLEMING, 1822

Vaught (1989) listete für die Capuliden die Gattungen *Capulus*, *Krebsia* und *Neojanacus* auf. *Neojanacus* ist zu den Hipponicidae zu stellen (Bandel & Riedel, 1994; s.u.), während *Krebsia* wohl als Untergattung von *Capulus* anzusehen ist. Die *Capulus*-Untergattung *Hyalorisia* (siehe Vaught, 1989), könnte durchaus generische Unterschiede aufweisen (siehe Bouchet & Warén, 1993), was allerdings zu belegen wäre. Hier wird folglich nur von *Capulus* s.l. geschrieben.

#### 3.4.2.1. Verbreitung und Ökologie

*Capulus* s.l. ist im voll- und halbmarinen Milieu ± kosmopolitisch verbreitet (u.a. Abbott, 1974; Bosch et al., 1995; Dell, 1990; Fretter & Graham, 1981; Kay, 1979; Kira, 1965; Linse & Brandt, 1998; Powell, 1979; Riedl, 1983; Thorson, 1965; Wilson, 1993). Die Schnecken sind nicht auf die Schelfbereiche beschränkt, sondern im Bathyal aus bis zu 2000 m Tiefe gedredged worden - z.B. *Capulus simplex* (in Bouchet & Warén, 1993; siehe Anmerkungen). Die bathymetrische Toleranz der meisten Arten scheint groß zu sein. So ist etwa *C. simplex* aus 300-2000 m (Bouchet & Warén, 1993) oder *C. ungaricus* vom oberen Sublitoral bis 850 m Tiefe nachgewiesen (Fretter & Graham, 1981).

Einige Arten scheinen weit verbreitet zu sein, etwa *C. ungaricus*, die im Mittelmeer (Riedl, 1983), von der westafrikanischen Küste bis nach Nord-Norwegen, von den Britischen Inseln bis nach Grönland (Fretter & Graham, 1981), sowie an der Ostküste Nordamerikas hinunter bis Florida vorkommt (Abbott, 1974). Das transatlantische Vorkommen dieser Art wird von Bouchet und Warén (1993) jedoch angezweifelt.

Capuliden sind hemi-sessile Bewohner primärer und insbesondere sekundärer Hartsubstrate und vermeiden das Intertidal. *Capulus ungaricus* filtriert organische Partikel, indem sie einen Wasserstrom selbst erzeugt (Yonge, 1938) oder auch erzeugen läßt, etwa von einer Muschel oder einer filtrierenden anderen Schnecke (z.B. *Turritella*), an deren Schalenrand die Capulide aufsitzt (Orr, 1962; Thorson, 1965). *C. ungaricus* wurde zudem beobachtet (Sharman, 1956) wie sie ein randliches Stück Schale des Wirtes entfernte und mit der Proboscis von der Muschel vorkonzentrierte Nahrung stahl. Orr (1962) wies für *C. danieli* nach, daß diese sogar Muscheln anbohrt, um besser Nahrung stehen zu können.

Die filtrierende bzw. parasitäre Lebensweise der Capuliden dürfte keine bathymetrische Beschränkung auferlegen, so daß wohl auch im Abyssal noch Arten zu entdecken sein werden.

#### 3.4.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Gehäusehöhen werden bei Capuliden ± durch die Aperturweite bestimmt (Abb.29). Entsprechende Literaturangaben beziehen sich jedoch tatsächlich eher auf den größten Durchmesser, bzw. die funktionelle Gehäuselänge, da in der Regel die apikale Ansicht dokumentiert ist. Diese Daten ergeben einen Größenrahmen von etwa 5 mm - z.B. *C. bicarinatus* (in Kay, 1979) - bis 5 cm - z.B. *C. ungaricus* (in Abbott & Dance, 1982). Das von Wilson (1993) skizzierte, nur 2.2 mm "lange" Gehäuse von *C. devexus* gehörte wohl zu einem juvenilen Tier.

Gehäuse flach- bis hoch-kappenförmig, annähernd planspiral, aber eindeutig dextral aufgerollt; Gehäusespirale allerdings hauptsächlich vom Protoconch aufgebaut (s.u.); Apertur ± holostom, je nach Substrat unterschiedlich ausgeformt, z.B. auch skulpturelle Elemente entsprechender Wirtsgehäuse abbildend. Dominante Skulptur bilden entweder zahlreiche Spiralkiele, die unregelmäßig von mehr oder weniger kräftigen Wachstumsdrängungen gekreuzt werden oder die Wachstumsdrängungen selbst; Periostracum der Kaltwasserarten dick und fransig. Das Farbspektrum umfaßt weiß, gelb, orange, rot und braun; Muster sind nicht beschrieben (u.a. Abbott, 1974; Bosch et al.,

1995; Fretter & Graham, 1981; Kira, 1965; Powell, 1979; Wilson, 1993).

Anatomie: Übersicht: Weitgehend den Trichotropiden entsprechend; Fuß allerdings breiter und Operculum vollständig reduziert; Kopftentakel kürzer. Insgesamt *Torellia* ähnlicher als *Trichotropis*.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, relativ lang und auffällig breit, eher quer als längs am Manteldach hängend; Osphradium etwa ein Viertel der Kiemenlänge (Yonge, 1938 für *C. ungaricus*), nach Fretter und Graham (1962) bipectinat, nach Haszprunar (1985) stark asymmetrisch bipectinat und nach Warén und Bouchet (1991) monopectinat. Hypobranchialdrüse nachgewiesen, jedoch nicht genauer beschrieben (siehe Graham, 1954); von Yonge (1938) nicht entdeckt, daher wohl unauffällig.

Vorderer Nahrungstrakt: Sehr ähnlich den Trichotropiden; Pseudoproboscis jedoch länger, Kiefer wohl nicht vorhanden (?); keine Ösophagusdrüse.

Der Radula-Typus (Bouchet & Warén, 1993; Eales, 1923; Hain, 1989; Orr, 1962; Troschel, 1856-63; eigene Beobachtungen; Abb.T1/13-15) entspricht dem von *Trichotropis*, *Torellia* s.s. und *Trichoconcha* (siehe 3.4.1.2.).

Genitaltrakt: Prinzipiell wie bei Trichotropiden (Graham, 1954).

Nervensystem: Entspricht weitgehend dem der Trichotropidae (siehe Bouvier, 1887; Graham, 1954; Lacaze-Duthiers, 1901; Abb.31b), jedoch mit Dialneurie des linkspleuralen Mantelnervs mit dem suprainestinalen Osphradialnerv (Graham, 1954; Haszprunar, 1985; siehe Anmerkung).

Eine vorläufige Datenanalyse zeigt, daß die Capuliden wohl keine Apomorphien offenbaren, die eine Abgrenzung von den Trichotropiden erlauben würden (vergl. Kapitel "Phylogenetische Hypothesen"). Das müthenförmige Gehäuse gilt als gängiges Unterscheidungsmerkmal (u.a. Bandel & Riedel, 1994; Bosch et al., 1995; Powell, 1979; Thiele, 1929), doch schließt die Trichotropide *Zelippistes conchologis* unmittelbar an *Capulus* s.l. an. Die von Graham (1954) und Haszprunar (1985) erwähnte osphradiale Dialneurie bei *Capulus ungaricus*, die z.B. bei *Trichotropis borealis* nicht nachgewiesen wurde, repräsentiert lediglich einen graduellen Unterschied, da sie sehr leicht entstehen kann und z.B. auch bei *Crepidula fornicata* existiert (Graham, 1954). Die im Vergleich mit *Trichotropis* spp. (Graham, 1954; Yonge, 1962) längere Proboscis von *Capulus* spp. (Ankel, 1936; Graham, 1954; Orr, 1962; Yonge, 1938; eigene Beobachtungen) ist auch von *Torellia* beschrieben (z.B. Fretter & Graham, 1981) und bietet somit ebenfalls keine Grundlage zur Abgrenzung auf Familien-Niveau. Dieses Merkmal ist wahrscheinlich ebenfalls graduell, da es mit verringertem Lokomotionspotential einhergehen könnte.

### 3.4.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Der Laich besteht aus einer großen, kartoffel- bis sackförmigen Eikapsel, die längs oder quer unter dem Fuß der Schnecke liegt und vom Propodium festgehalten wird (Ankel, 1936; Lebour, 1937; Ohdner, 1914; Orr, 1962; Thorson, 1946, 1965). Er enthält um die 30 Embryonen bei *C. badius* (Amio, 1963) und etwa 5000 0.2 mm durchmessende Eier bei *C. ungaricus* (Fretter & Graham, 1981; Thorson, 1946). Die Embryonen von *C. ungaricus* und *C. danieli* entwickeln sich sämtlich zu bilobaten, operculaten Veligern; zu *C. badius* machte Amio (1963) keine Angabe. Während Lebour (1937) einen Scaphoconch an der intrakapsulären Larve von *C. ungaricus* dokumentierte, war es für Orr (1962) "... not possible to determine whether *Capulus danieli* veligers are echinospira as are *Capulus ungaricus*" (siehe Anmerkung nächster Abschnitt).

Die Embryonalschalen sind  $\pm$  skulpturlos und durchmessen zum Schlupfzeitpunkt etwa 0.24 mm - z.B. *C. ungaricus* (Fretter & Graham, 1981; Lebour, 1937; jedoch 0.34 mm in Bouchet & Warén, 1993) - bis 0.63 mm - z.B. *C. badius* (Amio, 1963; siehe Anmerkung).

Es sind bisher keine holokapsulären Frühontogenesen bei Capuliden bekannt, was aber keine Signifikanz hat, da bisher nur von wenigen Arten Daten vorliegen. Die 0.63 mm große Schlupfschale von *C. badius* zeigt zumindest eine nicht-planktotrophe Entwicklung mit lecithotrophem, frei schwimmendem Veliger an.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Der einzige Bericht über den frei schwimmenden Veliger einer Capulidae stammt von Lebour (1937), die Schlüpflinge von *C. ungaricus* eine zeitlang im Aquarium hältete. Die zwei Velarlappen der schlüpfenden Larven buchteten sich jeweils lateral ein, so daß ein mehr oder weniger quadrilobates Velum entstand.

Lebour (1937) dokumentierte ein gelatinöses, zusätzliches Larvalgehäuse, das sie, analog zu dem der Lamellarioidea (insbesondere mit Bezug zu *Velutina*) als Echinospira bezeichnete. Hain (1989) dokumentierte ein vom Meeresboden gedredgetes, dünn gelatinös umhülltes frühontogenetisches Gehäuse, das er *C. subcompressus* zuordnete.

Die Larvalgehäuse (inklusive der Embryonalwindung) der Capuliden erreichen 1.8 - z.B. *C. ungaricus* (Bouchet & Warén, 1993; Fretter & Graham, 1981) - bis 2.7 Windungen - z.B. *C. subcompressus* (Hain, 1989), die etwa 1.3 mm bis 1.8 mm durchmessen und mit einigen mehr oder weniger ausgeprägten Spiralkielen skulpturiert sind, die jedoch während des frühen benthischen Lebens

bereits korrodiert sein können (Bouchet & Warén, 1993; Fretter & Graham, 1981; Hain, 1989).

Die einzigen beiden Nachweise einer Echinospira-Larve bei *Capulus* stammen von Lebour (1937) und Hain (1989). Orr (1962), die explizit nach dem embryonalen Scaphoconch von *Capulus danieli* suchte, wurde nicht fündig. Andere Autoren (z.B. Ohdner, 1914) hatten ebenfalls Embryogenesen untersucht und keine Echinospira-Larven beschrieben. Im Plankton sind bisher keine Echinospira-Larven gefangen worden, die *Capulus* zugeordnet werden könnten, während die der Lamellarioidea regelmäßig gefunden werden. Dort wo eine Gallerte beschrieben wurde, war sie sehr dünn (Hain, 1989; Lebour, 1937).

Es gibt also eine Reihe von Indizien (vergl. Trichotropidae), daß sich die Echinospira-Larven der Capuliden (und Trichotropiden) prinzipiell von denen der Lamellarioidea (s.o.) unterscheiden, bei welchen der Scaphoconch groß genug ist, um als Schwebhilfe fungieren zu können. In der Gesamtanalyse wird deshalb die gallertige Hülle der Capuliden-Larvalgehäuse als Pseudo-Scaphoconch bezeichnet (siehe Kapitel 6).

### 3.5. Calyptraeidea LAMARCK, 1809

Bandel und Riedel (1994) stellten erstmals Calyptraeidae und Hipponicidae in eine gemeinsame Überfamilie. Es wird hier die Klassifikation dieser Autoren übernommen, die jeweils drei rezente Gattungen vorsieht: Calyptraeidae mit *Calyptraea*, *Crepidula* und *Crucibulum* und Hipponicidae mit *Cheilea*, *Hipponix* und *Neojanacus*.

#### 3.5.1. Calyptraeidae LAMARCK, 1809

##### 3.5.1.1. Verbreitung und Ökologie

Calyptraeiden sind, mit Ausnahme der (ant-) arktischen Gewässer, in allen Meeren anzutreffen, in den (anti-) borealen Regionen jedoch seltener als in den Tropen. Zumindest *Crepidula fornicata* dringt auch in brackische Bereiche vor (Chipperfield, 1951). Die bathymetrische Verteilung calyptraeider Arten reicht vom unteren Intertidal bis in das tiefe Sublitoral (siehe Anmerkung, wo die Tiere auf pri-

mären oder sekundären Hartsubstraten leben (u.a. Abbott, 1974; Bandel & Riedel, 1994; Bosch et al., 1995; Habe, 1968; Kay, 1979; Kozloff, 1996; Powell, 1979; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Wilson, 1993; eigene Beobachtungen).

Calyptraeiden ernähren sich von ihren Kiemenfiltraten (Werner, 1952, 1953; Yonge, 1938; eigene Beobachtungen) und werden oftmals als sessil bezeichnet (u.a. Kay, 1979). Dieses trifft jedoch nur sehr bedingt zu, etwa für Arten wie *Crepidula fornicata*, die Reproduktionsketten bilden (u.a. Fretter & Graham, 1981) und in der entsprechenden Phase tatsächlich sessil sind, jedoch auch solitär angetroffen werden (eigene Beobachtungen). Der "Normalfall" sieht vor, daß Kopulationspartner sich durch Umherkriechen finden müssen.

Am häufigsten siedeln Calyptraeiden auf Muscheln und können, *Capulus* vergleichbar (siehe Capulidae), deren Wassereinstrom mitnutzen. Dort wo die Populationsdichte hoch ist, können Nahrungskonkurrenz und sekundär auch Exkremente der Schnecken, zum Niedergang von Muschelpopulationen führen. Dies gilt insbesondere für *Crepidula* (u.a. Ankel, 1936; Cole & Hancock, 1956; Fretter & Graham, 1981).

Der fehlende Nachweis von Calyptraeiden aus dem Bathyal oder Abyssal scheint kein Artefakt zu sein, da z.B. Bouchet und Warén (1993) im Laufe ihrer umfangreichen Revision der entsprechenden nordostatlantischen Tiefseeschnecken nicht fündig wurden. Das Fehlen in den eiskalten (ant-) arktischen Gewässern scheint mit der fehlenden Tiefentauglichkeit und damit nicht vorhandener Kälte-Präadaptation zu korrelieren.

Da die Tiere Hermaphroditen sind (s.u.), könnte potentiell Selbstbefruchtung auftreten (wofür es allerdings bisher keinen Nachweis gibt) und notwendige Kopulationswanderungen sich in Grenzen halten (vergl. Hipponicidae).

Daß Calyptraeiden wehrhaft sind, wies Richter (1961) zumindest für *Crepidula fornicata* nach, bei der er beobachtete wie ein Individuum die eindringende Proboscis einer Neogastropode abbiß.

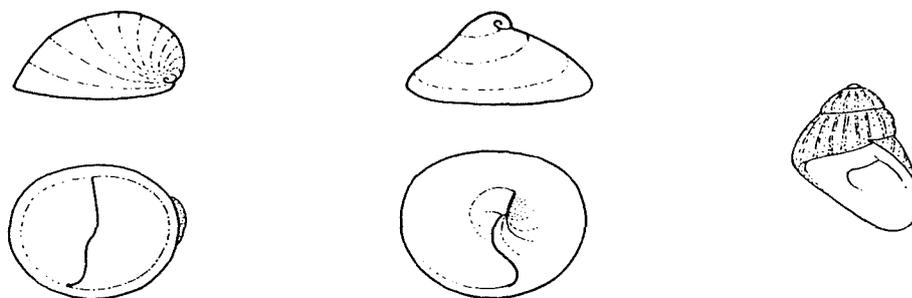


Abb. 33: Gehäusetypen rezenter Calyptraeidae. Ohne Maßstab.

##### 3.5.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Calyptraeiden sind funktionsmorphologisch Napfschnecken (Abb.33). Die

Gehäuselängen liegen zwischen 13 mm - z.B. *Calyptraea pellucida* (in Bosch et al., 1995) - und 7 cm - z.B. *Calyptraea (Trochita) trochiformes* (in

Abbott & Dance, 1982). Die Mehrzahl der Arten trägt Gehäuse, die zwischen 2 cm und 3.5 cm Durchmesser (Literatur: siehe Verbreitung).

*Calyptraea* und *Crucibulum* flach- bis hochkonisch, im Grundriß  $\pm$  kreisförmig, Apex mehr oder weniger zentral; bei *Crucibulum* Columella tassenförmig umgebaut; dickes, borstiges Periostracum kann auftreten, z.B. bei *Calyptraea novaezelandiae* (eigene Beobachtungen).

*Crepidula* flach-mützenförmig, im Grundriß  $\pm$  oval, spiralisierter Teil beschränkt sich weitgehend auf randlich gelegenen Apex; Columella zu posteriorem Septum umgebaut; Periostracum unauffällig.

Bei *Calyptraea* und *Crucibulum* dominieren eher axiale, bei *Crepidula*, falls dort überhaupt vorhanden, die spiralen Skulpturelemente; sowohl bei *Crucibulum* (z.B. *C. spinosum*) als auch bei *Crepidula* (z.B. *C. acuelata*) kann Stachelbildung auftreten. Farbmuster calyptraeider Gehäuse sind meist rudimentär, bzw. nicht vorhanden, bei einigen Arten jedoch ausgeprägt (insbesondere bei *Crepidula* spp.).

Anatomie: Übersicht: Großer Saugfuß mit zwei propodialen Fortsätzen; Metapodium ohne Operculum. Mantelhöhle tief und breit; Eingeweidesack kurz und klein, kaum spiralisiert. Kopf

mit ventrolateralen Lappen; Fühler dick und kurz, Augen auf basalen Verdickungen.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, lang bis sehr lang und extrem breit (lange Filamente), mehr als die Hälfte des Manteldaches einnehmend (Eales, 1923; Haller, 1892; Kleinstüber, 1913; s.u.); Mantelrand zu Futtertasche differenziert, die von der Kieme gefilterte Nahrungspartikel aufnimmt, aufarbeitet und zum Mundbereich transportiert (Yonge, 1938; eigene Beobachtungen). Osphradium symmetrisch oder asymmetrisch (siehe Haszprunar, 1985; Taylor & Miller, 1989) bipectinat, schmal und kurz, zwischen der breiten Kiemenfront und Futtertasche liegend; Hypobranchialdrüse dünn und unauffällig, großflächig über den Kiemenfilamenten liegend (Eales, 1923; Haller, 1892; eigene Beobachtungen).

Vorderer Nahrungstrakt: Mundbereich zu  $\pm$  kurzer Schnauze ausgezogen; Proboscis fehlt; Buccalapparat klein, mit mehr oder weniger rudimentären Kieferplatten und kleiner Radula; Speicheldrüsen paarig, relativ groß, sackförmig, mit kurzen Gängen in Buccalhöhle einmündend, dabei nicht durch den Nervenring verlaufend (Eales, 1923; Graham, 1954; Haller, 1892); Ösophagusdrüse nicht vorhanden (eigene Beobachtungen).

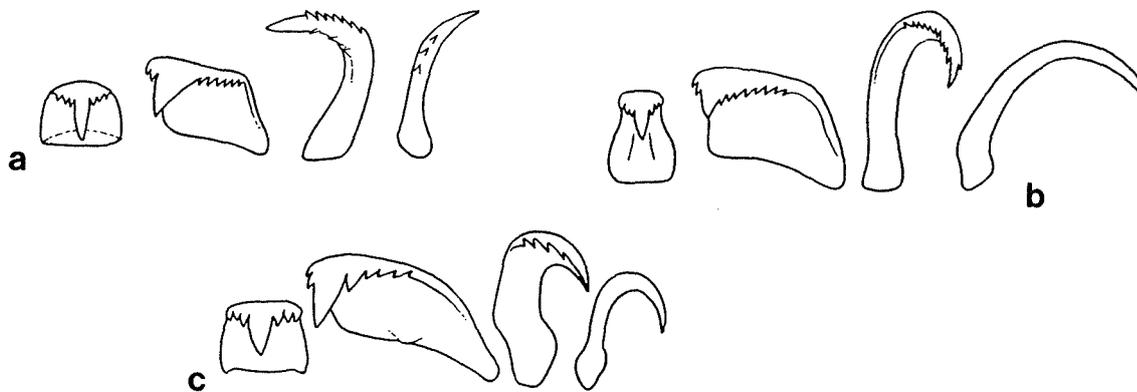


Abb.34: Radulahalbreihen von a) *Crepidula onyx* (nach Hoagland, 1977); b) *Crepidula plana* und c) *Crucibulum auriculatum* (beide nach Bandel, 1984). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Die Radulae (Abb.34) setzen sich aus etwa 20 - z.B. *Crepidula monoxyla* (in Eales, 1923) - bis 55 (s.u.) Reihen zusammen und sind relativ einheitlich aufgebaut. Die Mittelzähne zeigen jedoch - auch intragenerisch - recht unterschiedliche Allgemenform: leicht trapezoid, mehr oder weniger rechteckig oder halbelliptisch, Basis einfach; meist etwa hoch wie breit, bei *Crucibulum* eher etwas flacher, bei einigen *Crepidula* und *Calyptraea* deutlich höher (Bandel, 1984; Barnard, 1963; Eales, 1923; Hoagland, 1977; Thiele, 1929; Thorson, 1940a; Troschel, 1856-63; s.u.); Schneide mit dominatem

Hauptdentikel und beidseitig jeweils 2-5 mehr oder weniger distinkt ausgeprägten Nebendentikeln. Lateralia-Innenseite etwa so hoch wie Zentralzahn, Außenseite jedoch oftmals gestreckt; sehr breite Basis und lange multicuspide Schneide. Marginalia deutlich länger, mehr oder weniger sichelförmig, spitz oder gerundet zulaufend; innerer Marginalzahn mit beidseitig gezählter Schneide, äußerer Marginalzahn beidseitig oder einseitig gezähnt.

Genitaltrakt: Proterandrisch-konsequente Hermaphroditen; Penis  $\pm$  tentakelförmig, relativ lang; offener Samengang, der sich beim Über-

gang zur weiblichen Phase schließt. Uterus vergleichsweise klein und nicht direkt am Rectum verlaufend, mit trichterförmiger Öffnung; drüsiger Abschnitt pseudosegmentiert, mit Receptaculum

seminis, aber ohne Bursa copulatrix (Fretter & Graham, 1981; Giese, 1915; Haller, 1892; Hoagland, 1986; eigene Beobachtungen).

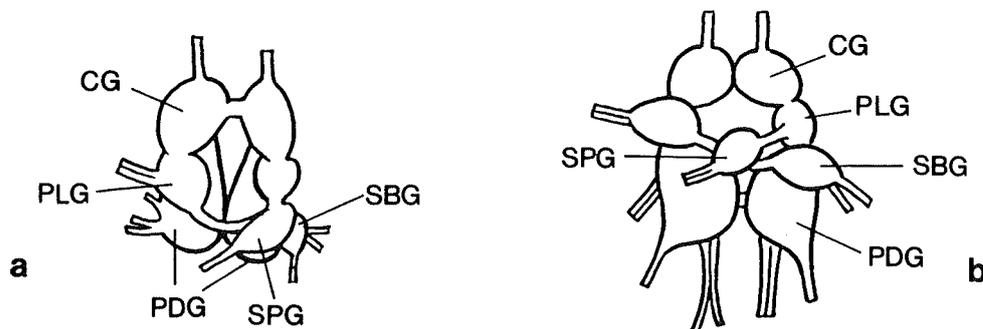


Abb.35: Zentralnervensystem von a) *Calyptraea* sp. und b) *Crucibulum* sp. (beide nach Haller, 1892). Ohne Maßstab.

**Nervensystem:** Cerebralganglien mit dicker, kurzer Kommissur bei *Crepidula* und *Calyptraea*, jedoch direkt aneinanderliegend bei *Crucibulum*; Pleuralganglien etwas kleiner, jeweils direkt an Cerebralganglien angelagert; Supra- und Subintestinalganglien relativ groß, sehr kurz an den Cerebropleuralkomplex angebunden; Pedalganglien ovoid, sehr groß, direkt aneinanderliegend und dicht an den Cerebropleuralkomplex herangerückt (Bouvier, 1887; Graham, 1954; Haller, 1892; Abb.35).

**NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:**

*Calyptraea novaezelandiae* (Abb.36): Es wurden zwei verschieden große Weibchen untersucht. Die Anatomie entspricht weitgehend der allgemeinen Beschreibung und dort, wo keine detaillierten Ergänzungen vorgenommen werden können, wird auf die Anatomie der Calyptraeiden insgesamt verwiesen. Größenangaben zu einigen Organen beziehen sich auf das größere Exemplar, das hier von dorsal abgebildet ist (Abb.36a).

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat, etwa halbmondförmig, vergleichsweise sehr lang (10 mm); zahlreiche dünne, starre, beige-farbene Filamente, die im zentralen und anterioren Bereich 5-6 mm lang sind und damit die große Breite der Kieme determinieren; die Spitzen des endständigen Filamentbündels (etwa 6 Filamente) ragen seitlich über den Kopf hinaus (Abb.36b) und terminieren dort, wo auch Rectum und Uterus münden (s.u.). Osphradium relativ sehr klein (etwa 3 mm lang und 0.5 mm breit), deutlich bipectinat (hellbraune Filamente),  $\pm$  symmetrisch, in basaler Falte der wulstigen, weißlichen Futtertasche gelegen, die sich als Mantelrandbildung vom rechten Kopfklappen - am Mund vorbei - an die linke Seite des Tieres zieht (Abb.36b). Hypobranchialdrüse großflächige, dünne, drüsige, weißliche Struktur am zentralen Manteldach; linksseitige Begrenzung verläuft etwa 1.5 mm parallel zur Innenseite der Kiemenbasis und endet rechtsseitig an den Kiemenfilamentenspitzen.

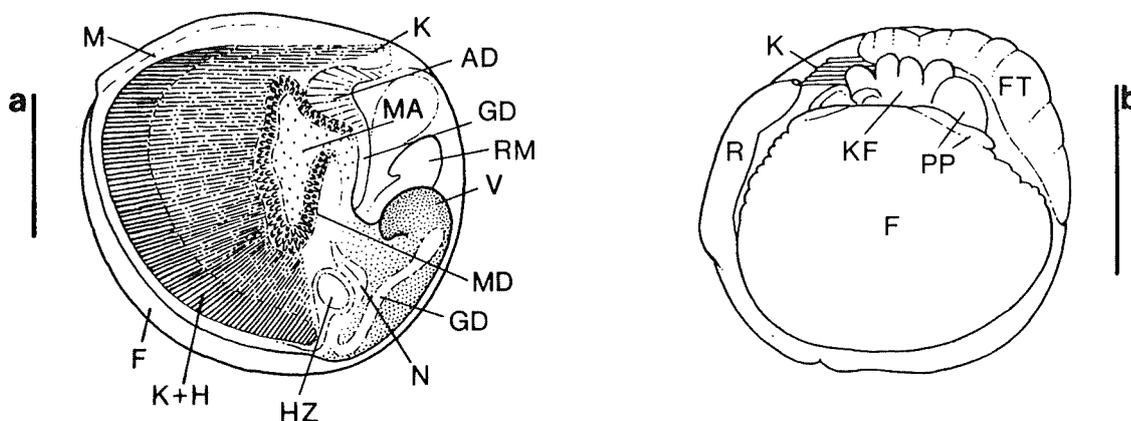


Abb.36: Anatomische Skizzen von *Calyptraea novaezelandiae*; a) Übersicht von dorsal, Gehäuse und Enddarm entfernt und b) von ventral (anderes Individuum). Maßstablinien  $\cong$  5 mm.

Vorderer Nahrungstrakt: Dem anderen Calyptraeiden entsprechend.

Die Radula (Abb.T2/1,2) zeigt einen 40 µm hohen und maximal 35 µm breiten, ± ovalen Zentralzahn, mit gerader, 25 µm breiter Basiskante; Mediantikel dominant, links und rechts jeweils 5 Nebentikel. Lateralzahn innen 40 µm hoch, auf etwa 100 µm Breite nach außen und nach posterior ziehend; Schneide etwa 75 µm breit, Hauptdinkel stumpf-dreieckig, mit 9-10 Nebentikeln auf der Innenseite und 13-14 auf der Außenseite. Marginalzähne sichelförmig, etwa 80 µm hoch, gerundetes Schneidende, multicuspid.

Genitaltrakt: Tiere in männlicher Phase nicht untersucht; Gonaden orange-bräunlich, mit dickem, einfach verlaufendem Gonodukt; Uterus kurz, verläuft deutlich vom Rectum abgesetzt, mit quergestreift erscheinender Kapsel- und Eiweißdrüse, die direkt in den trichterförmigen Geschlechtsausgang mündet.

Sonstiges: Schnauze dorsoventral geschlitzt, ventrolaterale Kopfklappen relativ groß und Kopftentakeln direkt anliegend. Fuß mit den oben erwähnten anterioren, propodialen Zipfeln und dextrodorsolateraler Gewebefestigungsfläche - der Hauptretraktormuskel setzt dieser gegenüber an der Columella-Innenseite an. Unter dem Epithel des vorderen, linken Mantelrandes liegt ein weiteres Bündel Retraktormuskelfasern.

### 3.5.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Der Laich besteht aus 10-80 (siehe Hoagland, 1986; Werner, 1955) gestielten, mehr oder weniger sackförmigen, meist etwa 1-2 mm hohen (ohne Stiel) Eikapseln (u.a. Bandel, 1976e; Lebour, 1937; Thorson, 1940a), die mit der Stielbasis auf Hartsubstrat geklebt und vom Gehäuse des Muttertieres abgedeckt werden.

Pro Eikapsel entwickeln sich 1 - z.B. *Crepidula monoxyla* (in Pilkington, 1974 als *Maoricrypta monoxyla*) - bis 1200 Embryonen - z.B. *Crepidula fecunda*, wo aus einem Laich 30.000 Veliger schlüpfen können (Gallardo, 1977). Von einigen Arten ist Nöhreierfressen bekannt (zusammengefaßt in Hoagland, 1986). Ein embryonales Operculum ist bisher nur bei *Crepidula fornicata* nachgewiesen (Eyster, 1995; Werner, 1955; siehe Anmerkungen). Die frisch geschlüpften semi-planktischen und planktotrophen Larven (s.u.) tragen ein symmetrisches, bilobates Velum (das zwar auch bei den holokapsulären Arten ausgebil-

det, aber noch vor dem Schlupf rückgebildet bzw. abgeworfen wird).

Die Embryonalschalen sind ± glatt (Abb. T8/11,12) oder zeigen mehrere feine Spirallirae, die auch durch Tuberkel aufgebaut sein können (Amio, 1963; Bandel, 1975b; Bandel & Riedel, 1994; Coe, 1949; Hoagland, 1986; Penchaszadeh, 1985; Thiriot-Quévieux & Scheltema, 1982; Thorson, 1940a, 1946). Anwachsstreifung setzt bei den meisten Arten schon auf der ersten viertel Windung und damit sehr früh ein - z.B. bei *Crepidula fornicata* (in Werner, 1955). Die Gehäuse der schlüpfenden Embryonen durchmessen 0.2 mm - z.B. *Crepidula gravispinosa* (in Amio, 1963) - bis 3.25 mm - z.B. *Crepidula monoxyla* (in Pilkington, 1974), die der planktotrophen bis etwa 0.4 mm, die der nicht-planktotrophen ab 0.7 mm - z.B. *Crepidula glauca* (in Bandel, 1975b; Bandel & Riedel, 1994).

Dem expliziten Nachweis eines Operculums bei einem Embryo, in dessen Entwicklung sich eine planktrophe Phase anschließt, steht der umgekehrte Nachweis, nämlich das Fehlen eines embryonalen Operculums bei *Calyptraea chinensis* gegenüber, einer Schnecke mit holokapsulärer Frühontogenese (Bandel & Riedel, 1994). Dieses ist ein weiterer Beleg für den unabhängigen funktionsmorphologischen Nutzen des Operculums hinsichtlich unterschiedlicher ontogenetischer Abschnitte (vergl. Riedel, 1996).

Thiriot-Quévieux und Scheltema (1982) wiesen für die semi-planktische Larve von *Crepidula plana* nach, Bandel (1976e) für die von *C. glauca*, daß bereits vor der Metamorphose Schale sekretiert wird, die auch für das juvenile Tier charakteristisch ist, so daß die Interpretation von Protoconchdimensionen, ohne weitere Kenntnisse der Frühontogenese, fehlerhaft sein kann.

Planktrophe Larvalentwicklung: Das Velum wird im Laufe der Larvalphase relativ nur wenig größer und bleibt bilobate (Fretter & Pilkington, 1970; Pilkington, 1976; Werner, 1955). Das larvale Osphradium von *Crepidula fornicata* ist symmetrisch bipectinat (Werner, 1955), während es beim Adultus (s.o.) eine Asymmetrie entwickelt hat (Taylor & Miller, 1989), die nahezu dem monopectinaten Zustand entspricht, wobei es relativ deutlich kleiner ist. Die bekannten Larven wurden sämtlich aus dem küstennahen Plankton gefischt. Die Dauer der Larvalphase ist bisher nur für *C. fornicata* bekannt. Dort metamorphisiert der Veliger nach etwa zwei Wochen Aufenthalt im Plankton (Werner, 1955).

Die Larven fügen der Embryonalwindung maximal 1.2 - z.B. bei *Calyptraea terranova* (in Bandel & Riedel, 1994) - rasch an Umfang zunehmende, annähernd planspirale Windungen an, die 0.7-0.8 mm durchmessen. Larvalschalenskulptur ist bisher nicht dokumentiert worden.

Nur etwa etwa die Hälfte der diesbezüglich untersuchten Arten zeigen eine planktotrophe Larvalphase, die zudem eher kurz ist. Das larvale Verbreitungspotential der Calyptraeiden ist somit relativ gering. Wahrscheinlich können nur kleinere Nebenmeere überquert werden. Die rezente dennoch weite geographische Verbreitung ist historisch zu betrachten (siehe Kapitel "Zeitachse der Evolution").

NEUBESCHREIBUNG eines Protoconches (siehe Anmerkung):

*Calyptraea tenuis* (Abb.T8/11,12): 1.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.36 mm (entspricht Embryonalschale). Anwachsstreifung setzt bereits gegen Ende der ersten halben Windung ein und bleibt einziges Skulpturelement. Die Larve war wahrscheinlich planktotroph.

Bandel und Riedel (1994) bildeten Juvenilgehäuse mit Protoconch von *Calyptraea terranova* ab, beschrieben dieses jedoch fälschlicherweise unter dem Namen *C. tenuis*. Pilkington (1976) untersuchte den Protoconch von *C. tenuis* (= *Zegalerus tenuis*) lichtmikroskopisch und dementsprechend etwas ungenau, so daß hier eine kurze Neubeschreibung und insbesondere die photographische Dokumentation Sinn macht.

Zum Vergleich werden hier auch die frühontogenetischen Gehäuse von *Calyptraea chinensis* (Abb.T8/14) und *C. novaezelandiae* (Abb.T8/13) abgebildet, beides Arten mit nicht-planktotropher Entwicklung.

### 3.5.2. Hipponicidae TROSCHEL, 1861

#### 3.5.2.1. Verbreitung und Ökologie

Hipponiciden haben ihre Verbreitung in den tropischen Meeren (u.a. Bosch et al., 1995; Kay, 1979; Springsteen & Leobrera, 1986; Wilson, 1993; eigene Beobachtungen) und in den gemäßigten marinen Bereichen des Boreals - z.B. bis zu den südlichen japanischen Inseln (Kira, 1965) oder vereinzelt an der südlichen Küste von British Columbia (Kozloff, 1996) - und des Antiboreals - z.B. an der Küste Südafrikas (Steyn & Lussi, 1998) oder in den nördlichen Gewässern Neuseelands (Powell, 1979). Einige Arten werden mit sehr weiter Verbreitung angegeben, z.B. *Hipponix conicus* für den gesamten Indo-Pazifik oder *Neojanacus "perplexus"* vom Südwest-Pazifik bis in den Nordost-Atlantik (Bouchet & Warén, 1993; siehe Anmerkung). Die meisten Arten sind aus dem Sublitoral beschrieben, einige aus dem Intertidal - z.B. *Hipponix australis* (Knudsen, 1991; Wilson, 1993) - andere aus dem Bathyal bis zu 2800 m Tiefe - z.B. *N. "perplexus"* (= *N. boucheti* sp. nov.; s.u.) aus dem Nordost-Atlantik (in Bouchet & Warén, 1993).

Hipponiciden leben mehr oder weniger sessil auf karbonatischen Hartsubstraten, insbesondere festgeheftet an Molluskengehäusen, aber auch

Korallenbruch oder Seeigelstacheln - letzteres z.B. *Hipponix lissus* (in Bosch et al., 1995). *Hipponix* und *Cheilea* ätzen eine ± ebene Plattform, in Größe ihrer Apertur, in die Schale größerer Molluskengehäuse (Abb.T9/1), können aber auch eine Plattform sekretieren und sich damit zementieren, wenn das Substrat dieses erfordert (u.a. Bandel & Riedel, 1994; Bandel & Wedler, 1987; Bosch et al., 1995; Laws, 1971). *Neojanacus* lebt festgesaugt in oder nahe der Apertur der Wirtstiere, oftmals an der Columella, aber auch an der Innenseite der Mündungsaußenlippe von großen Gastropodengehäusen (Powell, 1979). Der eigentliche Wirt muß dabei nicht die entsprechende Schnecke, sondern kann auch ein Einsiedlerkrebs sein (Bouchet & Warén, 1993).

Die Nahrung setzt sich (bei *Neojanacus* wahrscheinlich ausschließlich) aus Kiemenfiltraten, Exkrementen des Wirtstieres und Aufwuchs in Reichweite der Pseudoproboscis (s.u.) zusammen (Kay, 1979; Risbec, 1936; Wilson, 1993; Yonge, 1960).

Die von Bouchet und Warén (1993) für *Neojanacus perplexus* angegebene Verbreitung, von Neuseeland bis in den Nordost-Atlantik, wäre mit dem Ausbreitungspotential der Schnecke nicht in Übereinstimmung zu bringen und müßte aus paläontologischer Sicht überprüft werden. Der Vergleich der Radulae (vergl. Bouchet & Warén, 1993 und Bandel & Riedel, 1994) zweier Exemplare aus den genannten Regionen zeigt jedoch deutlich, daß es sich um zwei verschiedene Arten handelt, mit weitgehender Übereinstimmung der Gehäusemerkmale (siehe Diagnose *Neojanacus boucheti* sp. nov.).

*Hipponix conicus* hingegen produziert einen Veliger, der mehrere Wochen im Plankton verbleiben kann (Bandel et al., 1997; Cernohorsky, 1968; Taylor, 1975; s.u. - nach Amio, 1963; Habe, 1953 und Laws, 1971 jedoch mit nicht-planktotropher Entwicklung), und hätte damit das notwendige Verbreitungspotential. Individuen dieser Art - von entsprechend unterschiedlichen Lokalitäten - sind jedoch bisher nicht anatomisch überprüft worden und insbesondere das angebliche Vorkommen an der Küste von British Columbia (Kozloff, 1996) muß angezweifelt werden, da *Hipponix conicus* sonst nur aus wärmeren Gefilden dokumentiert wurde.

#### *Neojanacus boucheti* sp. nov.

e.p. *Leptonotis perplexus*: Bouchet & Warén, 1993: 713.

Typusmaterial: TRAVAILLEUR 1882 dr 1, Abb.1670-1671 in Bouchet & Warén, 1993

Typuslokalität: 44°17'N, 5°32'W - Golf von Biscaya

Verbreitung: Bathyal Nordost-Atlantik

Derivatio nominis: Nach dem Kollegen Philippe Bouchet, Kustos für Malakozologie am MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE in Paris.

Diagnose: Teleoconch flach napfförmig, in Aufsicht mehr oder weniger oval, hufeisenförmiger Muskelabdruck; Protoconch posterior liegend,

halbkugelförmig, 1.1 im Umfang stark zunehmende Windungen, maximaler Durchmesser etwa 1.2 mm, keine Skulptur.

Radula kurz und schmal, mit 5 Zähnen pro Querreihe (Abb.37b); Mittelzahn subquadratisch und monocuspid; Lateralzahn mit  $\pm$  gleichgroßer Schneide wie Mittelzahn, jedoch gezähnelte; innerer Marginalzahn schwach hakenförmig, deutlich kleiner als Lateralzahn, ohne Dentikel; äußerer Marginalzahn fehlt.

Differentialdiagnose: Teleoconch und Protoconch von *N. perplexus* sind vergleichsweise flacher, der Protoconch durchmißt 1.7 mm. Die Radula von *N. perplexus* zeigt einen flach

rechteckigen Mittelzahn, einen relativ kleineren Lateralzahn mit ungezählter Schneide und einen deutlich kleineren Marginalzahn als *N. boucheti* sp. nov.

Taxonomische Anmerkung: Bouchet und Warén (1993) synonymisierten *Neojanacus* SUTER 1907 mit der fossilen Gattung *Leptonotis* CONRAD 1866. Letztere zeigt jedoch größere Übereinstimmung mit der ebenfalls fossilen Gattung *Thylacus* CONRAD 1860. Entweder man faßt die Gattungsdiagnose so weit, daß alle genannten Taxa hineinpassen - dann wäre jedoch *Thylacus* der zu benutzende Name - oder entsprechend eng - dann behielte *Neojanacus* seine Gültigkeit.

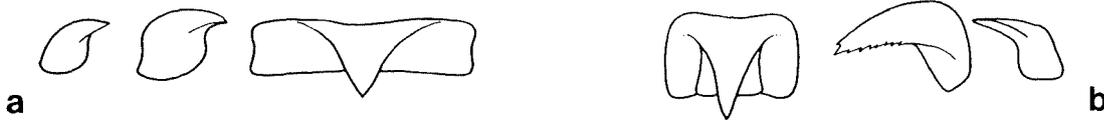


Abb.37: Radulahalbreihen von a) *Neojanacus perplexus* (nach Bandel & Riedel, 1994) und b) *Neojanacus boucheti* sp. nov. (nach Bouchet & Warén, 1993) im Vergleich. Ohne Maßstab.

### 3.5.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Hipponiciden sind wie Calyptraeiden funktionsmorphologisch Napfschnecken (Abb.38). Die Gehäuselängen liegen zwischen 8 mm - z.B. *Hipponix benthophilus* (in Abbott, 1974) - und etwa 5 cm - z.B. *Cheilea flindersi* (in Wilson, 1993). Die Gehäuse der meisten Arten durchmessen zwischen 1 cm und 3 cm, wobei *Cheilea* eher im oberen, *Neojanacus* im mittleren und *Hipponix* im unteren Bereich liegt (Literatur: siehe Verbreitung).

Gehäuseumriß: *Hipponix* und *Cheilea* flach- bis hochkonisch (teilweise capuliform), im Grundriß kreisförmig bis leicht oval; *Neojanacus* extrem flach, in Aufsicht oval bis halbmondförmig. Gehäuseunterseite: *Hipponix* und *Neojanacus* ohne Columella oder Septum, mit hufeisenförmigem Muskelabdruck; *Cheilea* mit reduzierter bzw. umgebauter, löffelförmiger Columella.

Skulpturell dominieren spirale Elemente, in der Regel zahlreiche schmale Kiele. Axiale Elemente basieren auf Wachstumsunregelmäßigkeiten und repräsentieren die einzige Skulptur bei *Neojanacus*. Farbmuster sind nicht beschrieben; ein borstiges Periostracum kann auch bei tropischen Arten ausgebildet sein (siehe jedoch Anmerkung) - z.B. bei *Hipponix ticaonicus* (in Bosch et al., 1995). Sexualdimorphismus im eigentlichen Sinne kann nicht auftreten, da Hipponiciden im Laufe der Ontogenese ihr Geschlecht wechseln (s.u.).

*Neojanacus* ist ein Beispiel dafür, daß eine sehr flache Gehäuseform vollkommen unabhängig von der Wasserdynamik evolvieren kann.

Das borstige Periostracum der tropischen *Hipponix ticaonicus* widerlegt meine oben aufgestellte Behauptung, daß ein solches charakteristisch für Kaltwasserschnecken ist nur scheinbar, da diese Art im Upwelling-Bereich vor der Arabischen Halbinsel lebt und die Wassertemperaturen dementsprechend niedrig sind.

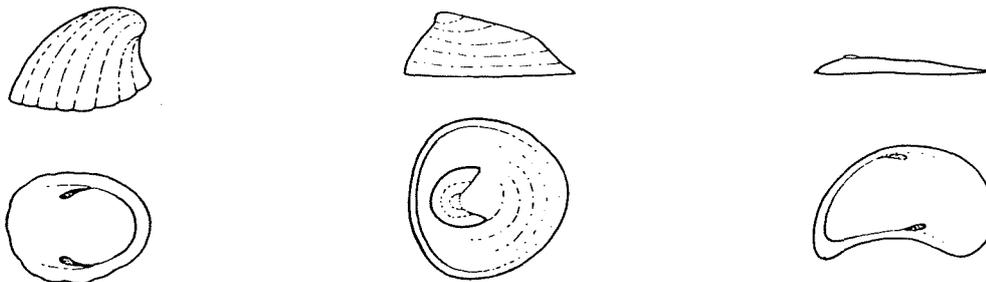


Abb.38: Gehäusetypen rezenter Hipponicidae. Ohne Maßstab.

Anatomie: *Cheilea* wurde - mit Ausnahme der Radula (s.u.) - bisher nicht entsprechend untersucht, so daß sich die Datensynthese auf *Hipponix* und *Neojanacus* beschränkt, deren Anatomie jedoch auch nur im Ansatz bekannt ist.

Übersicht: Fuß deutlich kleiner als Apertur; mit gut ausgebildetem Propodium; Metapodium ohne Operculum. *Hipponix* mit Pseudoproboscis, die terminal zu zwei schmalen lateralen Lippen ausgezogen ist (Abb.39; Risbec, 1936; Yonge, 1953); *Neojanacus* ohne Pseudoproboscis (Dell, 1956). Visceralmasse nicht spiralisiert, von großem Retraktormuskel U-förmig umfaßt. Mantelhöhle lang, jedoch sehr flach; Mantelrand undifferenziert. Kopfbereich mit deutlich abgesetztem Nacken; Fühler lang bei *Hipponix* (eigene Beobachtungen an *H. conicus*), kurz bei *Neojanacus* (Dell, 1956).

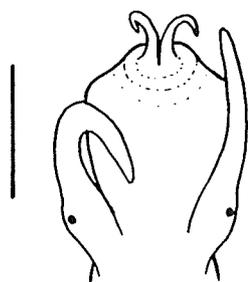


Abb.39: Kopfbereich von *Hipponix conicus*, mit terminal zweilappig differenzierter Pseudoproboscis (original). Maßstabslinie  $\cong$  1 mm.

Mantelhöhlenorgane: *Hipponix conicus* (eigene Beobachtungen, ähnlich bei *H. antiquatus* (in Yonge, 1953)) mit monopectinater, langer, mäßig breiter Kieme; Osphradium bipectinat und klein; Hypobranchialdrüse gut entwickelt.

Vorderer Nahrungstrakt: Lediglich Radulae wurden dokumentiert (u.a. Bandel, 1984; Bandel & Riedel, 1994; Bouchet & Warén, 1993; Risbec, 1942; Thorson, 1940a; Troschel, 1856-63).

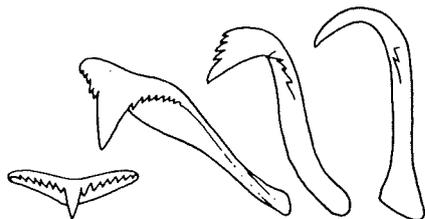


Abb.40: Radulahalbbreihe von *Cheilea equestris* (nach Bandel, 1984). Ohne Maßstab. Vergleiche Abb.33 und Tafelabbildungen.

Die Radulae (Abb.T2/3-5; Abb.37 und 40) zeigen subquadratische (*Hipponix* und *Neojanacus*; siehe Anmerkung) bis flach dreieckige (*Cheilea*), monocuspide (*Neojanacus*) bis multicuspide (*Hipponix* und *Cheilea*) Zentralzähne. *Hipponix* und *Cheilea* mit breit gestreckten, gezähnelten Lateralia und langen Marginalia (jeweils denen der Calyptraeidae sehr ähnlich; s.o.), die häufig ebenfalls gezähnelte Schneiden zeigen. *Neojanacus* ohne äußere Marginalia und vergleichsweise sehr viel kürzeren und schmalen inneren Marginalia und Lateralia.

In Bandel (1984) und Troschel (1856-63) ist für *Hipponix conicus* ein flacherer Zentralzahn abgebildet als hier für die gleiche Art (Abb.T2/5). Es handelt sich jedoch nicht um intraspezifische Variationsbreite, sondern der Unterschied basiert auf der Tatsache, daß die Zentralzähne eng aufeinanderfolgen und sich gegenseitig überdecken. Erst das Wegbiegen eines Mittelzahnes ermöglicht es, die genaue Höhe zu erkennen.

Genitaltrakt: Proterandrisch-konsequente Hermaphroditen; Weibchen wurden anhand von vorhandenen Eikapseln, bzw. des fehlenden männlichen Fortpflanzungsorgans als solche erkannt, jedoch ohne eine Untersuchung des Genitaltraktes. Der männliche Geschlechtstrakt ist kaum besser bekannt: Yonge (1960) bildete für *H. antiquatus* einen sehr langen, terminal gegabelten Penis ab. Andere *Hipponix*-Arten zeigten jedoch eine einfache Penisspitze (Cass, 1967). Die Gehäuselänge des männlichen *H. antiquatus* betrug etwa 4 mm (ausgewachsen etwa 12-13 mm). Zum Vergleich: ein Individuum von *H. conicus* trug bereits bei 5 mm Gehäuselänge (ausgewachsen etwa 12-15 mm) angeheftete Eikapseln.

Nervensystem: Unbekannt.

### 3.5.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Der Laich besteht aus 2 bis 10, mehr oder weniger gestielten, zwischen vorderer Fußsohle und ventralem Kopfbereich angehefteten Eikapseln (siehe Abb.41), die bei *Hipponix* sackförmig und in lateraler Ansicht oft triangulär sind, bei *Cheilea*  $\pm$  eiförmig, und jeweils bis zu 70 Eier enthalten (Bandel, 1976e; Hoagland, 1986; Knudsen, 1991; Risbec, 1936; Smith et al., 1989; Thorson, 1940a). Die Eikapseln von *Neojanacus* sind nicht dokumentiert (siehe jedoch Anmerkung).

Die Embryonen entwickeln ein bilobates Velum, welches bei den nicht-planktotrophen Arten bereits zum Schlupfzeitpunkt wieder reduziert ist (Bandel, 1976e). Die später planktotrophen Larven (s.u.) bilden ein Operculum aus (Thorson, 1940a).

Die Embryonalschalen zeigen eine Wulst-Gruben-Skulptur oder sehr früh einsetzende Anwachsstreifung und sind ansonsten glatt - z.B. *Neojanacus perplexus* (in Bandel & Riedel, 1994) - oder sind mit mehr oder weniger kräftigen Spiralkielen skulpturiert, auch inklusive kleiner Tuberkel und terminal zusätzlich einsetzender Axialskulptur - z.B. *Hipponix antiquatus* (in Bandel, 1975b; Abb. 42; siehe Anmerkung) - oder zeigen sogar ein Kästchenmuster - z.B. *Cheilea* sp. (in Bandel & Riedel, 1994).

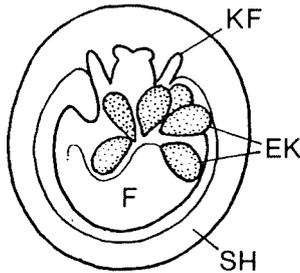


Abb.41: *Hipponix conicus* in ventraler Sicht, um die am Fuß befestigten Eikapseln zu zeigen (nach Smith et al., 1989). Ohne Maßstab.

Die Gehäuse der schlüpfenden Embryonen (u.a. Bandel, 1975b; Bandel & Riedel, 1994; Knudsen, 1991; Taylor 1975, in Kay, 1979; Thorson, 1940a) durchmessen 0.15 mm - z.B. *H. conicus* (Abb. T9/2) - bis 1.7 mm - z.B. *Neojanacus perplexus* (in Bandel & Riedel, 1994) - die der planktotrophen bis etwa 0.35 mm, die der nicht-planktotrophen ab etwa 0.55 mm - z.B. *H. antiquatus* (siehe Abb.42).

Im Rahmen einer früheren Studie (Bandel & Riedel, 1994) wurde ein eingetrockneter Weichkörper von *Neojanacus perplexus* hydriert und zwei verschrumpelte Eikapselhüllen, mit jeweils einem Embryo, am Gewebe des Muttertieres entdeckt. Aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes kann

keine genauere Beschreibung der Eikapseln gegeben werden. Das Grundprinzip - wenige, am Weichkörper angeheftete Eikapseln - scheint jedoch dem anderer Hipponiciden zu entsprechen.

Eine Wulst-Gruben-Skulptur auf der Embryonalschale korreliert mit einem relativ geringen Durchmesser und zeigt deutlich eine sich anschließende planktotrophe Larvalphase an (vergleiche Cypraeoidea). Dieser Embryonalschalentypus tritt auch bei niederen Caenogastropoden wie Cerithioidea oder Truncatelloidea auf (eigene Beobachtungen) und ist deshalb als plesiomorph anzusehen (s.u.). Andere oder fehlende Skulpturen auf der Embryonalschale korrelieren mit einem relativ großen Durchmesser und zeigen eine nicht-planktotrophe Frühontogenese an.

Die Reproduktionsrate der Hipponiciden scheint, mit maximal einigen hundert Schlüpflingen pro Laich, vergleichsweise sehr gering zu sein. Möglicherweise werden jedoch über das ganze Jahr hinweg kontinuierlich Eikapseln sekretiert, so daß sich diese Zahl etwas relativiert. Als Indiz für diese Hypothese mag gelten, daß bisher keine Weibchen ohne angeheftete Eikapseln gefunden wurden.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Die Larven von *H. conicus* und *C. equestris* entwickeln ein quadrilobates Velum, dessen Loben jeweils die Länge des Gehäuses erreichen können (Bandel et al., 1997; Thiriot-Quévieux, 1980; siehe Anmerkung), das von *H. pilosus* bleibt bilobat (Taylor, 1975, in Kay, 1979). Operculi bleiben bis zur Metamorphose voll funktionstüchtig. Protoconche, die eine planktotrophe Larvalphase anzeigen, wurden von Barnard (1963) und Bandel und Riedel (1994) beschrieben bzw. dokumentiert.

Die Larven fügen dem Embryonalgehäuse 1-2.5 Gehäusewindungen an, die in naticoiden Dimensionen im Umfang zunehmen, mit der prosoklin abgewinkelten Apertur das Napfgehäuse des benthischen Tieres dennoch vorzeichnend (Abb. T9/3). Die apikalen Durchmesser der Larvalgehäuse liegen zwischen 0.5 und 0.9 mm, die maximalen Höhen oftmals etwas darüber.

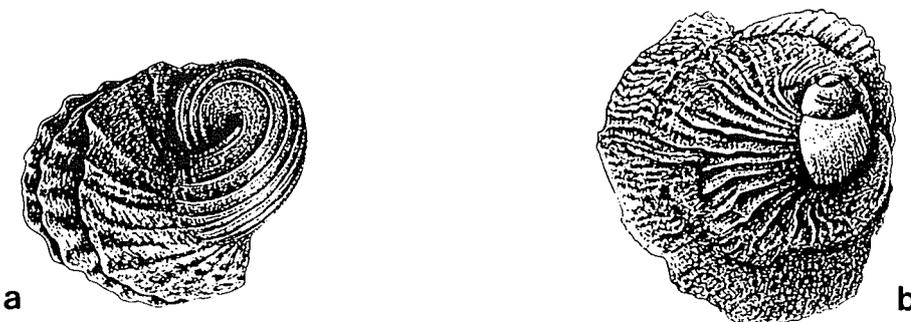


Abb.42: Juvenilgehäuse von a) *Hipponix antiquatus*, mit paucispiralem Protoconch und b) *Cheilea equestris*, mit multi-spiralem Protoconch (beide aus Bandel & Riedel, 1994). Ohne Maßstab.

Die ausgeprägteste Skulptur der Larvalwindungen besteht aus einem Kästchenmuster sich kreuz-

ender spiraler und axialer Skulpturelemente. Jedes der Elemente kann für sich reduziert sein, Spiral-

lirae können aus Zickzack-Elementen zusammengesetzt sein. Skulptur auf den Larvalwindungen kann auch völlig fehlen (außer Anwachsstreifung; siehe Bandel & Riedel, 1994).

Sowohl Bandel und Riedel (1994) als auch Thiriot-Quévroux (1980) meinen das frühontogenetische Gehäuse von *C. equestris* abgebildet zu haben. Da es eindeutige morphologische Unterschiede gibt, muß es sich um zwei verschiedene Arten handeln.

Ähnlich wie bei den Calyptraeiden, zeigen nur etwa die Hälfte der diesbezüglich untersuchten Arten eine planktotrophe Larvalphase, die jedoch anscheinend recht ausgedehnt sein kann, wenn die biogeographischen Verbreitungsmuster - z.B. von *H. conicus* - tatsächlich stimmen.

### 3.6. Laubierinioidea WARÉN & BOUCHET, 1990

Die Laubierinioidea repräsentieren ein vorläufiges systematisches Gerüst für drei erst vor wenigen Jahren als eigenständige taxonomische Einheiten definierte Caenogastropoden-Gruppen, die mit ihren Merkmalen, auf die eine oder andere Weise, zwischen Capuloidea und Cassoidea zu vermitteln scheinen. Auf die stammesgeschichtliche Bedeutung wird in der Gesamtanalyse eingegangen.

#### 3.6.1. Laubierinidae WARÉN & BOUCHET, 1990

##### 3.6.1.1. Verbreitung und Ökologie

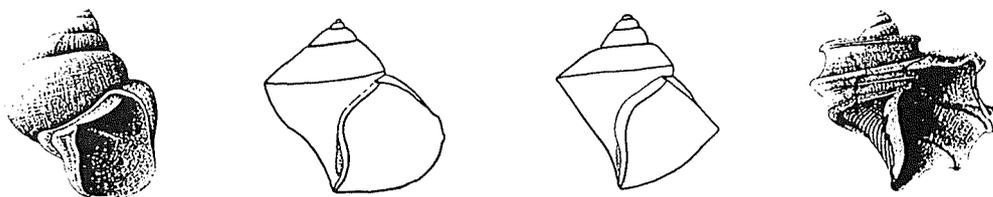


Abb.43: Gehäusetypen rezenter Laubierinidae (rechte und linke Zeichnung aus Bandel & Riedel, 1994 bzw. Bandel, unpubliziert).

##### 3.6.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Trichotropid bis janthinoid (Abb.43); Gehäusehöhen zwischen 6 mm - z.B. *Akibumia shepmani* - und 24 mm - z.B. *A. flexibilis*, meist genauso breit wie hoch, wenige Windungen; weite, leicht siphonostome Apertur; Spiralskulptur dominiert - sowohl zahlreiche distinkte Spirallirae als auch wenige kräftige Spiralkiele können ausgeprägt sein; meist dickes, filziges Periostracum; Farbmuster nicht vorhanden (Literatur: siehe Verbreitung).

Anatomie: Übersicht: Fuß klein, vorne stumpf, hinten gerundet; mit mäßig ausgebildetem Propodium; Metapodium mit Operculum. Mantelrand leicht verdickt, Siphonalfalte deutlich ausgeprägt.

*Laubierina* ist aus dem dem Bathyal und Abyssal - zwischen etwa 800 und 3600 m Wassertiefe - des Golfs von Mexiko, der Azoren und Kanaren, des Südost-Atlantiks, des Südwest-Indiks und des Südwest-Pazifiks beschrieben (Warén & Bouchet, 1990; siehe Anmerkung). Über das Substrat gibt es keine Angaben. Der Mageninhalt von *L. peregrinator* setzte sich aus Resten von Diatomeen, Radiolarien, Schwämmen, Polychaeten und Crustaceen zusammen (Warén & Bouchet, 1990).

*Akibumia* ist aus dem tieferen Sublitoral (ab 200 m) und dem Bathyal (bis 1600 m) nachgewiesen (Habe, 1968; Schepman, 1909; Warén & Bouchet, 1990). Fundorte sind auf den Indo-West-Pazifik beschränkt und lagen vor Ostafrika, der japanischen Insel Shikoku, in der Banda See, vor der Ostküste Australiens und bei den Three Kings Islands (Neuseeland). Schepman (1909) bezeichnete das Substrat als "coarse grey mud". Das Nahrungsspektrum ist nicht bekannt (siehe Anmerkung).

Die Kenntnis über die Verbreitung ist sicherlich nur sehr lückenhaft, was bei Tiefseeformen wohl prinzipiell der Fall ist. Warén und Bouchet (1991) bezeichneten die Ernährungsweise der Laubieriniden als räuberisch, folgerten diese Erkenntnis jedoch lediglich aus der von ihnen angenommenen systematischen Stellung der Familie innerhalb der räuberischen Cassoidea (vergl. Riedel, 1995).

Kopf relativ groß und breit, mit kurzer Schnauze und langen Tentakeln, auf deren basalen Verdickungen die Augen lokalisiert sind (siehe Anmerkung).

Tiefseeschnecken haben oftmals ihre Augen reduziert - z.B. *Thalassocyon* (s.u.). Diese sind jedoch bei den Laubieriniden gut ausgebildet. Entweder ist die Tiefenanpassung - stammesgeschichtlich gesehen - erst in der jüngeren Erdgeschichte erfolgt, so daß die Augen als phylogenetisches Überbleibsel gedeutet werden können, oder sie spielen für die Larve (s.u.) eine so wichtige Rolle, daß sie dort gut entwickelt sind und lediglich in die Adultphase übernommen werden. Ein Abwerfen der Augen während der Metamorphose, vergleichbar mancher larvaler Operculi, ist nicht möglich.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, lang; Osphradium monopectinat, halbe bis

zwei Drittel Kiemenlänge; Hypobranchialdrüse nicht beschrieben (siehe Warén & Bouchet, 1990).

Vorderer Nahrungstrakt: Relativ kurze, pleurembolische Proboscis; Buccalmasse sehr groß, mit vergleichsweise kräftigen Kieferelementen. Jeweils paarige primäre und akzessorische

Speicheldrüsen (diese sehr groß und  $\pm$  sackförmig) vorhanden, deren Gänge durch den Nervenring zur Buccalhöhle verlaufen; große, kompakte Ösophagusdrüse (Warén & Bouchet, 1990).

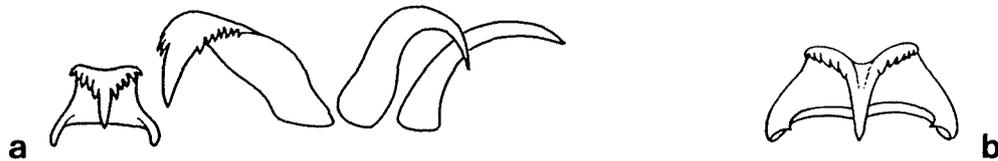


Abb.44: Radulahlambreihe von *Akibumia orientalis* und Zentralzahn von *Laubierina* sp. (beide nach Warén & Bouchet, 1990). Ohne Maßstab.

Radula-Typus trichotropid (Abb.44); mit trapezoidem Mittelzahn, bei *Laubierina* deutlich breiter als hoch, bei *Akibumia* nur wenig breiter als hoch; Basis leicht geschenkt und mit lateralen kurzen Fortsätzen; dominanter Hauptdentikel, mit links und rechts jeweils 4-6 Nebendentikeln. Lateralia nur wenig höher als Zentralzähne, mit relativ breiter, median verdickter Basis und langer, spitz zulaufender Schneide, die (wie fast immer bei taenioglossen Schnecken) asymmetrisch fein gezähnt, bzw. mit einer größeren Anzahl von Dentikeln besetzt ist. Marginalia sichelförmig, der innere mit schwacher Zähnelung oder undifferenziert, der äußere undifferenziert (Schepman, 1909; Warén & Bouchet, 1990).

Genitaltrakt: *Laubierina* sp. (frühjuveniles Individuum; siehe Anmerkung) mit langem, leicht abgeflachtem Penis; Samenrinne geschlossen; von *Akibumia* keine Männchen untersucht.

Der weibliche Gonodukt ist ebenfalls geschlossen; Receptaculum seminis bei *Akibumia* in Mehrzahl, bei *Laubierina* nicht beschrieben; Bursa copulatrix nicht beobachtet (Warén & Bouchet, 1990).

Laubierinidae sind möglicherweise proterandrisch-konsequente Hermaphroditen, da sich von den insgesamt sieben anatomisch untersuchten Individuen, nur ein frühjuveniles, bzw. frisch metamorphisiertes Exemplar als Männchen erwies.

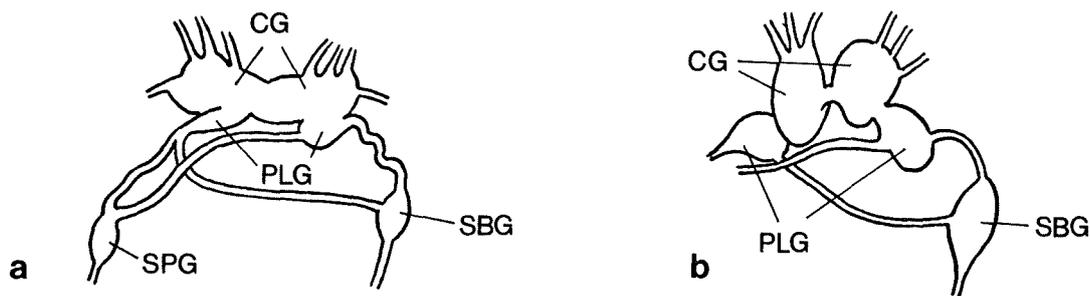


Abb.45: Zentralnervensystem von a) *Akibumia orientalis* und b) *Laubierina peregrinator* (jeweils ohne Pedalganglien und b) auch ohne Supraintestinalganglion; beide nach Warén und Bouchet, 1990). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Cerebralganglien mit dicker, kurzer Kommissur aneinandergebunden; Pleuralganglien etwas kleiner, bei *Akibumia* teilweise mit Cerebralganglien verschmolzen, bei *Laubierina* distinkt von diesen (Abb.45). Supra- und Subintestinalganglien relativ groß (etwa wie Pleuralganglien), mit mittellangen Konnektiven von Cerebropleuralkomplex abgesetzt; *Akibumia* mit linksseitiger Zygoneurie; Pedalganglien und entsprechende

Nerven nicht beschrieben (siehe Warén & Bouchet, 1990).

### 3.6.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Weder der Laich noch Embryogenesen sind bekannt. Daten zu Embryonalgehäusen können von einem in der Lite-

ratur abgebildeten Protoconch von *Laubierina* sp. (Bouchet & Warén, 1993) und von *Akibumia orientalis* (eigene Beobachtungen) gewonnen werden. Die Embryonalgehäuse setzen sich jeweils deutlich von nachfolgenden Larvalwindungen ab und zeigen auf ihrer einen Windung, die etwa 0.3 mm durchmißt, ein Wulst-Gruben-Muster.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Das Wissen beschränkt sich auf Larvalgehäuse bzw. Protoconche (Bouchet & Warén, 1993; Warén & Bouchet, 1990; eigene Beobachtungen). Die Larvalgehäuse bestehen aus 3-3.5 Windungen (ohne Embryonalwindung), die eine Höhe von 3.5-5.5 mm (siehe Anmerkung) erreichen. Der jeweilige maximale Durchmesser ist etwa ein Fünftel bis ein Viertel geringer als die Gehäusehöhe. Die Larvalwindungen sind mit einem Kästchenmuster skulpturiert, bei *Laubierina* durchgehend, bei *Akibumia* auf der letzten halben Windung reduziert (Abb.T9/4). Eine Sinusigera-Apertur ist nicht dokumentiert.

Warén und Bouchet (1990) und Bouchet und Warén (1993) dokumentierten jeweils das Gehäuse einer karibischen *Laubierina* sp. mit erhaltenem Protoconch. Nach den entsprechenden Abbildungsmaßstäben wäre dieser 8 mm hoch. Im Text schreiben die Autoren jedoch von 5.5 mm Höhe.

Die - absolut und relativ - riesigen Protoconche, die als Apex des Teleoconches ein Drittel bis beinahe die Hälfte der gesamten Gehäusehöhe ausmachen können, implizieren eine Ontogenese, deren Larvalphase überproportionale Bedeutung gewonnen hat. Dieses ist umso interessanter, da es sich um Tiefseetiere handelt und somit u.a. auch vollkommen unklar ist, aufgrund welcher Signale die Metamorphose induziert wird.

### 3.6.2. Pisanianuridae WARÉN & BOUCHET, 1990

#### 3.6.2.1. Verbreitung und Ökologie

Die einzige Gattung der Familie - *Pisanianura* - ist mit bisher zwei Arten aus dem Sublitoral und dem Bathyal nachgewiesen: *P. breviaxe* aus 150-850 m, vor Japan, Neukaledonien und Neuseeland und *P. grimaldii* aus 700-2200 m, vor Madeira, Marokko, Mozambique und Neukaledonien (Habe, 1968; Warén & Bouchet, 1990; siehe Anmerkung). Das Substrat der Fundorte wurde nicht beschrieben. Das Rectum eines Individuums von *P. breviaxe* enthielt Sand, Detritus, Schwammnadeln, Reste von Crustaceen und undefinierte kalkige Partikel.

Die extrem weite Verbreitung von *P. grimaldii* - Südwest-Pazifik bis Nordost-Atlantik - erscheint suspekt. Über den Veliger ist nichts bekannt (s.u.), doch das große Larvalgehäuse deutet darauf hin, daß die Larve lange Zeit, möglicherweise Monate im Plankton verbleiben und von entsprechenden Strömungen weit fortgetragen werden kann. Andererseits hat eine Tiefseeschnecke keine großen Hindernisse, sich auch über das Adultstadium weit zu verbreiten. Hierfür wären allerdings so große Zeitspannen notwendig, daß mit genetischer Isolation der voneinander entfernten Populati-

onen zu rechnen ist. Ohne das verbindende Element Larve würden sich wohl rasch verschiedene Arten rausbilden. Allerdings weiß man über die Evolution in der Tiefsee noch viel zu wenig, insbesondere aus molekulargenetischer Sicht.

#### 3.6.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Buccinoid (Abb.46); Gehäusehöhen 2 bis 5 cm. Apertur siphonostom; teilweise mit einigen schwach ausgeprägten Columelarzähnen, die jedoch in die Spiralskulptur der Endwindung übergehen; *P. breviaxe* mit zahlreichen Spirallirae skulpturiert, *P. grimaldii* zusätzlich mit knotigen Axialrippen; über das Periostracum keine Informationen; Gehäuse weißlich oder gelblich, Farbmuster nicht vorhanden (Literatur: siehe Verbreitung).

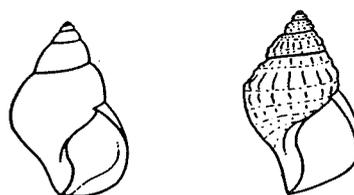


Abb.46: Gehäusetypen rezenter Pisanianuridae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß relativ klein; Propodium gut entwickelt, Metapodium ohne Operculum. Mantelrand fein gekerbt und verdickt, vor der Kiemenspitze mit einigen kleinen Papillen; Siphonalfalte deutlich ausgeprägt. Kopf groß und breit, ohne Schauze; mit mittellangen breiten Fühlern, auf deren basalen Verdickungen die Augen lokalisiert sind (Warén & Bouchet, 1990).

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat und lang; Osphradium asymmetrisch bipectinat, etwa halb so lang wie die Kieme, an deren mittlerem Abschnitt liegend; Hypobranchialdrüse gut entwickelt (Warén & Bouchet, 1990).

Vorderer Nahrungstrakt: Relativ kurze, pleurembolische Proboscis; Buccalmasse groß, mit Kieferelementen. Jeweils paarige primäre und akzessorische Speicheldrüsen (diese sehr groß und ± sackförmig) vorhanden, deren Gänge durch den Nervenring zur Buccalhöhle verlaufen; große, kompakte Ösophagusdrüse (Warén & Bouchet, 1990).

Radula-Typus trichotropid (Abb.47): mit trapezoidem Mittelzahn, deutlich breiter als hoch; Basis geschenkelt und mit kurzen, spitzen, lateralen Fortsätzen; dominanter Hauptdentikel, mit links und rechts jeweils 5-7 Nebendentikeln. Lateralia nur etwas höher als Zentralzähne, mit relativ breiter, median verdickter Basis und langer, spitz zulauender Schneide, die innen 2 und außen 7-10 Neben-

dentikel trägt. Marginalia undifferenziert sichel-förmig (Warén & Bouchet, 1990).



Abb.47: Radulalhalbreihe von *Pisanianura grimaldii* (nach Warén & Bouchet, 1990). Ohne Maßstab.

**Genitaltrakt:** Männchen nicht untersucht; weiblicher Gonodukt geschlossen; Receptaculum seminis aus mehreren sackförmigen Taschen; Bursa copulatrix nicht beschrieben (Warén & Bouchet, 1990).

**Nervensystem:** Cerebralganglien mit dicker, kurzer Kommissur aneinandergebunden und weitgehend mit Pleuralganglien verschmolzen; Supra- und Subintestinalganglien mit mittellangen Konnektiven deutlich von Cerebropleuralkomplex abgesetzt, rechtsseitige Zygoneurie; Pedalganglien mit kurzer Kommissur voneinander getrennt und

relativ langen Konnektiven an Cerebropleuralkomplex angebunden (siehe Warén & Bouchet, 1990).

### 3.6.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Es sind weder Eikapseln noch Embryogenesen bekannt. Das Embryonalgehäuse von *Pisanianura grimaldii* besteht aus einer Windung, die 0.34 mm durchmißt. Skulptur nicht beschrieben (siehe Warén & Bouchet, 1990). Der Embryo muß als planktotropher Veliger geschlüpft sein (siehe nächster Abschnitt).

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Daten können einzig von dem Protoconch von *Pisanianura grimaldii* abgeleitet werden (Bouchet & Warén, 1993; Warén & Bouchet, 1990). Das Larvalgehäuse bestehen aus 3.2 Windungen (ohne Embryonalwindung), die eine Höhe von etwa 3 mm und einen maximalen von Durchmesser von 2.3 mm erreichen. Die Larvalwindungen sind durchgehend mit einem Kästchenmuster skulpturiert. Die Außenlippe der Apertur ist ganzrandig undifferenziert.

## 3.6.3. Haloceratidae WARÉN & BOUCHET, 1991

### 3.6.3.1. Verbreitung und Ökologie

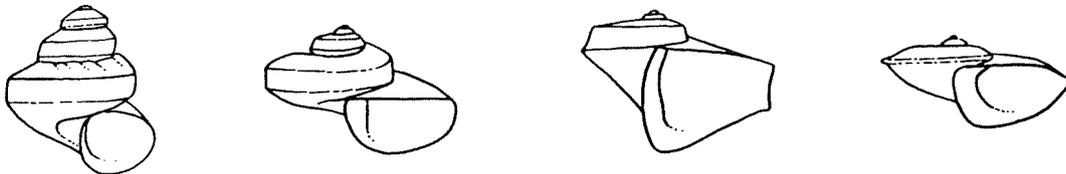


Abb.48: Gehäusetypen rezenter Haloceratidae. Ohne Maßstab.

Haloceratiden sind hauptsächlich bathyal lebende Schnecken, die aber vereinzelt auch im tieferen Sublitoral (ab 140 m) und im Abyssal (bis 3720 m) gefunden worden sind (Bouchet & Warén, 1993; Warén & Bouchet, 1991). Die Familie ist sowohl im Atlantik als auch im Indo-Pazifik verbreitet - im Norden etwa bis Neuschottland, der Biscaya oder Japan; im Süden etwa bis Südafrika oder New South Wales (Australien). Einige Arten treten amphiatlantisch auf, *Haloceras tricarinata* ist sogar vom Ost-Atlantik bis in den Südwest-Pazifik verbreitet.

Aut- und Synökologie der Haloceratiden sind unbekannt (siehe Anmerkung).

Warén und Bouchet (1991) bauen eine Argumentationskette zur Lebensweise der Haloceratiden auf, der in keinem Punkt zugestimmt werden kann und die deswegen hier kurz

andiskutiert wird. Der mehr oder weniger planspirale Teleoconch mit weiter Apertur, sowie die geringe Größe und Form des Fußes, sollen auf eine sessile, an Hartsubstrat gebundene Lebensweise hinweisen. Kiemenfiltration wird jedoch, aufgrund nicht vorhandener mineralischer Partikel in den Mägen der Schnecken, ausgeschlossen. Die pleurembolische Proboscis (s.u.) würde nach den Autoren auf räuberische Ernährung hindeuten. In einer zusammenfassenden Tabelle wird die Nahrungsaufnahme mit "predatory?" angegeben.

Hierzu kann in aller Kürze entgegnet werden, daß die Haloceratiden in der Regel keinen planspiralen Teleoconch haben, dieser auch gar nicht Voraussetzung für sessile Lebensweise auf Hartsubstrat sein muß, die Apertur nicht prinzipiell weit ist, was jedoch ebenfalls keine Voraussetzung für die angenommene Lebensweise sein müßte, daß es z.B. Neogastropoden mit wohl ausgebildeter pleurembolischer Proboscis gibt (s.u.), die sich rein pflanzlich und nicht räuberisch ernähren, daß ein kleiner Fuß keinen Hinweis auf Immobilität gibt (siehe folgende Kapitel) und daß Kiemenfiltration als Ernährung nicht auszuschließen ist, da diese selektiv sein kann und mineralische Partikel gar nicht in den

Magen gelangen müssen. Das Fehlen der Ösophagusdrüse (s.u.) deutet auf Kleinpartikel-Ernährung hin (vergl. Capuloidea und Calyptraeidea).

### 3.6.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Trichotropid bis turbinid (Abb.48), wenige Windungen; etwas höher als breit oder wenig bis deutlich breiter als hoch; Gehäusehöhen zwischen 2 und 9 mm, Durchmesser zwischen 2 und 14 mm (siehe Bouchet & Warén, 1993; Warén & Bouchet, 1991); Umbilicus offen; leicht siphonostome, teilweise weite Apertur; Spiralskulptur oftmals dominant, mit wenigen Kielen und/oder zahlreichen Lirae; Axialskulptur mit mehr oder weniger ausgeprägten, teilweise knotigen Rippen; einige Gehäuse zeigen Periostracumhaare; Farbmuster nicht bekannt.

Anatomie: Übersicht: Fuß relativ klein; deutlich abgesetztes Propodium; Metapodium ohne Operculum. Mantelhöhle groß; Mantelrand weitgehend undifferenziert und verdickt; Siphonalfalte undeutlich ausgeprägt. Kopf breit und ohne Schnauze; mit langen, schlanken Fühlern, an deren basalen Verdickungen vergleichsweise große Augen sitzen (Warén & Bouchet, 1991).

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat und lang; Osphradium ebenfalls lang (etwa drei Fünftel der Kiemenlänge), am vorderen Abschnitt der Kieme liegend; asymmetrisch bipectinat, bzw. abschnittsweise auch monopectinat. Hypobranchialdrüse dünn und unauffällig (Warén & Bouchet, 1991).

Vorderer Nahrungstrakt: Pleurembolische Proboscis; relativ kleine Buccalmasse mit stabilen, halbmondförmigen Kiefern; ein Paar primäre Speicheldrüsen mit langen Gängen, die durch den Nervenring zur Buccalhöhle verlaufen oder mit kürzeren Gängen, die den Nervenring nicht passieren; Ösophagusdrüse und Kristallstiel nicht nachgewiesen.

Radula klein; Typus wie bei Laubierinidae und Pisanianuridae (s.o.).

Genitaltrakt: Simultane Hermaphroditen (siehe Anmerkung); Ovidukt mit sechsteiligem Receptaculum seminis, ohne Bursa copulatrix. Penis mit offener Samenrinne, abgeflacht fingerförmig, teilweise mit faltigem Fortsatz (Warén & Bouchet, 1991).

An zwei Arten, mit voll ausgebildetem Penis, wurde Laich gefunden (s.u.), so daß "simultane Hermaphroditen" eine entsprechende Schlußfolgerung sein kann.

Nervensystem: Cerebralganglien direkt aneinanderliegend; rechtes Pleuralganglion mit Cerebralganglion verschmolzen, linkes abgegrenzt,

jedoch ohne sichtbare Kommissur. Supra- und Subintestinalganglien klein, mit mittellangen Konnektiven zum Cerebropleuralkomplex; rechtsseitige Zygoneurie, linksseitige Dialneurie. Pedalganglien etwas kleiner als Cerebralganglien, mit kurzer Kommissur voneinander abgesetzt und jeweils zwei akzessorischen Ganglien; über die Länge der Konnektive zum Cerebropleuralkomplex keine Angaben (siehe Warén & Bouchet, 1991).

### 3.6.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Laich und Embryogenesen sind so gut wie nicht untersucht. Ein getrocknetes Individuum von *Haloceras carinata* trug ein Gelege mit etwa 200 Embryonen in der Mantelhöhle, und ein entsprechendes Exemplar von *H. japonica* enthielt mehrere, jeweils etwa 1 mm große Embryonen, so daß für diese beiden Arten Brutpflege angenommen werden kann (siehe Warén & Bouchet, 1991). Die Protoconche (s.u.) aller anderen diesbezüglich untersuchten Arten deuten darauf hin, daß die Embryonen als frei schwimmende Veliger schlüpfen, die sich dann von Plankton ernähren.

Die Embryonalgehäuse bestehen aus einer Windung und durchmessen 0.2 bis 0.35 mm, wobei die von *Haloceras* eher im unteren und die von *Zygoceras* eher im oberen Bereich liegen. Die Außenlippe der Apertur zeigt bei einigen Arten einen deutlich ausgeprägten Larvalhaken. Die Embryonalschalenskulptur besteht aus einigen Spirallirae, die oftmals locker aus Tuberkeln zusammengesetzt sind (siehe Bouchet & Warén, 1993; Warén & Bouchet, 1991).

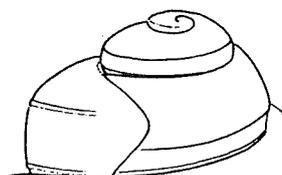


Abb.49: Protoconch von *Haloceras mediocostata* (nach Bouchet & Warén, 1993).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Das Wissen beschränkt sich auf Larvalgehäuse bzw. Protoconche (Bouchet & Warén, 1993; Quinn, 1983; Warén & Bouchet, 1991). Die Larvalgehäuse bestehen aus 1-2.5 Windungen (ohne Embryonalwindung), die Durchmesser von 0.6-2.3 mm erreichen (siehe Anmerkung). Die Gehäusehöhen liegen leicht darüber bis leicht darunter. Die Larvalwindungen sind mit

zwei mehr oder weniger kräftigen Spiralkielen skulpturiert (Abb.49). Hinzu können rippige axiale Elemente treten, die den Anwachsstreifen entsprechend verlaufen, oder auch große Tuberkel. Ein Larvalgehäuse von *H. tricarinata* (Bouchet & Warén, 1993: Abb.1721) zeigt periostracale Spirallirae, die aus kleinen Zacken zusammengesetzt sind (vergl. Cassoidea). Typische Sinusigera-Aperturen sind nicht ausgeprägt, oftmals jedoch ein Larvalhaken (siehe Abb.49).

Warén und Bouchet (1991) geben für den Protoconch von *H. tricarinata* Durchmesser von 1.5-2.3 mm an, bei Windungszahlen von 2.2 bis 2.6. Hierbei korrelieren jedoch höhere Windungszahl und größerer Durchmesser keineswegs, z.B. 2.3 Windungen: 2.3 mm und 2.5 Windungen: 1.75 mm. Diese großen intraspezifischen Variationsbreiten bei planktotrophen Larven sind sehr ungewöhnlich. Da das eine Exemplar im Südwest-Indik und das andere im Ost-Atlantik gedredged wurde, kann spekuliert werden, ob es sich nicht um zwei verschiedene Arten handelt.

Die Behauptung von Warén und Bouchet (1991), daß der Protoconch von *Zygoceras* sich durch seine geringere Windungszahl von einem *Haloceras*-Protoconch abgrenzen läßt, trifft nicht zu, da letzterer sowohl mehr als auch weniger Windungen haben kann. Das zweite angebliche Abgrenzungsmerkmal, auf die Peripherie der Embryonalchale beschränkte Spirallirae bei *Zygoceras*, ist auch bei *Haloceras phaeocephala* zu finden.

### 3.7. Cassoidea LATREILLE, 1825

#### 3.7.1. Ranellidae GRAY, 1854

##### 3.7.1.1. Verbreitung und Ökologie

Ranelliden sind, mit Ausnahme der zirkumpolaren Gewässer, in allen Meeren zu finden. Der Schwerpunkt der Verbreitung liegt im Indo-Pazifik (u.v.a. Abbott & Dance, 1982; Beu, 1980, 1986; Beu & Cernohorsky, 1986; Beu & Kay, 1988; Beu & Knudsen, 1987; Bosch et al., 1995; Habe, 1968; Hinton, 1972; Powell, 1979; Steyn & Lussi, 1998; Wilson, 1993; eigene Beobachtungen). *Argobuccinum* ist auf die südliche Hemisphäre begrenzt. *Fusitriton* und *Cabestana* fehlen in den Tropen. Einige Arten sind nahezu Kosmopoliten, etwa *Cymatium parthenopeum*, die von den Bermudas über Südafrika bis nach Hawaii und Neuseeland verbreitet ist (Riedel, 1995). Cymatiinae und Bursinae leben im Intertidal und Sublitoral, während Ranellinae auch in das Bathyal vordringen. *Fusitriton magellanicus* wurde in 1500 m Tiefe gedredged, ist aber auch aus dem oberen Sublitoral bekannt (Beu, 1978). Die meisten Ranelliden bevorzugen Hartsubstrate, sind jedoch gelegentlich auf Weichsubstraten anzutreffen.

Ranelliden sind fast ausnahmslos Räuber und haben ein weites Nahrungsspektrum: Poriferen, Polychaeten, Cirripedia, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea, Holothuroidea, Ascidien, Pisces, Bivalvia und andere Gastropoden (u.v.a. Bandel, 1976c,

1984; Kohn, 1983; Morton, 1990; Riedel, 1992, 1995; Taylor, 1978, 1980, 1984a). *Cymatium nicobarium* jagt sogar *Conus* spp. (Kohn, 1959). *C. pileare* kann Austernbänke schädigen (Littlewood, 1989; vergl. Calyptraeidae). Die Beute wird oftmals als Ganzes verschlungen, kann aber auch angebohrt und sorgfältig ausgefressen werden. *Gyrineum natator* frisst Algen (Taylor, 1980).

Die carnivoren Arten haben große akzessorische Speicheldrüsen (s.u.), in denen unterschiedliche, meist saure Sekrete produziert werden, die hauptsächlich zur Verdauung (eigene Beobachtungen), aber auch zur Paralyse der Beute genutzt werden (Loch, 1982).

#### 3.7.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Cerithiiform, bucciniform oder muriciform (Abb.50); cerithiiforme Gehäuse z.B. bei *Sassia* oder *Gyrineum*, bucciniforme bei *Fusitriton* oder *Argobuccinum*, muriciforme bei den meisten Cymatiinae. Gehäusehöhen zwischen 2 cm - z.B. *Gyrineum pusillum* (in Bosch et al., 1995) - und 50 cm: *Charonia tritonis* (in Gosliner et al., 1996). Die Ranellinae decken damit bereits die gesamte Spannbreite der Familie ab. Die Cymatiinen-Gehäuse liegen zwischen 2 und 15 cm, die der Bursinen zwischen 2 und 25 cm. Die durchschnittlich kleinsten Gattungen sind *Gyrineum* und *Sassia*, die größten *Charonia* und *Tutufa*. Die große Masse der Ranellidae liegt in der Größenordnung von 3 bis 10 cm.

Alle Gehäuse zeigen mehr oder weniger ausgeprägte Varizen, die in  $\pm 180^\circ$  - z.B. *Gyrineum* - oder  $\pm 240^\circ$  - z.B. *Sassia* - aufeinander folgen. Ranellinae und Bursinae zeigen jeweils beide Möglichkeiten, Cymatiinae nur die zweite. Sämtliche Gehäuse haben zumindest einen kurzen anterioren Siphonalausguß, der z.B. bei *Cymatium caudatum* die Länge des eigentlichen Gehäuses übertrifft. Der posteriore Siphonalausguß ist entweder gar nicht (z.B. *Gyrineum (Biplex)*), schwach (die meisten Ranellinae und Cymatiinae) oder deutlich ausgeprägt (Bursinae). Die Aperturen können durch Falten und Zähne verengt (insbesondere Cymatiinae), die Columellarlippe breit kallös ausgeformt sein (in allen Unterfamilien).

Hauptskulpturelemente - neben den Varizen - sind Spiralkiele, die oftmals knotig verdickt sind, bzw. von axialen Elementen gekreuzt werden; einige Arten mit Stacheln oder flügelartigen Fortsätzen. Periostracum entweder dünn, oder dick und filzig (teilweise mit langen Stacheln), sowohl bei Kaltwasser- als auch bei Warmwasserarten. Farbmuster meistens vorhanden, häufig als Streifen, seltener andere Geometrien (Literatur: siehe Verbreitung).

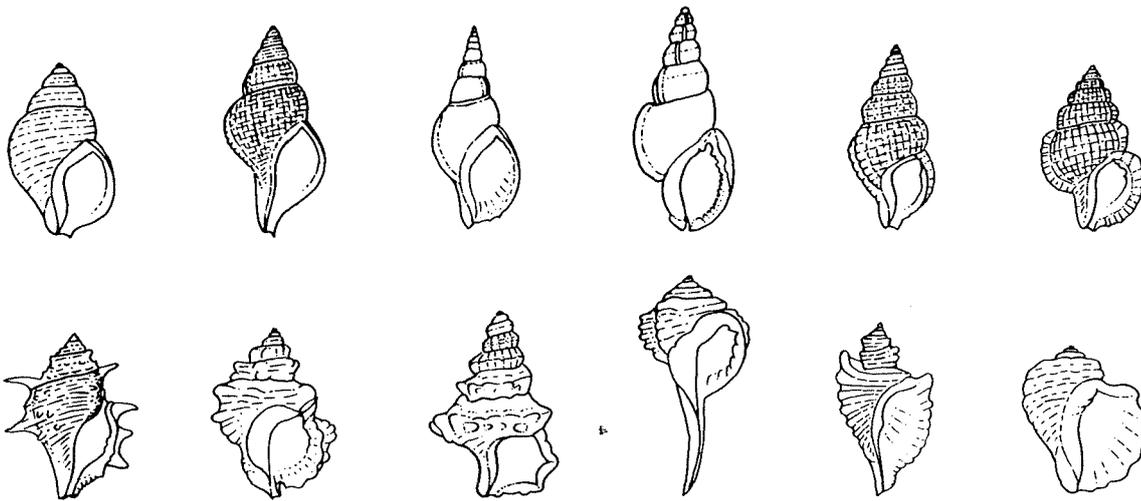


Abb. 50: Gehäusearten rezenten Ranellidae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß muskulös, relativ kurz und breit (kaum größer als die Gehäuseapertur), teilweise hoch; Propodium meistens gut ausgebildet; Operculum immer vorhanden. Mantelrand mit deutlicher, teilweise lang ausgezogener anteriorer Siphonalfalte; posteriore Siphonalfalte ziemlich unauffällig, insbesondere bei Bursinae ausgeprägt, aber auch bei einigen Arten der anderen Unterfamilien. Kopf breit, keine oder extrem kurze Schnauze; mit kurzem Nacken und mittellangen Fühlern, deren verdickte Basen annähernd die proximale Hälfte einnehmen, so daß die Augen relativ hoch sitzen. Fuß und Kopfbereich oftmals gemustert.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, spitz zulaufend, niemals die gesamte Länge des Mantelhöhlendaches einnehmend; Lamellen hellbraun. Osphradium meist terminal gerundet -

spitz zulaufend z.B. bei *Argobuccinum pustulosum* (siehe Riedel, 1995) - ± symmetrisch bipectinat, mit dunkelbraunen Lamellen; bei Cymatiinen und Ranellinen etwa von halber bis zwei Drittel Kiemenlänge, sich im posterioren oder medianen Abschnitt der Kiemenbucht entlang ziehend, niemals die Kiemenspitze erreichend. Bursinae mit sehr viel kleinerem Osphradium, etwa ein Viertel der Kiemenlänge, am anterioren Abschnitt der Kieme liegend (siehe Beu, 1980). Hypobranchialdrüsenbereich deutlich kürzer als Kieme, auch intragenerisch sehr unterschiedlich ausgeprägt: kräftige Querwülste (z.B. *Argobuccinum pustulosum*), gefaltete (z.B. *Charonia lampas*) oder einfache (z.B. *Gyrineum gyrium*, *Cabestana spengleri*) Querlamellen, semizirkuläre Lappen (z.B. *Ranella australasia*, *Tutufa rubeta* - siehe Beu, 1980; Riedel, 1995; s.u.).



Abb. 51: Radulalhalbreihen von a) *Ranella australasia*, b) *Charonia lampas* und c) *Cymatium muricinum* (alle aus Riedel, 1995). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Vorderer Nahrungstrakt: Mäßig lange bis lange pleurembolische Proboscis; Buccal-

masse bei den meisten Arten vergleichsweise klein bis mäßig groß, bei einigen Bursinae groß; mit

kräftigen, gewöhnlich anteroventral gezackten Kiefern (Abb.T2/9; bei Bursinae reduziert). Meistens zwei, selten drei (einige Bursinae) akzessorische Speicheldrüsen, die saure Sekrete enthalten (Day, 1969; Schönlein, 1898) und deutlich größer als die primären Speicheldrüsen sind; Säuredrüsen sehr unterschiedlich geformt, auch innerhalb eines Individuums häufig asymmetrisch, festwandiger als primäre Speicheldrüsen; zwei Ausführungsgänge, die den Speicheldrüsenkomplex - durch den Nervenring hindurch, auch im weiteren Verlauf dem Ösophagus eng anliegend - mit der Buccalhöhle verbinden. Ösophagusdrüse meist langgestreckt und relativ voluminös (u.a. Amaudrut, 1898; Beu, 1980; Dell & Dance, 1962; Haller, 1893; Houbrick & Fretter, 1969; Riedel, 1995; Risbec, 1955).

Radulae heterogen (Abb.51 und Abb.T2/6-8,10,11), aber prinzipiell mit kräftigen Zähnen. Mittelzähne: meist deutlich breiter als hoch, nur bei einigen Cymatiinen höher als breit; leicht oder gar nicht tailliert bei Ranellinae, ohne Taillierung bei Bursinae, kräftig tailliert bei Cymatiinae (Bandel, 1984). Basis bei Ranellinae und Cymatiinae einfach oder leicht geschenktelt - z.B. *Sassia parkinsonia* (in Warén & Bouchet, 1990); bei Bursinae kräftig geschenktelt und mit Dornfortsätzen. Schneide relativ breit bei Ranellinae und Cymatiinae, vergleichsweise schmal bei Bursinae; dominante Schneidenspitze (= Hauptdentikel), von einigen Nebendentikeln begleitet oder ohne diese. Lateralialia: Schneiden bei Bursinen, Cymatiinen und den meisten Ranellinen, denen der Mittelzähne sehr ähnlich (funktionelle Einheit implizierend); *Ranella* und insbesondere *Charonia* mit deutlich längeren Seitenzähnen als die anderen Gattungen; Basen außer bei *Charonia* relativ breit. Marginalia: mehr oder weniger sichelförmig; bei *Charonia* deutlich länger als bei anderen Gattungen; in der Regel undifferenziert - in einigen Fällen trägt die Schneide des inneren Marginalzahns einen Dentikel (u.a. Bandel, 1984; vergl. Riedel, 1995).

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; Uterus ± wurstförmig, sehr drüsenreich, direkt am Rectum verlaufend und wie dieses in einiger Distanz zum Mantelrand mündend; Receptaculum seminis sackförmig (Haller, 1893); Bursa copulatrix nicht nachgewiesen. Samengang gewöhnlich offen; bei *Argobuccinum* jedoch weitgehend geschlossen, mit geschlitzter Prostata, die einen kurzen Ductus zur posterioren Mantelhöhle zeigt; Penis der meisten Ranelliden ± abgeflacht tentakelförmig, bei *Fusitriton magellanicus* breit fingerförmig, mit kleiner medianer Spitze (Riedel, 1995) und bei *Bursa ranelloides* flach keulenförmig, mit hakenförmigem Fortsatz (Beu, 1980).

Nervensystem: Verfügbare Daten stammen ausschließlich von ranellinen Arten (Haller, 1893; eigene Beobachtungen; Abb.52). Cerebralganglien ohne sichtbare Kommissur aneinanderliegend; Pleuralganglien mit sehr kurzen oder ohne Konnektive den Cerebralganglien angelagert. Intestinalganglien etwas kleiner oder gleich groß wie Pleuralganglien; Subintestinalganglion mit mittellangen, Supraintestinalganglion mit sehr langen Konnektiven an Pleuralganglien angebunden. Pedalganglien sehr groß, rübenförmig; mit langen Konnektiven zum Cerebropleuralkomplex.

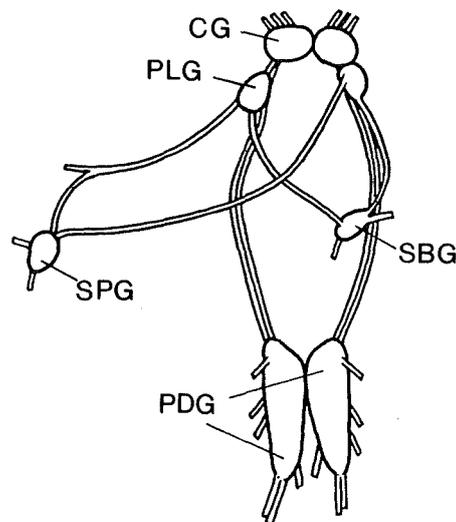


Abb.52: Zentralnervensystem von *Ranella* sp. (nach Haller, 1893). Ohne Maßstab.

NEUBESCHREIBUNG zweier Anatomien:

*Gyrineum gyrinum* (Abb.53): Cernohorsky (1967b) skizzierte Radula (deutlich anders als hier abgebildet) und Penis dieser Art. Andere anatomische Untersuchungen an *Gyrineum* spp. gibt es bisher nicht. Die folgenden Daten stammen von zwei weiblichen Individuen.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, vergleichsweise kurz, spitz zulaufend, mit breiten hellbraunen Lamellen. Osphradium leicht asymmetrisch bipectinat, relativ groß, direkt an der Kiemenbasis liegend und deren Bucht weitgehend einnehmend, terminal gerundet, mit dunkelbraunen Lamellen. Hypobranchialdrüse unauffällig - aus feinen, weißlichen Querfalten.

Vorderer Nahrungstrakt: Pleurembolische Proboscis nur mäßig lang, sehr breit und muskulös (siehe Anmerkung); Buccalmasse relativ klein; mit kräftigen, fächerförmigen, im anteroventralen Bereich gezackten Kieferelementen von 1.5 mm Länge (Abb.T2/9). Radulasack linksseitig eingerollt. An der lateroventralen Basis der Buccal-

höhle münden zwei Drüsengänge, die mit Bindegewebe am Ösophagus befestigt sind und durch den Nervenring hindurch zum Speicheldrüsenkomplex verlaufen. Die größeren Säuredrüsen sind nierenförmig - außen fest, innen schwammig - und überlagern die kleineren, länglichen, schwammigen, primären Speicheldrüsen; Ösophagusdrüse lang und schmal, unter dem Ösophagus liegend.

Radula (Abb.T2/6-8) im vorderen Bereich 0.3 mm breit und insgesamt 4 mm lang, aus etwa 70 Querreihen zusammengesetzt. Mittelzahn 70  $\mu\text{m}$  hoch und 100  $\mu\text{m}$  breit; Basis schmaler als Schneide, median leicht vorgezogen, sonst einfach; Schneide mit dominantem, spitzem Hauptdentikel

und links und rechts jeweils 3 kräftigen Nebendentikeln. Lateralzahn etwa gleich hoch wie Mittelzahn, mit 0.11 mm breiter Basis, die in der Hauptdentikelverlängerung verdickt ist und außen eine Vertiefung zeigt, in die sich der entsprechende innere Marginalzahn legen kann; Schneide spitz zulaufend, außen mit 3-4 Dentikeln besetzt. Marginalia einfach sichelförmig, der innere etwa dreimal so dick wie der äußere.

Die untersuchte Proboscis war zwar retrahiert, jedoch relativ wenig, was z.B. an den bereits etwas gestreckten Drüsengängen erkannt werden kann, so daß es sich tatsächlich um einen eher kurzen Rüssel handelt.

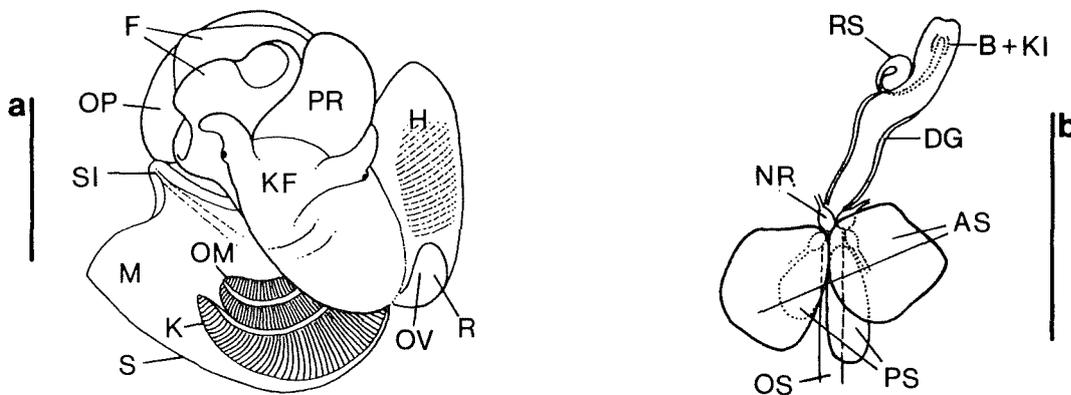


Abb.53: Anatomische Skizzen von *Gyryneum gyrynum*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle und b) vorderer Nahrungstrakt mit Speicheldrüsenkomplex. Maßstablinien  $\cong$  5 mm.

Genitaltrakt: Männchen nicht untersucht. Weibchen mit kurzem Ovidukt, der tief in der Mantelhöhle endet und eng am Rectum verläuft.

Nervensystem: Nicht genauer untersucht. Die Pleural- sind nicht mit den Cerebralganglien verschmolzen, liegen diesen jedoch eng an; Cerebralganglien ohne sichtbare Kommissur aneinander gelagert.

Sonstiges: Fuß muskulös, mit gut ausgebildetem Propodium; Metapodium trägt horniges Operculum; Mantelrand mit gut ausgebildeter Siphonalfalte; Kopf breit, mit sehr kurzer Schnauze; Augen sitzen relativ hoch auf Verdickungen der Kopftentakel. Nacken, Kopf, Proboscis und Fuß orange gefleckt (auf blaßgelb).

*Bursa tuberosissima* (Abb.54): Die Beschreibung beschränkt sich weitgehend auf den vorderen Nahrungstrakt, da die Bursinae diesbezüglich sehr heterogen erscheinen und zusätzliche Informationen eine bessere Generalisierung erlauben könnten (s.o.).

Vorderer Nahrungstrakt: Mäßig lange, muskulöse, pleurembolische Proboscis;

große Buccalmasse, ohne Kiefer. Speicheldrüsenkomplex aus einer großen, flachen, langen und einer kleineren, sphärischen Säuredrüse (= akzessorische Speicheldrüsen; siehe Anmerkung), die jeweils bräunlich, außen fest und innen schwammig sind, sowie zwei primären Speicheldrüsen von weißlicher Farbe und schwammiger Konsistenz; es gibt nur zwei Drüsengänge, die durch den Nervenring zur Buccalhöhle verlaufen. Ösophagusdrüse kompakt, aber relativ klein, beigefarben.

Die Radula (Abb.T2/10,11) ist bei eingeklappten Zähnen 0.4 mm breit und die etwa 75 Querreihen summieren sich zu einer Länge von 4 mm. Mittelzahn etwa 60  $\mu\text{m}$  hoch, mit nach hinten gebogenen Schenkeln, die jeweils einen spitzen Fortsatz tragen; größte Breite von 0.14 mm zwischen Schenkelen; Schneide etwa 40  $\mu\text{m}$  breit, mit großem, dominantem Hauptdentikel und links und rechts jeweils 3-4 kräftigen Nebendentikeln. Lateralzahn etwa 0.13 mm hoch, mit langer, kräftig gekrümmter, spitz zulaufender Schneide, die innen mit einem und außen mit 4-5 Dentikeln besetzt ist; Basis angulat, mit kleiner

Ausbeulung in Einbuchtung des Nachbarzahns greifend. Marginalia sichelförmig, mit breiten Basen; äußere mit undifferenzierten Schneiden, innere mit einem Dentikel auf der Innenseite.

Die Form der Speicheldrüsen kann teilweise stark davon abhängen, wieviel Sekret gerade verwendet wurde. Die spezialisierten Säuredrüsen sind jedoch so festwandig, daß keine größeren Schrumpfungen auftreten können und somit ihre generelle Form als morphologisches Merkmal nutzbar ist.

**Sonstiges:** Fuß mäßig groß; mit mäßig entwickeltem Propodium und hornigem Operculum; Kopf sehr breit und schnauzenlos; Augen sitzen relativ hoch an den Fühlern. Nacken, Kopf, Proboscis und Fuß schwarz-gräulich-gelblich gescheckt.

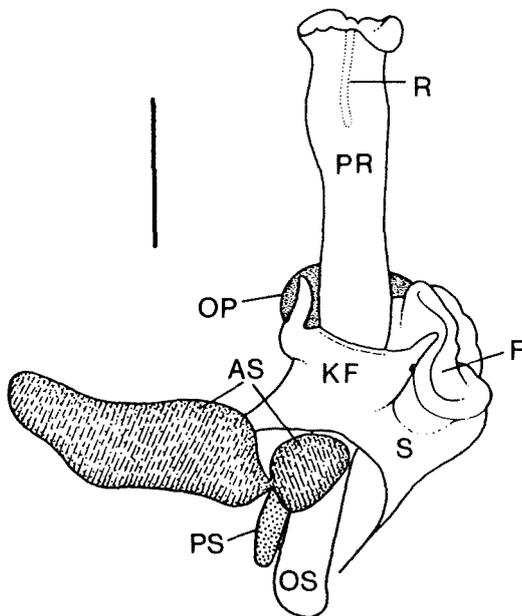


Abb.54: Anatomische Übersichtsskizze des Vorderkörpers von *Bursa tuberosissima* bei geöffneter Leibeshöhle. Die rechte Speicheldrüse wird von der rechten Säuredrüse verdeckt; Ösophagusdrüse entfernt. Maßstablinie  $\cong$  5 mm.

### 3.7.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Die Eikapseln der Ranellinae sind sehr heterogen: *Sassia* mit gestielten Sphären (Smith et al., 1989); *Gyrineum* mit kissenförmigen (Petit & Risbec, 1929), *Charonia* mit keulenförmigen und *Argobuccinum*, *Fusitriton* und *Ranella* mit mehr oder weniger fingerförmigen Kapseln. Letzterer Eikapseltypus ist auch charakteristisch für Cymatiinae und Bursinae (vergl. Riedel, 1995). Die Kapseln können in mehreren Reihen oder in einer Spirale (Cymatiinae, Bursinae, *Fusitriton*) angeordnet sein. Die Eikap-

selspirale ist bei den Cymatiinae und den meisten Bursinae in eine hemisphärische Basis verpackt (Abb.55) und wird oftmals bewacht, indem die Schnecken darauf sitzen (u.a. Bandel, 1976c; Riedel, 1992). Die Zahl der Eikapseln liegt interspezifisch etwa zwischen 20 und 350, kann aber auch intraspezifisch stark variieren. Es werden bis zu 900.000 Eier pro Laich produziert (Schätzung auf Basis persönlicher Auszählung einiger Kapseln), die sich sämtlich entwickeln und als bilobate Veliger schlüpfen können (Abb.55).

Holokapsuläre Entwicklung ist bisher nur von *Gyrineum* und *Sassia* bekannt (Beu, 1988b; Riedel, 1995); tritt aber möglicherweise auch bei *Cabestana cutacea* auf (siehe Fretter & Graham, 1981). In den Embryogenesen von *Sassia bassi* und *S. subdistorta* werden Nährtiere gefressen (in Smith et al., 1989; *Argobuccinum bassi* und *Negyrina subdistorta*).

Die Gehäuse der nicht-planktotrophen Embryonen haben 1-1.7 skulpturlose Windungen, die 0.9 bis 1.3 mm durchmessen. Die Schlupfschalen der planktotrophen Veliger haben Durchmesser von 0.15 mm - z.B. *Bursa corrugata* (in D'Asaro, 1969) - bis 0.85 mm - z.B. *Charonia tritonis* (in Berg, 1971). Die Skulptur besteht aus Wülsten und Gruben, kann jedoch bei den großen Embryonalgehäusen reduziert sein (Riedel, 1995).

Petit und Risbec (1929) bildeten für *Gyrineum gyrinum* 18 Eikapseln mit insgesamt etwa 250 Embryonen ab. Wie die Beschreibung des Protoconches zeigt (s.u.), schlüpfen die Embryonen als planktotrophe Veliger. Damit liegt die Reproduktionsrate um den Faktor 1000 niedriger als bei anderen Ranelliden mit gleicher frühontogenetischer Ernährungsstrategie. Es mag sein, daß Petit und Risbec (1929) eine taxonomische Verwechslung unterlaufen ist. Ähnlich niedrige Reproduktionsraten bei R-Strategen sind jedoch z.B. von Hipponiciden bekannt (s.o.); wobei natürlich auch die Häufigkeit des Abblaisens eine Rolle spielt.

Ranelliden sind durch das weitgehende Fehlen nicht-planktotropher frühontogenetischer Entwicklung charakterisiert. Die wenigen K-Strategen zeigen zu den R-Strategen ein Reproduktionsverhältnis von bis zu 1 : 45000.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Das Velum differenziert sich während der Larvalphase zu vier langgestreckten Loben aus, die mehrfach länger als das Gehäuse sein können (Bandel et al., 1994; Lebour, 1945). Die Veliger sind sehr aktive Schwimmer (Bandel et al., 1997; Riedel, 1992), unternehmen große vertikale Tag-Nacht Wanderungen (Richter, 1973b) und ernähren sich von Phyto- und Zooplankton (Bandel et al., 1994; D'Asaro, 1969; Richter, 1987). Manche Larven können Ozeane überqueren (Scheltema, 1966, 1972; Simroth, 1895) und damit wohl mehrere Monate bis zur Metamorphose verleben.

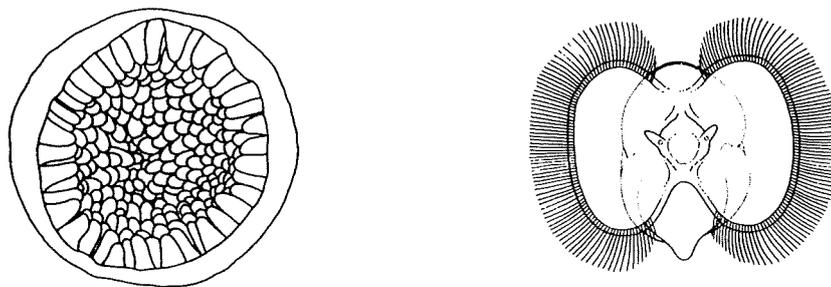


Abb.55: Links: Hemisphärischer Laich der Cymatiinen und Bursinen in Aufsicht (aus Riedel, 1995); rechts daneben ein typischer, bilobater, frisch geschlüpfter Veliger (aus Riedel, 1992). Ohne Maßstab.

Der larvale Mantelrand sekretiert periostracale Skulpturen wie Zacken, Borsten oder lange Stacheln (Bandel et al., 1997; Laursen, 1981; Lebour, 1945; Richter, 1984; Simroth, 1895; eigene Beobachtungen), wobei auch modifizierte Kästchenmuster entstehen können (Abb.T9/5,6). Unter Zuhilfenahme eines Mantelrandtentakels (vergl. Bandel et al., 1994) kann die organische Skulptur während der Windungszunahme, bis zur Embryonalschale hinauf, umgebaut oder ergänzt werden (siehe Anmerkung).

Die Veliger fügen dem Embryonalgehäuse 1.5 - z.B. *Sassia ponderi* - bis 5.7 Windungen an - z.B. *Cymatium sinense*. Bursinae und Ranellinae (mit Ausnahme von *Charonia*) haben Larvalgehäuse, die etwa breit wie hoch sind, während sie bei den Cymatiinae (und *Charonia*) deutlich höher als breit sind (vergl. Riedel, 1995). Letztere erreichen bis zu 5 mm Höhe und 3 mm Durchmesser. Die kleinsten

Larvalgehäuse werden von *Gyrineum* - z.B. *G. gyrinum*: 1.3 x 1.2 mm (s.u.) - und nur wenig größere von *Sassia* sekretiert (vergl. Riedel, 1995).

Die Skulptur der Kalkschale ist bei der Larve oder an Protoconchen juveniler Individuen oftmals von Periostracum überdeckt. Sie besteht häufig aus Spiralleisten und Axialrippen, die sich zu einem Kästchenmuster überkreuzen, welches die Larvalwindungen mehr oder weniger bedeckt (Abb.56). Vollständige Skulpturierung tritt bei einigen *Sassia*-Arten auf (Beu, 1978), totale Reduzierung der Skulptur bei *Gyrineum* (s.u.).

Die periostracalen Skulpturen sind bei jüngeren und damit vergleichsweise kleineren Larvalgehäusen oftmals ausgeprägter als bei älteren und damit größeren Stadien. Einige Arten glätten ihr Gehäuse in der späten Larvalphase mit flächig aufsekretiertem Periostracum. Die ständige Erneuerung der Außenhülle verhindert jeglichen Aufwuchs.

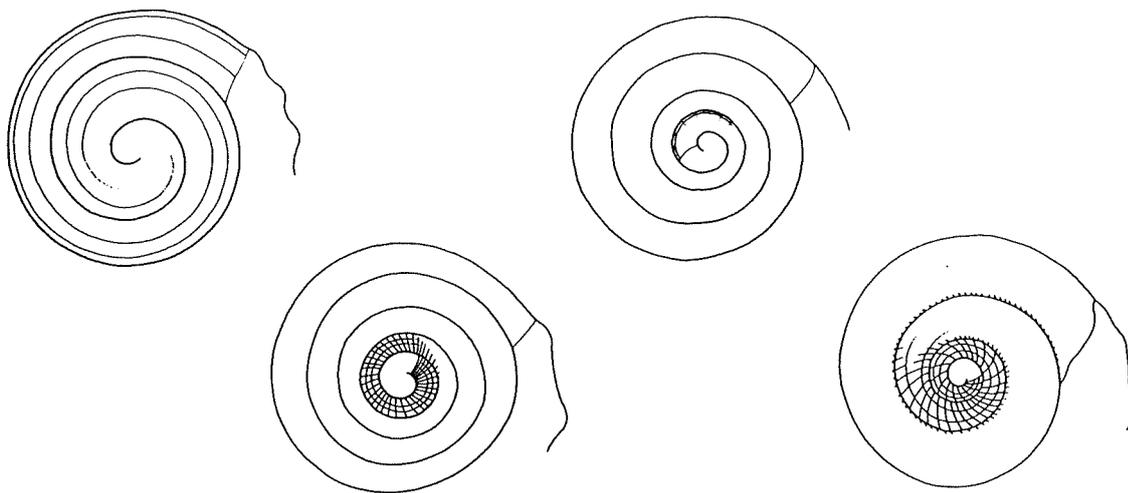


Abb.56: Skizzen einiger ranellider Protoconche in Aufsicht mit unterschiedlicher Skulpturausbildung (original). Ohne Maßstab.

#### NEUBESCHREIBUNG zweier Protoconche:

*Gyrineum gyrinum* (Abb.T9/7): 2.5 Windungen mit einem apikalen Durchmesser von 1.2 mm, davon die erste Windung 0.43 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 1.3 mm. Skulptur

fehlt; Schale allerdings leicht korrodiert, so daß feinere Ornamente vorhanden gewesen sein könnten. Die Larve war **planktotroph**.

*Gyrineum cf. pusillum* (Abb.T9/8,9): 2.9 Windungen mit einem Durchmesser von 1.35 mm, davon die erste Windung 0.37 mm (entspricht

Embryonalschale). Höhe etwa 1.4 mm. Anwachsstreifung setzt kurz vor dem Ende der Embryonalwindung ein; ansonsten keine Skulptur. Die Larve war planktotroph.

### 3.7.2. Personidae GRAY, 1854

Die folgende vorläufige Datenanalyse zeigt, daß unter dem Namen *Distorsionella lewisi* zwei Arten zusammengefaßt wurden, die jedoch mit Merkmalen des Protoconches unterschieden werden können. Die neue Art wird hier im Vorfeld des Kapitels definiert:

#### *Distorsionella beui* sp. nov.

e.p. *Distorsionella lewisi*: Warén & Bouchet, 1990: 94

Typusmaterial: BIOCAL sta. DW66, Abb.121 in Warén & Bouchet, 1990

Typuslokalität: 24°55'S, 168°22'E - südöstlich von Neukaledonien

Verbreitung: Nur von Typuslokalität bekannt.

Derivatio nominis: Nach dem Kollegen Alan Beu, Lower Hutt, Neuseeland, dem Erstbeschreiber der Gattung *Distorsionella*.

Differentialdiagnose: Weichkörper nicht beschrieben. Das Gehäuse unterscheidet sich von der kongenerischen Art *D. lewisi* durch den Protoconch. Dieser zeigt bei beiden Arten Kästchensulptur, hat allerdings bei *D. beui* sp. nov. mit 1.5 Windungen etwa eine Windung weniger und weist auf eine nicht-planktotrophe, jedoch semi-planktische Entwicklung hin.

#### 3.7.2.1. Verbreitung und Ökologie

Personiden sind zirkumtropisch in allen Ozeanen anzutreffen (u.v.a. Abbott & Dance, 1982; Beu, 1985, 1988a; Bosch et al., 1995; Habe, 1968; Kay, 1979; Steyn & Lussi, 1998; Wilson, 1993). Lediglich *Distorsio habei* und *Distorsionella lewisi* leben etwas außerhalb des tropischen Gürtels am Kermadec Trench, etwa bei 30 Grad südlicher Breite (Beu, 1978). Die meisten Arten scheinen eine weite Verbreitung zu haben (siehe Frühontogenese), z.B. *Distorsio perdistorta* vom Ost-Atlantik zur Karibik und vom Mozambique-Kanal bis zu den südjapanischen Inseln (Lewis, 1972; Beu, 1985).

*D. lewisi* ist die einzige im Bathyal (um 600 m Wassertiefe) angetroffene Art, und Funde im Intertidal sind ebenfalls die Ausnahme - z.B. *Distorsio anus* (in Maes, 1967). Personiden können als weitgehend sublitorale Schnecken angesehen werden, die sowohl auf Hart- als auch auf Weichsubstraten leben. Über die Ernährung ist wenig bekannt. Im Mageninhalt zweier Arten wurden

Cuticulae annelider Würmer gefunden (Taylor, 1980; Riedel, 1995).

#### 3.7.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

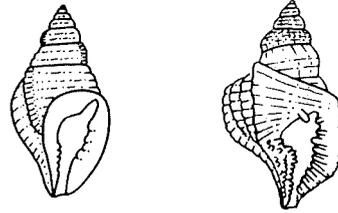


Abb.57: Gehäusetypen rezenter Personidae. Ohne Maßstab.

Adultgehäusemorphologie: Gehäusehöhen zwischen 4 cm und 7 cm. Teleoconche prinzipiell ranelliform (Abb.57), jedoch mit mehr oder weniger starker ungleichmäßiger Aufwindung ("Distorsion"; siehe Anmerkung). Varizen etwa in 240° Abständen, werden jeweils zu breiter Außenlippe ausgeformt. Apertur durch Falten und Zähne oft stark eingengt, teilweise breit kallös umrahmt; siphonostom: anteriorer Siphonalausguß kurz bis mittellang, bei einigen Arten schwach ausgeprägte posteriore Siphonalrinne vorhanden. Skulptur vergleichsweise einheitlich: Axialrippen kreuzen Spiralkiele. Periostracum relativ dick, teilweise filzig oder borstig. Farbmuster selten, als Streifen oder aperturale Einfärbung. Sexualdimorphismus nicht bekannt (Literatur: siehe Verbreitung).

Eine deutliche Distorsion der Windungen tritt bei *Distorsio* auf, während sie bei *Distorsionella* kaum ausgeprägt ist. Außerhalb der Personidae tritt Vergleichbares auch bei der ranellinen Gattung *Charonia* auf (s.o.), die sich jedoch mit Hilfe anderer Gehäusemerkmale deutlich abgrenzen läßt.

Anatomie: Es gibt, mit Ausnahme der Radula (s.u.), nur drei mehr oder weniger skizzenhafte anatomische Untersuchungen (Beu, 1978; Lewis, 1972; Riedel, 1995).

Übersicht: Fuß relativ klein; Propodium mäßig entwickelt; Metapodium mit Operculum. Mantelhöhle ziemlich kurz und flach; Mantelrand mit anteriorer Siphonalfalte, ansonsten undifferenziert oder im medianen Abschnitt mit einigen Papillen (möglicherweise geschlechtsspezifisch). Kopf mäßig breit, ohne Schnauze, mit kurzem Nacken und mittellangen Fühlern, auf deren verdickten Basen die Augen relativ hoch sitzen.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, mit gerundetem Ende. Osphradium symmetrisch bipectinat, direkt den posterioren zwei Dritteln der Kieme anliegend. Hypobranchialdrüse aus unauffälligen feinen Querlamellen (Riedel, 1995).

Vorderer Nahrungstrakt: Extrem lange, pleurembolische Proboscis, die retrahiert - in Schlaufen gelegt - den größten Teil der Körperhöhle einnimmt. Buccalmasse klein, bei *Distorsionella lewisi* sehr klein (Beu, 1978). Kiefer bei *Distorsio* semizirkular und gezackt; bei *Distorsionella* nicht beschrieben. Akzessorische Speicheldrüsen (= potentielle Säuredrüsen) nicht nachgewiesen (siehe Anmerkung), große braune Ösophagusdrüse.

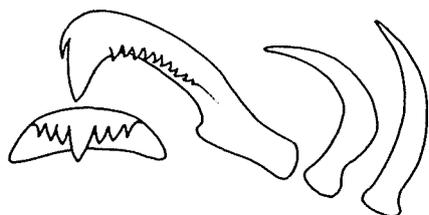


Abb.58: Halbreihe der Radula von *Distorsio clathrata* (aus Riedel, 1995). Ohne Maßstab.

Radulae sehr einheitlich, vergleichsweise klein, jedoch mit kräftigen Zähnen (Abb.58); charakteristischer, leicht geschenkelter, flach halbkreisförmiger Mittelzahn, mit dominantem, spitzem Hauptdentikel und links und rechts jeweils 2-6 Nebendentikeln. Lateralzahn deutlich größer als Mittelzahn; lange, spitz zulaufende Schneide, mit mehrfach gezackter Außenseite und einem Dentikel auf der Innenseite; Basis angulat. Marginalia gestreckt sichelförmig und undifferenziert (Bandel, 1984; Beu, 1978; Cernohorsky, 1967b; Clench & Turner, 1957; Lewis, 1972; Troschel, 1956-63; Warén & Bouchet, 1990).

Riedel (1995) beschrieb eine große braune Drüse am Ösophagus, von welcher er aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes nicht sicher ausschließen konnte, daß es sich möglicherweise um einen differenzierten Komplex handelte. Da die Säuredrüsen sämtlicher Ranelliden und Cassiden eine andere Gewebekonsistenz haben und zudem gewöhnlich weißlich gefärbt sind, kann jedoch ziemlich sicher angenommen werden, daß Personiden keine solchen akzessorischen Speicheldrüsen haben.

Genitaltrakt: Keine Weibchen untersucht. Männchen von *Distorsio perdistorta* mit dickem, lateral abgeflachtem,  $\pm$  fingerförmigem Penis - bei anderen Arten möglicherweise verschiedenen (siehe Anmerkung); pallialer und phallialer Gonodukt offen (Lewis, 1972).

Riedel (1995) bildete für eine *Distorsio*-Art einen kleinen Penis mit dickem proximalem und deutlich dünnerem distalem Abschnitt ab. Aufgrund der geringen relativen Größe des Penis kann man diesen morphologischen Unterschied zu *D. perdistorta* auch ernährungsphysiologisch und reproduktionszyklisch deuten.

Nervensystem: Nicht bekannt.

### 3.7.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Es gibt keine Daten zu *Distorsionella*. Der Laich von *Distorsio* wird aus mehreren hundert (bis 1500), flach sphärischen Eikapseln (etwa 1 mm im Durchmesser) zu einem gelatinösen Gelegeband zusammengesetzt (Cernohorsky, 1971c; D'Asaro, 1969; Kasinathan et al., 1974). Der Laichvorgang kann auch unterbrochen werden und ein Gelege in mehrere aufgeteilt werden. Jede Eikapsel kann 20-40 Eier enthalten, die sich im Laufe der Embryogenese zu bilobaten Veligern entwickeln. Aus einem Gelege können bis zu 50000 frei schwimmende Larven schlüpfen (D'Asaro, 1969). Holokapsuläre Entwicklung ist nicht bekannt, semi-planktische Entwicklung tritt jedoch sehr wahrscheinlich bei *Distorsionella beui* sp. nov. auf (s.o.).

Die Embryonalgehäuse von *Distorsio* bestehen aus einer skulpturlosen Windung, die 0.25 bis 0.35 mm durchmißt (D'Asaro, 1969, eigene Beobachtungen). *Distorsionella beui* sp. nov. zeigt etwa 1.5 Windungen, die 1.2 mm durchmessen und von denen der initiale Abschnitt mit Spirallirae, der terminale Abschnitt mit Kästchen skulpturiert ist (Warén & Bouchet, 1990).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Das bilobate Velum der frühen Larve von *Distorsio* formt sich während der planktonischen Phase zu vier schmalen Loben, welche die mehrfache Länge des Larvalgehäuses erreichen können. Der Veliger benutzt einen Mantelrandtentakel (siehe Ranellidae), um segelartige Periostracumskulpturen auf das Larvalgehäuse zu setzen (Bandel et al., 1994, 1997; D'Asaro, 1969; Laursen, 1981; Lebour, 1945: "undetermined larva"; Abb.59).

Der Nachweis von Larven im küstenfernen Plankton (u.a. Laursen, 1981) korreliert mit dem großen Velum und zeigt, daß weite Entfernungen zurückgelegt und möglicherweise Ozeane überquert werden können.

Die Veliger fügen der Embryonalwindung 1.5 bis 2.7 Gehäusewindungen hinzu, deren Durchmesser zwischen 1 mm und 2.5 mm liegen, bei  $\pm$  gleicher Höhe. Die larvalen Aperturen zeigen keine Differenzierung. Mit Ausnahme von *Distorsionella lewisi* sind sämtliche Larvalgehäuse skulpturlos (Bandel et al., 1997; Beu, 1978; Clench & Turner, 1957; Lewis, 1972; Petuch & Harasewych, 1980; eigene Beobachtungen).

Das Larvalgehäuse der bathyalen *Distorsionella lewisi* ist innerhalb der Personidae am kleinsten, was als plesiomorph gedeutet werden kann und zeigt als einzige Art eine Kästchenskulptur, was ebenfalls als ursprünglich anzusehen

ist. Die Gattung *Sassia*, die innerhalb der Ranelliden als plesiomorph einzustufen ist, zeigt große Merkmalsübereinstimmung, auch hinsichtlich des Teleoconches. Ein Larvalgehäuse aus der Korallensee (Abb.T9/5,6), das sehr wahr-

scheinlich zu einer *Sassia*-Art gehört, zeigt relativ ähnliche, wenn auch sehr viel kürzere Periostracumskulpturen als entsprechende personide Larvalgehäuse.

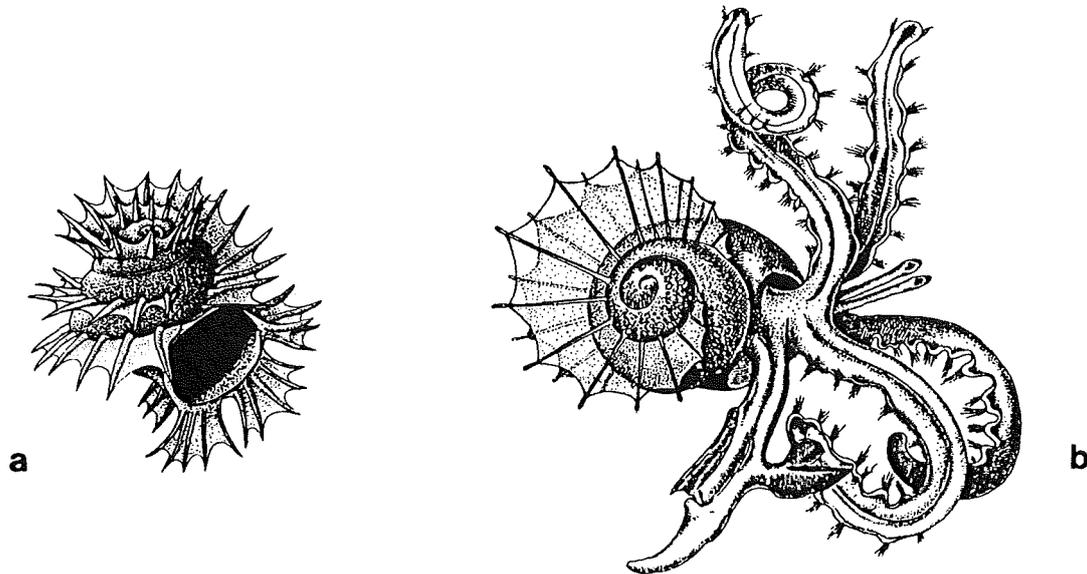


Abb.59: Larvalgehäuse von a) *Distorsio* sp. mit segelartigen Periostracumfortsätzen (aus Bandel et al., 1997); und b) eines unbekanntes Veligers mit ähnlicher Gehäuseskulptur (aus Dawydoff, 1940), der jedoch keine den Personiden entsprechende Anatomie zeigt. Ohne Maßstab.

### 3.7.3. Cassidae LATREILLE, 1825

#### 3.7.3.1. Verbreitung und Ökologie

Cassinæ, mit den beiden Gattungen *Cassis* und *Cypraecassis*, sind in ihrer Verbreitung auf Intertidal und Sublitoral der tropischen Meere beschränkt (u.a. Abbott, 1968). Unter den Phaliinae ist *Semicassis* in allen Ozeanen zu finden (bis 1100 m Tiefe), auch in den borealen, jedoch nicht in den polaren Gewässern. *Phalium* hat indopazifische Verbreitung bis an das (Anti-) Boreal heran und *Casmaria* ist, mit einer karibischen Ausnahme (Emerson & Old, 1963), nur in den tropischen Abschnitten des Indo-Pazifiks zu finden. Beide Gattungen sind nicht aus größeren Tiefen bekannt. Unter den Oocorythinae zeigen sowohl *Oocorys* als auch *Galeodea* eine weite Verbreitung und kommen sowohl in warmen und temperierten als auch in borealen Meeren vom Sublitoral bis in 5000 m Tiefe (*O. sulcata*) vor (u.a. Bouchet & Warén, 1993; Dell, 1953; Erlanger, 1893; Graham, 1988; Powell, 1979; Quinn, 1980; Riedel, 1995; Warén & Bouchet, 1990). *Dalium* ist lediglich aus der Karibik bekannt, *Sconsia* auf den West-Atlantik beschränkt (Clench, 1959; Clench & Abbott, 1943). Tonninae leben in den warmen und temperierten Meeren und sind mit den Gattungen *Tonna* und *Eudolium* sowohl im atlantischen als auch im indopazifischen Raum verbreitet, während *Malea* nicht in den Atlantik vorgedrungen ist

(Kilias, 1962). *Tonna* und *Malea* kommen im Sublitoral vor (u.a. Bandel & Wedler, 1987), *Eudolium* dringt auch in das obere Bathyal ein (Bouchet & Warén, 1993; Marshall, 1992).

Den Arten der vier Unterfamilien ist gemeinsam, daß sie in der Regel auf Weichsubstraten beobachtet (im Zuge des Laichvorganges (s.u.) werden auch Hartsubstrate aufgesucht) bzw. von diesen gedredged wurden, sich dort oftmals eingraben (Ruhestellung oder Beutefang) und eine Nahrungspräferenz für Echinodermen entwickelt haben, mit einer besonderen Spezialisierung der Tonninae auf Holothurien (u.a. Bandel, 1976c; Grange, 1974; Kohn, 1983; Marshall, 1992; Morton, 1991). Echiniden werden angebohrt und ausgefressen. Ophiuren und Holothurien werden meist als Ganzes verschlungen, Asteroiden eher stückchenweise (u.a. Bandel, 1976c; Bandel & Wedler, 1987; Edmunds & Edmunds, 1973; Hughes, 1986; Hughes & Hughes, 1981; Moore, 1956; Taylor, 1980; eigene Beobachtungen).

#### 3.7.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Mehr oder weniger eiförmige, hochmündige, mit kurzem anteriorem Siphonalausguß versehene Teleoconche (Abb.60), mit Höhen zwischen 2.5 cm - z.B. *Casmaria atlantica* (in Abbott, 1974) - und 35 cm - z.B. *Cassis cornuta* (in Wilson, 1993). Die Cassinen-Gehäuse

liegen zwischen 4 und 35 cm (meist zwischen 7 und 20 cm), die der Phaliinen zwischen 2.5 und 13 cm (meist zwischen 4 und 7 cm), die der Oocorythinen zwischen 4 und 10 cm (meist um 5 cm) und die der Tonninen zwischen 5 und 22 cm (meist zwischen 9 und 16 cm) (u.v.a. Abbott, 1968, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Clench & Abbott, 1943; Habe, 1968; Hinton, 1972; Kay, 1979; Lai, 1990; Powell, 1979; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Turner, 1948; Vredenburg, 1919).

Meist kurze Gewinde bei Cassinae und Tonninae, deutlich längere bei Phaliinae und Oocorythinae; Cassinae besonders hoch- und schmalmündig;

starke Kallusbildung regelmäßig bei Cassinae und Phaliinae; U-förmige Aussparung der columellaren Verdickung nur bei *Malea* (ähnlich wie bei Personidae; s.o.); Varizen meist auf juvenile Windungen beschränkt, bei *Casmaria*, Oocorythinae und Tonninae weitgehend reduziert; außer bei Cassinae, wo die ausgeprägtesten Skulpturen auftreten können, dominieren weitgehend Spiralornamente, bei Tonninae ausschließlich; hochglänzende Gehäuse nur bei Phaliinae.

Periostracum meist dünn; einfache Farbmuster häufig, bei Phaliinae teilweise komplexer; Sexualdimorphismus kann auftreten, dann Gehäuse der Weibchen größer.

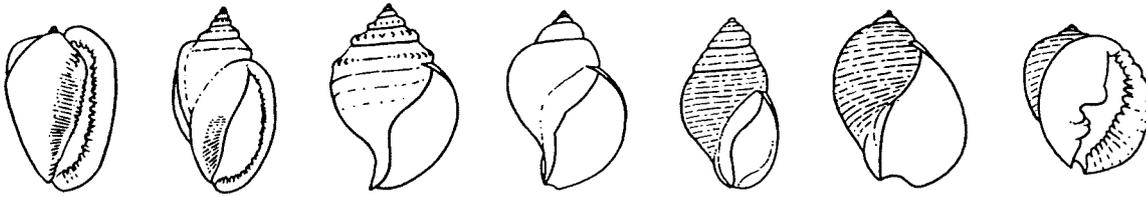


Abb.60: Gehäusetypen rezenter Cassidae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß muskulös, groß bis sehr groß, mit großem Propodium; Metapodium mit hornigem Operculum - außer bei Tonninae. Mantelrand von Phaliinae und Tonninae mit ausgeprägtem Siphonallappen, dieser bei Cassinae und Oocorythinae kaum entwickelt. Cassinae mit sehr kleinem Eingeweidesack. Kopf breit, mit sehr kurzer oder ohne Schnauze; Fühler meist lang, mit Augen auf basalen Verdickungen; einige Arten - z.B. *Oocorys sulcata* - ohne Augen und mit sehr langen, basal nicht verdickten Tentakeln. Nacken, Kopf, Proboscis und Fuß bei Tonninae gemustert, sonst ± einfarbig.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monoplectinat, beigefarbene Lamellen, mäßig groß bis groß, meist spitz zulaufend, endet in deutlichem

Abstand zum Mantelrand; bei *Casmaria* breiter und terminal nicht verjüngt. Osphradium meist symmetrisch, teilweise asymmetrisch bipectinat, dunkelbraune Lamellen, mäßig groß bis sehr groß, teilweise den gesamten inneren Kiemenbogen einnehmend - z.B. deutlich größer bei *Semicassis labiata* und *Casmaria erinacea* als bei *Cassis cornuta*, bei der das Osphradium zudem deutlich von der Kieme abgesetzt liegt (eigene Beobachtungen). Hypobranchialdrüse unauffällig, aus flachen Querlamellen bei Cassinae, Oocorythinae und Tonninae; ausgeprägte Querwülste bei Phaliinae; (u.a. Haller, 1893; Riedel, 1995; Simone, 1995; Warén & Bouchet, 1990; eigene Daten).



Abb.61: Radulahlbreihen von a) *Oocorys sulcata* (nach Bayer, 1971) und b) *Tonna galea* (nach Bandel, 1984) (beide aus Riedel, 1995). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildung.

Vorderer Nahrungstrakt: Mäßig lange bis lange pleurembolische Proboscis; Buccalmasse mäßig groß bis groß; gut ausgebildete Kiefer; Radula eher kurz, aber mit kräftigen

Zähnen. Speicheldrüsenkomplex mit zwei sehr voluminösen, etwa gleichgroßen, grünlichen oder weißlichen, festwandigen Säuredrüsen und zwei sehr viel kleineren, bräunlichen, eigentlichen Spei-

cheldrüsen; Drüsengänge verlaufen am Ösophagus entlang, durch den Nervenring hindurch zur Buccalhöhle. Große, braune Ösophagusdrüse; (u.a. Amaudrut, 1898; Fänge & Lidman, 1976; Hughes, 1986; Haller, 1893; Nüske, 1973; Oswald, 1893; Reynell, 1905; Riedel, 1995; Simone, 1995; Troschel, 1854; Weber, 1927; Warén & Bouchet, 1990; eigene Daten).

Radulae (Abb.61 und Abb.T2/12) sind häufig dokumentiert worden (u.a. Abbott, 1968; Bandel, 1984; Barnard, 1963; Bayer, 1971; Bradner & DuShane, 1982; Cotton, 1945; Fischer, 1883; Kang, 1976; Marshall, 1992; Ponder, 1984; Riedel, 1995; Simone, 1995; Thiele, 1929; Troschel, 1856-1863; Turner, 1948; Warén & Bouchet, 1990) und es lassen sich drei Typen unterscheiden: Oocorythinae sehr ähnlich basalen Ranellinae wie *Gyrineum* (s.o.), Tonninae ähnlich den Bursinae (s.o.), sowie Cassinae und Phaliinae mit spezialisierten,

harkenförmigen Zentrallia und Lateralialia und sehr langen Marginalia (s.u.).

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; Uterus dick, terminal verjüngt, schlitzförmig nahe dem Anus öffnend, äußerlich nicht differenziert; Receptaculum seminis unterschiedlich; Bursa copulatrix vorhanden. Männlicher, pallialer Gonodukt offen (u.a. Quinn, 1981; Warén & Bouchet, 1990), teilweise jedoch tief in Gewebe der Körperhöhle versenkt (eigene Beobachtungen); Penis bei Tonninae (in Marshall, 1992; Simone, 1995; Weber, 1927), *Oocorys* (in Bayer, 1971; Warén & Bouchet, 1990), *Galeodea* (Oswald, 1893; Reynell, 1905) und *Casmaria* (s.u.) groß,  $\pm$  abgeflacht fingerförmig, mit stumpfem, keilförmigem, gerundetem oder papillatem Ende; *Cassis cornuta* mit kleinem, terminal stark verjüngtem Penis (siehe Anmerkung nach entsprechendem Absatz bei Personidae).

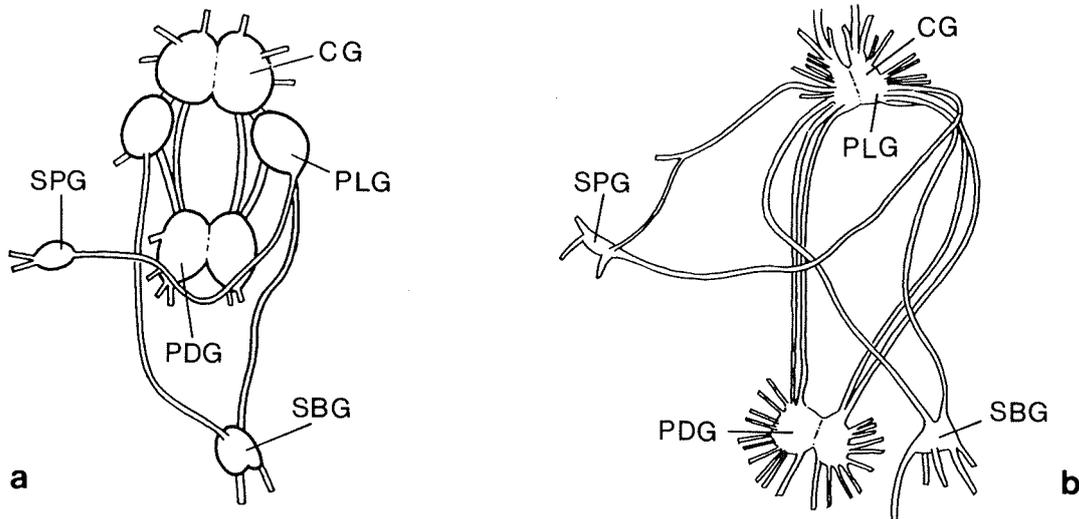


Abb.62: Zentralnervensystem von a) *Galeodea echinophora* und b) *Tonna galea* (beide nach Haller, 1893). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Detaillierte Daten liegen zu *Tonna* und *Galeodea* vor (Haller, 1893; Reynell, 1905, 1906; Abb.62), rudimentärer Art von *Oocorys* (Warén & Bouchet, 1990). Cerebralganglien ohne sichtbare Kommissur aneinanderliegend; bei *Tonna* diese mit Pleuralganglien annähernd komplett, bei *Oocorys* teilweise verschmolzen; *Galeodea* mit eigenständigen Pleuralganglien, diese jedoch weitgehend an Cerebralganglien herangerückt (sehr kurze Konnektive sichtbar). Subintestinalganglien meist groß, bei *Tonna* riesig; Supraintestinalganglien deutlich kleiner; Konnektive mäßig lang bei *Galeodea* und *Oocorys*, sehr lang bei *Tonna*. Pedalganglien eiförmig, kommissurlos aneinanderliegend, etwa so groß wie Pleuralganglien bei *Galeodea*, größer als Cerebropleuralganglion bei *Tonna*; Pedalokonnektive zu Cere-

bral- und Pleuralganglien mäßig lang bei *Galeodea*, sehr lang bei *Tonna*; linksseitige Zygoneurie.

#### NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Casmaria erinacea* (Abb.63): Abbott (1968) skizzierte den Penis von *C. erinacea* (jedoch deutlich anders als hier abgebildet). Die Radula wurde zwar bereits von Bradner und DuShane (1982) beschrieben, die Merkmale stimmen jedoch teilweise nicht mit eigenen Beobachtungen überein (siehe Anmerkung) und der Mittelzahn wurde nicht abgebildet, so daß hier eine Beschreibung erfolgt. Andere anatomische Untersuchungen an *Casmaria* spp. beschränken sich auf eine weitere Peniszeichnung (Abbott, 1968). Die folgenden Daten stammen von

einem männlichen Individuum, das ein 4.5 cm hohes Gehäuse trug.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat, hellbraun; terminal nicht spitz zulaufend, sondern mit sehr breiten Lamellen. Osphradium symmetrisch bipectinat; relativ schmal, jedoch sehr lang; direkt an der Kiemenbasis liegend und deren Länge weitgehend einnehmend; terminal gerundet, mit dunkelbraunen Lamellen. Hypobranchialdrüse aus kräftigen, wulstigen, weißlichen Querfalten.

**Vorderer Nahrungstrakt:** Pleurembolische Proboscis mäßig lang und muskulös; Buc-

calmasse mäßig groß; Radulasack vergleichsweise kurz (siehe Anmerkung); Kiefer kräftig; von lateroventraler Basis der Buccalhöhle ziehen zwei Drüsengänge am Ösophagus entlang, durch den Nervenring hindurch, zum Speicheldrüsenkomplex, der aus zwei sehr großen, weißlichen Säuredrüsen - außen fest, innen schwammig - und paarigen, kleineren, bräunlichen, primären Speicheldrüsen besteht; große, braune Ösophagusdrüse.

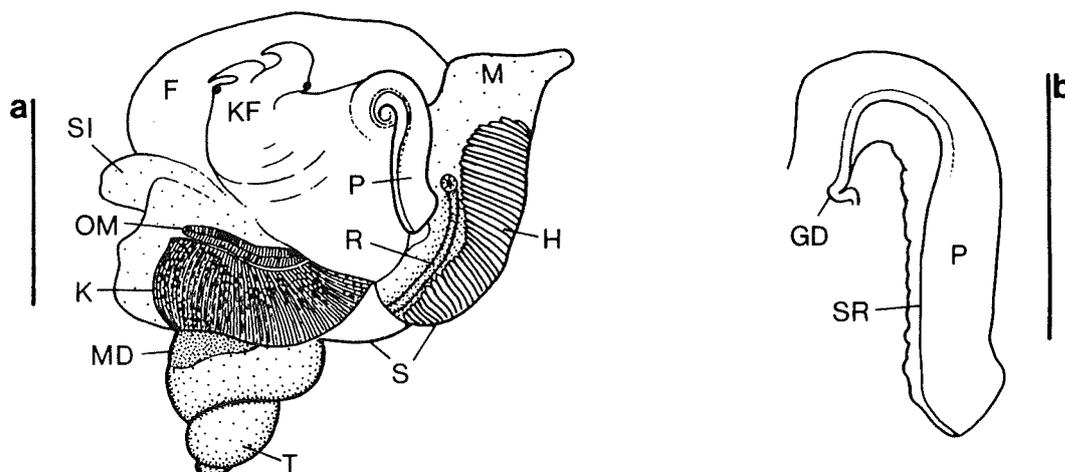


Abb.63: Anatomische Skizzen von *Casmaria erinacea*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle und b) Penis. Maßstabslinien a)  $\approx$  2 cm und b)  $\approx$  1 cm.

Radula (Abb.T2/12) im vorderen Bereich 0.5 mm breit (bei eingeklappten Zähnen) und insgesamt 3.5 mm lang, aus etwa 160 Querreihen zusammengesetzt. Mittelzahn 35  $\mu$ m hoch und 110  $\mu$ m breit; Basis schmaler als Schneide; diese  $\pm$  hakenförmig, mit 9 großen Dentikeln besetzt, die jeweils von außen zum Hauptdentikel hin größer werden. Lateralzahn etwa gleich hoch wie Mittelzahn, Schneide ebenfalls  $\pm$  hakenförmig, mit 8 großen, spitzen Dentikeln, die außen etwas kleiner sind; Basis deutlich schmaler als bei Mittelzahn. Äußere und innere Marginalia gleich gestaltet; jeweils gebogen, krebsscherenförmig; etwa 0.2 mm lang.

Die Radula ist, auf die Größe des Tieres bezogen, ziemlich kurz. Da die Zähne jedoch flach sind und dicht aufeinanderfolgen, finden vergleichsweise sehr viel mehr Querreihen Platz als bei mancher deutlich längeren Radula (vergl. z.B. *Gyrineum*).

**Genitaltrakt:** Weibchen nicht untersucht. Männchen mit großem, abgeflachtem, terminal abgestumpftem Penis (Abb.63b); pallialer Go-

nodukt bis zur Penisbasis als geschlossen erscheinend, jedoch dextrolateral mit feinem Schlitz; vorderer Penisabschnitt mit deutlich offener Samenrinne.

**Nervensystem:** Nicht untersucht.

**Sonstiges:** Fuß groß, muskulös, mit gut entwickeltem Propodium und hornigem Operculum. Mantelrand mit gut ausgebildeter Siphonalfalte, die als großer Lappen dem eigentlichen Mantelrand vorspringt. Kopf relativ breit, ohne Schnauze; Augen liegen bei etwa ein Drittel der Fühlerlänge, auf kleinen Verdickungen. Nacken, Kopf, Proboscis und Fuß einheitlich beigefarben.

*Casmaria erinacea* soll eine indopazifische Verbreitung von Ostafrika bis Mittelamerika haben (u.a. Kay, 1979), repräsentiert jedoch offensichtlich einen Sammelbegriff für mehrere Arten, da u.a. Unterschiede der Radulae konsistent sind. Die angeblich große intraspezifische Variationsbreite der Gehäusemorphologie (z.B. Abbott, 1968; Hinton, 1972; Springsteen & Leobrera, 1986) ist somit sehr wahrscheinlich interspezifisch.

### 3.7.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Es gibt drei prinzipielle Gelegeformen und entsprechende Eikapseltypen, die damit korrelieren: Tonninae mit flachsphärischen Kapseln, die ein kragen- bis zungenförmiges Gelegeband formen (Bandel, 1976c; Ostergaard, 1950; Panikkar & Tampi, 1949; Thorson, 1940a, 1942; Winner, 1985); Phaliinae und *Galeodea* mit oftmals kommunalen Gelegeballen (Abbott, 1968; Anderson, 1965; Erlanger, 1893; Fioroni, 1966; Wilson & Gillet, 1971; eigene Beobachtungen), die aus Fingerendglied-ähnlichen Kapseln zusammengesetzt werden (ähnlich Cypraeidae, s.o.); Cassinae mit  $\pm$  säulenförmigen, oftmals gekanteten Eikapseln, die kompakt nebeneinander gesetzt werden (Abbott, 1968; Bandel, 1976c; D'Asaro, 1969; Hughes & Hughes, 1987; Work, 1969). Die Tiere sitzen hin und wieder auf dem Gelege oder bleiben zumindest in der Nähe, um es zu bewachen. Die Zahl der Eikapseln nicht-kommunaler Gelege liegt bei Tonninen bei einigen tausend, bei Cassinen und Phaliinen bei wenigen hundert und bei den kommunalen der Phaliinen und *Galeodea* wiederum bei einigen tausend. Entwickeln sich die Embryonen zu planktotrophen Veligern, können aus einem Gelege mehrere hunderttausend Larven schlüpfen. Die Embryogenesen in den Kapseln der beschriebenen kommunalen Gelege führen zu nicht-planktotrophen Schlüpflingen (siehe Anmerkung). Holokapsuläre bzw. semi-planktische Entwicklung ist bei Cassinen relativ häufig (abgeleitet von Protoconchmerkmalen), tritt bei Oocorythinen, insbesondere bei *Galeodea* auf (Nähreier-

fressen bzw. Kannibalismus), ist bei Phaliinen selten und bei Tonninen gar nicht bekannt (s.u.).

**Embryonalgehäuse der Tonninae:** Eine Windung, 0.3 bis 0.55 mm im Durchmesser; Oocorythinae: 1-1.6 Windungen, 0.4 bis 2 mm im Durchmesser; Cassinae: 1-1.2 Windungen, 0.2 bis 2.7 mm im Durchmesser; Phaliinae: Eine Windung, um 0.3 mm Durchmesser (bei nicht-planktotrophen Schlüpflingen ist der Schalendurchmesser nicht beschrieben, z.B. Anderson, 1965). Eine Größenlücke liegt zwischen 0.55 mm (*Tonna allium*) und 1.1 mm Durchmesser (*Galeodea echinophora*), wobei ab dieser Größe spätestens die nicht-planktotrophen Strategien widerspiegelt werden. Das kleinste Embryonalgehäuse ist von *Cypraeacassis testiculus* bekannt (in Laursen, 1981), das größte von *Cassis nana* (Abb.64), also beides Arten der Cassinae. Die relativ kleinen Embryonalgehäuse ( $\rightarrow$  planktotroph) sind mit einem mehr oder weniger ausgeprägtem Wulst-Gruben-Ornament skulpturiert; die großen Embryonalgehäuse ( $\rightarrow$  nicht-planktotroph) zeigen keine Skulptur (vergl. Riedel, 1995).

Die Embryonen der bekannten kommunalen Gelege unterliegen der K-Strategie, und hier scheint es eine Korrelation zu geben. Das Bebrüten bzw. Bewachen des Laichs ist bei Cassoideen weit verbreitet (s.o.). Während der Schutz der Nachkommenschaft bei planktotropher Entwicklung mit dem Schlupfzeitpunkt endet, können aus den Eikapseln kriechende Juvenile potentiell auch nach dem Schlüpfen geschützt werden. Der gemeinschaftliche Laich hat dabei den Vorteil, daß eine Arbeitsteilung der Muttertiere erfolgen kann und wohl auch tatsächlich stattfindet, da mehrere Individuen in der Nähe der Gelegeballen verbleiben (Abbott, 1968; Wilson & Gillet, 1971).

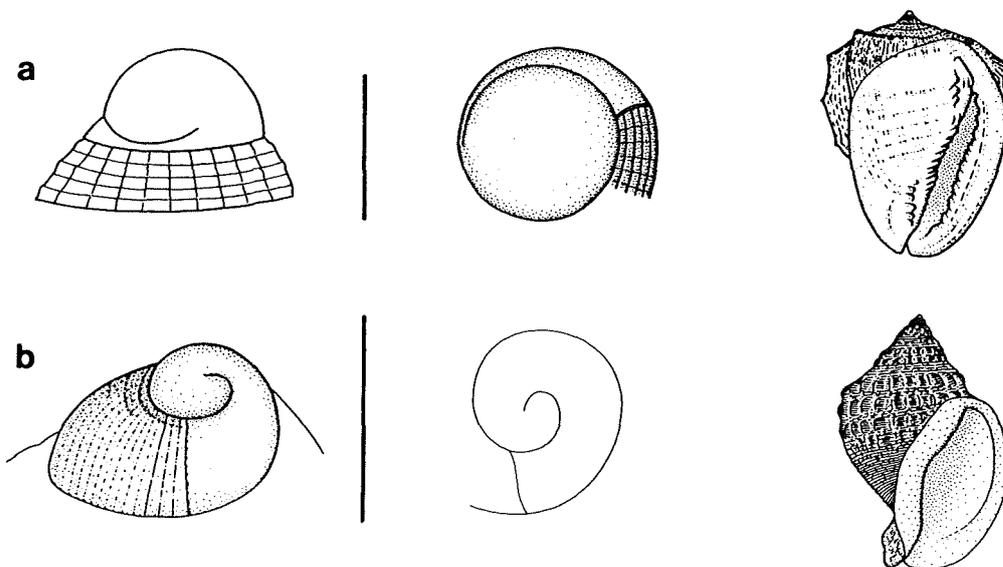


Abb.64: Zwei Protoconche der Cassidae, die eine nicht-planktotrophe Frühontogenese anzeigen; a) von *Cassis nana* und b) von *Galeodea triganceae*. Maßstablinien  $\cong$  2 mm. Rechts außen die jeweiligen Teleoconche - ohne Maßstab.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Das anfangs bilobate Velum entwickelt während der Larvalphase vier schlanke Lappen, die etwa die zwei- bis annähernd vierfache Länge (*Tonna* sp.) des Larvalgehäuses erreichen können (Bandel, et al., 1997; Lebour, 1945). Die Veliger sind sehr aktiv und tragen stabile Operculi (eigene Beobachtungen), die allerdings bei Tonninae während der Metamorphose abgeworfen werden.

Wie bei den anderen Familien der Cassoidea gibt es extrem weit verbreitete Arten (z.B. *Tonna galea*, *Casmaria ponderosa* oder *Oocorys sulcata*), die, gefolgert aus entsprechenden Planktonfängen im offenen Ozean (u.a. Laursen, 1981; Simroth, 1895), als teleplan (= Langzeitveliger) gelten können. Ein larvaler Mantelrandtentakel wurde bei *Tonna* sp. beschrieben (Bandel et al., 1994, 1997), wo ein dickes Periostracum mit Stacheln aufgebaut wird (vergl. Ranellidae und Personidae); bei anderen Cassiden bisher nicht nachgewiesen.

Die Veliger fügen der Embryonalwindung 1.3 - z.B. *Semicassis semigranosa* (in Abbott, 1968) - bis 3.3 Larvalwindungen hinzu - z.B. *Cypraecassis rufa* (in Abbott, 1968), die einen Durchmesser von 5.5 mm erreichen können - z.B. *Tonna allium* (siehe Riedel, 1995). Die Larvalgehäuse sind meist globulär ( $\pm$  hoch wie breit), selten ovoid (einige Phaliinae). Der kleinste Cassiden-Protoconch mißt 1.4 x 1.4 mm (siehe Neubeschreibung).

Die Larvalwindungen sind entweder mit Kästchenskulptur besetzt - komplett bei *Oocorys*, teilweise bei Tonninae - oder skulpturlos: Phaliinae und Cassinae (u.a. Abbott, 1968; Bandel et al., 1997; Bouchet & Warén, 1993; Marshall, 1992; eigene Beobachtungen). Bei *Tonna* spp. ist der Protoconch mit dickem Periostracum überkleistert, so daß die Skulptur der kalkigen Larvalschale nicht zu sehen ist (Abb.T9/10).

#### NEUBESCHREIBUNG eines Protoconches:

*Casmaria erinacea* (Abb.T9/11): 3.3 Windungen mit einem Durchmesser von 1.4 mm, davon die erste Windung 0.28 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 1.4 mm. Embryonalschale mit schwach ausgeprägtem Wulst-Gruben-Ornament, ansonsten keine Skulptur (außer Anwachsstreifung). Aperturaußenlippe undifferenziert. Die Larve war **planktotroph**.

Der neu beschriebene Protoconch von *Casmaria erinacea* ist der kleinste innerhalb der Cassidae und liegt in derselben Größendimension wie die als ursprünglich einzustufenden Protoconche der Ranellidae und Personidae.

### 3.8. Ficoidea MEEK, 1864

#### 3.8.1. Thalassocynidae RIEDEL, 1994

##### 3.8.1.1. Verbreitung und Ökologie

*Thalassocyon* - als einzige Gattung der Familie - ist meist aus bathyalen, aber auch abyssalen Tiefen (600-3100 m) einiger südlicher Abschnitte des Indo-Westpazifiks gedredged worden, z.B. vor Südafrika (Barnard, 1960), der Ile Amsterdam (Warén & Bouchet, 1990), aus der Tasman See und vor der Nordinsel Neuseelands (Beu, 1969; Colman, 1987; Dell, 1967). Das Substrat ist nur von einer Fundstelle erwähnt und wurde mit Globigerinenschlamm angegeben (Beu, 1969). In das Nahrungsspektrum fallen Polychaeten, deren Reste aus dem Rectum nachgewiesen wurden (Warén & Bouchet, 1990).

##### 3.8.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Gehäusehöhen etwa zwischen 4 und 8 cm (siehe Anmerkung); kurzes bis mäßig hohes, geschultertes Gewinde; relativ große Endwindung, mit hoher, teilweise weiter Apertur, die zu einem langen, anterioren Siphonalausguß ausgezogen ist. Die Skulptur wird von zahlreichen Spiralleisten dominiert; der Kiel, welcher Windungsschulter von -flanke trennt, springt, den Wachstumsschüben des Gehäuses entsprechend,  $\pm$  regelmäßig vor (im Anschluß an Anwachsdrängung) und bildet so mehr oder weniger ausgeprägte, etwa dreieckige, dornenförmige Fortsätze. Periostracum relativ dick und filzig; Farbmuster nicht vorhanden (Literatur: siehe Verbreitung; Abb.66 bei Ficoidea).

Warén und Bouchet (1990) postulierten, daß die morphologischen Unterschiede der *Thalassocyon*-Gehäuse intraspezifische Variation widerspiegeln. Dieser Auffassung wird hier nicht gefolgt, da die Unterschiede geographisch korrelieren, die Radulae sich unterscheiden (Beu, 1969) und der genetische Zusammenhalt einer Art über etwa 17000 km wohl nur über eine planktotrophe Larve möglich wäre. Die Frühontogenese von *Thalassocyon* ist noch unbekannt (s.u.).

Das von den Autoren abgebildete Gehäuse aus Gewässern der Ile Amsterdam unterscheidet sich sowohl von *Thalassocyon bonus* als auch von *T. tui* und wird als eigenständige, bisher unbenannte Art angesehen.

#### *Thalassocyon wareni* sp. nov.

e.p. *Thalassocyon bonus*: Warén & Bouchet, 1990: 84

Typusmaterial: MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE - MD50 sta. DC167; Abb. 135 in Warén & Bouchet, 1990.

Typuslokalität: 38°24'S, 77°29'E - südlich der Ile Amsterdam.

Verbreitung: Nur von Typuslokalität bekannt.

Derivatio nominis: Nach dem Kollegen Anders Warén, Stockholm, Schweden, der die neue Art erstmals dokumentierte.

Differentialdiagnose: Weichkörper nicht beschrieben. Das Gehäuse hat schwächer geschulterte Windungen als *T. tui*, hat ein kürzeres Gewinde als *T. bonus*, zeigt im Gegensatz zu den beiden anderen Arten keine Dornfortsätze als Skulptur und ist bei vergleichbarer Windungszahl deutlich kleiner als *T. tui* (siehe Abb.66).

Anatomie: Übersicht: Das Tier kann sich etwa eine Viertelwindung in das Gehäuse zurückziehen; Fuß ziemlich klein, mit Propodium und kleinem Operculum. Mantelrand mit ausgeprägtem anteriorem Siphonallappen und unauffälliger posteriorer Auströmrinne; sonst einfach. Kopf relativ breit, ohne Nacken; mit zwei langen Fühlern, die weder Augen tragen noch basale Verdickungen zeigen (Riedel, 1994 und weitere Beobachtungen 1998).

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, aus etwa 60 Lamellen (Warén & Bouchet, 1990), spitz zulaufend. Osphradium symmetrisch bipectinat, von etwa halber Kiemenlänge, dem mittleren Abschnitt der Kieme angelagert (Riedel, 1994). Hypobranchialdrüse unauffällig.

Vorderer Nahrungstrakt: Lange, pleurenbolische Proboscis; Buccalmasse klein - entsprechend Radula und Kieferelemente; zwei große einfache Speicheldrüsen, die ihr Sekret über durch den Nervenring ziehende, mit der Ösophaguswand fusionierte Gänge zur Buccalhöhle liefern; Ösophagusdrüse schwammig, mit transversalen Falten und den größten Teil der Leibeshöhle einnehmend (Warén & Bouchet, 1990).

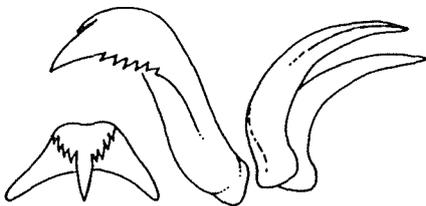


Abb.65: Radulahlreihe von *Thalassocyon tui* (nach Warén & Bouchet, 1990). Ohne Maßstab.

Radula (Barnard, 1960; Beu, 1969; Warén & Bouchet, 1990; Abb.65): Mittelzahn relativ flach, etwa trapezförmig, Basis jedoch geschenkelt; Schneide ziemlich schmal, mit dominantem Hauptdentikel und rechts und links jeweils 2-4 Nebendentikeln. Lateralia deutlich größer als Mittelzähne; lange, spitz zulaufende Schneide, mit 3-8 fach

gezählter Außenseite und einem Dentikel auf der Innenseite; Basis etwas angulat. Marginalia gestreckt sichelförmig und undifferenziert.

Genitaltrakt: Weibchen nicht untersucht. Männchen mit offenem pallialen Gonodukt, der im Penis als Rinne versenkt ist. Penis sehr groß, einfach tentakelförmig; entspringt direkt an der Basis des rechten Kopftentakels (Riedel, 1994).

Nervensystem: Unbekannt.

Barnard (1960) sah *Thalassocyon* in der Verwandtschaft der Ranellidae (= Cymatiidae). Beu (1969) stellte *Thalassocyon* - aufgrund von angeblichen Merkmalsübereinstimmungen der Radulae (diese sind allerdings sehr viel größer zwischen *Thalassocyon* und der Personide *Distorsio*) - zu den Ficidae. Riedel (1994) konstatierte große morphologische Unterschiede zwischen *Ficus* und *Thalassocyon* und definierte die Thalassocynidae. Tatsächlich zeigt *Thalassocyon* sowohl ficide als auch ranellide Merkmale und muß als Stammlinienvertreter diskutiert werden (s.u.).

### 3.8.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Unbekannt. Alle bekannten Gehäuse haben korrodierte Apicis, so daß auch von Protoconchen keine Daten zu gewinnen sind.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Unbekannt.

## 3.8.2. Ficidae MEEK, 1864

### 3.8.2.1. Verbreitung und Ökologie

*Ficus* repräsentiert den einzigen Genus der Familie und ist zirkumtropisch verbreitet (u.a. Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Springsteen & Leobrera, 1986; Wilson, 1993), regional etwa den 30. Breitengrad erreichend - z.B. vor Japan (Habe, 1968) oder Südafrika (Steyn & Lussi, 1998). Die meisten Arten leben auf sandigen bis schlammigen Substraten im Sublitoral, *Ficus eosvilla* im Intertidal Australiens (Wilson, 1993) und *Ficus howelli* bis 800 m Tiefe im Bathyal des West-Atlantiks (Bayer, 1971). Die Tiere bewegen sich mit einem großen Fuß über das Substrat - das Gehäuse von Mantellappen weitgehend eingehüllt (Arakawa & Hayashi, 1972; Bayer, 1971; Simroth, 1896-1907; Wilson, 1993; Wilson & Gillet, 1971) - und sind auf der Suche nach Polychaeten, von denen sie sich wahrscheinlich ernähren (Riedel, 1994).

Manche Arten werden mit weiter geographischer Verbreitung angegeben, z.B. *Ficus subintermedia* im gesamten Indo-West-Pazifik (z.B. Steyn & Lussi, 1998: vor Südafrika; Bosch et al., 1995: vor Oman; Wilson, 1993: vor Australien). Da die Art, wie wohl alle anderen Ficiden auch, keine planktotrophe Larve zur Verbreitung nutzen kann (s.u.), muß angezweifelt werden, daß der Genpool über so große Distanzen spezifisch gehalten werden kann.

### 3.8.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

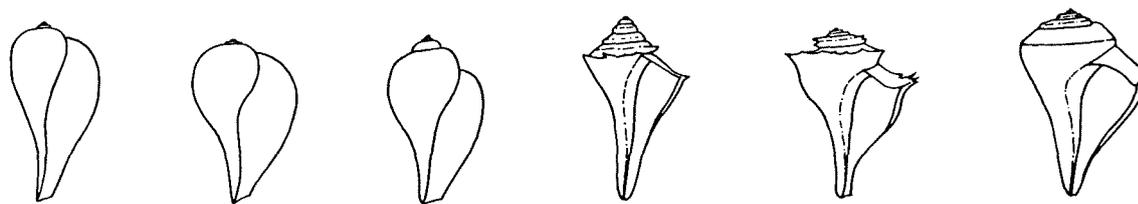


Abb.66: Gehäusetypen rezenter Ficoidea: links drei Ficidae, daneben drei Thalassocynidae - ganz rechts *Thalassocyon wareni* sp. nov. Ohne Maßstab.

**Adultgehäusemorphologie:** Gehäusehöhen zwischen 4 und 13 cm; kurzes bis sehr kurzes Gewinde; entsprechend große Endwindung, mit hoher und weiter bis sehr weiter Apertur, die zu einem breiten und langen, anterioren Siphonalausguß ausgezogen ist (Abb.66). Die Skulptur besteht aus zahlreichen Spiral- und Axialleisten, die ein feines Kästchenmuster zusammensetzen. Varizen nicht vorhanden, jedoch in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen auftretende Anwachsdrängung erkennbar. Periostracum meist dünn; einfache Fleckmuster können die spiralstreifige, beige-weiße Grundfarbe variieren (Literatur: siehe Verbreitung).

**Anatomie: Übersicht:** Fuß relativ groß; Propodium gut entwickelt, mit spitzen anterolateralen Fortsätzen; Metapodium ohne Operculum. Mantelrand lateral verlängert; anterior zu langem Siphonallappen ausgeformt. Kopf relativ klein, mit dünnen, mäßig langen bis langen Tentakeln (Augen auf kleinen basalen Verdickungen); sehr langer Nacken (Arakawa & Hayashi, 1972; Örsted, 1850; Riedel, 1994; Wilson, 1993).

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monoplectinat, relativ groß und spitz zulaufend. Osphradium symmetrisch bipectinat, mäßig groß; deutlich von Kieme abgesetzt, etwas unterhalb von dieser terminierend. Hypobranchialdrüse aus weißlichen Querlamellen oder Wülsten (Riedel, 1994; s.u.)

**Vorderer Nahrungstrakt:** Pleurembolische, sehr lange, wenn retrahiert weit invaginierte Proboscis; Buccalmasse klein bis mäßig groß, mit relativ schwachen Kiefern und vergleichsweise kurzer Radula. Kleine (Warén & Bouchet, 1990) bis mäßig große (Amaudrut, 1898; Thiele, 1929) sphärische, teilweise schlauchförmige Speicheldrüsen (eigene Daten), die vor dem Nervenring liegen; akzessorische Speicheldrüsen nicht vorhanden. Große, braune, etwas angulate Ösophagusdrüse (Riedel, 1994).

**Radula** (Abb.T2/13-15) taeniogloss, kräftig, mit besonders eng aneinanderstehenden Zähnen. Mittelzahn subquadratisch, leicht taillert, mit ein-

facher Basis und symmetrisch multicuspid, breiter und spitzer Schneide (Peile, 1937; Riedel, 1994; Thiele, 1929; Troschel, 1856-63; Warén & Bouchet, 1990; s.u.). Lateralzahn  $\pm$  subquadratisch, so hoch wie und etwas breiter als Mittelzahn, mit sehr breiter, asymmetrisch multicuspid, spitz zulaufender Schneide; Basis distal, mit breitem gelenkförmigen Vorsprung. Marginalzähne sichelförmig; äußere schwächer als innere und undifferenziert; innere undifferenziert bzw. ein- oder zweiseitig mit einigen Dentikeln besetzt.

**Genitaltrakt:** Gonochoristisch, weiblicher Gonodukt bisher jedoch nicht beschrieben. Männchen mit geschlossenem Samengang, der weitgehend in die Körperhöhlenwand integriert ist; Penis in deutlichem Abstand zu rechtem Kopftentakel entspringend; schlank bis breit fingerförmig, terminal verjüngt (Arakawa & Hayashi, 1972; Riedel, 1994; s.u.).

**Nervensystem:** Hoch konzentriert (Bouvier, 1887: "un système nerveux de Rachiglosse"); Cerebral- mit Pleuralganglien weitgehend verschmolzen; Intestinalganglien mit mäßig langen und Pedalganglien mit kurzen Konnektiven zum Cerebropleuralkomplex (Riedel, 1994).

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Ficus variegata* (Abb.67): Diese Art ist anatomisch bisher nicht untersucht worden, und da die Kenntnisse über die Gattung insgesamt relativ gering sind (s.o.), sollen hier einige Daten zugefügt werden.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monoplectinat, mäßig lang, in stumpfem Winkel zulaufend; aus etwa 180 hellbraunen, nach distal dickeren Lamellen zusammengesetzt. Osphradium symmetrisch bipectinat, aus hellbraunen kurzen Lamellen; deutlich von Kieme abgesetzt, etwas schräg zu deren terminalem Drittel liegend. Hypobranchialdrüse nur im breitesten Bereich der Kieme gut ausgebildet; aus unterschiedlich langen, fingerförmigen Wülsten zusammengesetzt.

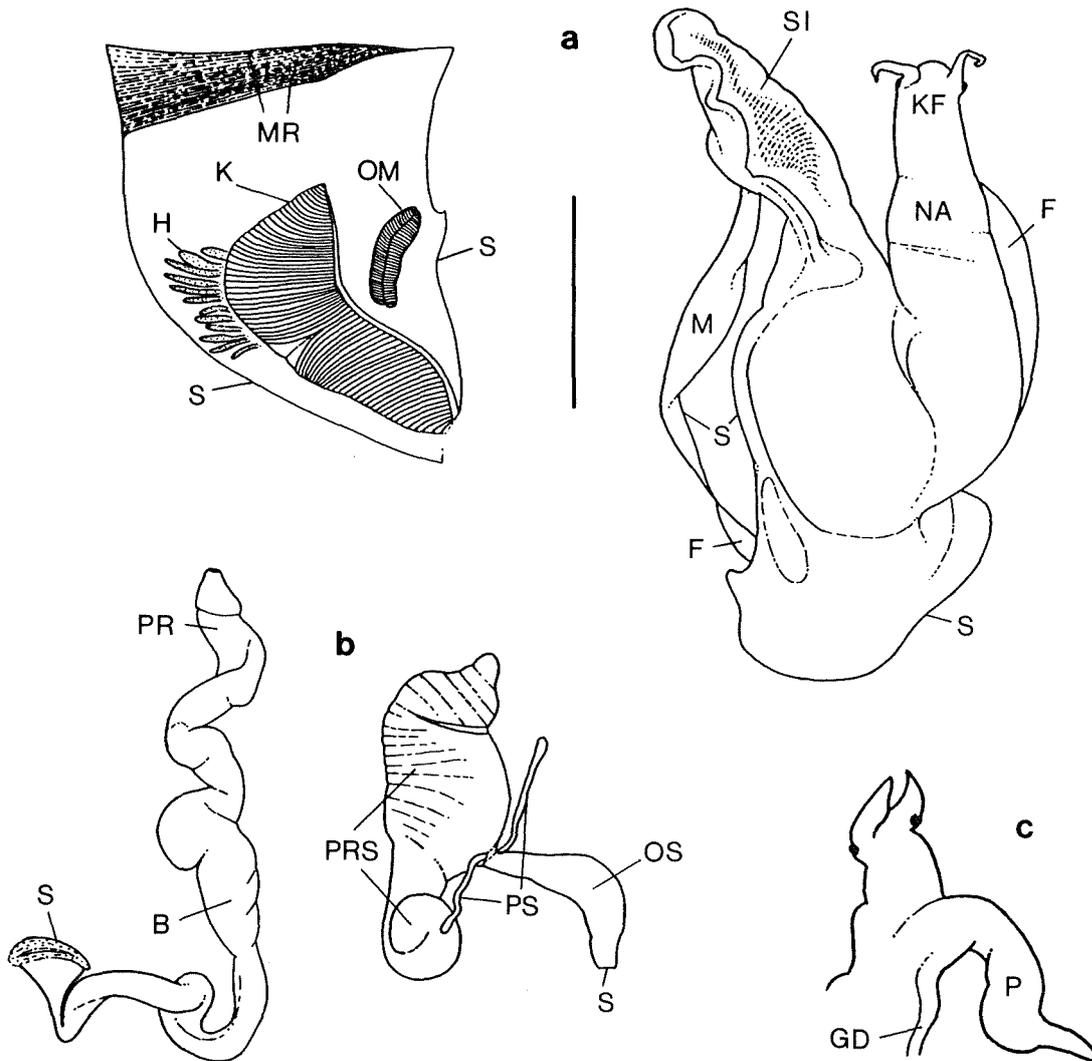


Abb.67: Anatomische Skizzen von *Ficus variegata*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle; abgetrenntes Manteldach daneben liegend; b) vorderer Nahrungstrakt: rechts im Proboscissack; links freiliegend, jedoch eingestülpt und c) anderes Individuum mit Penis. Maßstablinie  $\cong$  2 cm.

**Vorderer Nahrungstrakt:** Proboscis pleurembolisch, sehr lang; im retrahierten Zustand zusammengeknäuelte in muskulösem Sack; Buccalmasse mäßig groß, mit zwei kleinen elastischen Kieferelementen und relativ kurzer Radula; ein Paar schlauchförmige primäre Speicheldrüsen treten als freie Endabschnitte (0.5 mm x 10 mm) der dünnen Drüsengänge an der Basis des Proboscissackes und innerhalb des Nervenringes aus, liegen jedoch anterior zu letzterem; akzessorische Speicheldrüsen fehlen; Ösophagusdrüse kompakt.

Radula (Abb.T2/13-15) aus etwa 60 Querreihen zusammengesetzt (4 mm lang); vergleichsweise kurz, jedoch mit fast 1 mm relativ breit (bei eingeklappten Zähnen). Mittelzahn subquadratisch, etwas tailliert, 0.1 mm hoch und 0.21 mm breit (sowohl Basis als auch Schneide); Basis einfach; Schneide mit spitzem, sehr dominantem Hauptdentikel und links und rechts jeweils 8-9 Neben-

dentikeln. Lateralia gleich hoch wie Mittelzahn, 0.23 mm breit; Schneide so breit wie Basis, läuft sehr spitz zu Hauptdentikel zu, der innen von einem schwachen Dentikel begleitet ist, außen von 7-10, wenig ausgeprägten Nebendentikeln; Basis distal mit geschwungenem Vorsprung, der auf distale Schneide des ontogenetisch nächst jüngeren Lateralzahns übergreift; Lateralzahn außen eingebuchtet, den inneren Marginalzahn umfassend. Marginalia mehr oder weniger sichelförmig, etwa 0.35 mm lang. Innerer Marginalzahn mit winzigem Dentikel auf der Innenseite und scharfkantiger, jedoch ungezählter Außenseite; Basis breit. Äußerer Marginalzahn  $\pm$  undifferenziert, deutlich schmaler als innerer, jedoch mit kräftiger Basis dem Radulaband aufsitzend.

Die extrem kompakte Radula von *Ficus* ist wohl einzigartig unter den taenioglossen Schnecken. Die sehr kräftigen Zähne sitzen so dicht gepackt und ineinander verschachtelt auf dem Radulaband, daß Mittelzahn und Lateralia zusammen eine

funktionelle Einheit bilden, entsprechend den breiten Mittelzähnen mancher Rachiglossa, etwa *Turbinella* (siehe Muri-coidea: Turbinellidae).

**Genitaltrakt:** Bei Weibchen nicht untersucht. Männchen mit geschlossenem Gonodukt, der aus dem Testis heraustretend, schräg über die Leibeshöhlenwand zur Basis des fingerförmigen, im terminalen Abschnitt tentakelartig verjüngten Penis führt. Der Penis entspringt dem rechten Nackenbereich, in deutlichem Abstand zu den Kopftentakeln (Abb. 67c).

**Nervensystem:** Nicht untersucht.

**Sonstiges:** Das retrahierte Tier füllt das Gehäuse bis zum Aperturrand voll aus. Fuß sehr groß; mit epipodialen Lappen und ohne Operculum. Mantelhöhle mäßig lang; Mantelrand mit sehr großem Siphonallappen. Kopf relativ schmal; Augen gut ausgebildet, sitzen auf kleinen basalen Verdickungen der mäßig langen und dünnen Tentakel. Nacken sehr lang und ebenso wie Kopf, Fuß und laterale Mantellappen braunweiß gescheckt (auf hellbeige).

### 3.8.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Die Eikapseln von *Ficus* sind flache, randlich gewellte Scheiben, die zu relativ langen Strängen zusammengefügt werden (Fischer, 1887; Winner, 1985). Untersuchte Kapseln enthielten jeweils 12 (Edwards, 1972) bis 800 Eier (Amio, 1963). Embryogenesen sind bisher nicht untersucht. Die bekannten Protoconche deuten jedoch sämtlich auf nicht-planktotrophe Entwicklung hin (siehe Anmerkung).

Warén und Bouchet (1990) vermuteten, daß ein von ihnen beschriebener *Ficus*-Protoconch mit 2.1 Windungen eine planktotrophe Larvalphase anzeigen könnte. Die möglichen Argumente können zwanglos entkräftet werden. Die von Amio (1963) beschriebene hohe Eizahl kann, ohne Kenntnis der späten Embryogenese, sich anschließende Planktotrophie nicht begründen, da sie sich bei nähereierfressenden oder kannibalistischen Embryonen erst im Laufe der Embryogenese deutlich reduziert. Die Windungszahl des Protoconchs belegt ebenfalls keine planktotrophe Larvalphase, da z.B. Wilson (1985) nähereierfressende Embryonen bei *Cypraea* spp. dokumentierte, die mit bis zu drei Gehäusewindungen kriechend aus der Eikapsel schlüpften (s.o.). Riedel (1994) belegte eine extreme, intraspezifische Größenvariation bei einem *Ficus*-Protoconch mit 2.9 Windungen, die bei Gehäusen planktotropher Veliger nicht dokumentiert ist und wohl auch gar nicht auftreten kann, da im Plankton keine direkte intraspezifische Nahrungskonkurrenz wie in der Eikapsel besteht. Sämtliche bekannten *Ficus*-Protoconche zeigen keine Larvallaken im Übergang zum Juvenilgehäuse. Aus biogeographischer Sicht kann ebenfalls gegen planktotrophe Veliger argumentiert werden: abgelegene Sublitorale, etwa um die Hawaii-Inseln herum, die nur mit einer Larve erreicht werden könnten (oder hypothetisch von einem phylogenetischen Abkömmling einer regionalen abyssalen Art, die

es jedoch nicht gibt; s.o.), sind bisher nicht von Ficiden besiedelt worden (siehe Kay, 1979).

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Nicht bekannt; sehr wahrscheinlich nicht vorhanden.

NEUBESCHREIBUNG eines Protoconches:

*Ficus variegata* (Abb. T9/12): 2.1-2.2 Windungen mit einem Durchmesser von 1.6 mm, davon die erste Windung 0.55 mm. Außer Anwachsstreifung keine Skulptur. Übergang zur Juvenilschale durch allmähliches Einsetzen von Spiralleisten gekennzeichnet. Die Larve war nicht-planktotroph.

## 3.9. Cancellarioidea GRAY, 1853

### 3.9.1. Cancellariidae GRAY, 1853

#### 3.9.1.1. Verbreitung und Ökologie

Cancellariiden sind aus allen Meeren insbesondere im Sublitoral nachgewiesen; einige jedoch auch aus intertidalen, bathyalen oder sogar abyssalen Benthosgemeinschaften - z.B. *Iphinopsis fuscoapicata* bis 2900 m Tiefe (Bouchet & Warén, 1985; siehe Anmerkung). Cancellariinae und Plesiotritoninae haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in den wärmeren Meeren (u.a. Abbott & Dance, 1982; Adam & Knudsen, 1955; Beu & Maxwell, 1987; Bosch et al., 1995; Petit & Harasewych, 1986; Thiele, 1929; Wilson, 1994); Admetinae in den borealen Regionen (u.a. Bouchet & Warén, 1985; Dell, 1990; Graham, 1988; Hain, 1989; Kozloff, 1996; Linse & Brandt, 1998; Oliver, 1982; Powell, 1979). Admetinen leben an ihrer Verbreitungsgrenze zu den wärmeren Meeren sehr viel tiefer als in ihren Kerngebieten - z.B. *Admete viridula* im Intertidal der Arktis, jedoch erst ab 75 m Wassertiefe (bis 1200 m) im Nordost-Atlantik (Bouchet & Warén, 1985; Graham, 1988).

Habitate und Lebensweisen sind kaum untersucht. Das Substrat wird allgemein als sandig oder schlammig angegeben (u.a. Petit & Harasewych, 1990). Garrard (1975) verweist allerdings auf Korallenriffe. Hartsubstratelemente werden zumindest zur Eikapselanheftung benötigt (s.u). *Cancellaria cooperi* wurde sowohl an Fischen (O'Sullivan et al., 1987) als auch an Echinodermen (Buck, 1991) parasitierend angetroffen. Talmadge (1972) berichtete von *C. crawfordiana*, die an Eikapseln von Gastropoden und Cephalopoden saß (siehe Anmerkung). Graham (1988) schrieb in Bezug auf *Admete viridula*: "They are said to eat ophiuroids".

Bouchet und Warén (1985) transferierten die Gattung *Iphinopsis* von den Trichotropidae (s.o.) zu den Cancellariiden. Die von den Autoren beschriebenen Arten sind mit Sicherheit keine Trichotropiden, es wurde jedoch nicht die Typusart untersucht, die sich conchologisch unterscheidet, so

daß offen bleiben muß, ob die Ergebnisse tatsächlich für *Iphinopsis* gelten. Die untersuchten Arten sind möglicherweise auch keine Cancellariiden. Die Autoren begründen die systematische Stellung mit plesiomorphen Merkmalen wie der pleurembolischen Proboscis oder Reduktionsmerkmalen wie dem fehlenden Operculum und der fehlenden Radula. Abgeleitete Merkmale wie das riesige Osphradium, welches sonst von Cancellariiden nicht bekannt ist, werden nicht diskutiert.

### 3.9.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

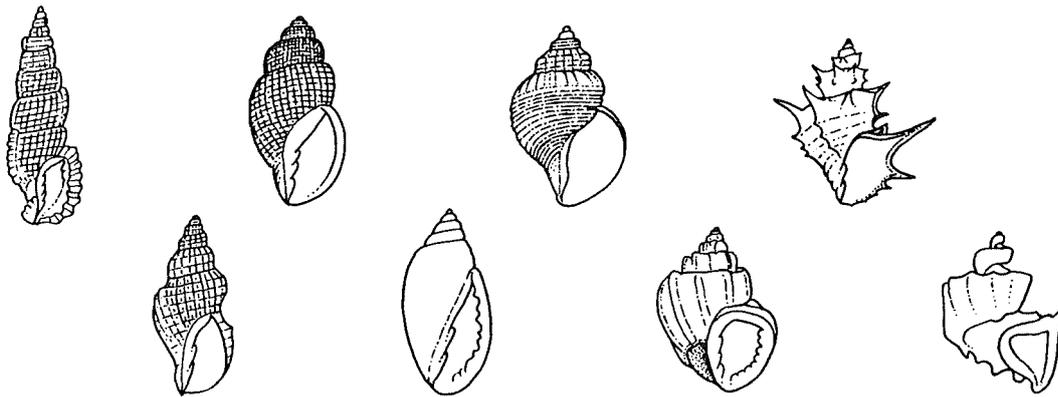


Abb. 68: Gehäusetypen rezenter Cancellarioidea. Ohne Maßstab.

**Adultgehäusemorphologie:** Trichotropid bis nasariform (Abb. 68); Gehäusehöhen zwischen 4 mm - z.B. *Gergovia haswelli* (in Wilson, 1994) - und 7 cm: *Cancellaria cooperi* (in Abbott & Dance, 1982), die der meisten Arten zwischen 1 und 4 cm.

**Cancellariinae:** gedrunken bis hoch eiförmig, teilweise scalariform; mehr oder weniger geschulterte Windungen mit tiefen Suturen; Apertur mit kurzem Siphonalausguß, Innenlippe meist mit Kallus und einigen Columellarfalten, Außenlippe gezähntelt oder einfach; Skulptur in der Regel aus Spirallirae, oftmals zusätzliche, ortho- bis proskline Axialrippen; teilweise Stacheln.

**Admetinae:** ähnlich Cancellariinae, jedoch weitgehend ohne Columellarfalten, Schulterung der Windungen und Suturen meist weniger ausgeprägt; keine scalaren Formen.

**Plesiotritoninae:** schlanke, meist hochturm-förmige Gehäuse; ungeschulterte Windungen mit ausgeprägten Varizen; proso- bis leicht opisthokline Axialrippen von zahlreichen Spirallirae gekreuzt; Apertur vergleichsweise kleiner als bei Cancellariinae und Admetinae; dicklippig, mit oder ohne Columellarfalten bzw. Außenlippenzähne; siphonostom - anteriorer Siphonalausguß meist kräftiger ausgeprägt als bei Cancellariinae und Admetinae, posteriore Siphonalkerbe teilweise vorhanden (siehe Anmerkung).

**Periostracum** teilweise dick, aber undifferenziert; Gehäusefarbe oft zu einfachen Streifen-

Die Ökologie der Cancellariiden ist noch weitgehend unbekannt. Die in wenigen Fällen beobachtete saugende Aufnahme von Flüssigkeiten korreliert mit dem spezialisierten Nahrungstrakt, der von einigen Arten der drei Unterfamilien nachgewiesen wurde (s.u.), so daß diese Ernährungsweise - an welchen Tieren auch immer - wohl für die Cancellariidae insgesamt angenommen werden kann.

mustern differenziert; Geschlechtsdimorphismus nicht bekannt (Literatur: siehe Verbreitung).

Die plesiotritonine Gattung *Tritonoharpa* zeigt eine erstaunliche morphologische Übereinstimmung mit der Cassoidee *Bursa condita* (s.o.).

**Anatomie: Übersicht:** Fuß relativ klein, kaum größer als Gehäuseapertur; vorne und hinten abgestutzt oder hinten verlängert; Propodium entwickelt; Metapodium ohne Operculum. Mantelrand papillös, mit kleinem bis mäßig großem Siphonallappen; Ausströmfalte nicht ausgeprägt. Kopf breit bei *Olssonella*, mäßig breit bei *Cancellaria* und *Solatia* - relativ schmal und mit ausgeprägtem Nacken bei *Tritonoharpa*; meist kurze Schnauze; Tentakel mäßig lang bis sehr lang, teilweise bifid, mit großen basalen Verdickungen, auf denen die Augen sitzen. Fuß und Kopfbereich einfarbig (Beu & Maxwell, 1987; Harasewych & Petit, 1982, 1984, 1986; eigene Beobachtungen).

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monoplectinat; mäßig lang bis lang und relativ schmal, terminal mehr oder weniger gerundet; aus  $\pm$  dreieckigen Lamellen zusammengesetzt. Osphradium biplectinat, ein Drittel bis die Hälfte der Kiemenlänge; am vorderen Abschnitt der Kieme liegend - relativ eng an der Kieme bei *Admete* und *Olssonella*, deutlich abgesetzt bei *Cancellaria* und *Solatia*. Hypobranchialdrüse aus gut entwickelten transversalen Falten, die auf ganzer Kiemenlänge

ausgeprägt sind (Harasewych & Petit, 1982, 1984, 1986; eigene Beobachtungen).

Vorderer Nahrungstrakt: Pleurembolische Proboscis; vergleichsweise kurz bei Admetinae, mäßig lang bei Cancellariinae; Buccalmasse klein, wenn die Radula fehlt - sonst groß; Kiefer nicht nachgewiesen. Zwei Paar sehr langgestreckte Speicheldrüsen, die in der Buccalhöhle, bzw. direkt an der Mundöffnung münden - die Drüsengänge verlaufen außerhalb des Nervenringes. Leiblein-Ventil direkt unterhalb der Buccalmasse; Ösophagusdrüse (siehe Anmerkung) unauffällig, als drüsige Verdickung des ösophagealen Abschnittes zwischen Leiblein-Ventil und Nervenring (Amaudrut, 1898; Bouvier, 1887; Harasewych & Petit, 1982, 1984, 1986; Kantor, 1996; Ponder, 1973a; eigene Beobachtungen).

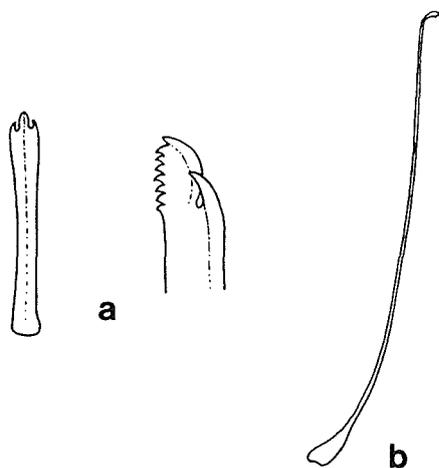


Abb.69: Radulazähne von a) *Plesiotriton vivus* mit Vergrößerungsausschnitt der Schneide (nach Beu & Maxwell, 1987) und b) *Cancellaria cancellata* (nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

Radula (Abb.69), wenn vorhanden, nematogloss (Beu & Maxwell, 1987; Bouvier, 1887; Hain, 1989; Harasewych & Petit, 1982, 1984; Oliver, 1982; Olsson, 1970; Schrepf & Richmond, 1983; Thiele, 1929): Zähne uniserial angeordnet, lückenlos aufeinanderfolgend; breiter- (Plesiotritoniae) bis fadenförmig (Cancellariinae und Admetinae); dorsal leicht konkav, zur Rinne ausgeformt; terminal meist zum Dreizack ausdifferenziert, wobei die mittlere Zacke dominiert und mit Dentikeln besetzt sein kann.

Die Lage einer Ösophagusdrüse vor dem Nervenring, im Kontext des buccal liegenden Leiblein-Ventils, wird von einigen Autoren (u.a. Kantor, 1996; Taylor & Morris, 1988) korreliert, um eine besondere evolutive Verlängerung des mittleren ösophagealen Abschnittes anzunehmen (vergl. Muricoidea und Gesamtanalyse). Es gibt bisher jedoch keinerlei Beleg, daß die drüsigen Verdickungen der Cancellarioidea der kompakten Ösophagusdrüse bzw. der Leiblein'schen Drüse anderer höherer Caenogastropoda

homolog ist. Vergleichbar den Calyptraeoiden (s.o.), bei denen ein Verlust der Ösophagusdrüse mit Nahrungsspezialisierung korreliert, könnte auch hier der Ösophagus anders organisiert sein.

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; Uterus ± wurstförmig; Receptaculum seminis zwischen kurzer Eiweißdrüse und langer Kapseldrüse; terminale, angulat sackförmige Bursa copulatrix. Postvisceraler, männlicher Gonodukt größtenteils geschlossen - schlaufige Prostata mit Schlitzöffnung; Penis dick tentakelförmig, teilweise lateral abgeflacht, direkt an der Basis des rechten Kopftentakels entspringend (Harasewych & Petit, 1982, 1984, 1986; eigene Beobachtungen).

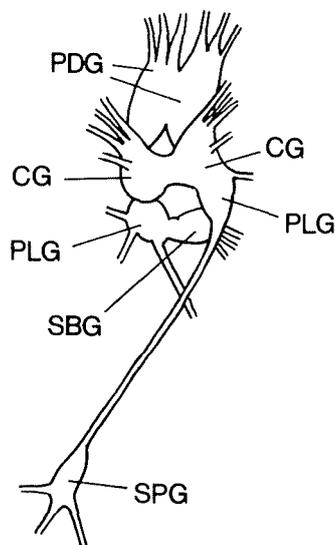


Abb.70: Zentralnervensystem von *Cancellaria cancellata*. (nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Die einzigen dokumentierten Daten stammen von *Cancellaria cancellata* (Bouvier, 1887 - Beschreibungen jedoch auch bei Harasewych & Petit, 1982, 1984, 1986). Cerebralganglien mit sehr breiter, kurzer Kommissur miteinander verbunden; Pleuralganglien direkt angelagert; Subintestinalganglion vollkommen an linkes Pleuralganglion herangerückt; Supraintestinalganglion mit relativ langem Konnektiv abgesetzt; Pedalganglien lang eiförmig, direkt aneinandergelagert und über sehr kurze Konnektive mit Cerebropleuralkomplex verbunden (Abb.70).

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Solatia cf. piscatoria* (Abb.71) - Kurznotiz: Das zur Verfügung stehende Exemplar war schlecht fixiert, so daß nur Teile des Vorderkörpers untersucht werden konnten, deren Anatomie hier stichwortartig zusammengefaßt wird. Der Weichkörper

wurde einem Gehäuse von 1.5 cm Höhe entnommen.

Fuß relativ klein und ohne Operculum; Kieme monopectinat, terminal abgestutzt, Kiemenstamm unter den Lamellen; Osphradium bipectinat, direkt am Mantelrand und deutlich abgesetzt von Kieme liegend - etwa ein Drittel der Kiemenlänge; Hypobranchialdrüse aus undeutlich entwickelten Querslamellen; Kopf mit Schnauze und sehr langen Fühlern, die direkt nebeneinander entspringen und auf deren dicken und hohen Basen rudimentäre Augen liegen; Proboscis pleurembolisch, muskulös, mäßig lang; Penis den Kopftentakeln sehr ähnlich, jedoch etwas kürzer und ohne basale Verdickung, fast median entspringend und mit geschlossenem Samengang.

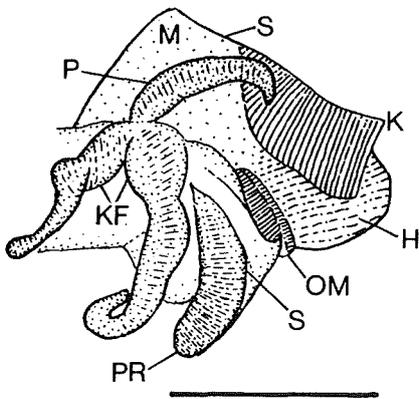


Abb.71: Anatomische Übersichtsskizze von *Solatia cf. piscatoria*; fehlende Teile nicht konserviert; Schnauze aufgeschnitten, um die Proboscis sichtbar zu machen. Maßstablinie  $\cong$  5 mm.

### 3.9.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

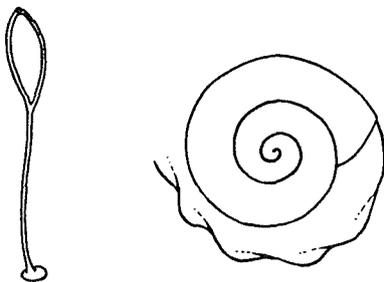


Abb.72: Eikapsel und Protoconch von *Cancellaria cooperi* (nach Pawlik et al., 1988). Ohne Maßstab.

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Der Laich besteht aus mehreren, isoliert angehefteten, lang gestielten,  $\pm$  linsenförmigen Eikapseln (Kilburn & Rippey, 1982; Knudsen, 1950; Pawlik et al., 1988; Smith et al., 1989; siehe Anmerkung). Die gestielte

Eikapsel von *Cancellaria cooperi* wurde mit durchschnittlich 8 cm Höhe angegeben (also länger als das Gehäuse des Muttertieres), wobei der eigentliche Eibehälter immerhin 3 x 1 cm Durchmesser (Pawlik et al., 1988; Abb.72). *C. granosa* produzierte Eikapseln von 3.5 cm Höhe, wovon der Stiel etwa die Hälfte ausmachte. Aus Kapseln dieser Art sollen etwa 10-15 Embryonen schlüpfen, die dann umgehend metamorphosieren (Smith et al., 1989).

Es liegt nur eine embryogenetische Studie vor und zwar über *Cancellaria cooperi* (Pawlik et al., 1988). Geschätzte 4000-5000 Eier pro Kapsel entwickelten sich sämtlich zu bilobaten, operculaten, planktotrophen Veligern. Die entsprechenden Embryonalgehäuse durchmaßen 0.28 mm und waren mit relativ ungeordneten Reihen feiner Tuberkel skulpturiert. Die initialen Windungen zweier *Tritonoharpa*-Arten durchmessen etwa 0.27 mm (Harasewych et al., 1992; s.u.).

Die Grenze zwischen nicht-planktotropher (nur Embryonalgehäuse) und planktotropher Entwicklung (zusätzlich Larvalgehäuse) ist schwer zu ziehen, da korrelierbare Grundlagen weitgehend fehlen (siehe Anmerkungen). Holokapsuläre Entwicklung zeigt der Protoconch von *Admete viridula* an (in Harasewych & Petit, 1986), der bei 1.3 Windungen 0.7 mm durchmißt und mit schwach ausgeprägter Spiralstreifung skulpturiert ist.

Thorson (1944) und nachfolgend Bouchet und Warén (1985) bildeten die vermeintliche Eikapsel - ohne Stiel, aber mit Sockel - von *Admete viridula* ab. Die Merkmale extrahierter Embryonalschalen stimmen jedoch nicht mit dem von Harasewych und Petit (1986) für die gleiche Art dokumentierten Protoconch überein, so daß die Zuordnung des Geleges offen bleiben muß.

Bouchet und Warén (1985) bildeten den - nicht-planktotrophe Entwicklung anzeigenden - Protoconch von *Olssonella minima* mit kräftiger Skulptur ab, wie sie sonst von Cancellarioidea nicht bekannt ist, jedoch sehr ähnlich von manchen Turriden (Conoidea, s.u.). Der Turriden-Verwandtschaft spricht auch der von den Autoren abgebildete Teleoconch nicht entgegen. Anatomische Belege wurden nicht geliefert.

Die skulpturelle Armut der cancellariiden Protoconche, im Einklang mit fehlenden Studien der Frühontogenese (eine Ausnahme; s.o.), erschwert die entsprechende Interpretation gewaltig. Garrard (1975) beschrieb (ohne Abbildungen) in seiner umfassenden Revision der australischen Cancellariidae zahlreiche Protoconche von 1.5 bis 2.5 Windungen als "smooth and shining", unabhängig von der Windungszahl teilweise mit abruptem Übergang, jedoch mehrheitlich mit graduellem Übergang zum Juvenilgehäuse. Letzteres muß, analog zu anderen, besser untersuchten Schnecken-Taxa, als Indikation für nicht-planktotrophe Entwicklung angesehen werden. Ein abrupter Übergang kann sowohl semiplanktische als auch planktotrophe Entwicklung widerspiegeln (bei entsprechender Windungszahl). Ein gutes Indiz für letzteres wäre ein Larvalhaken, der jedoch bisher von keiner Art beschrieben wurde, oder eine kleine Embryonalschale (entspreche erster Windung). Die meisten bekannten Durchmesser der initialen Gehäusewindungen (z.B. bei Garrard, 1975 nicht angegeben) liegen jedoch bei 0.4 mm,

was schon relativ groß ist, oder darüber (also eher keine planktotrophe Phase im Anschluß). Intraspezifische Variationsbeuten der Protoconchwindungszahl im Bereich von 1.3 bis 2 Windungen, wie etwa bei *Cancellaria boucheti* (in Petit & Harasewych, 1986) deuten klar auf nicht-planktotrophe Entwicklung. Der bisher nicht erfolgte Nachweis cancellarider Larven in Planktonfängen (siehe Bandel et al., 1997 und dort aufgeführte Literatur) ist ein weiteres Indiz dafür, daß planktotrophe Veliger die große Ausnahme sein könnten. Der Nachweis eines planktotrophen Veligers bei *Cancellaria cooperi* (s.u.) zeigt, daß diese frühontogenetische Ernährungsstrategie überhaupt bei den Cancellarioidea verwirklicht ist. Das kleine Velum der entsprechenden Larve impliziert jedoch eine geringe Anpassung an die planktonische Phase.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Die Frühontogenese der Cancellarioidea ist sehr wahrscheinlich durch den weitgehenden Ausfall einer planktotrophen Phase charakterisiert. Die einzige Beobachtung einer frei schwimmenden Larve stammt von Pawlik und Kollegen (1988). Der frisch geschlüpfte, bilobate Veliger von *Cancellaria cooperi* vergrößerte bzw. veränderte sein Velum im Laufe der freien Larvalphase kaum. Die Veliger konnten teilweise 3-4 Wochen gehältert werden und starben vor der Metamorphose. Der Protoconch (siehe Abb.72) von *C. cooperi* besteht aus 2.8 Windungen (1.8 Larvalwindungen), die etwa 1.1 mm durchmessen. Planktotrophie zeigen wahrscheinlich auch die Protoconche (in Harasewych et al., 1992) von *Tritonoharpa leali* (3 Windungen, 1 mm Durchmesser, etwa 1.2 mm hoch) und *T. lanceolata* an (2.7 Windungen, 0.9 mm Durchmesser, etwa 1 mm hoch). Beide Protoconche sind skulpturlos und zeigen einen abrupten Übergang zum Juvenilgehäuse.

NEUBESCHREIBUNG eines Protoconches:

*Solatia cf. piscatoria* (Abb.T9/13): 2.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.95 mm, davon die erste Windung 0.4 mm. Höhe etwa wie Durchmesser. Anfangskappe mit winzigen Tuberkeln von 1.5 µm Durchmesser skulpturiert. Gegen Ende der ersten Windung setzt Anwachsstreifung ein, die sich vor dem Einsetzen der Juvenilshale drängt; sonst keine Ornamentierung. Apertur leicht geschwungen, Larvalhaken jedoch nicht vorhanden. Die Larve war wahrscheinlich nicht-planktotroph, aber möglicherweise semi-planktisch.

### 3.10. Conoidea RAFINESQUE, 1815

Die modernste, von Taylor et al. (1993) vorgeschlagene Klassifikation, wird hier nicht als Leitfaden benutzt, da sie fast ausschließlich auf Merkmalen des vorderen Nahrungstraktes basiert und offensichtlich gut begründete Taxa auseinander-

reißt. Der herkömmlichen, sicherlich unzureichenden Klassifikation der Conoidea, einer Gliederung in drei Familien (z.B. Ponder & Warén, 1988), wird hier gegenüber einem chaotisierenden, neuen System Vorrang gegeben (vergl. Kapitel "Phylogenetische Hypothesen").

#### 3.10.1. Conidae FLEMING, 1822

Die Klassifikation dieser Familie ist sehr unbefriedigend, und die entsprechenden Taxonomen sind von einem Konsens weit entfernt. Einer der bekanntesten Spezialisten, Alan Kohn (u.a. in Röckel et al., 1995), betrachtet die rezenten Conidae als bigenerisch, mit der Gattung *Conus*, die etwa 500 Arten umfaßt und dem monospezifischen Genus *Conorbis*. Vaught (1989) listete 43 rezente Untergattungen von *Conus* auf, deren Merkmalskonsistenz jedoch nicht belegt ist. Das gleiche gilt z.B. für die Klassifikation von da Motta (1991), der die Conidae in 8 Gattungen untergliederte und dazu lediglich morphologische Ähnlichkeiten der Teleconche benutzte. 500 Arten sind sicherlich das Ergebnis von mehr als einem Radiationsereignis, so daß Gruppen potentiell zu höheren Taxa zusammengefaßt werden können. Da jedoch offensichtlich der Königsweg noch nicht gefunden wurde, scheint es sinnvoll im folgenden lediglich den Term *Conus* s.l. zu verwenden.

##### 3.10.1.1. Verbreitung und Ökologie

Coniden sind typische Bewohner der tropischen Meere - auch brackischer Bereiche (eigene Beobachtungen) - mit gewissem Schwerpunkt im Indo-Westpazifik. Einige Arten dringen in gemäßigtere Regionen vor, jedoch nicht nördlicher bzw. südlicher als jeweils bis zum 35. Breitengrad, etwa in japanische, südaustralische oder nordneuseeländische Gewässer (u.v.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Cernohorsky, 1964; Habe, 1968; Hinton, 1972; Kay, 1979; Keen, 1971; Kohn, 1963, 1964, 1966, 1968, 1975, 1978, 1981, 1986, 1988; Kohn & Perron, 1994; Kohn & Robertson, 1966; Maes, 1967; Marsh & Rippingale, 1964; Marshall, 1981; Powell, 1979; Röckel et al., 1995; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Walls, 1979; Wells et al., 1990; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen).

Die meisten Arten leben sowohl im Intertidal als auch im flacheren Sublitoral, einige im tieferen Sublitoral oder im Bathyal - z.B. *Conus howelli* bis 800 m (in Crozier, 1966: *C. raoulensis*). *Conorbis coromandelicus* ist aus 70 bis 400 m Wassertiefe nachgewiesen (Röckel et al., 1995). Die Coniden der gemäßigteren Regionen leben durchschnittlich tiefer als ihre tropischen Pendanten. Viele Arten sind

relativ substratunabhängig und u.a. auf Riffplattformen, im Korallenschutt oder epibenthisch in der Lagune zu finden. Auch sehr unterschiedliche Wasserenergien werden toleriert (Bandel & Wedler, 1987). Einige Arten leben endobenthisch - z.B. *C. cumingii* in siltigem Sand (Röckel et al., 1995). Bathyale Coniden wurden auch von schlammigen Böden gedredged (den küstenfernen Sedimentationsbedingungen entsprechend).

Coniden sind Jäger und erbeuten ihre Nahrung mit Hilfe einer spezialisierten Radula (s.u.), deren Zähne einer Harpune ähneln und der Injektion von Gift dienen (siehe Anmerkung). Jeweils ein Radulazahn ragt aus der Proboscis heraus (siehe Wilson, 1994: 312), die ihn in das Gewebe der Beute stößt. Im Nahrungsspektrum spielen polychaete Taxa die Hauptrolle (James, 1980; Lim, 1969; Marsh, 1971; Nybakken, 1979, 1990; Röckel et al., 1995; Taylor, 1978, 1984a, 1986). Es werden jedoch auch Mollusken (u.a. kongenerische Arten), Echinodermen oder Crustaceen überwältigt. Einige Arten sind in der Lage, mit ihrem Gift Fische zu töten. Das Nahrungsspektrum ist oftmals relativ unspezifisch: z.B. verschlingt *C. californicus* Gastropoden, Bivalven, Cephalopoden, Polychaeten, Amphipoden und Fische (Kohn, 1966). Letztere können jedoch von nur relativ wenigen *Comus* spp. erbeutet werden.

Unter den Freßfeinden der Conidae befinden sich, neben kongenerischen Arten, Naticiden oder

Arten der Gattung *Cymatium* (siehe Cassoidea) insbesondere decapode Krebse. Die Gehäuseform der Coniden erschwert den Zugriff mit der Krebsschere, jedoch können z.B. gonodactyloide Decapoda ihren spezialisierten Dactylus benutzen, um selbst in dicke Schalen Löcher zu schlagen (Geary et al., 1991; Kohn, 1992).

Die Gifte der Coniden sind womöglich artspezifisch, da entsprechend unterschiedliche Zusammensetzungen nachgewiesen wurden. In den Hauptbestandteilen bestehen jedoch Gemeinsamkeiten: sie blockieren die Übertragung der Nervensignale auf die Muskeln. Ihre spezifischen Komponenten könnten medizinische Relevanz erhalten, etwa in der Schmerztherapie (Terlau, 1996). Unangenehme Folgen kann das ungefilterte Gift, speziell der fischfressenden Arten haben: Wilson (1994) berichtete von insgesamt 16 toten *Homo sapiens*, die Opfer von *Comus* s.l. wurden (Dunkelziffer wahrscheinlich sehr hoch).

Gerade die giftigsten Coniden sind wahrscheinlich bezüglich potentieller Räuber erhöht gefährdet, da sie ihre große Beute (insbesondere Fische) am Stück verschlingen und dieser Vorgang, aufgrund von notwendigen Verdauungsvorgängen im vorderen Ösophagus, wohl Tage dauern kann. Während der Schlingphase muß deshalb der Vorderkörper des Tieres weitgehend exponiert bleiben, d.h., bei feindlicher Attacke kann sich die Schnecke mit ihrem vollgestopften Ösophagus kaum in ihr Gehäuse zurückziehen. Die Selektion scheint allerdings bereits zu wirken, da die Gehäuseaperturen der Fischräuber deutlich breiter sind als die anderer Coniden.

### 3.10.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

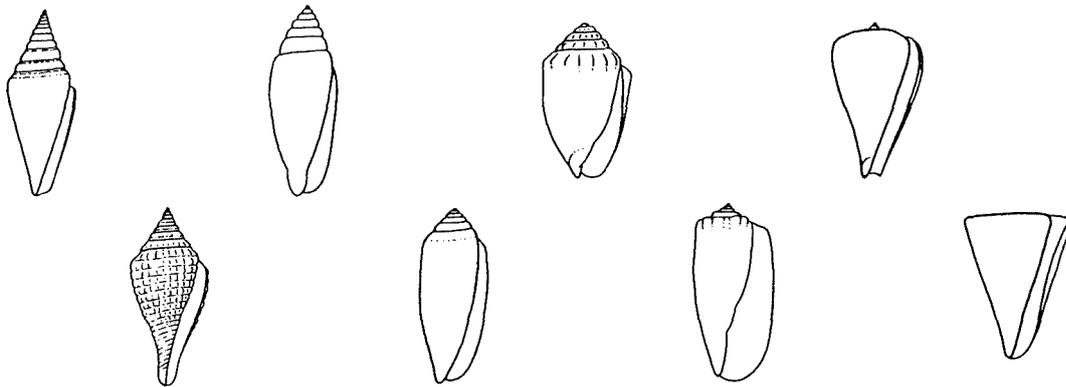


Abb. 73: Gehäusetypen rezenter Conidae. Ohne Maßstab.

**Adultgehäusemorphologie:** Gehäusehöhen zwischen 8 mm - z.B. *Comus biraghii* (in Bosch et al., 1995) - und 22 cm - z.B. *C. leopardus* (in Wilson, 1994); die meisten Arten liegen zwischen 3 und 8 cm. Gehäuseform: nomen est omen - einige Arten ovoid-mitriform (Abb. 73); Endwindung  $\pm$  stumpf kegelförmig, mit der Spitze nach unten (= anterior), teilweise bauchig; Gewinde in der Regel geschultert und kurz bis mäßig hoch, teilweise ziemlich hoch,

das Gehäuse dann wie ein Doppelkegel (z.B. *C. excelsus*). Apertur lang und schmal, der Endwindungshöhe etwa entsprechend; am posterioren Ende mehr oder weniger eingebuchtet, anterior ausgeschnitten (Siphonalausgänge); bei fischfressenden Arten (z.B. *C. geographus*) Apertur deutlich weiter. Skulpturelemente der Endwindung gewöhnlich auf feine Spiralstriae oder -lirae beschränkt, bei einigen Arten etwas kräftiger, rippig oder knotig

ausgeprägt. Außenschale der Flachwasserarten oftmals sehr dick, die Columella meist dünnchalig (reduziert); Farbmuster sehr ausgeprägt und intraspezifisch variabel (siehe Anmerkung); Periostracum mäßig dick bis ziemlich dick, teilweise borstig (Literatur: siehe Verbreitung).

Da es bisher keine entsprechenden molekulargenetischen Untersuchungen gibt, ist nicht auszuschließen, daß die angebliche intraspezifische Variabilität von Farbmustern auch interspezifisch sein könnte. Die Farbmuster sind bei einigen Arten von braunem Periostracum überdeckt und können also keine spezifische Außenwirkung zeigen. Farbmuster sind möglicherweise ein zwangsläufiges Abbild von Ernährungsphysiologien. Es ist wahrscheinlich weniger ein spezifisches Beutespektrum, das den Metabolismus entsprechend beeinflussen könnte, als möglicherweise vielmehr die Entsorgung der eigenen spezifischen Gifte, die mit dem Fressen der Beute aufgenommen werden und z.B. über den Mantel ausgeschieden werden könnten.

Anatomie: Übersicht: Fuß muskulös, vorne abgestutzt, hinten gerundet; Propodium kaum entwickelt; Metapodium mit kleinem, hornigem Operculum, welches nur bei *Conorbis* fehlt (Thiele, 1929). Mantelhöhle lang, jedoch flach; vorderer Mantelrand zu großem Siphonalrohr formbar, ansonsten undifferenziert und dünn. Kopf mäßig breit, mit Schnauze und abgesetztem Nacken. Kopftentakel oftmals maximal lateral angesetzt, in keinem Fall direkt nebeneinander; größtenteils oder ausschließlich aus verdickten, langen Basen bestehend; Augen deshalb gestielt. Fuß und Siphonalrohr

häufig gemustert (siehe z.B. Röckel et al., 1995), untergeordnet auch der Kopfbereich.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, abgewinkelt, sehr lang und spitz zulaufend. Osphradium bipectinat, groß, terminal gerundet, am mittleren bis anterioren Bereich der Kieme liegend (Bouvier, 1887; eigene Beobachtungen); Lamellen dick, mit schlaufiger, epithelialer Mikrostruktur (Taylor & Miller, 1989). Hypobranchialdrüse unauffällig.

Vorderer Nahrungstrakt: Lange, intraembolische Proboscis (u.a. Miller, 1989); Buccalhöhle zu schmaler Röhre umgebildet; mit dem Radulaband auch die entsprechende Buccalmasse reduziert - Kiefer ebenfalls nicht vorhanden. Radulasack mehr oder weniger T-förmig, in langen Bildungs- und Lagerungs- und etwas kürzeren Munitionierungsabschnitt gegliedert - in letzteren mündet der Gang (durch den Nervenring verlaufend) der wurst- bis nierenförmigen, großen Giftdrüse (wahrscheinlich der Ösophagusdrüse homolog; siehe z.B. Kantor, 1996) (Amaudrut, 1898; Bouvier, 1887; Greene & Kohn, 1989; Risbec, 1955; Wilson & Gillet, 1971; eigene Beobachtungen). Ein Paar mäßig große, eng zusammengelagerte, traubige, primäre Speicheldrüsen, mit Drüsengängen, die nicht durch den Nervenring verlaufen (Amaudrut, 1898; Bouvier, 1887; eigene Beobachtungen). Unpaare, schlauchförmige, akzesorische Speicheldrüse teilweise vorhanden (Amaudrut, 1898), deren Sekret direkt zur Mundöffnung geführt wird (Schultz, 1983).

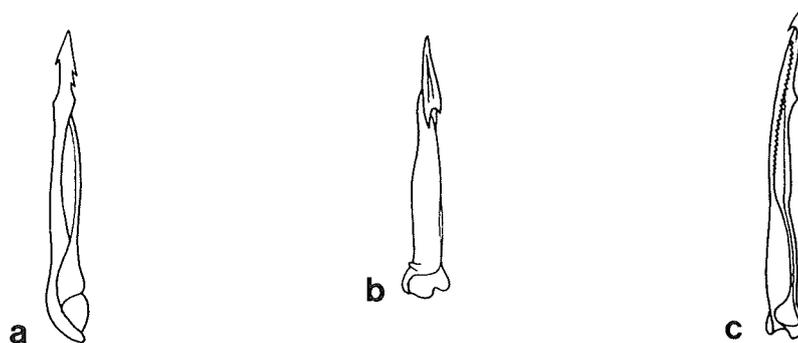


Abb. 74: Radulazähne von a) *Conorbis coromandelicus* (nach Thiele, 1929); b) *Conus ermineus* (nach Bandel, 1984; *C. testudinarius*) und c) *Conus pulcher* (nach Nybakken, 1990). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Radula (Abb. 74 und T3/1,2) ohne Basalmembran; nur zwei,  $\pm$  harpunenförmige, durch Einrollung hohle Marginalzähne pro Querreihe erhalten, die jedoch einzeln nacheinander eingesetzt werden (u.a. Bandel, 1977, 1984; Barnard, 1958; Kohn, 1972; Kosuge & Suzuki, 1969; Thiele, 1929; Tucker & McLean, 1993; Warmke, 1960; s.u.). Charakteristika sind Länge, Durchmesser, Zahl der Widerhaken und Differenzierung von Schneide und Basis. Radulazähne eines *C.*

*textile* (Gehäusehöhe: 5 cm) erreichen 14 mm Länge, die von *C. chaldaeus* (Gehäusehöhe: 2.8 cm) nur 0.2 mm (James, 1980). Oftmals treten ontogenetische Änderungen der Parameter auf (Nybakken, 1990). Die Korrelation von Radulamerkmale mit Beuteschemata ist nur bedingt möglich (James, 1980; Nybakken, 1990). Ein großer, dritter Widerhaken scheint charakteristisch für die Radulazähne der Fischjäger zu sein.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; weiblicher Genitaltrakt allerdings nicht dokumentiert, vom männlichen Pedant nur der Penis: lateral abgeplattet, mehr oder weniger fingerförmig; mit oder ohne terminale, tentakelförmige Spitze (Costa, 1994; eigene Beobachtungen); Samengang geschlossen (Costa (1994) beschrieb bei *C. pusio* eine ventrale Furche, allerdings ohne diese zu diagnostizieren). Der Penis entspringt in deutlichem Abstand zum Kopfbereich.

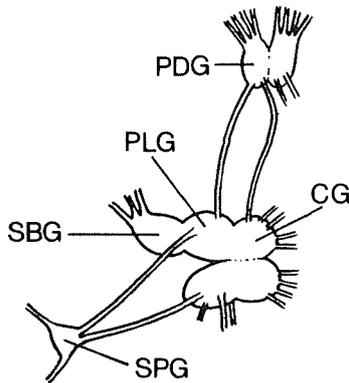


Abb.75: Zentralnervensystem von *Conus virgo* (nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Cerebropleuralkomplex zwar mit deutlichen Verschmelzungen (außer zwischen den Pleuralganglien), jedoch Gliederung in vier sphärische Ganglien noch erkennbar. Subintestinalganglion in rechte Seite des Cerebropleuralkomplexes einbezogen; Suprintestinalganglion und Pedalganglien jeweils mit mittellangen Konnektiven abgesetzt; Pedalganglien ovoid und ohne Kommissur aneinanderliegend (Bouvier, 1887; Risbec, 1955).

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Conus striatus* (Abb.76): Die externe Beschreibung basiert auf einem Individuum, das einem Gehäuse von 6 cm Länge entnommen wurde; der vordere Nahrungstrakt entstammt einem zweiten Individuum mit 8 cm langem Gehäuse.

Mantelhöhlenorgane: Kieme mit hellbraunen Lamellen, monopectinat, sehr lang, terminal spitz; anfangs transversal verlaufend, nach 2/5 ihrer Länge um etwa 70° nach anterior abknickend. Osphradium mit dunkelbraunen Lamellen, bipectinat, terminal gerundet, etwa halb so lang wie die Kieme, direkt vor dem Kiemenknick liegend, doch deutlich unterhalb der Kiemenspitze endend. Hypobranchialdrüse kaum ausgeprägt.

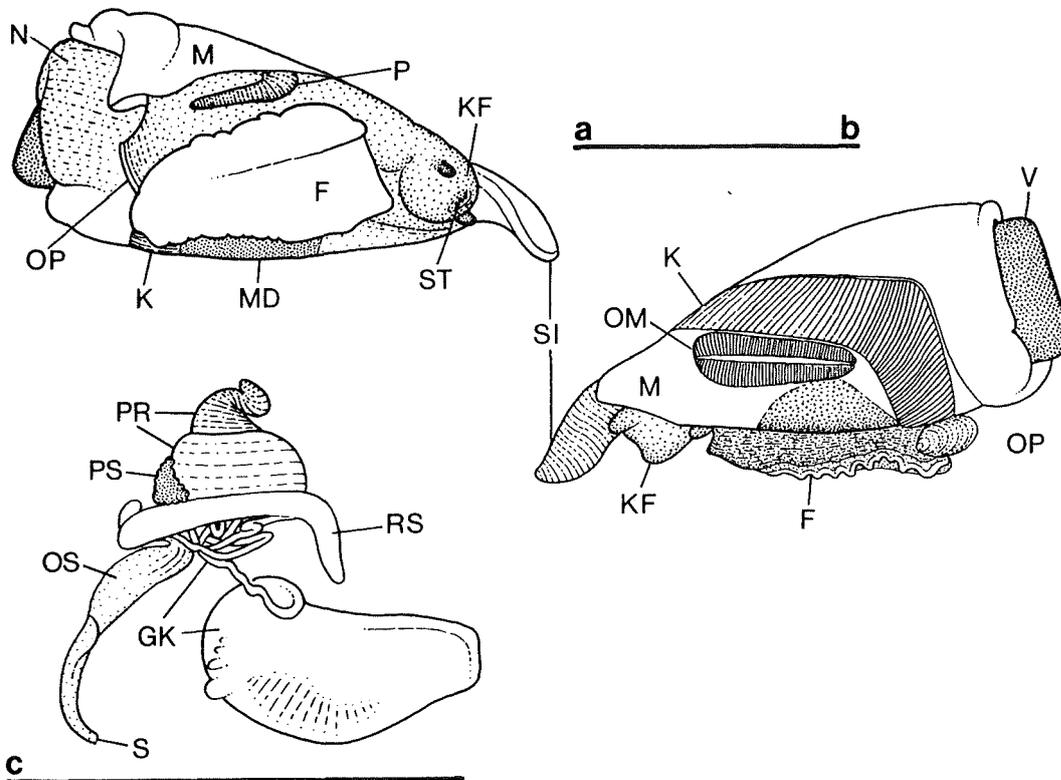


Abb.76: Anatomische Skizzen von *Conus striatus*: a) Übersicht von der rechten Seite mit Kopf und Fußsohle; b) linksseitig, Organe durch den transparenten Mantel scheinend und c) vorderer Nahrungstrakt mit Giftdrüsenkomplex. Maßstabslinien  $\cong$  2 cm.

Vorderer Nahrungstrakt: Pleurembolische bzw. intraembolische Proboscis, im retrahierten Zustand basal breit umgestülpt, so daß die paarigen, eng zusammengelagerten, weißlichen, azinösen primären Speicheldrüsen ohne Aufschneiden der Proboscis sichtbar werden; akzessorische Speicheldrüsen nicht vorhanden; Probosciswände sehr dick, also extrem weitungsfähig; Buccalmasse reduziert; Buccalhöhle zur Röhre ausgezogen, an deren Basis der Radulasack sowie der extrem lange, knäuelig aufgewickelte Gang (entknäuelte etwa 16 cm lang) der großen, flach-nierenförmigen Giftdrüse einmündet; diese muskulös, größtenteils quergestreift, anterior papillös. Mittlerer Ösophagus mit kräftiger dorsaler Falte.

Radula (Abb.T3/1,2) aus 12 Paar einheitlich geformten Zähnen (in üblicher Aufrollung), die jeweils 7.5 mm lang sind (siehe Anmerkung). Der 1. Widerhaken liegt etwa 0.6-0.7 mm unterhalb der Primärspitze, der 2. gegenüber und etwas unterhalb des 1. Widerhakens; ein 3., breiter und langer Widerhaken terminiert etwa 2 mm von der Primärspitze entfernt und zeigt eine nach innen gebogene, kleine Spitze. Die Zahnbasis, in die der Giftschlauch mündet, ist hufförmig.

Bandel (1984) bildete einen 1.3 mm langen Zahn eines juvenilen *C. striatus* ab, James (1980) einen 12.1 mm langen Zahn von einem Adultus mit 12.8 cm Gehäusehöhe. Das zum hier abgebildeten Zahn passende Gehäuse ist 8 cm hoch, d.h. die Korrelation zwischen Gehäuse- und Radulazahnlänge ist  $\pm$  linear. Der Zahntypus ist charakteristisch für *Comus* s.l. spp. die Fische erbeuten (siehe Nybakken, 1990).

Genitaltrakt: Weibchen nicht untersucht; männlicher Gonodukt im pallialen Bereich intern verlaufend, an Penis Spitze mündend; Penis einfach, muskulös, lateral abgeflacht, dünn-fingerförmig bzw. dick-tentakelförmig; Penisbasis weit posterior, d.h. in großem Abstand zu Kopfbereich.

Sonstiges: Fuß, Siphonallappen und Kopf braun gefleckt (auf beige); Fuß muskulös, mäßig groß, mit winzigem, hornigem Operculum. Mantel sehr dünn und transparent; Mantelrand mit großem, muskulösem Siphonallappen, ansonsten glattrandig. Visceralmasse, trotz gedrungener Form, relativ groß, insbesondere Niere und Mitteldarmdrüse. Kopf mit Schnauze; maximal lateral ansitzende kurze Tentakel, mit endständigen Augen.

### 3.10.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Eine zusammenfassende Übersicht gaben bereits Kohn und Perron (1994), jedoch ohne vergleichende Analyse der Gehäusemerkmale.

Der Laich setzt sich aus seitlich abgeflachten, vasenförmigen Eikapseln mit glatter bis faltiger Oberflächenstruktur zusammen, die auf einer Ebene in Reihen (u.a. Bandel, 1976d; Barash & Zenziper, 1980; D'Asaro, 1970a, 1970b, 1986b; Kohn, 1978; Lamy, 1928; Smith et al., 1989; Thorson, 1940a; Winner, 1985; eigene Beobachtungen) oder in mehreren Ebenen, dann auch als kommunale Gelege, geballt bis aufgetürmt werden (u.a. Bandel, 1976d; Kohn & Perron 1994; Ostergaard, 1950; Penchaszadeh, 1984; Risbec, 1931). Die Eikapseln werden an primäre und sekundäre Harts substrate geklebt, auch an Gehäuse konspezifischer Individuen (Penchaszadeh, 1984). *C. figulinus* legt zur Verankerung einen Strang mit leeren Eikapseln in den Sand, auf den dann mit Eiern gefüllte Kapseln geheftet werden (Kohn, 1959). In der Regel werden einige Dutzend Kapseln abgelaiht, teilweise deutlich mehr, z.B. bei *C. victoriae* etwa 130 (extrapoliert von Kohn & Perron, 1994). Die Kapseln werden jeweils mit 4 - z.B. *C. serranegrae* (in Rolán, 1990) - bis zu 53500 Eiern aufgefüllt: *C. vexillum* (in Kohn, 1961). Ein Gelege von *C. jaspideus* enthält um die 30 (D'Asaro, 1986b), das von *C. vexillum* über 1500000 Eier (Kohn & Perron, 1994).

Holokapsuläre frühontogenetische Entwicklung wird mit viel Eiklar durchgeführt - z.B. bei *C. ventricosus* (Bandel, 1975a). Das Fressen von Nähreiern wurde bisher nicht nachgewiesen. Embryonen, die sich zu planktotrophen Veligern entwickeln, schlüpfen mit einem bilobaten, semiplanktische Larven mit einem kleinen quadrilobaten Velum. Im ersten Fall ist das Operculum voll funktionstüchtig, im zweiten Fall bereits etwas reduziert (Ostergaard, 1950; Thorson, 1940a; Zehra & Perveen, 1991).

Die Gehäuse der Embryonen ohne anschließende planktotrophe Phase erreichen relativ einheitlich 1.7 skulpturlose Windungen - z.B. *C. ventricosus* (in Bandel, 1975a) oder *C. pusio* (in Costa, 1994) (siehe auch Neubeschreibung). Die apikalen Durchmesser liegen zwischen 0.5 mm (z.B. *C. cuneolus* in Rolán, 1985) und 1.7 mm (z.B. *C. melvilli* in Röckel et al., 1995). Die Gehäuseform ist schon *Comus*-ähnlich, und dementsprechend übertrifft die Höhe den Durchmesser bei weitem (etwa 1.5 bis 2fach).

Die Schlupfschalen der planktotrophen Veliger bestehen aus 0.9 bis 1.2 Windungen und liegen im Durchmesser zwischen 0.2 mm und etwa 0.7 mm (siehe Anmerkung), die meisten um 0.3 mm. Skulpturelemente sind Tuberkel, die teilweise spiralig angeordnet sind (Bandel, 1975b; eigene Beobachtungen). In einem Fall wurde Axialberippung dokumentiert (siehe Anmerkung).

In ihrer tabellarischen Zusammenstellung gaben Kohn und Perron (1994) die Größe der Schlüpflinge an, ohne jedoch über die Meßmethodik aufzuklären, insbesondere, ob tatsächlich nur das Gehäuse vermessen wurde. Einige Daten sind zudem nicht nachvollziehbar: z.B. wird Thorson (1940a) zitiert, der einen Schlüpfling von *C. tessulatus* (mit einem Gehäusedurchmesser von 0.7-0.8 mm) aus dem Persischen Golf beschrieb und vermutete, daß die pelagische Phase "will probably be of no long duration" (Thorson, 1940a: 212). Kohn und Perron (1994) machten aus diesem Zitat eine planktonische Phase von 19 Tagen Dauer. Nach Röckel et al. (1995) kommt *C. tessulatus* gar nicht im Persischen Golf vor.

Röckel et al. (1995) bildeten einen Protoconch (unscharf lichtmikroskopisch) von *Comus korni* ab, der Axialberippung zeigt, ähnlich wie bei manchen Turriden (s.u.). Der Protoconch hat nur etwas mehr als zwei Windungen und *C. korni* eine sehr regionale Verbreitung (Horn von Afrika), so daß wohl eine nicht-planktotrophe frühontogenetische Entwicklung angenommen werden kann.

Coniden haben mehrheitlich eine planktotrophe Larvalphase (siehe nächster Abschnitt). Der prozentuale Anteil der Arten mit nicht-planktotropher Frühontogenese ist im atlantischen Raum deutlich höher als im Indo-Pazifik. Das Fehlen von Nöhreierfressen als frühontogenetische Ernährungsstrategie ist bemerkenswert. Die extremen K-Strategen zeigen zu den extremen R-Strategen ein Reproduktionsverhältnis von bis zu 1 : 50000.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Das anfangs bilobate Velum entwickelt im Laufe der Larvalphase vier lange, schlanke Loben von jeweils etwa doppelter Gehäuselänge (Kohn & Perron, 1994; Perron, 1981, 1982).

Der Veliger von *C. abbreviatus* schwamm 32 Tage bevor er metamorphisierte (Perron, 1981), eine Zeit, die ausreichen muß, um die Entfernung zwischen den Hawaii und Marshall Inseln zu überbrücken (auch unter Ausnutzung von Zwischenstopps, z.B. am Johnston Atoll, sind 1500 km bathyalen bis abyssalen Ozean am Stück zurückzulegen), da diese Art in den jeweiligen Regionen nachgewiesen ist (Röckel et al., 1995). *C. lividus* soll sogar eine freie Larvalphase von durchschnittlich 50 Tagen haben (Perron & Kohn, 1985). Diese Art ist im gesamten warmen Indo-Westpazifik verbreitet, einschließlich etwa der Hawaii- oder der Gesellschafts-Inseln (Röckel et al., 1995). Die Biogeographie der atlantischen Coniden ist noch sehr undurchsichtig, und aus dem pelagischen Plankton des Atlantiks sind bisher keine *Comus*-Larven beschrieben (siehe z.B. Simroth, 1895; Laursen, 1981).

Die Veliger fügen der Embryonalwindung bis zu 4.5 Larvalwindungen hinzu, die mit einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Suturalleiste und feinen Tuberkeln skulpturiert sind (bei Röckel et al., 1995 prinzipiell als glatt beschrieben). Komplette Larvalgehäuse haben ein Verhältnis von Höhe zu Breite von etwa 2 zu 1. Charakteristisches Merkmal ist ein etwas schräg nach vorne ausgerichteteter, breit-laschiger Larvalhaken (Abb.T10/2).

Lebour (1945) bildete eine frei schwimmende Larve mit 6-lappigem Velum ab, die sie *Comus mus* zuordnete. Das skizzierte Larvalgehäuse zeigt jedoch Affinitäten sowohl zu Strombiden (generelle Form inklusive kurzer Siphonalausguß) als auch zu Atlantiden (Schalenschlitz). In beiden Gruppen sind planktotrophe Larven mit 6-lobigem Velum nachgewiesen (siehe Bandel et al., 1997).

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Comus* sp. 1 (Abb.T10/1): 5.5 Windungen, etwa 1.9 mm hoch und mit einem Durchmesser von 0.9 mm, davon die 1. Windung 0.23 mm; Embryonalschale endet bereits bei 0.9 Windungen, die etwa 0.2 mm Durchmesser, eine typisch aufgeblähte Initialkappe und feine Tuberkel zeigen. Der Übergang zu den Larvalwindungen ist (neben der Anwachsdrängung) durch das Einsetzen einer subsuturalen Spiralleiste gekennzeichnet; bis auf einige winzige Tuberkel und die Anwachsstreifung sind die Larvalwindungen ansonsten glatt. Die Außenlippe der Apertur ist verdickt, kräftig geschwungen und mit einem breit-gerundeten, etwas nach anterior ausgerichteten Larvalhaken versehen. Die Larve war **planktotroph**.

Diesem Protoconch sehr ähnlich ist ein Larvalgehäuse aus dem Roten Meer, ebenfalls aus 5.5 Windungen, jedoch mit 0.8 mm Durchmesser bei einer Höhe von 1.6 mm und mit etwas mehr Tuberkeln besetzt (Abb.T10/2,3).

*Comus* sp. 2 (Abb.T10/4-6): 3.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.65 mm, davon die erste Windung 0.24 mm (entspricht Embryonalschale) und aufgeblähter Initialkappe; schwach ausgeprägte subsuturale Spiralleiste auf Larvalwindungen vorhanden; sämtliche Windungen mit Tuberkeln besetzt. Außenlippe der terminalen Larvalgehäuse-Apertur verdickt; Larvalhaken von Juvenilwindung überdeckt, das Vorhandensein jedoch durch den suprasuturalen Verlauf der Anwachsstreifung nachzuweisen. Die Larve war **planktotroph**.

*Comus* sp. 3 (Abb.T10/7): 1.7 Windungen mit einem Durchmesser von 1.15 mm, davon die erste Windung 1.05 mm. Höhe etwa 2.2 mm. Initialkappe aufgebläht; eine rudimentär ausgeprägte subsuturale Spiralleiste auf terminalen 0.7 Windungen vorhanden, ansonsten glatt; Aperturaußenlippe einfach. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

#### 3.10.2. Terebridae MOERCH, 1852

Die Terebriden erscheinen morphologisch ähnlich homogen wie die Conidae. Vaught (1989) listete acht Gattungen auf, allerdings ohne Diagnosen. Bratcher und Cernohorsky (1987) klassifizierten in ihrer Monographie "Living Terebras of the world"

vier Gattungen, von denen sie *Terenolla* als mögliche Columbellide ansahen. Da es von *Terenolla* keinerlei anatomische Daten gibt und das Gehäuse nicht charakteristisch terebrid ist, wird diese hier nicht berücksichtigt. *Impages* sahen Bratcher und Cernohorsky (1987) als Untergattung von *Hastula* an. Die morphologischen Unterschiede der beiden Taxa sind jedoch nicht weniger groß als z.B. zwischen *Hastula* und *Terebra*, so daß *Impages* hier gleichberechtigt abgehandelt wird. Die vierte, jedoch fragliche (siehe Anmerkung Anatomie) Gattung ist *Duplicaria*, die oft als *Diplomeriza* bezeichnet wird (z.B. in Steyn & Lussi, 1998 oder Vaught, 1989), welches jedoch ein jüngeres Synonym ist. Auf die taxonomischen Verwicklungen gingen Bratcher und Cernohorsky (1987) ein.

### 3.10.2.1. Verbreitung und Ökologie

Terebriden haben eine pantropische und subtropische Verbreitung, mit Schwerpunkt auf den indopazifischen Raum (u.a. Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Bouchet, 1982; Bratcher, 1988; Bratcher & Cernohorsky, 1982, 1987; Hinton, 1972; Hirase, 1917; Keen, 1971; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Wells et al., 1990; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen), inklusive isolierter Archipele wie die Hawaii-Inseln (Kay, 1979) oder Kokosinseln (Maes, 1967). Einige Arten haben, in den entsprechenden Breitengraden, gesamt-indowestpazifische Verbreitung. Amphiatlantisch lebende Arten sind bisher nicht sicher nachgewiesen (siehe Anmerkung; vergl. Abbott, 1974; Bouchet, 1982; Cosel, 1982; Rios, 1975). Geographische Extreme repräsentieren *Terebra tristis*, die aus südneuseeländischen Gewässern bis an den 48. Breitengrad heran nachgewiesen ist (Powell, 1979: *Duplicaria tristis*) und *T. patagonica*, die u.a. vor Südchile gedreged wurde (Bratcher & Cernohorsky, 1987: *T. gemmulata*).

Terebridae sind in der Regel Weichsubstratbewohner des Intertidals und Sublitorals. Einige Arten leben bathyal - z.B. *Terebra nassula* bis 1280 m (in Bratcher & Cernohorsky, 1987). Viele Arten sind relativ tiefentolerant und kommen vom Intertidal bis etwa 100 m Wassertiefe vor; *T. amoena* z.B. von 2-233 m (in Bratcher & Cernohorsky, 1987). Die meisten Arten ziehen sich mit ihrem Fuß durch das Substrat (flach eingegraben) - propodiale Lappen bedecken dabei einen Teil des Gehäuses (vergl. Naticoidea) - und hinterlassen charakteristische Spuren (eigene Beobachtungen). Das Sediment wird insbesondere nachts verlassen, tagsüber z.B. auch als Fluchtreflex, wobei manche Arten den Fuß einsetzen, um sich von einer Wellenbewegung forttragen zu lassen

(Bandel & Wedler, 1987; eigene Beobachtungen), oder bei der Positionierung in der Brandungszone, die von einigen Arten als Habitat präferiert wird (Bandel & Wedler, 1987; Bratcher & Cernohorsky, 1987).

Das Nahrungsspektrum umfaßt wohl ausschließlich wurmförmige Beute, insbesondere Polychaeten und Hemichordaten, die teilweise mit Hilfe von Gift paralytisiert werden (Bandel & Wedler, 1987; Bratcher & Cernohorsky, 1987; Miller, 1971, 1979). Ähnlich stark wirkende Gifte wie sie bei manchen *Conus* spp. auftreten, sind für Terebriden bisher nicht nachgewiesen. Die Einverleibung der Beute erfolgt oftmals mit Unterstützung einer Pseudoproboscis (s.u.). Generalisten sind nicht bekannt, jedoch Spezialisten wie *T. taurina*, die nur solche Polychaeten erbeutet, die im ruhigen Wasser leben, wo Süßwasser unterhalb des Strandes austritt (Bandel & Wedler, 1987). Freßfeinde der Terebriden sind insbesondere unter den bohrenden Schnecken (z.B. Naticiden), Octopoden und Krebsen zu finden (Signor, 1985; Vermeij et al., 1980; eigene Beobachtungen).

Intraspezifische Variationsbreiten einerseits und interspezifische Übereinstimmungen andererseits erschweren eine biogeographische Analyse auf Basis der Teleoconche. Indizien für Fehlinterpretationen liefern Arten wie *Terebra commaculata*, mit "1½ mamillate whorls" (Bratcher & Cernohorsky, 1987: 64), also eindeutig ohne planktotrophe Larvalphase, die eine Verbreitung von Sansibar bis zu den Salomonen haben soll, oder *Impages cinereus*, die nach Bratcher und Cernohorsky (1987) amphiatlantisch vorkommt, jedoch nach Bandel (1975b) eine nicht-planktotrophe Frühontogenese zeigt.

### 3.10.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Gehäusehöhen zwischen 8 mm - z.B. *T. fuscocincta* (in Bratcher & Cernohorsky, 1987) - und 27 cm: *T. maculata* (in Bratcher & Cernohorsky, 1987). *Hastula* spp. liegen im Bereich von 1-6 cm, *Impages* spp. von 2.5-8 cm und *Duplicaria* spp. von 1.5-9 cm; ausnahmslos hochturmförmig (Abb.77; *Terebra* bedeutet "Bohrer"), aus bis zu 40 Windungen - z.B. *T. triseriata* (in Bosch et al., 1995); Höhe zu Breite zwischen 3 : 1 und 10 : 1. Apertur stets klein, bei *Impages* posterior spitzer als bei anderen Gattungen; kurzer anteriorer Siphonalausguß, häufig mit columellarer Fasciole als Fortführung der inneren Columellarfalten. Skulpturelle Elemente meist mäßig ausgeprägt, jedoch in der Regel vorhanden; wenn gemeinsam auftretend, dann axiale Rippen häufig dominanter als Spiralskulptur; oftmals mit subsuturaler Pseudosutur, bei *Duplicaria* kräftig entwickelt; knotige Skulptur insbesondere bei *Terebra* und *Duplicaria*. Kalkige Schale gewöhn-

lich dick, Periostracum dünn; Farbmuster meist vorhanden (Literatur: siehe Verbreitung).

Die meisten Gehäuse zeigen ausgeheilte, insbesondere während der prä-adulten Phase zugefügte, Brüche der äußeren Apertur (eigene Beobachtungen). Die relative Dickschaligkeit (Hohlraum zu Schalendicke) ist bei Terebriden sehr viel größer als bei Coniden, die zwar vergleichbar dicke Schalen haben, jedoch einen sehr viel größeren Innenraum. Folglich ist die Schlagstabilität, etwa gegen gonodactyloide, decapode Crustacea bei Terebriden sehr viel höher. Die Gehäuse-

verletzungen zeigen denn auch ziemlich eindeutig, daß Freßfeinde sich darauf beschränken zu versuchen, das Gehäuse von der Mündung her aufzubrechen, wo die Schale gewöhnlich auch am dünnsten ist. Die kleine Gehäuseapertur der Terebriden verhindert jedoch, daß z.B. große Krebsscheren sinnvoll zupacken können. Hinzu kommt, daß sich die Tiere mit einem extrem weit zurück, annähernd apikal ansetzenden Columellarmuskel (s.u.) weit in das Gehäuse zurückziehen können. Diese Funktionsmorphologie ist sicherlich mitverantwortlich für den evolutiven Erfolg der Terebridae.

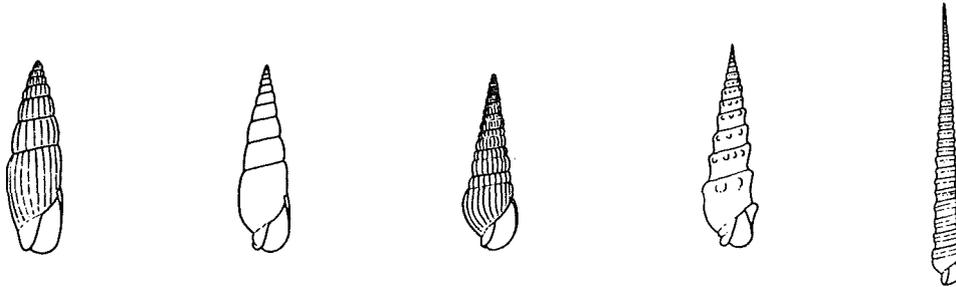


Abb.77: Gehäusetypen rezenter Terebridae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß mäßig groß, mit teilweise breiten propodialen und metapodialen Lappen; dünnes bis relativ dickes Operculum, das deutlich kleiner als die Apertur ist. Mantelhöhle ziemlich lang und flach. Mantel sehr dünn; vorderer Mantelrand zu großem Siphonalrohr geformt, das nur wenig retrahierbar ist - ansonsten undifferenziert. Kopf beulig, mit mehr oder weniger lang ausgezogener Pseudoproboscis; Fühler kurz oder

fehlend; Augen endständig, etwa median oder fehlend. Kopf, Siphon und Fuß gewöhnlich einfarbig.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, schmal, spitz zulaufend und relativ weit entfernt vom Mantelrand terminierend. Osphradium bipectinat, groß, etwa 2/3 der Kiemenlänge, deren vorderen Abschnitt einnehmend. Hypobranchialdrüse nicht dokumentiert, laut Miller (1975) jedoch vorhanden.

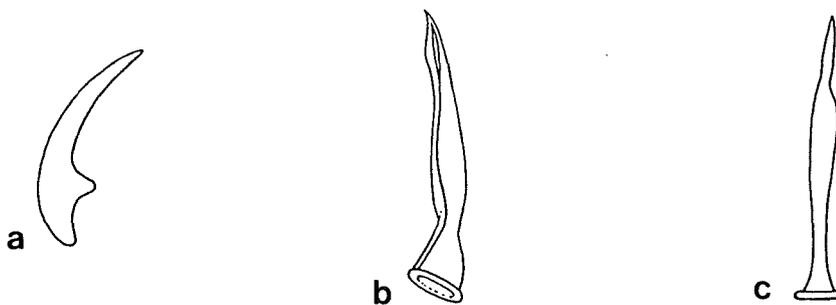


Abb.78: Radulazähne von a) *Duplicaria duplicata* (nach Troschel, 1865); b) *Impages cinereus* und *Terebra* sp. (beide nach Bandel, 1984). Ohne Maßstab.

Vorderer Nahrungstrakt: Kurze bis lange, intraembolische oder polyembolische Proboscis (u.a. Amaudrut, 1898; Auffenberg & Lee, 1988; Bouvier, 1887; B.A. Miller, 1970, 1975, 1979; J.A. Miller, 1989; Risbec, 1955; Taylor, 1990). Pseudoproboscis unterschiedlich lang; teilweise mit akzessorischem Ernährungstentakel. Einige Arten zeigen Radula mit Basalmembran und entsprechende Odontophoren, jedoch keine Kiefer; Buccalmasse sonst völlig reduziert, Radulazähne dann ohne Basalmembran oder gänz-

lich fehlend. Paarige, mehr oder weniger traubige Speicheldrüsen; akzessorische Speicheldrüsen sackförmig - paarig, in Einzahl oder fehlend; Giftdrüsen erbsen- bis nierenförmig, nur dort vorhanden, wo Radulazähne hohl (dann buccaler Sphincter vorhanden) und einzige Drüse mit Gang (dieser deutlich kürzer als bei Conidae) durch den Nervenring. Giftdrüsenangang mündet dort, wo Radulasack an Buccalhöhle ansetzt, primäre Speicheldrüsen münden im gleichen Bereich, akzessorische Speicheldrüse(n) direkt oberhalb der Buccalhöhle.

Radulazähne (Abb.78), falls vorhanden, bis auf Marginalia-Paare reduziert; diese bei *Duplicaria* sichelförmig und solide (d.h., nicht hohl) und in Querreihen einer Radulamembran aufsitzend. Ansonsten Radulamembran nicht ausgebildet und Zähne paarig im Radulasack liegend; diese dann hohl (ingerollt), spitz, teilweise mit kleinen Widerhaken etwas unterhalb der Spitze, bei *Hastula hectica* mittlerer Bereich des Schaftes perforiert (Troschel, 1865); Zähne von etwa 0.1 bis 1 mm Länge (Bandel, 1984; Barnard, 1958; Bouvier, 1887; Marcus & Marcus, 1960; Mills, 1977; Morrison, 1968; Rudman, 1969; Taylor, 1990; Troschel, 1865).

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; weiblicher Genitaltrakt nicht dokumentiert (siehe Anmerkungen); vom männlichen Pendant lediglich der Penis; dieser ist sehr lang, lateral etwas abgeplattet, terminal dicker als basal ( $\pm$  keulenförmig), mit endständiger kleiner Papille; Samengang geschlossen (siehe Anmerkung), in Penisbasis eintretend und an Papille öffnend. Penis entspringt in deutlichem Abstand zum Kopfbereich (Cernohorsky & Jennings, 1966; eigene Beobachtungen).

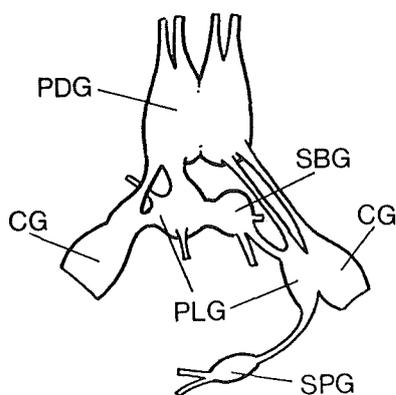


Abb.79: Zentralnervensystem von *Terebra crenulata* (= *dimidiata*) (nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Cerebralganglien randlich miteinander verschmolzen; Pleuralganglien den Cerebralganglien direkt anliegend oder mit kurzem Konnektiv abgesetzt. Subintestinalganglion zwischen Pleuralganglien eingerückt, teilweise dem linken Pleuralganglion direkt anliegend; Supraintestinalganglion mit relativ kurzem bis mäßig langem Konnektiv vom rechten Pleuralganglion abgesetzt. Pedalganglien ovoid, eng aneinanderliegend, jeweils etwa von der Größe wie entsprechende Cerebropleuralbereiche; Konnektive zum Cerebropleuralkomplex kurz bis mäßig lang, teilweise asymmetrisch lang (Bouvier, 1887; Risbec, 1955; Abb.79).

Rudman (1969) untersuchte *Pervicacia tristis*, auf der er dann die Familie Pervicaciidae basierte. Powell (1979) sah *Pervicacia* als Untergattung von *Duplicaria* an. Bratcher und Cernohorsky (1987), Taylor (1990) oder Thiele (1929) stellten *P. tristis* zu *Terebra*. Sowohl *Duplicaria* als auch *Pervicacia* zeigen solide, d.h. keine hohlen Marginalzähne, die auf einer Radulamembran befestigt sind. Das ausschließliche Vorhandensein von Marginalzähnen ist ein Reduktionsmerkmal, das der Radulamembran ein symplesiomorpher Charakter. *Pervicacia* und *Duplicaria* sind auch sonst weitgehend durch Reduktionsmerkmale charakterisiert (siehe Rudman, 1969; Taylor, 1990; Taylor et al., 1993), was wohl eine schlechte Grundlage zur Postulierung von Verwandtschaftsbeziehungen darstellt. Die systematische Stellung der beiden Gattungen muß vorerst offen bleiben. Eine Systematisierung unter den Turriden scheint ebenfalls möglich (vergl. Gesamtanalyse).

Taylor (1990) dokumentierte, daß neben *Terebra tristis* (= *Pervicacia tristis*) auch *Terebra nassoides* solide Marginalia auf einer Radulamembran trägt. *Terebra nassoides* zeigt die gleichen Reduktionsmerkmale wie *Pervicacia/Duplicaria*, jedoch kein abgeleitetes Merkmal, welches die Zuordnung zur Gattung *Terebra* begründen könnte.

Es überrascht, daß sowohl bei den Comidae als auch bei den Terebridae der weibliche Genitaltrakt nicht untersucht ist. Die im Gegensatz dazu stehende Vielzahl anatomischer Untersuchungen an vorderen Nahrungstrakten impliziert, daß die entsprechenden Autoren wohl deren Faszination (Giftdrüse, Injektionsradulazähne, etc.) erlegen sind und komplette Anatomien nicht von primärem Interesse waren.

Cernohorsky und Jennings (1966) skizzierten den Penis einer Terebride mit möglicherweise offener Samenrinne, gingen jedoch im Text nicht darauf ein.

#### NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Terebra crenulata* (= *dimidiata*; siehe Anmerkung) (Abb.80) - Kurznotiz: Fuß relativ kurz, mit breiten Propodial- und weniger ausgeprägten Metapodiallappen; Operculum posterior gezackt, relativ klein - kompletter Verschuß etwa zwei Gehäusewindungen aufwärts möglich. Kopf mit kurzen, weit lateral ansitzenden Tentakeln; Augen endständig; Pseudoproboscis total invaginabel; Nahrungstrakt ohne Radula, Giftdrüse und akzessorische Speicheldrüse. Mantelhöhle relativ lang und flach; Mantel sehr dünn, so daß Kieme und Osphradium detailliert durchscheinen; Hypobranchialdrüse nicht nachgewiesen; Kieme mit beigefarbenen Lamellen, monopectinat, relativ klein, terminal nach anterior biegend; Osphradium mit hellbraunen Lamellen, bipectinat, vergleichsweise groß (im vorderen Bereich breiter als die Kieme), der Kieme direkt anliegend und etwa auf gleicher Höhe terminierend - dort, wo der Siphonallappen ansetzt und jenseits des ansonsten undifferenzierten Mantelrandes eine extrem lange (13 mm im retrahierten Zustand!), muskulöse Rinne formt. Penis etwa 15 mm lang - in Ruhestellung die gesamte Länge der Mantelhöhle einnehmend - keulenförmig, mit terminaler Papille, an welcher der Samengang austritt; pallialer Gonodukt geschlossen, verläuft exponiert entlang der Mantel-Leibeshöhlenwand-Falte; Penis entspringt

dextralateral, in deutlicher Entfernung zu Kopf-tentakeln. Visceralmasse multispiral, dem Gehäuse entsprechend langgezogen; bis nahezu apikal von

kräftigem Retraktormuskel durchzogen, der es dem Tier erlaubt, sich weit in das Gehäuse zurück-zuziehen.

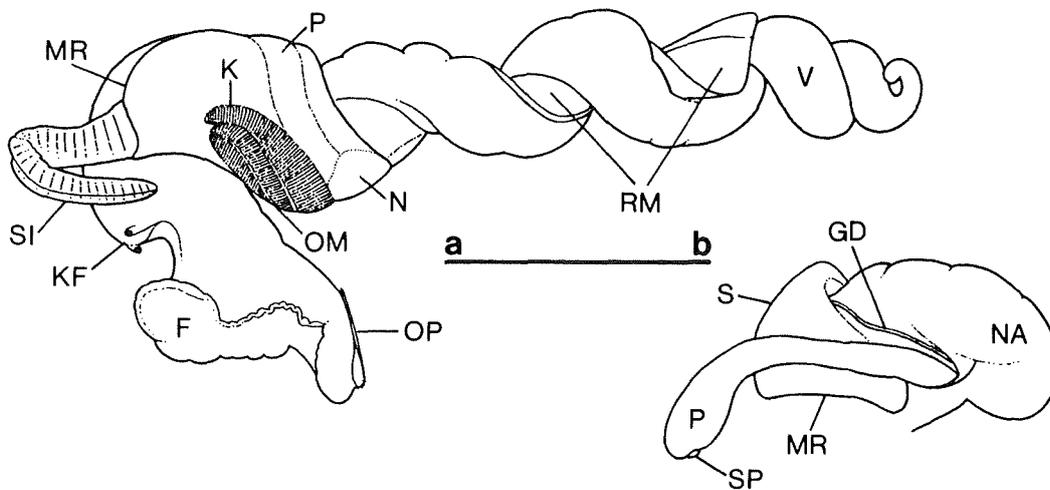


Abb.80: Anatomische Skizzen von *Terebra crenulata*; a) linksseitige Übersicht mit durchscheinenden Mantelhöhlenorganen und b) rechter vorderer Körperabschnitt mit Penis. Maßstablinie  $\cong$  1 cm.

In entsprechenden Werken über die Terebridae (z.B. Bratcher & Cernohorsky, 1987; Wilson, 1994) werden die Adultgehäusemerkmale von *Terebra dimidiata* gewöhnlich so beschrieben, daß diese Art auch in die Diagnose der allerdings variablen kongenerischen *T. crenulata* fällt. Hier erfolgte der Vergleich der Protoconche, der ebenfalls keine signifikanten morphologischen Unterschiede erbrachte. Da die "Arten" zudem auch noch den gleichen Verbreitungsraum einnehmen, gibt es ausreichend Gründe, *T. dimidiata* (Linné, 1758; Syst. Nat. ed. 10: 742) als jüngeres Synonym von *T. crenulata* (Linné, 1758; Syst. Nat. ed. 10: 741) anzusehen.

### 3.10.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Bouchets Behauptung (1982), "Les pontes des Terebridae ne sont pas connues", trifft zwar nicht ganz zu, zeigt jedoch, wie wenig über die Frühontogenese der Terebriden bekannt ist.

Die Eikapsel von *Impages inconstans* ist hochkuppelförmig, wird an gröbere Sandkörner (im Sinne von Korngröße) geheftet und enthält etwa 40 Eier (Miller, 1979), die sich wohl zu planktotrophen Veligern entwickeln, da Bratcher und Cernohorsky (1987) den entsprechenden Protoconch mit 3.5 Windungen angaben. Der Laich von *Impages cinereus* setzt sich aus flach-kuppelförmigen Eikapseln zusammen, die mit überstehenden Basalmembranen, ohne erkennbare Ordnung, an eine Muschelschale geklebt wurden. Jede Kapsel enthielt 2 Embryonen, die vor dem Schlupf metamorphisierten (Bandel, 1976d). Das entsprechende Embryonalgehäuse besteht aus etwa 1.5 Windungen; erste Windung glatt (außer Anwachsstreifung),

dann Ausprägung kräftiger Spiral- und Axialskulptur, die bereits der Juvenilschale entspricht (Bandel, 1975b); Durchmesser etwa 0.8 mm, Höhe etwa 1.2 mm. Die Eikapseln von *Duplicaria gouldi* sind ballonförmig, werden mit einem dünnen Stiel an Sandkörner geheftet und enthalten jeweils 6-8 Embryonen, die ohne planktotrophe Larvalphase metamorphosieren (Miller, 1975).

Außer dem bereits beschriebenen, sind keine Embryonalgehäuse dokumentiert (siehe Anmerkung). Es können jedoch die Daten der nachfolgenden Neubeschreibungen zusammengefaßt werden: Eine Windung bei sich anschließendem Larvalgehäuse; Durchmesser 0.18-0.22 mm, zumindest bei einigen Arten mit Tuberkeln skulpturiert, die zu Spiralleisten zusammenrücken können. 1.5 bis 2(?) Windungen ohne planktotrophe Phase im Anschluß; apikaler Durchmesser 0.4 bis 0.9 mm, Schale glatt bzw. terminal bereits mit Juvenilskulptur.

Die überwiegend endobenthische Lebensweise der Terebriden bedingt, daß selbst an vielen Adultgehäusen der Protoconch noch erhalten ist, da mechanische Beanspruchung (im Gegensatz zu Hartsubstraten) relativ gering ist und Bohrorganismen kaum Chancen zur Ansiedlung bekommen. Mikroskulpturen werden allerdings auch durch Weichsubstrate abgerieben (s.u.), sogar früher als bei Hartsubstratbewohnern.

Bratcher und Cernohorsky (1987) beschrieben für *Terebra walkeri* einen Protoconch mit 2 Windungen, von denen die zweite mit 10 Axialrippen skulpturiert ist. Möglicherweise handelt es sich um keine Terebride, sondern um eine Turride, bei denen entsprechende Protoconche bekannt sind (s.u.). Eine morphologisch sehr ähnliche "Ausnahme" gibt es allerdings auch bei den Coniden (s.o.) und der entsprechende Umbau (Reduktion Larvalgehäuse)

könnte auch als gemeinsames genetisches Potential interpretiert werden (vergl. "Zeitachse der Evolution").

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Die einzige Dokumentation einer frei schwimmenden Larve stammt von Taylor (1975 in Kay, 1979); die den Veliger von *Hastula strigilata* (siehe Anmerkung) mit einem multispiralen Gehäuse (etwa 5 Windungen) und vier relativ schlanken Velarlappen von etwa 1.5-facher Gehäuselänge skizzierte.

Die Veliger fügen der Embryonalwindung 1.5-4 Larvalwindungen hinzu, die mit einer einfachen oder doppelten Suturalleiste (Bratcher & Cernohorsky, 1987; Taylor, 1975 in Kay, 1979; eigene Beobachtungen) und teilweise mit Tuberkeln skulpturiert sind (s.u.); axialer Wulst kurz vor Übergang zum Teleoconch. Apertur ziemlich klein, Außenlippe nur schwach geschwungen. Verhältnis Höhe zu Breite meist etwa 1.5 : 1.

Nach den von Bouchet (1982) und Bratcher und Cernohorsky (1987) angegebenen, sowie eigenen Protoconch-Daten, durchläuft die Mehrzahl der etwa 300 bekannten Arten eine planktotrophe Larvalphase. Das Verhältnis planktotroph zu nicht-planktotroph beträgt bei *Hastula* und *Terebra* etwa 2 : 1, bei *Impages* etwa 3 : 1 und bei *Duplicaria* etwa 1 : 4. Insgesamt liegt der Anteil von Arten mit planktotropher Frühontogenese niedriger als z.B. bei den Conidae.

Die von Taylor (1975 in Kay, 1979) skizzierte Larve (etwa 5 Windungen) ist sicherlich eine Terebride, wahrscheinlich jedoch nicht *Hastula strigilata*, deren Protoconch hier als paucispiral (→ nicht-planktotroph) dokumentiert werden kann. Andererseits berichteten Bratcher und Cernohorsky (1987) für die gleiche Art von einer weiten indopazifischen Verbreitung und einem Protoconch mit 3.5-4 Windungen. Es handelt sich somit um drei verschiedene Arten.

Der Protoconch von *Hastula rufopunctata* wird von Bratcher und Cernohorsky (1987) mit 1.5 Windungen, also ohne Larvalgehäuse angegeben (hier: 5 Windungen). Die Verbreitung geben die Autoren mit "From South Africa to Japan and Western Australia" an - ohne lange, freie Larvalphase wohl kaum aufrecht zu erhalten.

Die Protoconche terebrider Schnecken mit planktotropher Frühontogenese zeigen, trotz ihrer Skulpturarmut, gute diagnostische Merkmale: Die terminale Windung zeigt eine relative Verringerung der Windungszunahme, und kurz vor dem Übergang zum Teleoconch ist ein kräftiger Wulst ausgebildet. In diesem Kontext charakteristisch ist auch das zwischenzeitliche Vorspringen der Anwachsstreifung auf den mittleren Larvalwindungen. Unterscheidungsmerkmale zwischen *Hastula* s.l. und *Terebra* s.l. sind noch nicht signifikant herausgearbeitet. Es deutet sich jedoch an, daß bei *Hastula* s.l. der Protoconch etwas schief dem Teleoconch aufliegt und daß eventuell nur bei *Terebra* s.l. eine suturale Doppelleiste aufritt. Auf dieser Grundlage kann etwa ein bisher unbeschriebenes Larvalgehäuse aus dem Roten Meer (Abb.T10/8,9) mit hoher Wahrscheinlichkeit der Gattung *Terebra* s.l. zugeordnet werden. Das abgebildete Larvalgehäuse zeigt Skulpturelemente, die möglicherweise an den Larvalgehäusen der untersuchten Arten ebenfalls vorhanden waren, jedoch, korreliert mit der endobenthischen Lebensweise der metamorphisierten Schnecken, durch Sand abgeschliffen werden (s.o.).

NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Hastula hastata* (Abb.T10/10,11): 4.1-4.2 Windungen mit einem Durchmesser von 0.6 mm (Höhe etwa 0.9 mm), davon die erste Windung 0.2 mm (entspricht Embryonalschale). Embryonalwindung ohne Skulptur (feine Elemente eventuell korrodiert); Larvalwindungen mit suturaler Leiste. Mittlere Larvalwindungen mit vorspringender Anwachsstreifung (= Sinusigera-Apertur); diese später orthoklin. Letzte Windung mit geringerem Durchmesser als vorletzte; wulstige Verdickung kurz vor Grenze zum Teleoconch. Die Larve war **planktotroph**.

*Hastula rufopunctata* (Abb.T10/12): 5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm (Höhe etwa 1.1 mm), davon die erste Windung 0.18 mm (entspricht Embryonalschale). Embryonalwindung ohne Skulptur (feine Elemente eventuell korrodiert); Larvalwindungen mit suturaler Leiste. Letzte Windung gewinnt kaum an Umfang; wulstige Verdickung kurz vor Grenze zum Teleoconch. Die Larve war **planktotroph** (siehe Anmerkung).

*Hastula strigilata* (Abb.T10/13): 1.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.4 mm, davon die erste Windung etwa 0.36 mm. Anwachsstreifung setzt bereits gegen Ende der ersten halben Windung ein und bleibt alleiniges Skulpturelement. Außenlippe der terminalen Apertur etwas geschwungen; Übergang zum Teleoconch mehr oder weniger graduell, durch Herausbildung axialer Rippen gekennzeichnet. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Terebra crenulata* (= *dimidiata*) (Abb.T10/14-16): Etwa 4 Windungen mit einem Durchmesser von 0.53-0.55 mm (Höhe etwa 0.9 mm), davon die erste Windung 0.22 mm (entspricht Embryonalschale). Embryonalwindung ohne Skulptur (feine Elemente wären sicherlich korrodiert); Larvalwindungen mit suturaler Doppelleiste, oberes Element etwas stärker ausgeprägt. Letzte Windung gewinnt kaum an Umfang; wulstige Verdickung kurz vor Grenze zum Teleoconch. Die Larve war **planktotroph**.

*Terebra* cf. *protecta* (Abb.T10/17): 1.5-1.6 glatte Windungen mit einem Durchmesser von 0.9 mm, davon die erste, aufgeblähte Windung 0.8 mm. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

### 3.10.3. Turridae SWAINSON, 1840

"The Turridae is the largest family in the Gastropoda with countless species" [Kilburn (in Wells, 1990) schätzte 4000 Arten]. "There is no consensus about the subfamilial classification" (Wilson, 1994). Powells (1966) subfamiliäre Gliederung basiert fast ausschließlich auf Merkmalen der Adultgehäuse.

Eine phylogenetische Analyse, auf Basis von Radulae, Operculae, Teleoconchen und Protoconchen, nahm McLean (1971) vor, der 12 Unterfamilien unterschied. Vaught (1989) listete sogar 15 Unterfamilien auf. Aufgrund der Komplexität der Turridae scheint es hier sinnvoll, ohne Leitlinien höherer Taxonomie die Datensynthese vorzunehmen, konkrete Gattungen zu benennen und dann herausfilterbare evolutive Linien mit entsprechend passenden subfamiliären Namen zu belegen (bei schätzungsweise 680 Gattungen und Untergattungen (Bouchet, 1990b) keine ganz leichte Aufgabe).

Die einleitend zur Überfamilie aufgestellte Behauptung, daß die Klassifikation von Taylor et al. (1993) "chaotisieren" würde, soll hier an einem Beispiel aus den Turriden belegt werden. Taylor et al. (1993) definierten die Taraninae ausschließlich über Reduktionsmerkmale, u.a. das Fehlen von Operculum, Radula, Proboscis, Speicheldrüsen oder Giftdrüse, die sie gleichlautend in die Diagnose der Daphnellinae einbezogen. Die Behauptung von Taylor et al. (1993), daß Taraninae grundsätzlich paucispirale Protoconche haben (ein weiteres Reduktionsmerkmal!), wurde bereits im Vorfeld von Bouchet und Warén (1980) widerlegt, die *Taranis malmi* mit multispiralem Protoconch abbildeten.

### 3.10.3.1. Verbreitung und Ökologie

Turriden sind über alle Längen- und Breitengrade hinweg, intertidal bis abyssal verbreitet (u.v.a. Bosch et al., 1995; Bouchet & Warén, 1980; Dell, 1990; Habe, 1968; Hinton, 1972; Kantor & Sysoev, 1991b; Kay, 1979, 1990; Kilburn, 1983, 1985, 1986, 1988, 1994; Kozloff, 1996; McLean & Poorman, 1971; Powell, 1964, 1966, 1967, 1969; Schepman, 1909; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Wells, 1990, 1991; Wilson, 1994).

### 3.10.3.2. Adultgehäusmorphologie und Anatomie

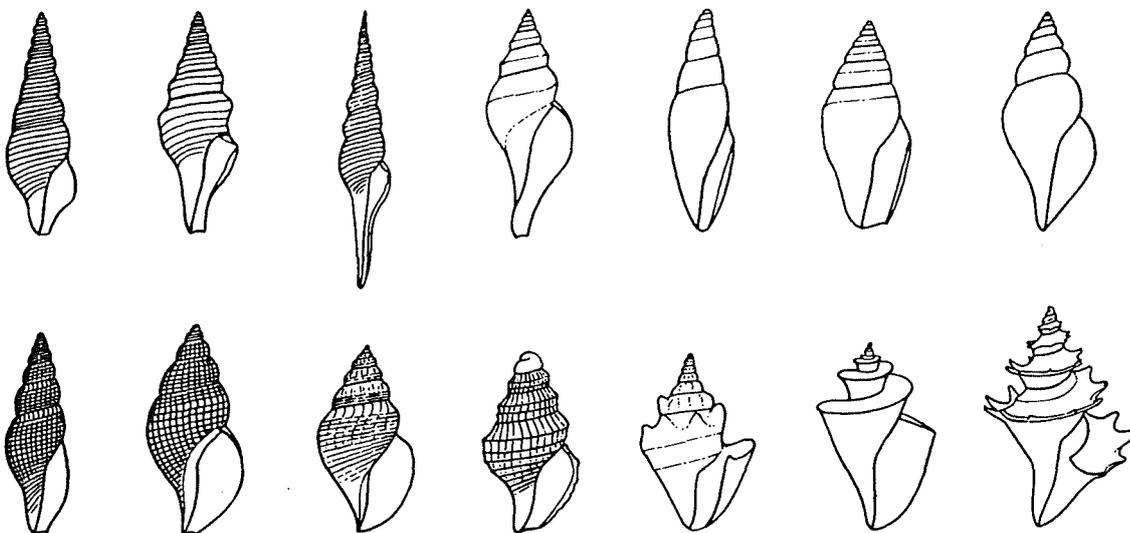


Abb.81: Gehäusetypen rezenter Turridae. Ohne Maßstab.

Bouchet und Warén (1980) listeten für den Nordost-Atlantik 16 Arten der Gattungen *Bathybela*, *Lusitanops*, *Benthomangelia*, *Gymnobela*, *Irenosyrinx*, *Neopleurotomoides*, *Phymorhynchus*, *Pleurotomella*, *Theta* und *Xanthodaphne* auf, die tiefer als 4000 m vordrangen, *Theta vayssierei* bis 5400 m (in gleicher Tiefe wurde im Nordwest-Pazifik *Aforia abyssalis* gedredged (Sysoev & Kantor, 1987)). Die Tiefentoleranzen sind bei Arten, die unterhalb der durchlichteten Zone vorkommen relativ groß - z.B. *Taranis moerchi* von etwa 150-3000 m oder *Irenosyrinx hypomela* von 1900-4800 m (Bouchet & Warén, 1980).

Die Mehrzahl der Turriden lebt auf (und teilweise in) Weichsubstraten, nicht wenige werden jedoch an Riffen bzw. auf Riffplattformen (Maes, 1983) und einige Arten auch an Steinen angetroffen (Bandel & Wedler, 1987; Graham, 1988; Maes, 1967; Wilson, 1994). In ihren Habitaten erbeuten die Turriden vornehmlich Polychaeten (Delaunois & Sheridan, 1989; Graham, 1988; Maes, 1967, 1983; Pearce, 1966; Shimek, 1977, 1983a, 1983c; Taylor, 1980), teilweise aber auch Sipunculiden - z.B. *Drillia cydia* und *Splendrillia culexensis* (Maes, 1983). Einige Turriden harpunieren ihre Beute mit Radulahohlzähnen und injizieren Gift (vergl. Conidae und Terebridae).

Über Freßfeinde ist wenig bekannt, zumindest Naticiden sind sicher als solche nachgewiesen (eigene Beobachtungen an *Cytherea coarctata*). Verheilte Schalenbrüche sind häufig und zeigen Attacken von Crustaceen an (Maes, 1983; eigene Beobachtungen).

Adultgehäusemorphologie: Die Gehäuse zeigen eine große morphologische Spannbreite (Abb.81); etwa fusiform, bucciniform, columbariform, mitriform, terebriform, trichotropiform oder cerithiform (Literatur: siehe Verbreitung). Die kleinsten Gehäuse finden sich bei *Taranis* - z.B. *T. borealis* mit 3 mm (in Bouchet & Warén, 1980); die großen Gehäuse sind insbesondere bei *Gemmula*, *Lophiotoma* und *Turris* zu finden. *T. crispa* erreicht eine Gehäuselänge von 16 cm (Wilson, 1994) und ist damit wohl die größte Turride. Die Masse der Turriden hat Gehäuse von 1-6 cm Höhe, davon liegt ein großer Teil bei 1-2 cm.

Die Gehäuse sind in der Regel deutlich höher als breit und niemals breiter als hoch. Einheitliches Merkmal ist ein Sinus der Aperturaußenlippe (posteriorer Siphonalausguß), welcher direkt sutural, auf verschiedenen Positionen der Schulter (bzw. der oberen Hälfte der Windung) oder genau peripher liegen kann. Der Sinus ist teilweise nur als flache Bucht ausgeprägt (z.B. bei *Raphitoma*), bei anderen Arten als tiefer schmaler Schlitz (z.B. bei *Gemmula*). Zwischen diesen beiden Extremen sind alle Übergänge verwirklicht. Lange, anteriore Siphonalausgänge sind z.B. bei *Turris*, *Gemmula*, *Lophiotoma*, *Aforia* oder *Cochlespira* zu finden; diese sind kaum ausgeprägt bei *Pleurotomella*, *Lusitanops* oder *Thatcheria*. Skulpturierung besteht in der Regel aus Spiralleisten und Axialrippen, die jedoch selten gleichmäßige Kästchen erzeugen (z.B. bei *Daphnella*). In der *Gemmula-Lophiotoma-Turris*-Verwandtschaft sind Spiralleisten deutlich dominant. Glatte Gehäuse und columellare Auflagerungen sind die Ausnahme (z.B. bei *Borsonia* s.l.). *Antiplanes* und *Borsonia* auch mit sinistralen Gehäusen (Tippet, 1983); *Scaevatulula* stets sinistral (Gofas, 1990).

Sexualdimorphismus z.B. bei *Gemmula* und *Aforia* nachgewiesen (Kantor & Sysoev, 1991a; Shimek, 1984a). Einfache Farbmuster sind oft vorhanden.

Anatomie: Übersicht: Fuß mäßig groß, etwa halb so lang wie das Gehäuse und es seitlich nicht oder kaum überragend, vorne deutlich breiter als hinten - Propodium gut ausgebildet; Operculum komplett schließend, reduziert oder fehlend. Mantelhöhle ziemlich lang und flach. Mantel sehr dünn (Kieme und Osphradium deutlich durchscheinend); vorderer Mantelrand links mit großem, nicht retrahierbarem Siphonallappen und rechts mit mehr oder weniger ausgeprägtem Ausströmsinus. Kopf mit oder ohne Schnauze bzw. Pseudoproboscis; Fühler kurz bis mäßig lang, entweder oberhalb des Stomodeums  $\pm$  nebeneinander entsprin-

gend oder weit lateral und deutlich voneinander abgesetzt (dann wie bei Conidae und Terebridae; s.o.); Lage der Augen unterschiedlich, auf Verdickungen von nahezu basal bis terminal (z.B. *Pilsbryspira albocincta* in Tippet, 1995), häufig distal auf zwei Drittel der Tentakellänge; einige Arten ohne Augen. Kopf, Einströmsipho und Fuß einfarbig oder pigmentiert; echte Musterung nicht dokumentiert.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, relativ lang und schmal, Lamellen lappig oder  $\pm$  dreieckig. Osphradium bipectinat, vergleichsweise sehr groß, etwa so breit wie die Kieme, die Hälfte bis dreiviertel der Kiemenlänge einnehmend, meist direkt an der Kieme liegend, gleichauf oder kurz unterhalb der Kiemenspitze terminierend. Hypobranchialdrüse in der Regel unauffällig, teilweise granulär oder wulstig (Fretter & Graham, 1962; Kantor, 1988; Kantor & Sysoev, 1991; Maes, 1983; Smith, 1968; Sysoev & Kantor, 1987; eigene Beobachtungen).

Vorderer Nahrungstrakt: Intraembolische oder polyembolische Proboscis - selten kurz (z.B. *Strictispira*), meist mäßig lang, teilweise sehr lang (z.B. *Pseudomelatoma*) oder fehlend (z.B. *Taranis*); Buccalmasse oft proximal, teilweise distal (z.B. *Turricula* und *Zomulispira*), selten fehlend (z.B. *Taranis*); 0-3 buccale Sphincter (siehe Anmerkung); keine Kiefer. Primäre Speicheldrüsen meist traubig, teilweise schlauchförmig (z.B. bei *Borsonia* und *Oenopota*; siehe Anmerkung) in Einzahl, paarig oder fehlend; akzessorische Speicheldrüsen in Einzahl, paarig (auch fusioniert) oder häufig fehlend (siehe Anmerkung); Giftdrüsenkomplex teilweise fehlend (z.B. *Strictispira* und *Taranis*), sonst mit bulbösem Endabschnitt und dickem, langem Gang, der durch den Nervenring hindurchführt und dort in die Buccalhöhle einmündet, wo der Radulasack ansetzt. Speicheldrüsengänge münden direkt daneben (Bouvier, 1887; Delaunois & Sheridan, 1989; Fretter & Graham, 1962; Kantor, 1988; Kantor & Taylor, 1991, 1994; Maes, 1983; Sheridan et al., 1973; Shimek, 1975; Smith, 1968; Sysoev & Kantor, 1987; Taylor et al., 1993).

Radulae sind vergleichsweise gut bekannt (siehe u.a. Bandel, 1984; Barnard, 1958; Bouchet & Warén, 1980; Dell, 1990; Fernandes et al., 1995; Hain, 1989; Kantor, 1988; Kantor & Sysoev, 1991a, 1991b; Kantor & Taylor, 1991, 1994; McLean, 1971; Maes, 1983; Powell, 1966; Shimek, 1983a, 1983b, 1983c; Shimek & Kohn, 1981; Smith, 1968; Taylor et al., 1993; Thiele, 1929; Tippet, 1995; Wells, 1990, 1991). Es lassen sich 6 prinzipielle Typen (siehe Anmerkung)

unterscheiden (Abb.82): a) 5 Zähne pro Querreihe, mit sehr kleinem, mono- bis multicuspidem Zentralzahn, hakenförmigen Lateralia und klingenförmigen inneren Marginalia, äußere Marginalia fehlen - z.B. bei *Clavus*, *Drillia*, *Spirotropis* und *Splendrilla*; b) 3 Zähne pro Querreihe, mit  $\pm$  quadratischem, mono- bis multicuspidem Zentralzahn; Lateralia und äußere Marginalia fehlen; innere Marginalia einfach sichelförmig - z.B. bei *Pseudomelatoma*; c) 3 Zähne pro Querreihe; Zentralzahn rudimentär und monocuspid, Lateralia und äußere Marginalia fehlen, innere Marginalia  $\pm$  gabelbein förmig - z.B. *Aforia*, *Clionella*, *Gemmula*, *Leucosyrinx*, *Ptychosyrinx* und *Turridrupa*; d) 2 Zähne pro Querreihe; Zentralzahn, Lateralia und äußere Marginalia fehlen; innere Marginalia klingenförmig, teilweise mit basalem Fortsatz - z.B. bei *Austrodrillia*; *Crassispira*, *Inquisitor* und *Strictispira*; e) 2 Zähne pro Querreihe; Zentralzahn, Lateralia und äußere Marginalia fehlen; innere Marginalia gabelbein förmig - z.B. bei *Turris* und *Lophiotoma*; f) 2 Zähne pro Querreihe, mit oder ohne Radulamembran; Zentralzahn, Lateralia und äußere Marginalia fehlen; innere Marginalia als  $\pm$  harpunenförmige Hohlzähne (mit und ohne Widerhaken) - z.B. bei *Bathybela*, *Borsonia*, *Clathurella*, *Daphnella*, *Drilliola*, *Gymnobela*, *Kurtziella*, *Irenosyrinx*, *Lorabela*, *Mangelia*, *Nanno-*

*diella*, *Oenopota*, *Ophiodermella*, *Pleurotomella*, *Philbertia*, *Pyrgocythara*, *Theta*, *Typhlosyrinx* und *Xantodaphne*. Einige Arten haben überhaupt keine Radulazähne - z.B. *Taranis* spp.

Kantor und Taylor (1991) betonen zu Recht die Korrelation von buccalen Sphinctern mit der Fähigkeit einzelne Radulazähne an der Proboscisspitze einzusetzen. Das primäre Merkmal sind die Sphincter, welche in der Regel bei Schnecken auftreten, die keine Kiefer mehr haben und mit Hilfe der speziellen Muskeln ihre Beute besser schlingen können.

Taylor et al. (1993) bezeichneten die Beschreibung der primären Speicheldrüsen von *Oenopota levidensis* durch Shimek (1975: "sausage-shaped", "banana-shaped") als "probably erroneously", ohne eigene anatomische Untersuchungen (auch nicht an potentiell verwandten Gattungen) durchgeführt zu haben.

Taylor et al. (1993) listeten unter Crassispirinae einen Radulatypus mit 4 Zähnen pro Querreihe auf und bezogen sich auf "weak and vestigial" Lateralia bei *Crassispira* und *Crassiclava*. Die Autoren lieferten leider keine Abbildung, was im Hinblick darauf, daß andere Autoren dieses Merkmal bisher nicht wahrgenommen haben, ziemlich verwundert.

Das Fehlen bzw. das Vorhandensein von akzessorischen Speicheldrüsen korreliert mit dem Fehlen bzw. dem Vorhandensein von Radulahlöhzzähnen. Die funktionsmorphologischen Zusammenhänge sind damit offensichtlich komplexer als bisher angenommen. Die Hypothese von Taylor et al. (1993), daß Radulahlöhzzähne innerhalb der Conoidea fünfmal unabhängig voneinander entstanden sind, impliziert somit, daß Gleiches mit den akzessorischen Speicheldrüsen geschah und wird damit ausgesprochen unwahrscheinlich.

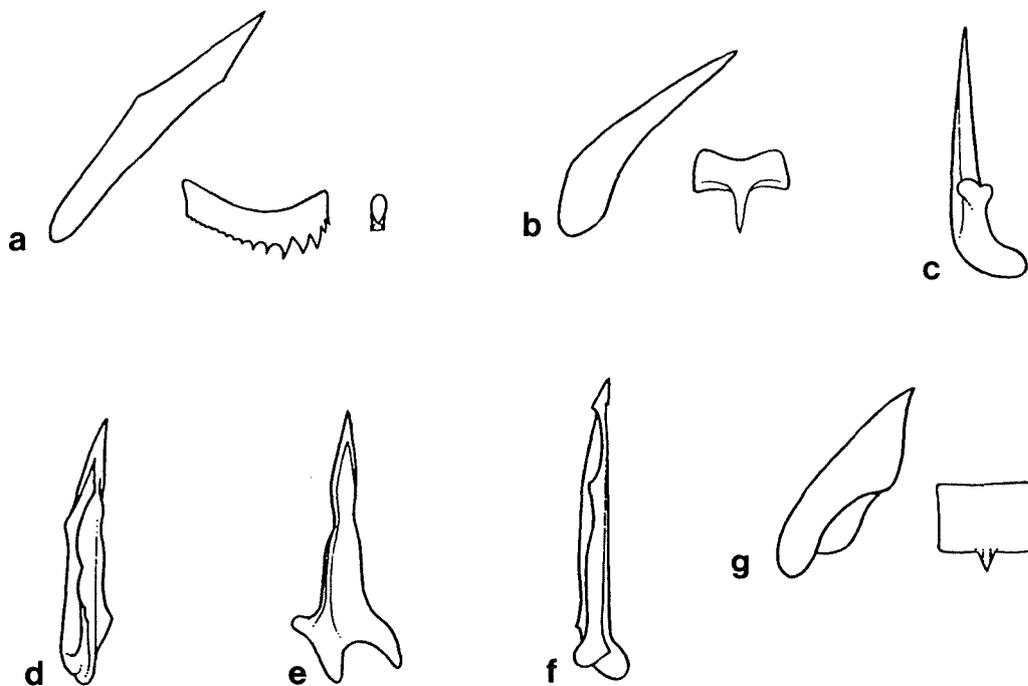


Abb.82: Radulahlöhzzähne bzw. -zähne von a) *Drillia burnupi* (nach Kilburn, 1970); b) *Pseudomelatoma penicillata* (nach McLean, 1971); c) *Strictispira paxillus* (nach Kantor & Taylor, 1994); d) *Pilsbryspira nymphe* (nach Taylor et al., 1993); e) *Dapnella cancellata*; f) *Typhlosyrinx vepallida* und g) *Ptychosyrinx bisinuata* (alle drei nach Thiele, 1929). Ohne Maßstab.

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; weiblicher Genitaltrakt nur von *Drillia cydia* genauer bekannt (Maes, 1983): pallialer Ovidukt etwa zur Hälfte aus der fast endständigen Kapseldrüse bestehend, von der sich im posterioren Abschnitt ein einfaches Receptaculum seminis abgliedert; Eiweißdrüse deutlich abgesetzt und etwa halb so lang wie die Kapseldrüse. Der Samengang

ist durchgehend geschlossen; im Bereich der Prostata verdickt, tritt zentral in die Penisbasis ein und an der äußersten Penisspitze wieder aus; Penis lang bis sehr lang, rüsselförmig und oftmals mit terminaler Papille, die in ihrer Form intraspezifisch variieren kann; der Penis entspringt etwas posterior zum rechten Fühler (Kantor, 1988; Maes, 1983, eigene Beobachtungen).

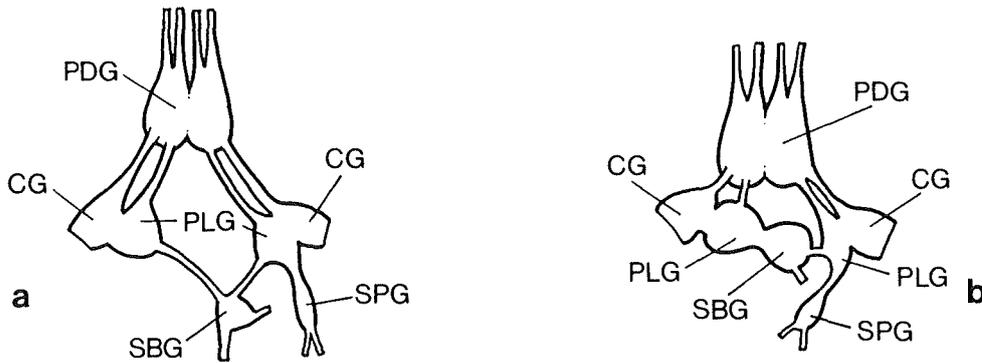


Abb.83: Zentralnervensystem von a) *Turris babylonica* und b) *Drillia nodifera* (nach Bouvier, 1887). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Die einzigen publizierten Daten beziehen sich auf *Drillia nodifera* und *Turris babylonica* ("Pleurotoma" in Bouvier, 1887; siehe Abb.83). Cerebralganglien randlich miteinander verschmolzen; Pleuralganglien den Cerebralganglien direkt anliegend. Subintestinalganglion bei *T. babylonica* zwischen Pleuralganglien eingerückt (so groß wie diese) und dem linken Pleuralganglion

direkt anliegend, bei *D. nodifera* durch mittellange Konnektive abgesetzt (und deutlich kleiner); Supraintestinalganglion mit relativ kurzem Konnektiv zum rechten Pleuralganglion. Pedalganglien ovoid, eng aneinanderliegend; bei *T. babylonica* mit kurzen und bei *D. nodifera* mit mittellangen Konnektiven zum Cerebropleuralkomplex.

NEUBESCHREIBUNG einiger Anatomien:

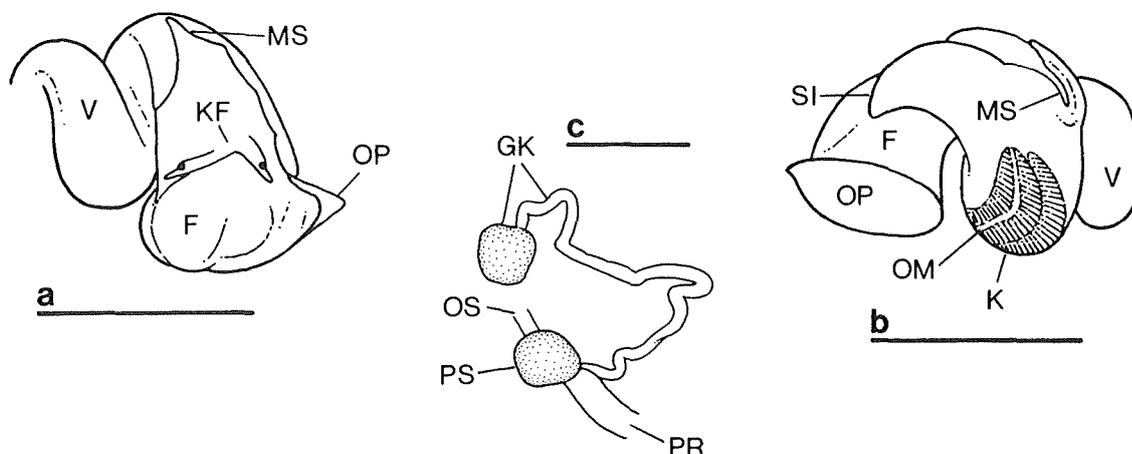


Abb.84: Anatomische Skizzen von *Lophiotoma acuta*; a) frontal, b) linksseitig, Kieme und Osphradium durch Mantelhöhleldach scheinend und c) Drüsenkomplex des vorderen Nahrungstraktes. Maßstablinie für a) und b)  $\cong$  5mm; für c)  $\cong$  2 mm.

*Lophiotoma acuta* (Abb.84) - Kurznotiz: Fuß vergleichsweise kurz, mäßig breit, relativ hoch, mit großem, unreduziertem Operculum. Kopf ziemlich klein, mit Tentakeln deren Basen nebeneinander liegen; Augen distal auf etwa zwei Drittel der Tentakellänge. Nahrungstrakt ohne Radula; Drüsenkomplex mit zwei fusionierten, weißlichen, primären Speicheldrüsen, die der Proboscisbasis direkt ansitzen und einer etwa gleichgroßen, erbsenförmigen, orange-hellbräunlichen Giftdrüse, mit dickem, schlaufigem Gang zur Buccalhöhle. Mantel dünn und transparent; Mantelrand muskulös -

linksseitig zu großem Siphonallappen ausgeformt, rechtsseitig tief und schmal eingebuchtet (Anal-sinus). Kieme monopectinat, mäßig lang, sehr schmal, mit hohen, nahezu gleichschenkligen dreieckigen Lamellen. Osphradium bipectinat, vergleichsweise sehr groß; etwa doppelt so breit wie die Kieme und zwei Drittel ihrer Länge. Visceralmasse nicht fixiert.

Eine kurze vergleichende Untersuchung von *Lophiotoma polytropa* ergab, daß diese eine sehr ähnliche Anatomie hat, ebenfalls ohne Radula, jedoch auch mit Giftdrüsenkomplex.

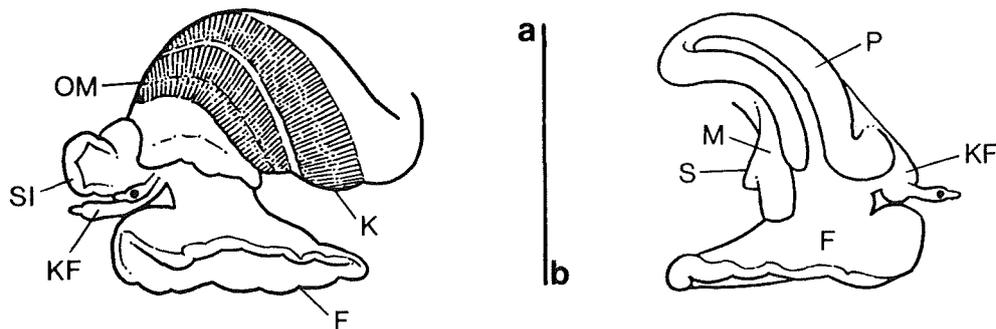


Abb.85: Anatomische Skizzen von *Cytharella coarctata*; a) linksseitige Übersicht mit durchscheinenden Mantelhöhlenorganen und b) rechtsseitig mit extrem langem Penis. Maßstabslinie  $\cong$  3 mm.

*Cytharella coarctata* (Abb.85) - Kurznotiz: Anatomie stimmt weitgehend mit der von *Mangelia powisiana* überein (siehe Fretter & Graham, 1962). Fuß mäßig lang, vorne deutlich breiter als hinten, mit gut ausgebildetem Propodium und kleinen epipodialen Lappen; Operculum nicht vorhanden. Kopf relativ klein, mit Nacken abgesetzt; Tentakel weit lateral ansitzend, jeweilige Basen deutlich getrennt; Augen sitzen auf distalen Verdickungen bei etwa zwei Drittel Tentakellänge. Mantelhöhle ziemlich lang; Mantel dünn und transparent; Mantelrand muskulös, mit breitem, gerundetem Siphonallappen und relativ flacher Analbucht. Kieme monopectinat, lang und schmal, auf etwa zwei Drittel ihrer Länge eng vom großen, bipectinaten Osphradium begleitet, das breiter als der anteriore Abschnitt der Kieme ist. Penis extrem lang (etwa 6 mm); tentakelförmig, mit abgerundetem Ende; U-förmig in der Mantelhöhle liegend. Nahrungstrakt nicht untersucht, Visceralmasse nicht erhalten.

weit lateral entspringend und mit hoch aufsitzenden Augen. Eine Radula ist nicht vorhanden.

Eine kurze vergleichende Untersuchung von *Eucithara marginelloides* belegt eine hohe grobanatomische Übereinstimmung.

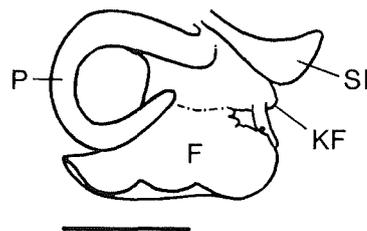


Abb. 86: Skizze des rechten Vorderkörpers mit Penis von *Lienardia cf. planilabra*. Maßstabslinie  $\cong$  3 mm.

### 3.10.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Die Eikapseln der Turriden scheinen einheitlich zu sein. Bekannt ist, daß Arten von *Antiplanes*, *Bela*, *Clathurella*, *Comarmondia*, *Crassipira*, *Drillia*, *Mangelia*, *Oenopota*, *Ophiodermella*, *Pilsbryspira*, *Polystira* und *Raphitoma* flach kuppelförmige (oftmals mit überstehender Basalmembran), in Aufsicht kreisrunde bis leicht ovale Kapseln legen (etwa 1 bis 7

*Lienardia cf. planilabra* (Abb.86) - Kurznotiz: Auffällig ist der braun bis rötlich gescheckte Kopf-Fußbereich. Die externe Anatomie stimmt weitgehend mit der von *Cytharella coarctata* überein, insbesondere Mantelhöhle, Fuß und Penis. Die Kopftentakel sind etwas kürzer, jedoch ebenfalls

mm im Durchmesser), die eine mediane Suture und eine zentrale Schlupfapertur zeigen (Amio, 1963; Bandel, 1976d; Bouchet & Warén, 1980; Delaunois & Sheridan, 1989; Fioroni, 1965b; Lamy, 1928; Lebour, 1933c, 1934; Maes, 1983; Miglavs et al., 1993; Penchaszadeh, 1982; Shimek, 1983a, 1983b; Thorson, 1940a, 1946; Vestergaard, 1935). Die Eikapseln werden, ungeordnet oder in Reihen, entweder direkt in den Sand gelegt oder an sekundäre Hartsubstrate wie die Innenseite von Muschelschalen, teilweise sogar an den Laich von Naticiden (s.o.) geheftet (Thorson, 1940a). Ein Individuum von *Oenopota* sp. legte Eikapseln an das Abdomen von *Sclerocrangon* und zwar zwischen die Eier dieses Krebses (Miglavs et al., 1993).

Die Anzahl der Eikapseln pro Laichvorgang ist relativ gering und liegt wohl selten über 20. Thorson (1940a) berichtete von 110 Eikapseln an einem Naticiden-Laichkragen, interpretierte diese jedoch, anhand der Ausrichtung und Anordnung, als kommunales Gelege. Die Anzahl der Eier pro Kapsel liegt zwischen 2 (Bandel, 1976d) und 600 (Fioroni, 1965b; siehe Anmerkung), die sich in den bekannten Fällen sämtlich entwickelten, d.h. Nährerfressen ist nicht bekannt (siehe Anmerkung). Die Embryonen schlüpften entweder kriechend oder als bilobate, operculate Veliger. Einzig von *Raphitoma* cf. *purpurea* liegt eine detaillierte embryogenetische Studie vor (Fioroni, 1965b).

Embryonalgehäuse: 1-1.3 Windungen bei sich anschließendem Larvalgehäuse; Durchmesser etwa 0.15-0.45 mm; Skulptur aus Tuberkeln oder aus Spiralleisten und Axialsegmenten oder fehlend. 1.2-1.8 Windungen ohne planktotrophe Phase im Anschluß; Durchmesser etwa 0.4-0.75 mm; Skulptur aus zahlreichen Spirallirae oder wenigen, kräftigen Spiralkielen, mit feinen Spirallirae und teilweise auch Axialsegmenten, oder aus Kästchen oder fehlend.

Arten mit planktotropher Phase und Arten ohne planktotrophe Phase stehen sich im zahlenmäßigen Verhältnis von etwa 3 : 1 gegenüber. Deutlich überwiegendes Fehlen einer planktotropen Phase tritt insbesondere bei *Drillia*, *Oenopota* und *Taranis* auf. Die teilweise differenzierte Skulpturierung von Protoconchen, die holokapsulär oder semiplanktisch gebildet wurden, ist bemerkenswert, da in der Regel der Ausfall einer planktotropen Phase mit starker Merkmalsreduzierung einhergeht.

Die Reproduktionsrate scheint vergleichsweise niedrig, wenn man die Zahl der Eikapseln mit der Anzahl der enthaltenen Embryonen multipliziert. Es ist jedoch wenig darüber bekannt, wie häufig Turriden ablaichen.

Lebour (1933c: *Philbertia gracilis*) beschrieb in Aquarien abgelaichte Eikapseln von *Comarmondia gracilis*, die jeweils etwa 50 Eier enthielten, von denen sich jedoch nur etwa 12 zu Embryonen entwickelten, welche die restlichen Eier auffraßen. Die Embryonen schlüpften schließlich als planktotrophe Veliger. Dieses wäre der erste Fall, daß nähreierfressende Embryonen in eine planktotrophe

Larvalphase übergehen (daß *C. gracilis* tatsächlich einen planktotropen Veliger hat, ist u.a. durch Fretter und Pilkington (1970) belegt). Die Beschreibung von Lebour (1933c: 509) impliziert jedoch, daß möglicherweise eine pathologische Embryogenese beobachtet wurde, wie sie hin und wieder, insbesondere unter Aquarienbedingungen, auftreten kann (siehe z.B. Latigan, 1976).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Die zwei Velarlappen nehmen im Laufe der Larvalphase stark an Größe zu und gliedern sich dann bei *Kurtziella* und *Mangelia* unvollständig in ein breites, quadrilobates Velum (Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1934, 1945; Thiriot-Quévieux, 1980; eigene Beobachtungen), bei *Raphitoma* und *Comarmondia* werden die Velarlappen schlanker und gestreckter (teilweise asymmetrisch), jeweils etwa bis zur 1.5fachen Larvalgehäuselänge (Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1933, 1934; Richter & Thorson, 1975). Die Velarlappen zeigen charakteristische, große, gelbe Pigmentflecken (Richter & Thorson, 1975; Thiriot-Quévieux, 1980). Eine auffällige Verhaltensweise der Larven ist es, das Gehäuse mit dem Velum zu umhüllen (Lebour, 1945; Thorson, 1946), insbesondere wohl dann, wenn sie attackiert werden (Bandel et al., 1997; siehe Anmerkung). Das Operculum wird bei einigen Arten während der Metamorphose abgeworfen und ist möglicherweise schon vorher in der Größe reduziert (die entsprechenden Beschreibungen geben hierüber keinen klaren Aufschluß). Die Veliger fügen dem Embryonalgehäuse 1-5 Windungen hinzu, die sehr unterschiedliche Umrisse und Skulpturierungen aufweisen können und im folgenden klassifiziert werden.

Veliger der Turriden haben anscheinend eine chemische Abwehr entwickelt (gelbe Pigmente in Velarlappen), da die Larven nicht wie üblich in das Gehäuse retrahieren, wenn sie gestört werden, sondern es mit dem Velum schützend umhüllen. Dieses ist wahrscheinlich ein (allerdings noch zu testendes) Schlüsselmerkmal in der Evolution dieser extrem erfolgreichen Familie.

Einige Larven wurden im offenen Ozean angetroffen (siehe z.B. Simroth, 1895: Taf.VIII, Fig.2 - cf. *Carinapex* oder Taf.X, Fig.1 - cf. *Pleurotomella*), was jedoch über die Dauer der Larvalphase wenig aussagt, da ja bei den Turriden selbst kongenerische Arten in sehr unterschiedlicher vertikaler Verbreitung, etwa im Sublitoral und im Abyssal vorkommen können. Veliger abyssaler Arten, die dem Lebensraum der Population entsprechend, weit küstenfern anzutreffen sind, können potentiell eine nur sehr kurze planktotrophe Phase durchlaufen. Um konkrete Aussagen treffen zu können, müssen die Taxa möglichst auf Artniveau bestimmt werden, was bei Larvalgehäusen ausgesprochen schwierig ist.

Es treten - korreliert mit einer planktotropen Phase - mindestens 6 unterschiedliche Protoconchtypen auf (vergl. Anmerkung):

I. 2.5-6 relativ hochtürmende, ungeschulterte Windungen; Höhe zwischen etwa 1 mm und 2.3

mm; Embryonalschale mit Tuberkeln oder glatt, teilweise auch die folgenden beiden Windungen, spätestens dann Einsetzen von meist kräftigen Axialrippen, die sutural weit vorspringen; Spiralskulptur fehlt oder auf feine Lirae beschränkt - z.B. bei *Drilliola*, *Gemmula*, *Turridrupa*, *Turris* und *Xenuroturris*;

II. 3-5 meist ungeschulterte Windungen, die teilweise stark an Umfang zunehmen; Höhe zwischen etwa 0.6 mm und 1.4 mm; Embryonalschale mit modifiziertem Kästchenmuster und gewöhnlich aus mehr als einer Windung (1.1-1.3); Larvalwindungen mit mehr oder weniger ausgeprägtem Rautenmuster (siehe Anmerkung) - z.B. bei *Benthomangalia*, *Daphnella*, *Gymnobela*, *Kermia*, *Lusitanops*, *Philbertia*, *Phymorhynchus*, *Pleurotomella*, *Raphitoma*, *Taranis*, *Teretia*, *Theta*, *Xanthodaphne*;

III. 3-4.5 Windungen von etwa 0.6 mm bis 1 mm Höhe; Embryonalwindung mit Tuberkeln; larvale Windungen carinat, wobei ein zweiter Kiel sutural angelegt ist; Schulter teilweise mit konkaven Axialrippen - z.B. bei *Carinapex*, *Ceritoturris*, *Corinnaeturris*, *Lienardia*;

IV. 2.5-4.5 hochturmende Windungen; Höhe zwischen etwa 0.5 mm und 0.8 mm; Embryonalwindung mit Tuberkeln; Larvalwindungen ganz oder teilweise gekielt, mit leicht prosoklinen, konvexen Axialrippen, die oftmals nicht auf den subsuturalen Bereich übergreifen - z.B. bei *Aliceia*, *Cochlespira*, *Famelica*, *Leucosyrinx*, *Spirotropis* und *Veprecula*;

V. 2.5-4 schnell an Umfang zunehmende Windungen; Höhe zwischen etwa 0.8 mm und 1.1 mm; Embryonalschale glatt oder mit einigen Spirallirae; allmähliches Einsetzen von Axial- und Spiralleisten auf erster Larvalwindung, mit Dominanz der axialen Elemente, teilweise knotig - z.B. bei *Cytharella*, *Kurtzia*, *Kurtziella* und *Mangalia*;

VI. 2.5-3.5 weitgehend glatte Windungen (mit suturalen Spirallirae); um 1 mm hoch - z.B. bei *Clavus*, *Drillia*, *Leucosyrinx*, *Splendrilla* und *Spirotropis*;

Zusammengestellt aus Bandel, 1991a; Bandel et al., 1997; Barnard, 1958; Bouchet, 1990b; Bouchet & Warén, 1979, 1980, 1994; Colman et al., 1986; Kay, 1979; Kosuge, 1988a, 1988b, 1992; Lebour, 1933c, 1934; Penchaszadeh, 1982; Poorman, 1983; Richter & Thorson, 1975; Shuto, 1983; Thiriot-Quévieux, 1972, 1980; Thiriot-Quévieux & Babio, 1975 und nachfolgenden Neubeschreibungen.

*Microdaphne* aff. *trichodes* (Abb.T12/7-11) zeigt einen ± eigenen Typus, findet jedoch über die charakteristische Embryonalschale Anschluß zu Typ II. *Ceritoturris* (Typ III) leitet über zu *Famelica* (Typ IV). Typ IV tritt analog auch bei

Cerithiopsiden auf (siehe z.B. Richter & Thorson, 1975; vergl. Gesamtanalyse). Typ VI repräsentiert zwar einen skulpturellen Reduktionstypus, läßt sich jedoch im Detail von den ebenfalls weitgehend glatten Protoconchen der Conidae und Terebridae abgrenzen (s.o.).

In Korrelation mit klassischen Unterfamilien (nach Auflistung in Vaught, 1989) fallen Typ-I-Genera in die Turrinae; Typ-II-Genera weitgehend in die Daphnellinae; Typ-III-Genera rekrutieren sich aus Drilliinae und Clathrellinae, Typ-IV-Genera aus Drilliinae, Daphnellinae und Turriculinae; Typ-V-Genera aus Mangeliinae und Typ-VI-Genera aus Drilliinae. Lage und Form des posterioren Sinus sollte nicht überbetont werden, wie sich hier z.B. anhand von zwei Arten der Gattung *Veprecula* zeigen läßt: jeweils mit Typ-IV-Protoconch, schlankem Teleoconch mit Kästchenskulptur, relativ langem anteriorem Siphonalausguß, jedoch die eine Art mit relativ tiefem Sinus, die andere mit vergleichsweise flacher Einbuchtung (siehe Tafel 13).

Fazit: Protoconchmerkmale zeigen eindeutig höhere Konsistenz als die "klassischen" aperturalen Merkmale, insbesondere Lage und Form des posterioren Sinus.

NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche (siehe auch taxonomische Anmerkungen):

*Cochlespira orientis* (Abb.T11/1,2): 2.6 Windungen mit einem Durchmesser von 0.33 mm (Höhe etwa 0.5 mm), davon die erste Windung 0.22 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Embryonalwindung mit Tuberkeln besetzt, folgende 1.6 Larvalwindungen auf suprasuturaler Hälfte mit Axialrippen skulpturiert; Apertur einfach. Übergang zum Teleoconch durch Einsetzen einer Carina und eines tiefen suturalen Sinus gekennzeichnet, der aperturalen Ausformung eines Larvalhakens sehr ähnlich. Die Larve war **planktotroph**.

*Cytharella coarctata* (Abb.T11/3,4): 2.6-2.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.6 mm (Höhe etwa 0.8 mm), davon die erste Windung 0.27 mm (entspricht Embryonalschale). Nach einer halben Larvalwindung Einsetzen von Axialstreifung, die sich auf der letzten drittel Windung zu Rippen ausformt. Auf der letzten Larvalwindung (terminale zwei Drittel) treten Spiralstreifen hinzu, die sich schließlich zu 6 Kielen ausprägen. Apertur mit undeutlichem Larvalhaken. Die Larve war **planktotroph**.

*Daphnella* sp. (Abb.T11/6,7): 4.2-4.3 Windungen mit einem Durchmesser von 1.2 mm, davon die erste Windung 0.16 mm. Embryonalschale wahrscheinlich bis 1.2 Windungen (Durchmesser: 0.18 mm), da dort Skulpturänderung einsetzt. Initiale 1.2 Windungen mit etwa 8 sichtbaren Spiralleisten, die von zahlreichen unregelmäßig ausgeprägten Axialleisten gekreuzt werden; Kreuzungspunkte spitz-knotig erhoben; Knoten axial meist nicht miteinander verbunden, außer im suprasuturalen Bereich, wo ein echtes Kästchenmuster entsteht. Ab 1.2 Windungen zunehmende Auflösung der Skulpturelemente, jedoch einige subsuturale, axial ausgerichtete Tuberkel verbleibend;

zum Ende der Larvalwindungen leicht rippige Verstärkung der Anwachsstreifung; soweit erkennbar ist die Apertur einfach. Die Larve war **planktotroph**.

*Drilliola* aff. *crispata* (Abb.T11/8-10): 4.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.74 mm (Höhe etwa 1.15 mm), davon die erste Windung 0.21 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Embryonalwindung mit Tuberkeln skulpturiert, folgende 0.5 Windungen zusätzlich mit subsuturaler und suprasuturaler Leiste, dann Einsetzen von Axialrippen (insgesamt etwa 70) und zahlreichen, feinen, aus winzigen Tuberkeln bestehenden Spirallirae; Sinusigera-Apertur. Die Larve war **planktotroph**.

*Eucitharia marginelloides* (Abb.T11/7): 2-2.1 Windungen mit einem Durchmesser von 0.35 mm (Höhe etwa 0.49 mm), davon die erste Windung 0.24 mm. Embryonalschale 1.1-1.2 Windungen, die 0.25 mm durchmessen und keine Skulptur zeigen. Die 0.9 Larvalwindungen sind mit etwa 25 zunehmend sinusförmigen, opisthoklinen Axialrippen ornamentiert; Apertur mit Larvalhaken. Die Larve war wahrscheinlich **planktotroph**.

*Gemmula* sp. (Abb.T11/11,12): 6 Windungen mit einem Durchmesser von 1.2 mm, davon die erste Windung 0.21 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 2.3 mm. Embryonalwindung locker mit Tuberkeln besetzt, dann Einsetzen von suturaler Leiste; nach zwei Larvalwindungen treten Axialrippen hinzu (insgesamt 56), die mit feinen Spiralelementen skulpturiert sind und suprasutural, der Ausformung eines Larvalhakens folgend, nach vorne biegen. Die Larve war **planktotroph**.

*Kurtzia* sp. (Abb.T11/13,14): 3.1 Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.22 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 0.85 mm. Embryonalschale mit 4-6 Spirallirae besetzt; diese werden auf der folgenden Larvalwindung allmählich diffuser und lösen sich schließlich weitgehend auf; die 2-3 Lirae im suprasuturalen Bereich dieser ersten Larvalwindung zerfallen zuvor in transversale Segmente. Übergang zur zweiten Larvalwindung durch Einsetzen gleichmäßig stärker werdender Axialrippen charakterisiert (insgesamt etwa 25); terminal erscheinen 3 feine Lirae - Überkreuzungspunkte auf Axialrippen etwas knotig; Apertur kräftig geschwungen. Die Larve war **planktotroph**.

*Kurtziella* sp. (Abb.T11/15,16): 3.8 Windungen mit einem Durchmesser von 0.75 mm, davon die erste Windung 0.2 mm (entspricht Embryonalgehäuse - hier größtenteils abgebrochen). Höhe etwa 1.05 mm. Embryonalwindung glatt; auf erster Larvalwindung Einsetzen von Axialrippen und etwas später von 4 spiralen Leisten, deren knotige Überkreuzungspunkte dann die Skulptur charak-

terisieren; Apertur leicht geschwungen, mit kleinem Larvalhaken. Die Larve war **planktotroph**.

*Lienardia* cf. *planilabra* (Abb.T12/1,2): 1.8 Windungen mit einem Durchmesser von 0.45 mm, davon die erste Windung 0.36 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 0.6 mm. Embryonalwindung glatt, Initialkappe aufgebläht; larvaler Abschnitt mit zwei Spiralkielen, Apertur mit Larvalhaken. Die Larve war wahrscheinlich **planktotroph**.

*Lienardia* sp. (Abb.T12/3,4): 3.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.63 mm, davon die erste Windung 0.2 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 0.83 mm. Sämtliche Windungen mit Tuberkeln besetzt; Larvalwindungen zusätzlich mit Doppelspiralkiel, der untere exakt sutural verlaufend. Anwachsstreifung mit kräftigem Sinus (terminaler Larvalhaken hier abgebrochen). Die Larve war **planktotroph**.

*Lophiotoma acuta* (Abb.T12/5,6): 1.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.65 mm, davon die erste, aufgeblähte Windung 0.6 mm. Außer Anwachsstreifung keine Skulptur. Larvale Apertur leicht geschwungen; abrupter Wechsel zur Juvenilschale. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Microdaphne* aff. *trichodes* (Abb.T12/7-9): 3.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.42 mm (Höhe etwa 0.6 mm), davon die erste Windung 0.14 mm. Embryonalgehäuse aus 1.2 Windungen, die 0.15 mm durchmessen und mit Spiralleisten und axialen Segmenten skulpturiert sind (Typus wie *Daphnella* sp.). Larvalwindungen mit suturalem Gürtel, der mit kurzen Axialsegmenten besetzt ist, welche teilweise mit weitständigeren Axialrippen (insgesamt etwa 30) kontaktieren, die sich peripher zu  $\pm$  scharfen Knoten erheben und suprasutural ausklingen; Sinusigera-Apertur. Die Larve war **planktotroph**.

*Pleurotomella* sp. (Abb.T12/12,13): 5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.84 mm (Höhe etwa 1.25 mm), davon die erste Windung 0.14 mm; Embryonalschale endet bei 1.1 Windungen, durchmißt 0.145 mm und ist mit Spiralleisten und Axialsegmenten skulpturiert (Typus wie *Daphnella* sp.). Larvalwindungen mit Rautenmuster und ausgezackten Axialleisten auf subsuturalem Streifen; terminal erst mit 2 Carinae, dann 3-4 Spiralleisten und Abbau des Rautenmusters; Apertur geschwungen, jedoch kein ausgeprägter Sinus. Die Larve war **planktotroph**.

*Pleurotomoides* sp. (Abb.T12/14-16): 2.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.35 mm, davon die erste Windung 0.22 mm; Embryonalgehäuse endet bei 1.3 Windungen, durchmißt 0.24 mm und ist mit Spiralleisten und Axialsegmenten skulpturiert (Typus wie *Daphnella* sp.). Larval-

windungen mit zwei Spirallkielen, der eine als Carina, der andere als suturale Leiste; oberhalb der Carina (auf der Schulter) Skulpturierung mit Axialrippen (insgesamt etwa 30), die sutural weit nach vorne biegen und den Larvalhaken anzeigen. Die Larve war **planktotroph**.

*Taranis* sp. 1 (Abb.T13/1-3): 3.1 Windungen mit einem Durchmesser von 0.47 mm (Höhe etwa 0.68 mm), davon die erste Windung 0.2 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Embryonalwindung mit Spiralleisten, die von Axialsegmenten knotig überprägt sind; Larvalwindungen mit Rautenmuster und Axialleisten auf subsuturalem Streifen; terminal Abbau des Rautenmusters; Apertur geschwungen, jedoch kein ausgeprägter Sinus. Die Larve war **planktotroph**.

*Taranis* sp. 2 (Abb.T13/4-6): 1.7-1.8 Windungen mit einem Durchmesser von 0.4 mm, davon die erste Windung 0.3 mm. Sämtliche Windungen mit Spiral- und Axialleisten, die eine Kästchenskulptur formen (anfangs undeutlich); die jeweiligen axialen Kästchensegmente sind gegeneinander versetzt. Apertur leicht geschwungen. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Turris* aff. *cingulifera* (Abb.T13/13): 4.3 Windungen mit einem Durchmesser von 1.05 mm (Höhe etwa 1.6 mm), davon die erste Windung 0.3 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Embryonalwindung sutural mit Tuberkeln besetzt, ansonsten glatt. Übergang zur ersten Larvalwindung durch Einsetzen einer subsuturalen Leiste und Larvalhaken-Anwachsstreifung gekennzeichnet; mit Beginn der zweiten Larvalwindung Skulpturierung mit Axialrippen (insgesamt 57), die sutural vorspringen. Larvalhaken deutlich, Lasche jedoch klein. Die Larve war **planktotroph**.

*Unedogemmula* sp. (Abb.T13/7,8): 2.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.75 mm (Höhe etwa 1.1 mm), davon die erste Windung 0.47 mm. Übergang Embryonalschale zu Larvalschale nicht eindeutig, möglicherweise nach 1.1. Windungen, die lediglich mit winzigen Tuberkeln besetzt sind; dann Einsetzen von insgesamt 19 Axialrippen, die sutural nach vorne biegen und damit einen Larvalhaken anzeigen; Rippen mit Tuberkeln und kurzen Spirallirae besetzt; als zusätzliche Skulptur eine unauffällige Suturalleiste an berippten Windungen. Die Larve war **planktotroph**.

*Veprecula* sp. (Abb.T13/11,12): 4.3-4.4 Windungen mit einem Durchmesser von 0.41 mm (Höhe etwa 0.74 mm), davon die erste Windung 0.15 mm (entspricht Embryonalgehäuse - hier größtenteils abgebrochen). Larvalwindungen mit leicht prosoklinen Axialrippen, wobei ein breiter subsuturaler Streifen frei bleibt; Apertur einfach. Übergang zum Teleoconch durch Einsetzen zweier knotiger Spirallkiele und eines tiefen suturalen Sinus

gekennzeichnet, der aperturalen Ausformung eines Larvalhaken sehr ähnlich. Die Larve war **planktotroph**.

Absolut identisch mit dem Protoconch von *Gemmula* sp. ist das von Bandel et al. (1997) als "turrine species 2" abgebildete Larvalgehäuse. Beide Gehäuse stammen aus dem Roten Meer. Ein Larvalgehäuse, das wie *Microdaphne* aff. *trichodes* aus dem Roten Meer stammt, ist nahezu identisch, trägt jedoch mehr Axialrippen (Abb.T12/10,11). *Turris* aff. *cingulifera* liegt nur als Protoconch und halbe Juvenilwindung vor. Der Protoconch zeigt Übereinstimmung mit dem von *Gemmula* sp., die Juvenilwindung zeigt jedoch eine Ausbildung des Sinus wie sie bei *Turris* auftritt. Barnard (1958) skizzierte den Protoconch von *Turris cingulifera* und das Einsetzen von 4 suprasuturalen Spirallkielen sehr ähnlich wie hier dokumentiert, insbesondere zählte er 26 Axialrippen auf der letzten Larvalwindung, was exakt auch hier der Fall ist.

### 3.11. Muricoidea RAFINESQUE, 1815

#### 3.11.1. Muricidae RAFINESQUE, 1815

##### 3.11.1.1. Verbreitung und Ökologie

Muriciden sind in allen Meeren verbreitet, jedoch mit deutlichem Schwerpunkt in den Tropen und im Indo-Pazifik (u.v.a. Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Cernohorsky, 1967c, 1969; Clench, 1947; Clench & Pérez Farfante, 1945; D'Attilio & Hertz, 1988; Emerson & Cernohorsky, 1973; Graham, 1988; Hinton, 1972; Houart, 1994; Humfrey, 1975; Kay, 1979; Maes, 1967; Ponder & Vokes, 1988; Powell, 1979; Radwin & D'Attilio, 1976; Rios, 1985; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Tröndle & Houart, 1992; Vokes, 1978; Wells et al., 1990; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). In die (ant-) arktischen Gewässer dringen insbesondere *Trophon* s.l. spp. vor (Bouchet & Warén, 1985; Dell, 1990; Habe, 1968; Hain, 1989; Kozloff, 1996; Linse & Brandt, 1998). Subboreale Breiten sind bereits von einigen Genera mehr besiedelt, vor allem von *Acanthina*, *Neothais*, *Nucella*, *Ocenebra* und *Urosalpinx*. Gattungen der warmen Meere sind häufig zirkumtropisch verbreitet - z.B. *Babelomurex*, *Chicoreus*, *Coralliophila*, *Dermomurex*, *Farvatia*, *Haustellum*, *Morula*, *Murex*, *Murexiella*, *Muricopsis*, *Pterynotus*, *Siphonochelus*, *Siratus*, *Stramonita* und *Typhis*. Es gibt keine extrem weit verbreiteten Arten. Diese sind in der Regel auf bestimmte Faunen(sub)provinzen beschränkt. Relativ weite Verbreitung haben Rapaninae (sensu Kool, 1993), etwa *Stramonita haemastoma* von Florida bis Brasilien und von Mexiko bis Chile (siehe Anmerkung) oder *Drupa ricina* im gesamten Indo-Pazifik bis zu den Hawaii-Inseln (Emerson & Cernohorsky, 1973; Kay, 1979; siehe Frühontogenese).

Die meisten Arten leben im Litoral und flacheren Sublitoral, einige im tieferen Sublitoral und nur

wenige - aus der *Trophon*-Verwandtschaft - im Bathyal. Diese dringen teilweise in das obere Abyssal vor - z.B. *Trophon abyssorus* bis 3500 m (in Bouchet & Warén, 1985). *Trophon echinatus* kommt von 600 m bis 3000 m Tiefe vor und belegt die, insbesondere bei bathyalen Arten häufige, große intraspezifische Tiefentoleranz. In brackischen Bereichen sind einige Arten von *Chicoreus* und *Thais* zu finden (Brandt, 1974; eigene Beobachtungen). Aus dem Süßwasser sind keine Muriciden bekannt.

Muriciden leben sowohl auf oder in Hartsubstraten als auch auf oder in Weichsubstraten. Viele Arten tolerieren sehr unterschiedliche Substrate, leben an Steinen oder Korallenschutt, auf der entsprechenden Weichsubstratmatrix und sind auch am Riff selbst anzutreffen - z.B. *Thais* s.l. spp. *Chicoreus* zeigt insgesamt eine ähnliche Habitatbandbreite, jedoch sind die Arten etwas spezialisierter - z.B. kommt *C. capucinus* hauptsächlich an Mangrovewurzeln vor. Der Verwandtschaftskreis von *Coralliophila* s.l. lebt mit Korallen vergesellschaftet (nomen est omen), ist jedoch nicht auf den durchlichteten Bereich beschränkt, sondern oftmals im tieferen Sublitoral anzutreffen, wo Individuen auf oder in Weichkorallen parasitieren - z.B. *Rapa* spp. Andere Arten parasitieren an riffbildenden Steinkorallen (Scleractinia) - epibiontisch, z.B. *Quoyula* spp. und endobiontisch, insbesondere *Magilus*- und *Leptoconchus*-Arten (Massin, 1982, 1983, 1987, 1990). *Drupella* ist für die massive Beschädigung west-pazifischer Riffe verantwortlich (Moyer et al., 1982). Zahlreiche weitere Arten anderer Verwandtschaftskreise - z.B. von *Mancinella*, *Drupa* oder *Morula* - leben ebenfalls an Korallen (u.a. Dudgeon & Morton, 1980; eigene Beobachtungen), ernähren sich jedoch in der Regel von den diversen Epibionten (Crustaceen, Polychaeten, Mollusken, Tunicaten, etc.), wobei *Drupa mora* möglicherweise auch Algen zu sich nimmt (Salvat, 1970). *Drupa ricina* soll u.a. Schwämme und Holothurien fressen (Wu, 1965). Letzteres wurde ebenfalls von *Morula granulata* berichtet (Wu, 1965). *Vexilla* frißt Seeigel (Kay, 1979; Kool, 1987).

*Murex*-Arten, mit ihren teilweise extremen Gehäusestacheln, leben vornehmlich auf und ruhen teilweise in Weichsubstraten, überqueren jedoch auf der Jagd nach anderen benthischen Mollusken hin und wieder Hartgründe (eigene Beobachtungen). Speziell angepaßt an hochenergetisches Milieu der Felsküste ist *Concholepas* und in etwas abgeschwächter Form auch einige weitmündige Arten von *Thais* s.l. (Kool, 1993). Prinzipiell sind die meisten Muriciden in der Lage, sich mit dem Fuß an Hartsubstrat festzusaugen (eigene Beobachtungen).

Eine der bekanntesten und bestuntersuchten (s.u.) Arten ist die amphiatlantisch (siehe Anmerkung) in großen Populationen im Intertidal von Felsküsten lebende *Nucella lapilla*, die Balaniden (Cirripedia) präferiert und diese anbohren muß, um an die Weichteile dieser Krebse zu gelangen. Die Fähigkeit zum Bohren ist weit verbreitet unter den Muriciden (u.a. Burkenroad, 1931; Carriker, 1969, 1978, 1981; Carriker & van Zandt, 1972; Chétail et al., 1982; Fretter & Graham, 1962; Kent, 1981; Radwin & Wells, 1968; Wu, 1965; eigene Beobachtungen). Mit Hilfe einer speziellen Fußdrüse und der Radula werden insbesondere Muscheln und Gastropoden angebohrt und mit Hilfe der Proboscis leergefressen bzw. mit Substanzen der Hypobranchialdrüse paralysiert und dann gefressen. Einige Muriciden präferieren Austern und können entsprechende Zuchten signifikant schädigen (Hancock, 1960).

Das Vorkommen von *Stramonita haemastoma* im Westatlantik einerseits und im Ostpazifik andererseits impliziert eine genetische Isolation der jeweiligen Populationen, seit der Isthmus von Panama vor etwa 3.5 Millionen Jahren endgültig geschlossen wurde (Coates et al., 1992). Vor diesem Hintergrund können die geographisch getrennten Populationen sicherlich als zwei Arten angesehen werden.

Der anthropogene Einfluß auf biogeographische Muster läßt sich z.B. für *Rapana venosa* nachweisen, die ihren Verbreitungsschwerpunkt im Chinesischen Meer hat, wohl Mitte des Jahrhunderts in das Schwarze Meer eingeführt wurde und sich seitdem dort weit verbreitet hat (Barash & Danin 1977; Mienis, 1976). Die Verschleppung dieser Art erfolgte wohl über ihre Larvalstadien im Ballastwasser von Frachtschiffen (vergl. Gollasch, 1996).

Die amphiatlantische Verbreitung von *Nucella lapilla* wirft Fragen auf. Da die Embryonen Nöhreier fressen (s.u.), treten keine freischwimmenden Larven auf, die in der Lage wären, tiefere Meeresgebiete zu überqueren (oder in Ballastwasser geraten könnten). Adulti leben vornehmlich im Intertidal und nicht tiefer als 30 m (Graham, 1988), können somit ebenfalls kein tieferes Wasser durchqueren. Eine problemlose Verbreitung über intertidale Stadien war im Zuge der Öffnung des Nord-Atlantiks möglicherweise zuletzt im Miozän möglich (Scotese et al., 1988). Die großen morphologischen und anatomischen Übereinstimmungen zwischen den nordost-amerikanischen und nordwest-europäischen Populationen von *N. lapilla* implizieren jedoch, daß eine derart lange genetische Isolierung wohl nicht stattgefunden haben kann, sondern daß im Pleistozän die Meeresspiegelabsenkungen möglicherweise weitaus größer waren als bisher angenommen. Damit *N. lapilla* den Island-Faröer-Rücken im Flachwasser überqueren konnte, mußte der Meeresspiegel etwa 400 m tiefer als heute liegen (vergl. Kapitel über die Zeitachse der Evolution). Es können hier, geographisch korreliert, kleine Unterschiede zwischen Protoconchen und Radulae aufgezeigt werden (s.u.), die eine postpleistozäne Isolation der nordwest-europäischen von der nordost-amerikanischen Population implizieren.

### 3.11.1.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Die Gehäuse sind sehr heterogen gestaltet (Abb. 87), und es gibt keine Syn-

apomorphie, die es erlauben würde, die Muriciden generell von anderen Familien der "höheren" Caenogastropoda abzugrenzen. Große morphologische Übereinstimmungen gibt es mit einigen Ranelliden (siehe 3.7.1.2.) und insbesondere Bucciniden (siehe 3.11.3.2.). Analoge Gehäuseumrisse sind auch bei den Turriden zu finden (siehe 3.10.3.2.), die sich jedoch in der Regel durch ihren ausgeprägten Analsinus abgrenzen lassen.

*Murex*- und *Haustellum*-Arten zeigen kräftige Varizen und extrem lange Siphonalausgänge. *Murex* ist durch starke Bestachelung charakterisiert, wie sie bei vergleichbaren Ranelliden nicht auftritt. Die teilweise unbestachelten Gehäuse von *Haustellum* lassen sich nicht signifikant von denen bestimmter *Cymatium*-Arten unterscheiden (vergl. jedoch Protoconche). Sehr ähnliche Gehäuse von *Tudivasum* (= *Tudicula*, Turbinellidae) sind durch das Fehlen von Varizen abgrenzbar. Neben *Murex* sind einige weitere Gattungen unverwechselbar: *Chicoreus* und *Homalocantha* zeigen ausgeprägte Siphonalausgänge und charakteristische Bestachelungen; *Latiaxis* ist durch meist kräftige Bestachelung und einen tiefen Umbilicus charakterisiert; *Pterynotus* zeigt relativ lange Siphonalausgänge und segelartige Varizen (diese treten auch bei *Gyrineum* s.l. (Ranellidae) auf, wo jedoch der Siphonalausguß kurz ist); *Drupa* zeigt oftmals eine starke Einengung der

Apertur mit gestachelter Außenlippe. Das wichtigste potentielle Unterscheidungsmerkmal zu Bucciniden (und entsprechenden Ranelliden) ist das Auftreten jeglicher Bestachelung, welche bei Buccinidae nur ausnahmsweise vorkommt, etwa bei *Busycon* und *Melongena* (beide Melongeninae). Ausgeprägte Varizen sind bei Bucciniden nur von *Colubraria* bekannt. Signifikante Bezahnung der columellaren Lippe tritt innerhalb der Muricidae nur bei *Drupa*, *Drupella* und *Morula* auf, während der Innenrand der Außenlippe bei vielen Arten gezähnel ist.

Die Spannbreite der Gehäusehöhen ist groß (maximal Faktor 100). Es wird der Bereich von etwa 3-4 mm - z.B. *Apixystus stimuleus* (in Wilson, 1994) - bis 30 cm abgedeckt: *Chicoreus ramosus* (in Radwin & D'Attilio, 1976). Die meisten Arten liegen zwischen 2 cm und 8 cm. Sinistrale Gehäuse sind nicht dokumentiert. Viele Arten haben ein relativ dickes Periostracum. Farbmuster beschränken sich meist auf Querstreifung (z.B. bei *Nucella* oder *Vexilla*), die intraspezifisch sehr variabel sein kann; auf kontrastgefärbte Knotenskulptur (z.B. bei *Drupa*, *Drupella*, *Morula* oder *Acanthina*); oder auf Einfärbung der Aperturinnenseite (insbesondere bei *Drupa* und *Coralliophila*) (Literatur: siehe Verbreitung).

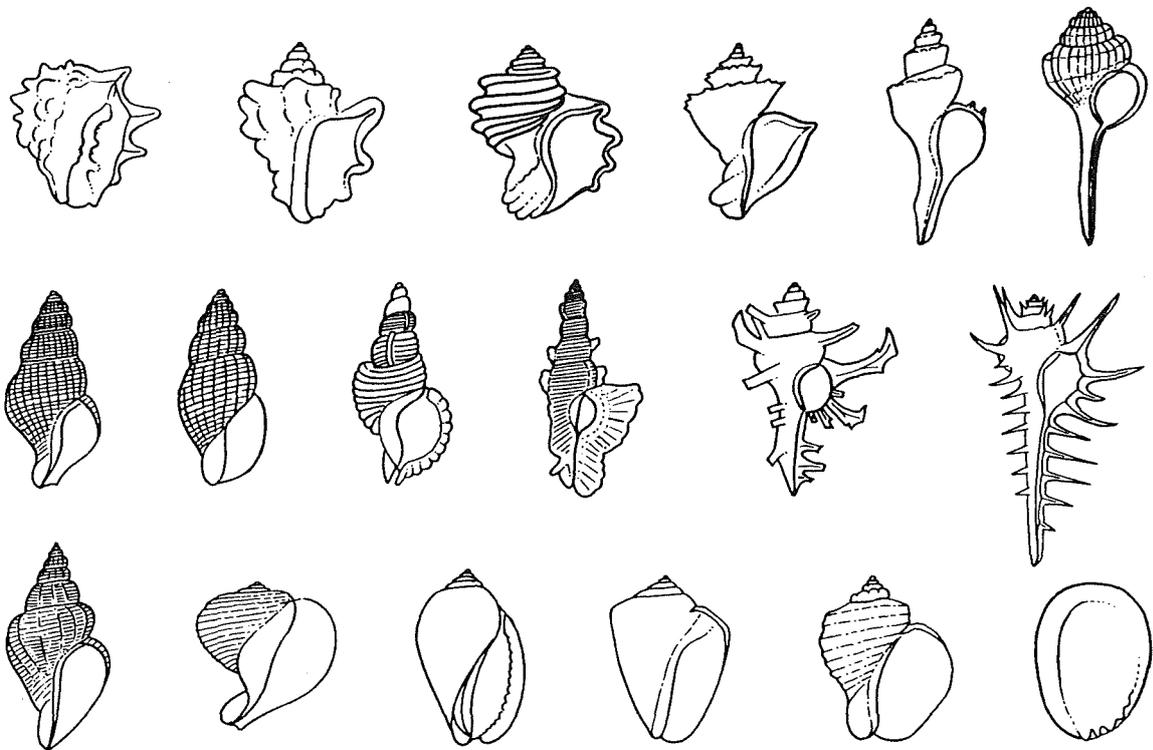


Abb.87: Gehäusetypen rezenter Muricidae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß mäßig groß, Grundfläche gewöhnlich  $\pm$  oval; Propodium meist gut ausgebildet; Operculum entweder komplett

schließend, mehr oder weniger reduziert oder auch fehlend - z.B. bei *Magilus*. Mantelhöhle relativ lang; Mantel vergleichsweise dick, mit glattem oder

± gewelltem Rand, der anterosinistral zu einem ausgeprägten Siphonallappen geformt ist, dessen Länge relativ gut mit der des entsprechenden Gehäuseausgusses korreliert. Kopf relativ klein und ohne Schnauze; Fühler mäßig lang, Augen liegen auf ein bis zwei Drittel ihrer Länge (weder basal noch terminal); fehlende Augen, etwa bei Tiefsee-Arten, nicht beschrieben. Beim Kriechen exponierte Körperteile meist einfarbig, teilweise gefleckt.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, mäßig lang bis relativ lang, in deutlichem Abstand zum Mantelrand terminierend; Lamellen oftmals dick und ± dreieckig. Osphradium bipectinat, mäßig groß bis sehr groß,  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{3}{4}$  der Kiemenlänge und teilweise breiter als diese, auf Höhe der Kiemenspitze oder etwas zurück terminierend; Osphradiumenden gerundet. Hypobranchialdrüse unterschiedlich; aus gerundeten Lappen -

z.B. bei *Trophon geversianus* (in Harasewych, 1984), aus transversalen Falten - z.B. bei *Nucella lapilla* und *Drupa ricina* (in Kool, 1993; eigene Beobachtungen), netzartig - z.B. bei *Plicopurpura patula* (in Kool, 1988), oder granulär - z.B. bei *Murex tribulus* (eigene Beobachtungen); bei vielen Muriciden wurde in der Hypobranchialdrüse Purpurssekret nachgewiesen (siehe Anmerkung).

Das Purpurssekret der Hypobranchialdrüse hatte insbesondere im Mittelalter wirtschaftliche Bedeutung, da es u.a. der Klerus zum Einfärben von Stoffen benutzte. Lacaze-Duthiers (1861) untersuchte die Sekrete systematisch und konnte keine taxonomische Korrelation mit unterschiedlichen Farbtönen herstellen. Eine zusammenfassende Schrift zur "Purpurkunde" lieferte Dedekind (1898). Die pharmakologische Wirkung der Hypobranchialdrüsensekrete ist weitgehend ungeklärt (Andrews et al., 1991). Anscheinend ist das Purpurssekret eine Apomorphie der Muriciden.

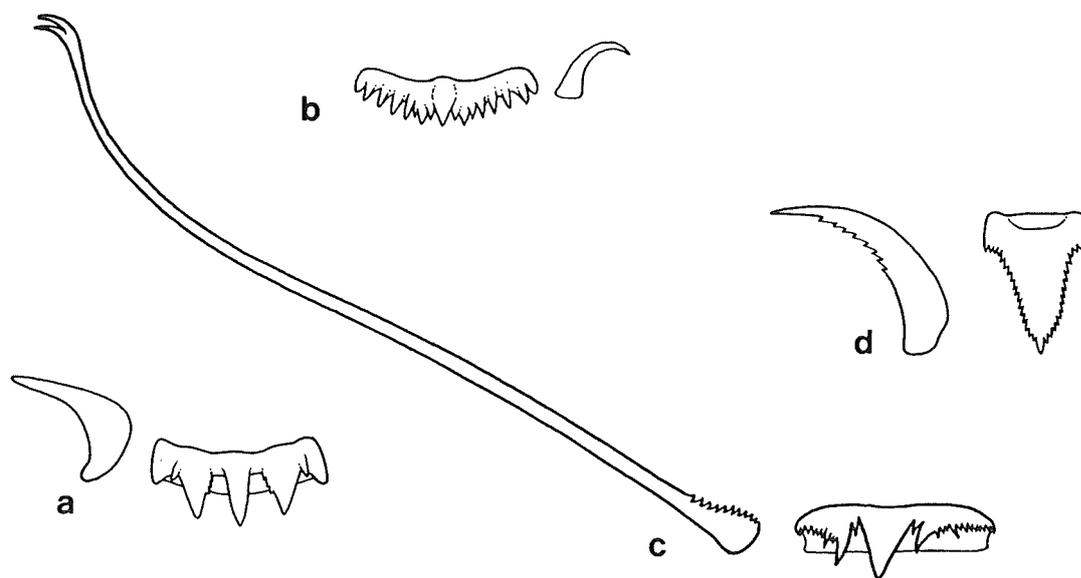


Abb.88: Radulahlbreihen von a) *Forreria belcheri* (nach Kool, 1993); b) *Drupa grossularia*; c) *Drupella corna* (beide nach Kool, 1987) und d) *Vexilla taeniata* (nach Thiele, 1929). Ohne Maßstab.

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch und relativ kurz bis mäßig lang; Buccalmasse mäßig groß; Kiefer fehlen, Radulasack lang bis sehr lang, teilweise fehlend. Primäre Speicheldrüsen wohl immer vorhanden; paarig, jedoch eng zur schwammigen Masse zusammengelagert; anterior zum Nervenring, direkt unterhalb der Proboscis am Ösophagus klebend; Gänge in das dort befindliche, mehr oder weniger ausgeprägte, beulige bis birnenförmige Leiblein-Ventil. Akzesorische Speicheldrüsen entweder fehlend (z.B. bei *Phyllonotus trunculus* oder *Trophon longstaffi*), in Einzahl (z.B. bei *Trophon geversianus* oder *Murex tribulus*) oder paarig (z.B. Rapaninae sensu Kool, 1993); möhren- bis schlauchförmig, außerhalb des Nervenringes liegend (siehe Anmerkung), in

Buccalhöhle einmündend. Ösophagusdrüse (von vielen Autoren Leiblein'sche Drüse genannt; siehe Gesamtanalyse) meist groß und langgezogen, dem Ösophagus locker aufliegend oder diesen mehr oder weniger umfassend; tropfenförmig bis zylindrisch, gelappt oder kompakt, teilweise mit gangförmigem Anhang; (u.a. Amaudrut, 1898; Andrews, 1991; Ball et al., 1997; Eales, 1923; Fretter & Graham, 1962; Graham, 1941; Haller, 1888; Harasewych, 1984; Hirsch, 1915; Kool, 1988, 1993b; Massin, 1983; Wu, 1965; eigene Beobachtungen).

Radulae (Abb.88 und T3/3-14) sind meist lang und zeigen - außer bei der *Coralliophila*-Verwandtschaft, wo sie fehlen - typischerweise drei Zähne pro Querreihe. Diagnostisch ist in der Regel der Zentralzahn, während die Marginalia, mit wenigen

Ausnahmen, einfach sichel- bis hakenförmig sind (u.v.a. Arakawa, 1965; Bandel, 1977, 1984; Barnard, 1958; Bouchet & Warén, 1985; Emerson & Cernohorsky, 1973; Houart, 1991; Kool, 1987, 1993a, 1993b; Ponder, 1972b; Radwin & D'Attilio, 1976; Sabelli & Tommasini, 1982a, 1982b; Thiele, 1929; Wu, 1968; eigene Beobachtungen). Die Ausnahmen sind *Vexilla* spp., wo die Marginalia eine gesägte Schneide zeigen (Cooke, 1919; Kool, 1993; Thiele, 1929) und insbesondere *Drupella* spp., mit lang ausgezogenen, dünnen, endständig gezackten Außenzähnen (Barnard, 1958; Thiele, 1929).

Die Zentralzähne sind in der Regel deutlich breiter als hoch (außer bei *Vexilla*) und zeigen im Grundmuster drei Hauptdentikel, die auf einer Ebene liegen, z.B. bei *Phyllocoma* oder *Rapana* (beide in Thiele, 1929). Diesen Hauptdentikeln sind fast immer Nebendentikel zwischengeschaltet: **Typus I** mit 3 Haupt- und 2 untergeordneten Nebendentikeln, z.B. bei *Aspella*, *Attiliosa*, *Chicoireus*, *Hexaplex*, *Mancinella*, *Murex*, *Pterynotus*, *Purpura*, *Trophon*, *Xymenopsis* und *Zeatrophon*; diesem Typus stehen einige weitere sehr nahe, etwa der von *Bolinus*, welcher sich lediglich durch einige zusätzliche, oberhalb der 3+2-Schneide liegende, kleine Dentikel unterscheidet; oder der Typus von *Calotrophon*, *Dermomurex* und *Poirieria*, wo die beiden Nebendentikel nahezu gleich stark wie die Hauptdentikel sind. Eine weitere Differenzierung der Schneide mit Nebendentikeln, sowohl zwischen den Hauptdentikeln als auch an den Hauptdentikeln selbst tritt z.B. bei *Drupa* und *Morula* auf. Ein relativ gut abzugrenzender **Typus II** ist z.B. bei *Acanthotrophon*, *Bizetiella*, *Ceratostoma*, *Favartia*, *Jaton*, *Lataxienna*, *Maxwellia*, *Murexiella*, *Murexsul*, *Muricopsis*, *Ocenebra*, *Pteropurpura*, *Trachypollia*, *Tripterotyphis*, *Urosalpinx* und *Vitularia* zu finden (siehe Anmerkung). Arten dieser

Gattungen zeigen einen mittleren Hauptdentikel, der deutlich oberhalb der beiden anderen Hauptdentikel ansetzt. Bei diesem Typus prägen sich oftmals kräftige marginale Nebendentikel aus. Kleinere Nebendentikel können in unterschiedlicher Zahl auftreten und sind in der Regel mehrheitlich jeweils außen von den basalen Hauptdentikeln angeordnet. Nach innen liegt zwischen den Hauptdentikeln meist jeweils nur ein Nebendentikel, analog zu Typus I. Radulae von *Vexilla* spp. sind nicht nur durch ihre gesägten Marginalia gekennzeichnet, sondern auch durch einen extrem stark dominierenden, dreieckigen, mittleren Hauptdentikel am Zentralzahn (siehe Kool, 1987; Thiele, 1929). Die *Vexilla*-Radula wird hier als **Typus III** abgegrenzt. **Typus IV** wird durch *Drupella* spp. repräsentiert, deren bereits erwähnte Marginalia einzigartig unter den Muriciden sind (siehe Anmerkung).

Sexualdimorphismus der Radula wurde z.B. von *Nassa*-Arten beschrieben (Maes, 1966).

Thiele (1929) schrieb in seiner Kurzdiagnose über die Muriciden, "... außerdem kommt in einigen Gattungen ein Paar röhrenförmiger Drüsen vor, deren Ausführungsgänge sich miteinander vereinigen und den Schlundring durchziehen". Thiele (1929) nannte keine konkreten Gattungen. Der oben zusammengefaßte Stand der Forschung präsentiert keinen Beleg für Thieles Behauptung.

Folgt man klassischen taxonomischen Auflistungen (hier Vaught, 1989), dann tritt Radula-Typus-I bei den Muricinae, Trophoninae und (teilweise etwas modifiziert) Thaidinae (= Rapaninae s.l.) auf. Zu Radula-Typus-II leitet *Nucella* über, die auch von Kool (1993a) eher im Verwandtschaftskreis der Ocenebrinae gesehen wurde. Typus II kennzeichnet Ocenebrinae und Muricopsinae, ist jedoch in modifizierter Form auch bei *Drupa grossularia* zu finden (Abb.88b). Der nur bei *Vexilla* auftretende Radula-Typus-III deutet auf eine besondere systematische Stellung der Gattung hin. Die Marginalia von *Drupella*-Arten (Radula-Typus-IV) zeigen hohe Übereinstimmung mit denen der ebenfalls Korallenpolypenfressenden Pedicularien (siehe Cypraeoidea).

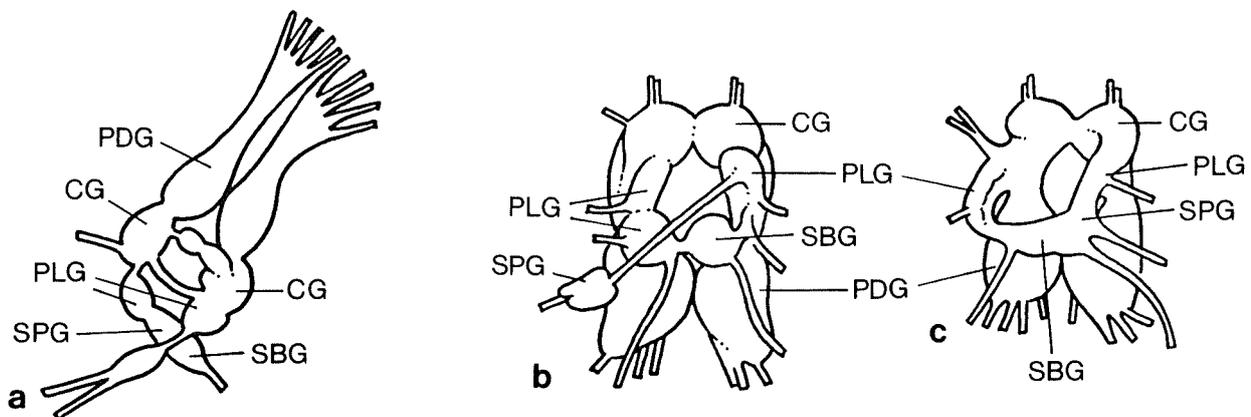


Abb.89: Zentralnervensysteme von a) *Trophon longstaffi* (nach Eales, 1923); b) *Phyllonotus trunculus* und c) *Concholepas concholepas* (beide nach Haller, 1888). Ohne Maßstab.

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; pallialer Ovidukt dick zylindrisch, mit großer Kapselfrüse, deren vorderer Teil als Bursa copulatrix fungiert oder diese als sackförmige Ausstülpung terminal abgegliedert; nach hinten die große, unterschiedlich geformte Eiweißdrüse anschließend und auf - als zitzenähnliche Fortsätze - oder posterior zu dieser - als abgegliederter Schlauch mit mehrfingrigem Ende oder  $\pm$  sackförmig - das Receptaculum seminis (Fretter, 1944; Harasewych, 1984; Kool, 1993; Tan & Sigurdsson, 1996). Männlicher pallialer Gonodukt durchgehend geschlossen oder mit einer meist schlitzförmigen Öffnung der Prostata zur Mantelhöhle; Prostata vergleichsweise lang, Dicke hängt vom individuellen Entwicklungsstand ab; vorderer Samengang tritt  $\pm$  zentral in die Penisbasis ein und mündet terminal oder subterminal; Penisform, auch intragenerisch, sehr unterschiedlich: einfach tentakelförmig, einfach fingerförmig, fingerförmig mit terminalem Tentakel, fingerförmig mit terminaler Verdickung und medianem Lobus; (Amín et al., 1984; Cernohorsky, 1966a; Fretter, 1944; Harasewych, 1984; Kool, 1993; Tan & Sigurdsson, 1996; eigene Beobachtungen).

Nervensystem: Cerebralganglien randlich mehr oder weniger miteinander verschmolzen. Pleuralganglien den jeweiligen Cerebralganglien anliegend, jedoch distinkt bei *Trophon* und *Phyllonotus* und mit diesen  $\pm$  verschmolzen bei *Acanthina*, *Concholepas* und *Purpura*. Subintestinalganglion zwischen Pleuralganglien gerückt, bei *Concholepas* mit dem ebenfalls eingerückten Supraintestinalganglion verschmolzen. Letzteres bei *Trophon* mit kurzer, bei *Phyllonotus* mit mäßig langer und bei *Rapana* mit langem Konnektiv vom rechten Pleuralganglion abgesetzt. Pedalganglien ovoid, sehr groß, eng aneinanderliegend und direkt an Cerebropleuralkomplex herangerückt; (Amaudrut, 1898; Bouvier, 1887; Eales, 1923; Haller, 1888; Abb.89).

NEUBESCHREIBUNG zweier Anatomien und einiger Radulae:

*Drupa ricina* (Abb.90): Die Beschreibung basiert auf der Untersuchung von zwei unterschiedlich geschlechtlichen Individuen dieser Art. Der männliche Genitaltrakt wurde vergleichend auch von *Drupa mora* untersucht.

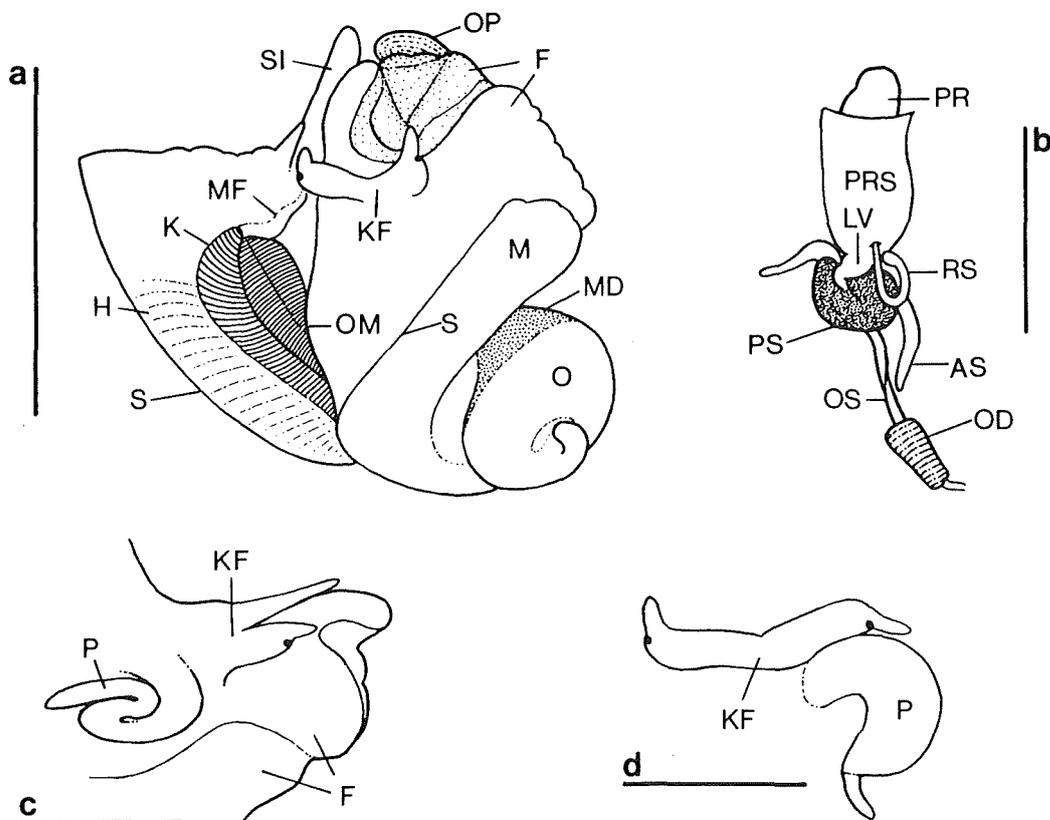


Abb.90: Anatomische Skizzen von *Drupa ricina* und *D. mora*; a) *D. ricina*, Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle, b) *D. ricina*, vorderer Nahrungstrakt; c) *D. ricina*, Kopfbereich mit Penis und d) *D. mora*, Kopfbereich mit Penis. Maßstabslinien: a)  $\cong$  1 cm; b) bis d)  $\cong$  5 mm.

Mantelhöhlenorgane: Kieme mit beigefarbenen, einfachen Lamellen; monopectinat, mäßig lang, relativ schmal, anterior kräftig gekrümmt; in der Kiemenverlängerung ist eine segelartige Falte ausgebildet, die an der Basis des Siphonallappens endet. Osphradium mit bräunlichen Lamellen, bipectinat, terminal gerundet und von der Kiemenspitze halb umfaßt; der Kieme eng anliegend, breiter als diese und etwa zwei Drittel deren Länge erreichend. Hypobranchialdrüse aus gut ausgebildeten transversalen Falten, die etwas unterhalb der Kiemenspitze enden.

Vorderer Nahrungstrakt: Mäßig lange, pleurembolische Proboscis; an Basis des Proboscissackes ist der Ösophagus zum Leiblein-Ventil differenziert, etwas oberhalb tritt der lange Radulasack aus. Direkt unterhalb des Leiblein-Ventils bedecken die paarigen, eng zusammengelagerten, bräunlichen, azinösen, primären Speicheldrüsen den Ösophagus und den Nervenring; akzessorische Speicheldrüsen sind dick tentakelförmig, etwa 3 mm lang, weißlich, und ihre Gänge dringen wie die der primären Speicheldrüsen in die Proboscis ein. Das genaue Einmünden in das Nahrungsrohr wurde nicht beobachtet. Zwischen Leiblein-Ventil und Ösophagusdrüse ist der Ösophagus deutlich verdreht. Ösophagusdrüse vergleichsweise klein, mehr oder weniger zylindrisch, ohne posterioren Anhang, braun und quergestreift.

Radula (Abb.T3/13,14) sehr lang (etwa 8.3 mm); aus ungefähr 280 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.3 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Marginalia sichelförmig, mit etwas nach außen gebogenen Schneiden; maximale Distanz von Basis zur Spitze etwa 80 µm. Mittelzahn 100 µm breit und 30 µm hoch; Hauptdentikel auf einer Ebene, der zentrale länger und spitzer als die lateralen; zentraler Hauptdentikel undifferenziert, laterale Hauptdentikel mit 2-3 kleinen Nebendentikeln an der Innenseite und jeweils 4 kleinen und einem großen Nebendentikel (dieser marginal) an der Außenseite.

Genitaltrakt: Weiblicher Genitaltrakt nicht untersucht. Männlicher pallialer Gonodukt geschlossen; Penis in Ruhestellung in Schlaufe gelegt, dick tentakelförmig, relativ lang, nahe am rechten Fühler ansetzend. Bei *Drupa mora* Penis dick mondsichelförmig, mit kurzem, terminalem Tentakel; direkt am rechten Fühler ansetzend.

Sonstiges: Fuß ziemlich klein, mit reduziertem und sehr flexiblem Operculum. Mantel relativ dick; Mantelrand wellig; anterosinistrale Siphonalfalte gut entwickelt, mit basaler, zugespitzter Nebenfalte. Visceralmasse kurz und mäßig groß. Kopftentakel relativ kurz; dorsolateral, direkt

nebeneinander ansetzend; Augen auf etwa zwei Drittel der Tentakellänge.

*Murex tribulus* (Abb.91): Die Beschreibung basiert auf der Untersuchung zweier männlicher Individuen. Ein Zentralzahn der Radula wurde bereits von Radwin und D'Attilio (1976) skizziert, allerdings recht ungenau.

Mantelhöhlenorgane: Kieme mit beigefarbenen, hohen, ± dreieckigen Lamellen; monopectinat, relativ lang, mäßig breit, anterior kräftig gekrümmt. Osphradium mit hellbraunen Lamellen, bipectinat, terminal breit gerundet; der Kieme eng anliegend, gleichauf mit dieser terminierend, etwas schmaler als die Kieme und ungefähr halb so lang. Hypobranchialdrüse granulär.

Vorderer Nahrungstrakt: Mäßig lange, pleurembolische Proboscis; etwas oberhalb der Proboscissackbasis tritt das Endstück eines relativ langen Radulasackes aus; Differenzierung eines Leiblein-Ventils äußerlich nicht erkennbar. Ein Paar schwammige, weißliche, eng zusammengelagerte, primäre Speicheldrüsen lagert am Ösophagus, direkt unterhalb der Basis des Proboscissackes; Drüsengänge führen, ebenso wie die der unpaaren, möhrenförmigen, weißlichen, akzessorischen Speicheldrüse zur Buccalhöhle (Nervenring nicht involviert). Ösophagusdrüse groß und braun, den Ösophagus umfassend.

Radula (Abb.T3/3,4) relativ lang (etwa 6.5 mm); aus ungefähr 200 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.45 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Marginalia sichelförmig, mit breiten Basen; maximale Distanz von Basis zur Spitze etwa 120 µm. Mittelzahn 170 µm breit und außen 40 µm hoch; Hauptdentikel auf einer Ebene, der zentrale etwas länger als die lateralen; letztere etwas nach außen gebogen; Hauptdentikel undifferenziert, zwischen diesen jeweils ein kräftiger Nebendentikel; oberhalb marginaler Basis und lateralem Hauptdentikel jeweils ein Höcker ausgeprägt, der mit der Einbuchtung zwischen marginaler Basis und lateralem Hauptdentikel des Nachbarzahns korrespondiert.

Genitaltrakt: Weiblicher Genitaltrakt nicht untersucht. Männlicher pallialer Gonodukt geschlossen, sehr dick, wahrscheinlich größtenteils als Prostata fungierend. Penis fingerförmig mit terminalem Tentakel, mäßig lang; fast dorsal, nahe des rechten Fühlers ansetzend. Der Samengang mündet deutlich unterhalb der Penisspitze.

Sonstiges: Fuß relativ klein, mit großem, stabilem Operculum. Mantel relativ dick; Mantelrand wellig, hier durch retrahierten, linken Fühler eingebuchtet; extrem langer Siphonallappen, mit

terminal abgefaltetem Kragen. Visceralmasse relativ kurz und mäßig groß. Kopftentakel relativ lang, der linke deutlich länger als der rechte (bei

beiden untersuchten Individuen); dorsolateral, direkt nebeneinander ansetzend; Augen etwa auf halber Tentakellänge sitzend.

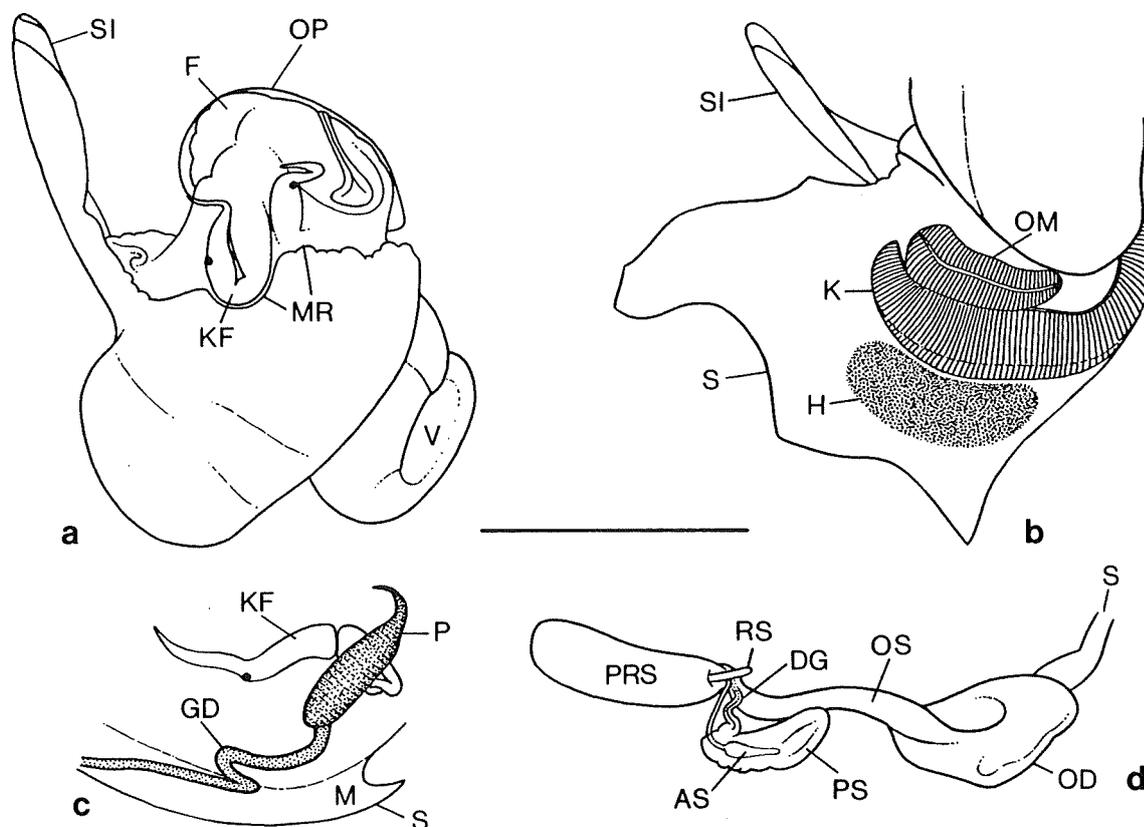


Abb.91: Anatomische Skizzen von *Murex tribulus*; a) Übersicht; b) geöffnete Mantelhöhle; c) Penis und d) vorderer Nahrungstrakt. Maßstabslinie  $\cong$  1 cm.

*Drupa mora* (Abb.90d; T3/10-12), Radula: Relativ sehr lang (etwa 7.8 mm); aus ungefähr 350 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.35 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Marginalia sichelförmig, mit etwas nach außen gebogenen Schneiden; maximale Distanz von Basis zur Spitze etwa 70  $\mu$ m. Mittelzahn 130  $\mu$ m breit und 20  $\mu$ m hoch; Hauptdentikel auf einer Ebene, der zentrale etwas länger als die lateralen; zentraler Hauptdentikel undifferenziert, laterale Hauptdentikel mit einem spitzen kräftigen Nebendentikel an der Innenseite. Nach außen ist die Schneide in jeweils 6 (fünf kleine und ein etwas größerer), leistenförmig ansetzende Nebendentikel differenziert.

*Mancinella alouina* (Abb.T3/9), Radula: Relativ lang (etwa 7.3 mm); aus ungefähr 140 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.4 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Marginalia sichelförmig, vergleichsweise kräftig; maximale Distanz von Basis zur Spitze etwa 120  $\mu$ m. Mittelzahn 150  $\mu$ m breit und 50  $\mu$ m hoch (ohne überspringende Hauptdentikel); Hauptden-

tikel  $\pm$  auf einer Ebene, der zentrale etwas länger als die lateralen; zentraler Hauptdentikel undifferenziert, laterale Hauptdentikel mit einem Nebendentikel an der Innenseite, dessen Spitze sich nur undeutlich absetzt. Oberhalb marginaler Basis und lateralem Hauptdentikel jeweils ein Höcker ausgeprägt, der mit der Einbuchtung zwischen marginaler Basis und lateralem Hauptdentikel des Nachbarzahns korrespondiert.

*Nucella lapilla* (Abb.T3/5,6), Radula: Relativ sehr lang (etwa 8.9 mm); aus etwa 300 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.3 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Marginalia sichelförmig, mit etwas nach außen gebogenen Schneiden; maximale Distanz von Basis zur Spitze etwa 70  $\mu$ m (vergleichsweise mehr freie Membranfläche zwischen Marginalia und Mittelzahn als bei den anderen hier beschriebenen Radulae); Mittelzahn 95  $\mu$ m breit und 30  $\mu$ m hoch (ohne überspringende Hauptdentikel); Hauptdentikel nicht ganz auf einer Ebene, der zentrale etwas höher ansetzend und länger als die lateralen; zentraler

Hauptdentikel undifferenziert, laterale Hauptdentikel mit einer Verdickung an der Innenseite, die wie ein nicht ausdifferenzierter Nebendentikel erscheint. Nach außen folgen jeweils zwei kleine, leistenförmige Dentikel und zwei höckerförmige Fortsätze, von denen der äußere lediglich die Zahnumgrenzung verstärkt, der innere jedoch über die Schneide des ontogenetisch nächst jüngeren Zahnes faßt.

*Ocenebra erinacea* (Abb.T3/7,8), Radula: Relativ sehr lang (etwa 6.2 mm) und schmal; aus etwa 310 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.13 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Marginalia dünn sichelförmig, maximale Distanz von Basis zur Spitze etwa 40 µm. Mittelzahn 65 µm breit und 20 µm hoch (ohne überspringende Hauptdentikel); Hauptdentikel etwa von gleicher Größe, auf zwei Ebenen angeordnet, der zentrale höher und zurückliegender ansetzend und daher weniger weit vorspringend als die lateralen Hauptdentikel; zentraler Hauptdentikel undifferenziert, laterale Hauptdentikel mit einem Nebendentikel an der Innenseite. Nach außen ist die Schneide in jeweils 4-5 kleine, leistenförmig ansetzende Nebendentikel sowie in einen marginalen, großen und kräftigen Dentikel differenziert.

### 3.11.1.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Eikapseln von Muriciden sind in zahlreichen Publikationen abgebildet worden (u.v.a. Anderson, 1965; Bandel, 1976b; Cernohorsky, 1966a; D'Asaro, 1966, 1970a, 1970b; 1986b, 1988, 1991; Fischer, 1940; Gohar & Eisawy, 1967; Hancock, 1956; Hirase, 1928; Houston, 1971; Lamy, 1928; Lebour, 1936; Moore & Sander, 1978; Palmer et al., 1990; Penchaszadeh, 1976; Radwin & Chamberlain, 1973; Robertson, 1980; Smith et al., 1989; Thorson, 1940a, 1940b, 1946; Turner, 1992; Wells & Lalli, 1977; Winner, 1985, 1992; Wondrack, 1974).

Es lassen sich  $6 \pm$  charakteristische Eikapselformen unterscheiden: **I.** Kuppelförmig, mit apikaler Schlupfapertur - z.B. bei *Bedevea*, *Drupa*, *Lepsiella*, *Murex*, *Muricopsis*, *Trophon* s.l. **II.** Säulen- bis kelchförmig, mehr oder weniger seitlich abgeflacht, mit apikaler Schlupfapertur - z.B. bei *Chicoreus*, *Cymia*, *Dicathais*, *Haustrum*, *Hexaplex*, *Murex*, *Nassa*, *Purpura*, *Thais*, *Vitularia* (vermittelt zu Typ I). **III.** Oval bis kelchförmig, meist deutlich seitlich abgeflacht, apikale Schlupfapertur mit aufgesetztem Verschlussstopfen - z.B. bei *Ceratostoma*, *Eupleura*, *Forreria*, *Nucella*, *Ocenebra*, *Pteropurpura*, *Thais*, *Urosalpinx*. **IV.** Fingerkuppenförmig, mit subapikaler Schlupfapertur - z.B. bei *Aspella*, *Drupella*, *Morula*,

*Murex*, *Phyllonotus*. **V.** Discoidal, mit subapikaler Schlupfapertur - z.B. bei *Trophon*. **VI.** Sphärisch, mit abgeplattetem Apex - z.B. bei *Ocenebra*.

Die Eikapseln werden entweder in einer Ebene nebeneinander an das Substrat geheftet oder bilden in wenigen bis zahlreichen Lagen zusammengeheftet Laichballen, die sich teilweise hoch auftürmen - z.B. das Gelege von *Murex trapa* (in D'Asaro, 1991). Kommunale Gelege sind bekannt (u.a. Bandel, 1976b; D'Asaro, 1970b, 1991; eigene Beobachtungen an *Dicathais orbita*) und gewöhnlich an Unregelmäßigkeiten bzw. abgegrenzten Bereichen innerhalb des Laichs zu erkennen. Einzelgelege bestehen aus 2 - z.B. bei *Dermomurex pauperculus* (in Bandel, 1976b: *Aspella pauper-cula*) - bis etwa 400 Eikapseln - z.B. bei *Vitularia salebrosa* (in D'Asaro, 1970a). *Coralliophila*-Arten heften ihre kissenförmigen Eikapseln in die Mantelhöhle (Bandel, 1976b; Gohar & Soliman, 1963; Robertson, 1980; Soliman, 1969; Wells & Lalli, 1977; Wilson, 1994).

Die Zahl der Eier pro Kapsel variiert von unter 10 - z.B. bei *Lepsiella vinosa* (in Smith et al., 1989) - bis über 2000 - z.B. bei *Hexaplex princeps* (in D'Asaro, 1991), wo dann etwa zwei Millionen bilobate Embryonen pro Gelege ausschlüpfen können und in die planktotrophe Larvalphase übergehen. Das numerische Verhältnis zwischen Arten mit nicht-planktotrophen und planktotrophen Schlüpflingen ist relativ ausgeglichen (bei 114 ausgewerteten Arten: 63 zu 51). Innerhalb der Muricinae und Trophoninae (sensu Ponder & Warén, 1988 und Vaught, 1989) gibt es jedoch kaum Arten mit planktotropher Larvalphase (siehe z.B. Protoconche in Harasewych, 1984; Houart, 1991; Radwin & D'Atillio, 1976). Nähreierfressen tritt bei einigen Muriciden auf und wurde insbesondere bei *Nucella lapilla* genauer untersucht (Moore, 1938; Portmann, 1925, 1930, 1931; Stöckmann-Bosbach, 1988; eigene Beobachtungen). Hier stoppt bei einem Großteil der Eier frühzeitig die Furchung, und diese ballen sich zu einer zentralen Futtersäule zusammen, an der die Embryonen mit normaler Entwicklung dann "nagen". Weitaus häufiger als Nähreier, sind große Mengen Eiklar die Hauptnahrungsquelle in Embryogenesen (z.B. bei *Lepsiella vinosa*). Entsprechende Eikapseln enthalten relativ wenige Embryonen, welche sich sämtlich zu nicht-planktotrophen, jedoch oftmals noch für einige Stunden bis wenige Tage mit einem quadrilobatem Velum frei umherschwimmenden Schlüpflingen entwickeln (u.a. Bandel, 1976b).

Frisch geschlüpfte, planktotrophe Veliger zeigen etwa eine Gehäusewindung, die, interspezifisch, etwa 0.15 mm bis 0.45 mm (z.B. *Plicopurpura patula* in Kool, 1988) durchmißt. Skulptur kann fehlen; meistens sind jedoch mehr oder weniger

große Tuberkel vorhanden (Bandel, 1975a, 1975b; Bandel et al., 1997; Kool, 1993; Massin, 1987, 1990; Abb.T13/15).

In Frühontogenesen ohne planktotrophe Phase werden Embryonalgehäuse von etwas mehr als einer bis zu drei Windungen (z.B. *Chicoreus torrefactus* in Cernohorsky, 1966a) sekretiert. Die entsprechenden apikalen Durchmesser betragen etwa 0.5 mm bis 2 mm. Der Übergang zum Teleoconch ist in der Regel abrupt, häufig rippig verdickt. Die Windungen sind oftmals glatt, es können jedoch Tuberkel oder auch ein oder seltener zwei (z.B. bei *Ocenebra grippi* in Myers & D'Attilio, 1981) Spiralkiele auftreten. Charakteristische Embryonalgehäuse zeigen z.B. *Homalocantha anatomica*, bei der subsuturale Zacken ausgebildet werden, *Chicoreus bundharmai* mit ausgeprägten Axialrippen oder *Aspella* spp., bei welcher der Protoconch dem Teleoconch schief aufsitzt; (u.a. Baker, 1890; 1891; Bandel, 1975a, 1975b; Cernohorsky, 1966; Gohar & Eisawy, 1967; Harasewych & Jensen, 1979; Houart, 1991, 1992, 1993; Moore & Sander, 1981; Radwin & D'Attilio, 1976; Sabelli & Tommasini, 1982a, 1982b).

Die Zusammenstellung muricider Eikapseltypen zeigt, daß in mehreren Gattungen der gleiche Typus (I) auftritt wie bei den Turriden (Conoidea; s.o.). Diese kuppelförmigen Eikapseln müssen als potentiell symplesiomorph diskutiert werden (siehe Gesamtanalyse). Innerhalb der Muricidae tritt dieser Typus bei fast allen evolutiven Linien auf (Unterfamilien nach Vaught, 1989): Ergalataxinae, Muricinae, Muricopsinae, Rapaninae und Trophinae. D.h., daß andere gemeinsame Eikapseltypen weitgehend konvergent entstanden sind. Dieses wird auch dadurch untermauert, daß selbst intragenerisch verschiedene Typen auftreten können, z.B. bei *Murex*, *Ocenebra*, *Thais* oder *Trophon*.

Eine niedrige Eizahl kennzeichnet in der Regel eine Frühontogenese ohne planktotrophe Phase, während eine hohe Eizahl sowohl das Fehlen als auch das Vorhandensein einer planktotropen Larvalphase bedeuten kann. So entwickeln sich z.B. bei *Chicoreus brevifrons* aus 500-700 Eiern nur 1-5 kriechende Schlüpflinge, die sich weitgehend von den restlichen Eiern ernährten (Bandel, 1976b: *Murex brevifrons*).

Die K-Strategen zeigen zu den R-Strategen ein Reproduktionsverhältnis von bis zu 1 : 100 000.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Das Velum des frisch geschlüpften, bilobaten, operculaten Veligers differenziert sich während der teilweise ausgedehnten Larvalphase - u.a. wurde *Stramonita haemastoma* mitten im Atlantik gefangen (Laursen, 1981) - zu vier, meist langgestreckten Lappen (DiSalvo, 1988; Kay, 1979).

Die frei schwimmenden Veliger fügen der Embryonalwindung knapp eine (z.B. *Vexilla vexilla* in Kool, 1993) bis vier (Abb.T13/17) Windungen an, deren Durchmesser in einer Spannbreite von 0.55-1.2 mm liegen. Alle Larvalgehäuse zeigen eine

Sinusigera-Apertur, deren Außenlippe charakteristisch rippig verdickt ist. Ein weiteres, durchgehend gemeinsames Merkmal repräsentiert eine suturale Leiste, die einfach, knotig oder dornig (Abb.T14/1) ausgeformt sein kann und bei einem Großteil der Muriciden das dominante Skulpturelement darstellt. Oftmals treten Tuberkel hinzu, teilweise auch feine Spirallirae. Die Larvalwindungen der meisten Arten sind gut gerundet, jedoch kaum gerundet bei *Murex*- und *Chicoreus*-Arten (siehe z.B. Houart, 1981; Radwin & D'Attilio, 1976; eigene Beobachtungen).

Die Larvalgehäuse der *Coralliophila*-Verwandtschaft zeigen zusätzliche Skulpturelemente, insbesondere Kurzrippen auf zwei bis drei Spiralkielen (Abb.T13/14,16), entsprechen jedoch prinzipiell dem Typus wie er bei anderen Muriciden auftritt (Bandel et al., 1997; Richter & Thorson, 1975).

Der Modus der Frühontogenese korreliert u.a. mit der Mobilität der Adulti. Mehr oder weniger ortsgebundene Arten zeigen in der Regel eine planktotrophe Larvalphase, während sie bei lokomotorisch aktiven Muriciden häufig fehlt.

Die Unterscheidung der verschiedenen frühontogenetischen Strategien mit Hilfe der Protoconche erscheint kompliziert im Hinblick auf Embryonalgehäuse mit bis zu drei Windungen, die zudem eine ausgeprägte, vom Teleoconch deutlich abgesetzte, aperturale Außenlippe zeigen und dennoch nicht-planktotrophe Entwicklung widerspiegeln. Solche Embryonalgehäuse sind jedoch bei entsprechend detaillierter Untersuchung von sehr ähnlich erscheinenden Larvalgehäusen sicher zu unterscheiden. Muricide Larvalgehäuse zeigen oft eine klare Abgrenzung ihrer Embryonalwindung, die Larvalwindungen tragen in der Regel eine suturale Leiste, die den nicht-planktotropen Formen fehlt und münden in eine ausgeprägte Sinusigera-Apertur.

NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Drupa* aff. *lobata* (Abb.T14/1): Es liegt lediglich das Gehäuse einer planktotropen Larve vor, welches aus 4 Windungen mit einem Durchmesser von 0.65 mm besteht. Höhe etwa 1 mm. Die erste Windung entspricht dem Embryonalgehäuse, durchmisst 0.21 mm und ist mit Tuberkelreihen besetzt. Der Beginn der ersten Larvalwindung ist durch das Einbuchten der Anwachsstreifung und das allmähliche Einsetzen einer suturalen Leiste gekennzeichnet, welche sich auf den späteren Windungen skulpturell ausformt. Die suturale Leiste zeigt dann 2-3 Lirae und ist mit dornigen Kurzrippen besetzt, insgesamt 18 auf der letzten Windung. Die Apertur ist zur Sinusigera geformt, deren subsuturale Bucht einen charakteristischen Ausguß zeigt.

*Lataxiensia* sp. (Abb.T13/2,3): 3.2-3.3 wohlgerundete Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.25 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 1.0 mm. Embryonalwindung mit Tuberkeln besetzt; Übergang zur ersten Larvalwindung durch deutlichen Absatz und

Einsetzen einer knotigen suturalen Leiste gekennzeichnet, die einziges Skulpturelement auch der restlichen Windungen bleibt. Apertur vom Sinusigera-Typus; mit rippig verdickter, im suprasuturalen Bereich ohrförmig geschwungener Außenlippe. Die Larve war **planktotroph**.

*Maculotriron* sp. (Abb.T13/7; siehe Anmerkung): Dem Protoconch von *Lataxiene* sp. ähnlich; 3.3 wohl gerundete Windungen mit einem Durchmesser von 0.7 mm, davon die erste Windung 0.28 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 1.1 mm. Embryonalwindung glatt (jedoch leicht korrodiert); Übergang zur ersten Larvalwindung durch kleinen Absatz und Einsetzen einer suturalen, mit knotigen Tuberkeln besetzten Leiste gekennzeichnet; terminal Tuberkel auf gesamter Windung, ansonsten keine Skulptur. Apertur vom Sinusigera-Typus. Die Larve war **planktotroph**.

*Murex tribulus* (Abb.T13/8): 3.5 wenig gerundete Windungen mit einem Durchmesser von 0.95 mm, davon die erste Windung etwa 0.36 mm (teilweise abgebrochen, Übergang von Embryonalwindung zu Larvalwindungen nicht sicher zu erkennen). Höhe etwa 1.35 mm. Windungen insgesamt korrodiert; als skulpturales Element jedoch eine suturale Leiste zumindest auf der letzten Windung deutlich erkennbar; Apertur mit verdickter Außenlippe und deutlichem Larvalhaken. Eine nach 2.3 Windungen unverhofft ausgeprägte Axialrippe scheint der terminalen Mündungsverdickung zu entsprechen und ist möglicherweise pathologisch (siehe Anmerkung). Die Larve war **planktotroph**.

*Nucella lapilla* (Abb.T13/9): 1.2-1.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.8-0.9 mm Durchmesser, davon die erste Windung 0.75 mm. Außer Anwachsstreifung keine Skulptur vorhanden (an frischen Embryonalschalen sind ultrafeine Spiralstriae vorhanden). Apertur undifferenziert; kleiner Absatz zur Juvenilschale. Die Larve war **nicht-planktotroph** (siehe Anmerkung).

*Trophonopsis* sp. (Abb.T13/10): 1.5-1.6 Windungen mit einem Durchmesser von 1.15 mm, davon die erste Windung 0.95 mm. Höhe etwa 1.35 mm. Außer terminalem Wulst der Aperturaußenlippe ist keine Skulptur vorhanden (Schale allerdings etwas korrodiert, so daß feine Elemente nicht erhalten wären). Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Vitularia miliaris* (Abb.T13/11,12): 1.2-1.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.9 mm, davon die erste Windung 0.65 mm; einheitliche Skulpturierung mit Tuberkeln, die auf der ersten Windung in Spiralreihen und dann diffus angeordnet sind. Apertur ohne Larvalhaken, jedoch mit lamelliger Verdickung. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Xymene convexus* (Abb.T13/13,14): 1.3-1.4 Windungen mit einem Durchmesser von 0.55 mm,

davon die erste Windung 0.47 mm. Skulptur nicht vorhanden (Schale allerdings etwas korrodiert); Apertur geschwungen (hier durch Schalenabbruch etwas überhöht). Die Larve war **nicht-planktotroph**.

Aus dem Roten Meer können drei Larvalgehäuse vom gleichen Typus wie bei *Lataxiene* sp. dokumentiert werden (Abb.T13/4-6), die sich lediglich im Detail unterscheiden, insbesondere durch die Mikroskulptur der jeweiligen suturalen Leiste und die etwas unterschiedlichen Abmessungen.

Der Teleoconch von *Maculotriron* sp. entspricht weitgehend der in Wilson (1994: 251) abgebildeten *Cantharus iostomus*, also einer Buccinide. Der hier dokumentierte Protoconch ist jedoch muricid. Es ist wahrscheinlich, daß *Cantharus iostomus* ein taxonomisches Sammelsurium repräsentiert, worauf auch entsprechend lange Synonymielisten hindeuten (z.B. in Wilson, 1994).

Es ist lange bekannt (und wurde auch persönlich beobachtet), daß die Embryonen von *Nucella lapilla* Nährtiere fressen. Der Protoconch wurde bereits von Kool (1993a, 1993b) abgebildet, allerdings von einem Individuum der US-Ostküste (hier: Bretagne). Dieser ist etwas größer als der hier beschriebene und zeigt keinen Absatz zur Juvenilschale, was jedoch beides in den Rahmen möglicher intraspezifischer Variabilität fallen könnte. Allerdings zeigen auch die jeweiligen Radulae leichte Differenzen (s.o.).

### 3.11.2. Turbinellidae SWAINSON, 1835

#### 3.11.2.1. Verbreitung und Ökologie

Turbinelliden sind zirkumtropisch in den Ozeanen verbreitet (u.a. Abbott, 1959, 1974; Abbott & Dance, 1982; Darragh, 1969, 1987; Emerson & Sage, 1988; Habe, 1968, 1979; Harasewych, 1986; Rios, 1985; Springsteen & Leobrera, 1986; Wilson, 1994) und mit einigen Arten auch in (anti-) boreale Regionen vorgedrungen, etwa in neuseeländische (Harasewych, 1987b; Powell, 1979) oder japanische Gewässer (Habe, 1968). *Metzgeria alba* wurde sogar am nördlichen Polarkreis gedredged (Bouchet & Warén, 1985).

Turbinellinae, mit den Gattungen *Turbinella* und *Syrinx* (zur systematischen Stellung siehe Harasewych & Petit, 1989), zeigen eine disjunkte Verbreitung. Die monospezifische *Syrinx* kommt ausschließlich im nördlichen Abschnitt der australischen Provinz vor. Die drei *Turbinella*-Arten leben, geographisch deutlich getrennt, in der Karibik, vor Nordost-Brasilien und im Golf von Bengalen. Turbinellinen suchen auf sandigen Flächen des flachen Sublitorals nach Beute, insbesondere Polychaeten und Sipunculiden (eigene Beobachtungen), aber auch dünnchalige, klaffende Muscheln (Bandel & Wedler, 1987).

Vasinae sind im warmen Atlantik und Indo-Westpazifik zu finden. Mit Ausnahme von *Vasum turbinellum*, die indo-westpazifische Verbreitung hat (siehe jedoch Anmerkung) und die einzige Art ihrer Verwandtschaft repräsentiert, welche an geo-

graphisch (insbesondere bathymetrisch) isolierten Inseln lebt (Maes, 1967: Cocos-Keeling Islands; Taylor, 1978: Addu Atoll; Wells et al., 1990: Christmas Island), sind Populationen dieser Unterfamilie regional begrenzt, teilweise mit biogeographischen Überschneidungen. Unter den Vasinen sind die einzigen Turbinelliden zu finden (insbesondere *Vasum* spp.), die auch an Hartsubstraten, insbesondere Riffen, Polychaeten, Sipunculiden und teilweise Crustaceen erbeuten (Bandel & Wedler, 1987; Taylor, 1978; 1984b; eigene Beobachtungen). *Tudivasum*-Arten präferieren jedoch Weichsubstrate und dringen in das tiefere Sublitoral vor (Abbott, 1959; Wilson, 1994).

Ptychactractinae haben die ausgedehnteste Verbreitung innerhalb der Turbinellidae und stellen mit Arten der Gattung *Metzgeria* einerseits die klimatischen Extremisten (s.o.), andererseits mit *Surculina* spp. die einzigen ostpazifischen Vertreter der Familie (Keen, 1971; siehe Anmerkung). Die meisten Arten leben sowohl sublitoral als auch bathyal auf Weichsubstraten (Habe, 1968; Harasewych, 1987; Keen, 1971). *Latiromitra cryptodon* wurde aus bis zu 2200 m (in Bouchet & Warén, 1985), *Surculina blanda* aus annähernd 2000 m Tiefe nachgewiesen (in Keen, 1971). Im Nahrungstrakt von *Benthovoluta claydoni* wurde der Carapax eines Amphipoden gefunden (Harasewych, 1987b).

Columbariinae sind etwa innerhalb der 45er Breitengrade im Atlantik und Indo-Westpazifik verbreitet und typische Weichboden-Bewohner des sublitoral-bathyalen Übergangsbereichs, wo sie sich wohl hauptsächlich von Polychaeten ernähren (Abbott, 1974; Harasewych, 1983a, 1986; Powell, 1979; Wilson, 1994).

Bouchet und Warén (1988) transferierten die Gattung *Exilioidea*, die aus bis zu 4000 m Tiefe gedredged wurde, von den Bucciniden zu den Turbinelliden. Diese zeigt eine basale muricoide Radula, Anatomie und Protoconch sind nicht bekannt, und die Columellarlippe zeigt keine Falten. Die systematische Stellung von *Exilioidea* muß offen bleiben.

Die Systematisierung der Turbinellidae ist insgesamt skizzenhaft und oft nicht nachvollziehbar. Beispiel: Harasewych (1983) stufte die zuvor als eigenständige Familie klassifizierten Columbariidae (u.a. in Ponder, 1973a) auf Unterfamilien-Niveau herab und stellte diese mit folgenden Argumenten zu den Turbinellidae: a) Ähnlichkeit der Radulamorphologie - bereits Thiele (1929) stellte fest, daß die Radula von *Columbarium* der einer basalen Muricide entspricht; b) Fehlen der akzessorischen Speicheldrüsen - auch dieses tritt z.B. bei manchen Muriciden auf (s.o.), zudem sind Reduktionsmerkmale schlechte Apomorphien; c) Vorhandensein einer Analdrüse - kontinuierliches Merkmal der Muriciden (Fretter, 1946; Ponder, 1973a); d) Polychaeten als Nahrung - die häufigste Ernährungsweise innerhalb der Neogastropoda, tritt auch bei Muriciden auf (s.o.). Daß der *Columbaria*-Verwandtschaft die charakteristischen Columellarfalten von *Vasum* und *Turbinella* fehlen, wird hingegen

von Harasewych (1983a, 1983b) nicht gewichtet (vergl. Gesamtanalyse).

Weiteres Beispiel: Die generische Zusammensetzung der Ptychactractinae ist konfus. Bayer (1971) beschrieb zwei Arten unter der Gattung *Teramachia* und ordnete sie auf Basis der Radula den Turbinellidae zu. Quinn (1981) stellte klar, daß die Typusart von *Teramachia* eine Volutide ist (vergl. Kuroda, 1931, Wells, 1989) und definierte die Gattung *Cyomesus*, basierend auf Bayers Arten. Bouchet und Warén (1985) synonymisierten *Cyomesus* mit *Latiromitra*, die zuvor als Volutomitride angesehen wurde (Cernohorsky, 1973), ohne die Anatomie untersucht zu haben. Von einer weiteren, angeblich ptychactractinen Gattung, *Ceratoxancus*, ist nur das Gehäuse bekannt, welches Affinitäten zu Mitriden (Sakurai, 1957) und Volumitriden zeigt (Cernohorsky, 1973). *Surculina* ist nicht ausreichend untersucht (siehe Rehder, 1967), um die taxonomische Abgrenzung von *Benthovoluta* zu begründen bzw. die Gattungsdiagnose von *Benthovoluta* (in Kuroda & Habe, 1950) trifft ebenfalls auf *Surculina* zu (in Dall, 1908) (vergl. Gesamtanalyse).

Es gibt Indizien, daß die einzige, angeblich gesamt indo-westpazifisch verbreitete Turbinellide, *Vasum turbinellum*, lediglich eine Gruppe sehr ähnlicher Arten repräsentiert. Das wichtigste Argument ist, daß die von Abbott (1959), Bandel (1984) und hier abgebildeten Radulae sich jeweils unterscheiden (s.u.).

### 3.11.2.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Muriciform bis fusiform (Abb.92) (Literatur: siehe Verbreitung). Ein allgemein gültiger Gehäusotypus läßt sich nicht abstrahieren; typischerweise treten jedoch oftmals Columellarfalten und ein breiter columellarer Kalus auf. Sinistrale Gehäuse sind nicht bekannt.

Gehäusehöhen liegen bei den Turbinellinae zwischen 13 cm und 80 cm (*Syrinx aruanus* in Abbott & Dance, 1982; nach Wilson, 1994, jedoch "nur" 60 cm), wobei die größte *Turbinella* maximal 35 cm erreicht (Abbott, 1974: *T. angulata*). *Syrinx aruanus* ist die größte gehäusetragende Schnecke überhaupt und zeigt im Gegensatz zu *Turbinella*-Arten keine Columellarfalten. Turbinellinen ist ein hochmündiges, siphonostomes Gehäuse gemeinsam. Die Windungen sind mehr oder weniger geschultert. Die Skulptur beschränkt sich in der Regel auf eine mehr oder weniger ausgeprägte Carina, lediglich bei *T. angulata* sind massive Axialrippen ausgebildet, die auf der letzten Windung eine Schalendicke von etwa 1.5 cm erzeugen. Im nicht-berippten Bereich liegt die Schalendicke noch bei 0.5 cm (eigene Beobachtungen; siehe Anmerkung). Das braune Periostracum ist dick und filzig.

Dickschalige Gehäuse treten auch bei den Vasinae auf. Gehäusehöhen liegen in einer Größenordnung von 3 cm bis 18 cm. Die monospezifische *Tudicla* (zur Taxonomie siehe Rosenberg & Petit, 1987) zeigt ein flachwindiges Gehäuse mit langem Siphonalausguß und ohne Columellarfalten, sehr ähnlich wie bei *Haustellum* (Muricidae; s.o.). Dort sind allerdings Varizen ausgebildet, welche *Tudicla*

fehlen. *Vasum*- und *Tudivasum*-Arten formen 2-5 Columellarfalten aus. *Tudivasum* spp. zeigen bestachelte, vasiforme und *Tudicla*-ähnliche, sowie axial berippte, fusiforme Gehäuse. *Vasum*-Arten tragen meist mit dicken, knotigen Stacheln besetzte Gehäuse (manchen Muriciden der *Thais*-Verwandtschaft sehr ähnlich). Die Endwindung ist groß, die Apertur entsprechend hoch und mit einem deutlichen, jedoch wenig abgesetztem Siphonalausguß. Die Apertur kann *Cassis*-ähnlich ausgeformt sein (siehe Cassoidea). Ein zweiter Gehäusotypus ähnelt dem der Muricide *Urosalpinx* und zeigt ein deutlich höheres Gewinde sowie eine niedrige Apertur. Das Periostracum ist gewöhnlich dick; einfache Formmuster der Kalkschale können auftreten.

Ptychatractinae liegen mit ihren Gehäusehöhen zwischen etwa 2 cm - z.B. *Metzgeria alba* (in Bouchet & Warén, 1985) - und 10 cm. Es treten keine dickschaligen Gehäuse auf. Die Form ist meist mitriform oder fusiform, in der Regel schlank. Columellarfalten vorhanden, jedoch teilweise kaum ausgeprägt. Grundskulptur aus zahl-

reichen Spirallirae; dominierende Elemente sind die meist vorhandenen Axialrippen.

Columbariinae haben Gehäusehöhen von etwa 3 bis 11 cm. Die Schale ist vergleichsweise dünn; Columellarfalten fehlen. Die Gehäuseform erinnert oft an *Cochlespira* (Turridae, s.o.) und ist dann durch ein pagodiformes, teilweise bestacheltes Gewinde und einen extrem langen Siphonalausguß charakterisiert. In der Gattung *Fulgurofusus* (nomen est omen) gibt es auch fusiforme Gehäuse.

Hinter der extremen Dickschaligkeit einiger Turbinellinae steckt offensichtlich der Selektionsdruck scherentragender Krebse (insbesondere Palinura), da entsprechende Schalenverletzungen z.B. bei *Turbinella angulata* nur im aperturalen Bereich beobachtet wurden, wo die Schale noch nicht die maximale Dicke hat (eigene Daten).

Das Gehäuse von *Turbinella pyrum* gilt im Hinduismus und Buddhismus als heilig ("sacred chank") und ist bis hinauf in das sibirische Burjatien wichtiger Bestandteil der Gebetszeremonien (eigene Beobachtungen). Die Heiligkeit beruht sehr wahrscheinlich auf Pragmatismus, da einerseits eine dickschalige Schnecke kunsthandwerklich vielseitiger bearbeitet werden kann als eine dünnschalige und andererseits ist *T. pyrum* auch voluminös genug, um einen lauten, durch Blasen erzeugten Klang zu gewährleisten.

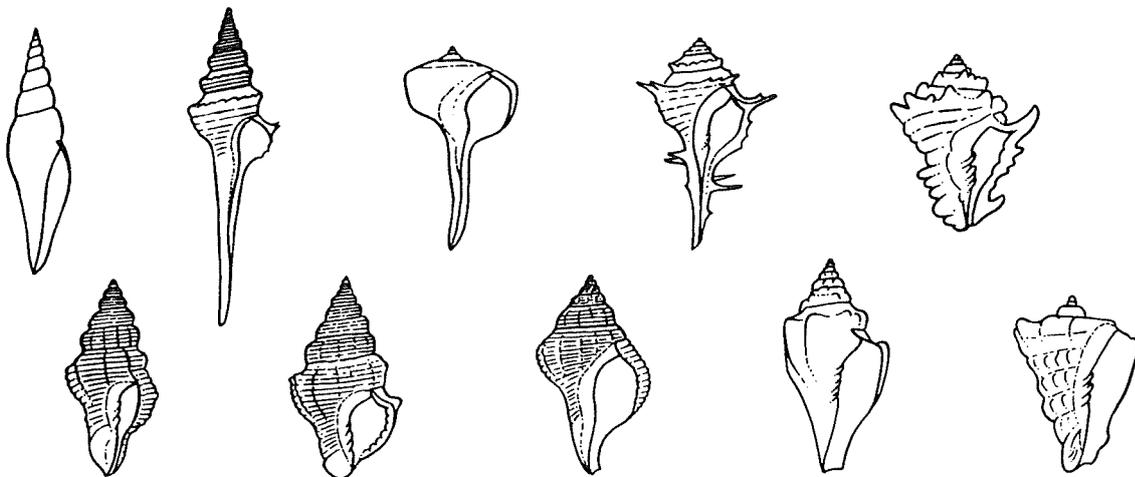


Abb.92: Gehäusotypen rezenter Turbinellidae. Ohne Maßstab.

**Anatomie:** Übersicht: Fuß mäßig groß bis sehr groß (*Turbinella*), mit ausgeprägtem Propodium; Operculum meist voll funktionsfähig, bei *Turbinella* in der Größe reduziert. Mantelhöhle lang und flach; Mantel relativ dick, glattrandig, anterosinistral zu mäßig langer (*Vasum*) bis extrem langer Siphonalrinne ausgezogen (dem Gehäuseausguß entsprechend). Kopf klein, teilweise sehr klein (*Turbinella*), ohne Schnauze; Fühler relativ kurz, Augen liegen auf halber Länge bis nahezu endständig (*Vasum*); *Surculina* trägt möglicherweise keine Augen (Dall, 1908). Beim Kriechen exponierte Körperteile sind meist einfarbig, teilweise gefleckt.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat, vergleichsweise schmal (bei *Turbinella* etwas breiter) und lang (bei *Vasum* teilweise deutlich kürzer), mehr oder weniger spitz zulaufend; Lamellen relativ dick. Osphradium bipectinat, mäßig groß bis sehr groß (*Turbinella*), zwei Fünftel bis drei Viertel der Kiemenlänge und teilweise breiter als diese; auf Höhe der Kiemenspitze terminierend; Osphradiumenden gerundet. Hypobranchialdrüse meist aus transversalen, teilweise unauffälligen Falten; (Bayer, 1971; Harasewych, 1983a, 1987b; eigene Beobachtungen).

**Vorderer Nahrungstrakt:** Proboscis pleurembolisch und relativ kurz (*Benthovoluta*)

bis sehr lang (*Fulgurofusus*); Buccalmasse ziemlich klein; Kiefer fehlen; Radula stets vorhanden. Primäre Speicheldrüsen paarig, verschieden groß; traubig bei *Fulgurofusus* und *Benthovoluta*, schlauchförmig bei *Turbinella* - münden direkt oberhalb des Nervenringes in den Ösophagus. Leiblein-Ventil deutlich abgesetzt; akzessorische Speicheldrüsen nicht nachgewiesen. Ösophagusdrüse bei untersuchten Arten der Columbariinae und Ptychatractinae groß, etwa möhrenförmig; bei Turbinellinae und Vasinae kaum ausgeprägt; (Harasewych, 1983a, 1987b; Ponder, 1973a; eigene Beobachtungen).

Es treten drei Radulatyphen auf: a) *Turbinella* mit charakteristischem, extrem breitem, tricuspidem

Mittelzahn und monocuspidem, basal schaufelförmigem Marginalzahn (Bandel, 1984; Bayer, 1971; Harasewych, 1987b; Ponder, 1973a; Thiele, 1929; s.u.); b) Vasinae mit tricuspidem, mäßig breitem Mittelzahn und bicuspidem Marginalzahn, dessen äußerer Dentikel meist kleiner als der innere, teilweise sogar rudimentär ist (Abbott, 1959; Bandel, 1984; Thiele, 1929; eigene Beobachtungen); c) Ptychatractinae und Columbariinae mit deutlich kleinerer Radula: Zentralzahn wie bei Vasinae, jedoch mit monocuspidem, mehr oder weniger sichelförmigem Marginalzahn (Bayer, 1971; Bouchet & Warén, 1985; Harasewych, 1983a; 1986, 1987b; Thiele, 1929); der gleiche Typus ist für einige Muriciden dokumentiert (s.o.).



Abb.93: Radulahalbreihen von a) *Columbarium spiralis* (nach Harasewych, 1986) und b) *Vasum muricatum* (nach Bandel, 1984). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; pallialer Ovidukt mit relativ kurzer Eiweißdrüse, jedoch langer, zylindrischer Kapseldrüse und deutlich abgesetzter, terminaler Bursa copulatrix. Männlicher pallialer und penialer Gonodukt bei *Benthovoluta* und *Fulgurofusus* bis zur Penis Spitze als offene Rinne; Vasinae ebenfalls mit durchgehend offener Rinne oder im Penisbereich geschlossen; bei *Turbinella* auf ganzer Länge geschlossen. Prostata lagert als drüsiges Gewebe dem pallialen Gonodukt an. Penis mäßig bis ziemlich lang, finger- bis tentakelförmig; bei *Turbinella* und *Benthovoluta* mit terminaler Papille; (Abbott, 1959; Bayer, 1971; Harasewych, 1983a, 1987b; Ponder, 1973a; eigene Beobachtungen).

Nervensystem: Nicht dokumentiert.

NEUBESCHREIBUNG zweier Anatomien:

*Turbinella angulata* (Abb.94): Die Beschreibung basiert auf der Untersuchung eines männlichen (Gehäusehöhe etwa 15 cm) und eines weiblichen Individuums (Gehäusehöhe etwa 20 cm).

Mantelhöhlenorgane: Kieme monpectinat, vergleichsweise breit und sehr lang, aus etwa 280 beigefarbenen, dicken Lamellen; allmählich spitz zulaufend, terminiert direkt an der Basis der Siphonalfalte. Osphradium sehr groß (etwa 3/5 Kiemenlänge), mit bräunlichen Lamellen, bipectinat, der Kieme direkt anliegend, etwas unterhalb

von dieser terminierend, im vorderen Abschnitt breiter als posterior. Hypobranchialdrüse großflächig; aus zahlreichen transversalen Falten.

Vorderer Nahrungstrakt: Lange, pleurembolische Proboscis; im retrahierten Zustand etwas schlaufig im Proboscissack liegend. Buccalmasse ± terminal, ziemlich klein, ohne Kiefer; mit kurzem, breitem Radulasack. Leiblein-Ventil nicht nachgewiesen. Primäre Speicheldrüsen paarig, schlauchförmig; rechte weißlich, linke bräunlich und nur halb so lang; Drüsengänge oberhalb der Proboscissackbasis einmündend. Akzessorische Speicheldrüsen nicht vorhanden. Ösophagusdrüse klein und undifferenziert.

Radula (Abb.T3/15,16) vergleichsweise kurz, beim größeren Individuum aus etwa 90 dreizähligen Querreihen zusammengesetzt (10.5 mm Gesamtlänge); mit 1.2 mm relativ breit. Marginalia mit kräftig gebogener Spitze - Schneide undifferenziert - und breiter (0.3 mm), schaufelartiger Basis, die außen einen flügelartigen Fortsatz zeigt; Zahnlänge etwa 0.4 mm. Mittelzahn ± flach trapezförmig (einem in der Luft lauenden Raubvogel ähnlich), etwa 0.6 mm breit, median 0.14 mm hoch; Schneide über gesamte Breite ausgebildet, jedoch nur median differenziert; tricuspid, mit dominantem Hauptdentikel und zwei kurzen, fast höckerigen Nebendentikeln; Basis median ausgebuchtet, faßt in entsprechende Einbuchtung (oberhalb des Hauptdentikels) des Nachbarzahns.

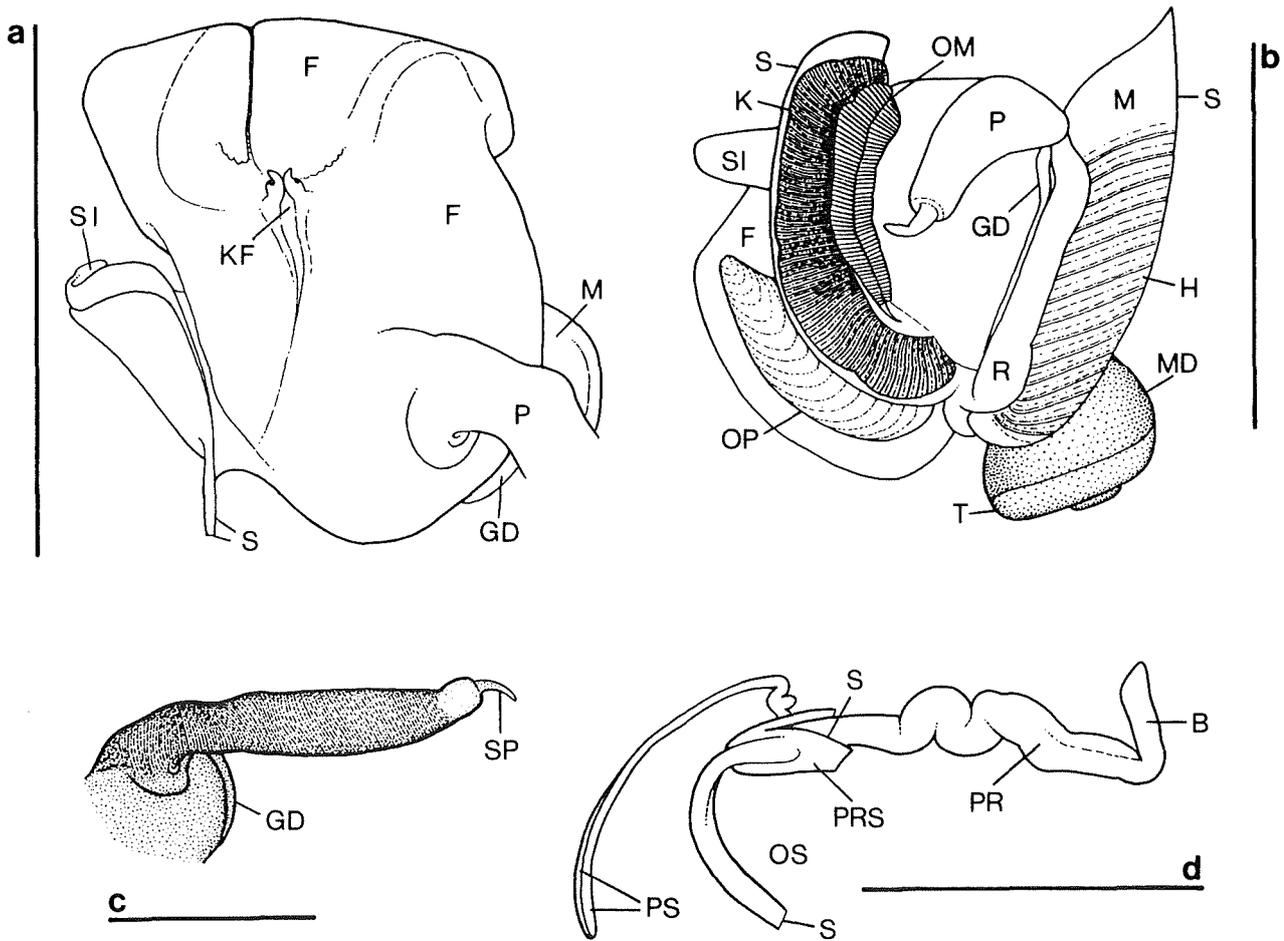


Abb.94: Anatomische Skizzen von *Turbinella angulata*; a) Kopf- und Fußbereich; b) geöffnete Mantelhöhle; c) Penis und d) vorderer Nahrungstrakt. Maßstablinien bei a)b)d)  $\cong$  5 cm; bei c)  $\cong$  3 cm.

Genitaltrakt: Ovidukt deutlich dreigeteilt; relativ kurze Eiweißdrüse; Kapseldrüse auf etwa 6 cm Länge mit 27 scheibenförmigen Eikapselfüllt; Bursa copulatrix als sackförmige Ausstülpung. Männlicher, postvisceraler Gonodukt durchgehend geschlossen; Samengang im vorderen Abschnitt drüsig verdickt (Prostata), dringt breit in die Basis des großen, muskulösen, abgeflacht fingerförmigen, in deutlichem Abstand zu den Kopftentakeln entspringenden Penis ein, verläuft in diesem peripher und mündet an der Basis einer terminalen, tentakelförmigen Papille.

Sonstiges: Fuß groß, insbesondere sehr hoch, mit propodialen Lappen und stabilem, jedoch nicht komplett verschließendem Operculum. Mantel relativ dick. Mantelrand zeigt großen Siphonallappen mit abgefaltetem Kragen; sonst undifferenziert. Visceralmasse relativ kurz und mäßig groß; Retraktormuskel breit und sehr kräftig. Kopfbereich fast winzig, nach vorne gerückt,  $\pm$  in den Fußrücken integriert; Fühler auffällig kurz, Augen auf etwa halber Länge an Verdickungen sitzend.

*Vasum turbinellum* (Abb.95) - Kurznotiz: Fuß mäßig groß, mit komplett verschließendem, stabilem Operculum; Propodium gut ausgebildet, gelappt. Kopf ziemlich klein, mit mäßig langen, aneinanderliegenden Fühlern, auf denen annähernd endständig die Augen sitzen. Mantel relativ dick; Mantelrand wellig und anterosinistral zu großem, einfachem Siphonallappen ausgezogen. Mantelhöhle flach und vergleichsweise kurz; monopectinate Kieme auffallend klein; bipectinates Osphradium ebenfalls klein, relativ zur Kieme jedoch groß, auf gleicher Höhe wie diese terminierend. Hypobranchialdrüse aus schwach ausgeprägten, transversalen Falten. Das Rectum mündet in weitem Abstand zum Mantelrand. Retraktormuskel kurz, breit und kräftig.

Radula (Abb.T4/1,2) mäßig lang, aus etwa 110 dreizähligen Querreihen zusammengesetzt (6 mm Gesamtlänge); Breite etwa 0.25 mm. Marginalia monocuspid, mit kaum gekrümmtem, jedoch abgewinkeltem, kräftigem, dornenförmigem Dentikel (etwa 70  $\mu$ m lang); oberhalb des Dentikels Einbuchtung; Basis außen mit gerundetem, kleinem Absatz. Mittelzahn tricuspid (etwa 0.11 mm breit), Hauptdentikel entspricht in Form und Größe dem des Marginalzahns; Nebendentikel vom gleichen,

kräftigen Typus, jedoch um etwa ein Drittel kleiner; Basis median ausgebuchtet, faßt in entsprechende Einbuchtung (oberhalb des Hauptdentikels) des Nachbarzahns.

Bandel (1984) bildete einen bicuspiden Marginalzahn mit kräftigem äußeren Dentikel ab. Dieser ist bei Abbotts (1959) philippinischem Exemplar deutlich kleiner. Das hier beschriebene Individuum (monocuspide Marginalia) stammt vom australischen Great Barrier Reef.

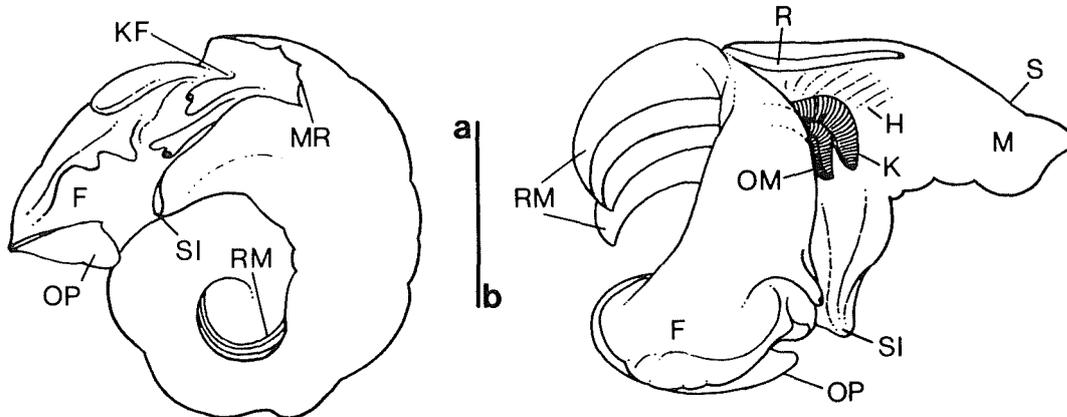


Abb.95: Anatomische Skizzen von *Vasum turbinellum*; a) retrahiertes Tier von umbilikal und b) rechtsseitig, mit geöffneter Mantelhöhle. Maßstabslinie  $\cong$  5 mm.

### 3.11.2.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Der Laich von Columbariinen und Ptychatractinen ist unbekannt. *Turbinella* legt bis zu  $30 \pm$  scheibenförmige, ineinanderfassende Eikapseln, welche basal einen gemeinsamen Strang formen, der den Zusammenhalt des zylindrischen Geleges gewährleistet. Die Laich wird z.B. an Gorgonien (Octocorallia) oder Seegrass befestigt, kann sekundär aber auch frei auf dem Sediment rollen. Der Großteil der pro Kapsel enthaltenen Eier dient durchschnittlich etwas weniger als zehn sich entwickelnden Embryonen als Nahrung. Die Embryogenese kann mehrere Monate dauern. Die Schale verkalkt erst in den letzten Tagen vor dem Schlupf. Die Schlüpflinge kriechen aus der zerfallenen Membran der konkaven Kapsel front (Bandel, 1975c, 1976b; Chidambaram & Unny, 1947; D'Asaro, 1970b; Winner, 1985; eigene Beobachtungen). Prinzipiell ähnlich ist das Gelege von *Syrinx*. Die Eikapseln sind allerdings kompakter ineinandergeschachtelt und zeigen einen gewellten frontalen Umriß. Es werden ebenfalls Nähreier gefressen (Winner, 1992). *Vasum muricatum* laicht auf Hartsubstrat ab und sekretiert Eikapseln, die in frontaler Sicht kuppelförmig aussehen und in Aufsicht etwa den Umriß einer Banane zeigen (abstrahiert: hemi-discoidal). Konkave und konkave Seiten aufeinanderfolgender Kapseln werden ineinander verschachtelt. Die Schlupfapertur verläuft annähernd apikal auf der konkaven Kapsel-seite. Die Eikapseln enthalten viel Eiklar und zahl-

reiche Eier, die sich sämtlich zu kriechend schlüpfenden Embryonen entwickeln (Bandel, 1976a).

Die Embryonalgehäuse (Protoconche der Columbariinae und Ptychatractinae einbezogen) zeigen meist 1-2, z.B. *Turbinella angulata* und *Vasum truncatum* 3 (Bandel, 1975a, 1975c; Barnard, 1958), *Syrinx aruanus* bis zu 6 Windungen (in Winner, 1992). Die intraspezifische Variationsbreite ist gewöhnlich groß; z.B. liegen die Schlupfgehäusehöhen von *Turbinella angulata* zwischen 0.5 und 1.5 cm (Bandel, 1976a). Die frühontogenetische Schale erscheint in der Regel unskulpturiert und zeigt einen fließenden Übergang zum Teleoconch (Abbott, 1959; Barnard, 1958; Harasewych, 1983a, 1986, 1987; Thiele, 1929; Wilson, 1994). Es wird jedoch wohl teilweise (möglicherweise häufig) bereits in der Eikapsel mit der Ausformung von Teleoconchskulpturen begonnen - z.B. bei *Turbinella angulata* (in Bandel, 1975a, 1975c). *Columbarium harrisae* zeigt einen "Soft-Ice-Protoconch" mit ausgezogener Spitze (Harasewych, 1983b; vergl. Volutidae). Die apikalen Embryonalgehäusedurchmesser liegen zwischen etwa 1 mm und 1 cm.

Risbec (1931) dokumentierte Gelege und Embryonalentwicklung von *Turbinella caledonica*. Bei dieser von Petit de la Saussaye (1851) aufgestellten Art handelt es sich jedoch um *Peristernia ustulata*, also eine Buccinide (siehe nächstes Kapitel).

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Nicht sicher nachgewiesen (siehe Anmerkung).

Turbinellidae sind durch das weitgehende und möglicherweise sogar durchgängige Fehlen einer planktotrophen Verbreitungsphase gekennzeichnet.

Bouchet und Warén (1985) merkten unter *Latiromitra cryptodon* an: "The larval shell is multispiral and probably indicates planktotrophic larvae" (die Autoren bildeten den entsprechenden Protoconch nicht ab). Zum einen ist die Systematisierung von *Latiromitra* in den Turbinellidae sehr fraglich (siehe 3.11.2.1.), zum anderen können auch in holokapsulären Frühontogenesen multispirale Protoconche sekretiert werden. Die indo-westpazifische Verbreitung von *Vasum turbinellum* impliziert das Vorhandensein einer planktotrophen Larve. Hier wurden allerdings Indizien präsentiert (Merkmalsunterschiede der Radulae), daß es sich wahrscheinlich um eine Artengruppe handelt. Dann wäre die heutige Verbreitung möglicherweise auch erdgeschichtlich zu erklären (siehe "Zeitachse der Evolution").

### 3.11.3. Buccinidae RAFINESQUE, 1815

Taylor und Sohl (1962) klassifizierten noch die Buccinacea, die sich aus sieben Familien konstituierte. Ponder und Warén (1988) unterschieden lediglich Columbelloidea (s.u.) und Buccinidae; letztere mit den vier Unterfamilien Buccininae, Fascioliariinae, Melongeninae und Nassariinae. Beide Familien wurden zu den Muricoidea gestellt. Vaught (1989; vergl. Millard, 1996) folgte zwar der Systematisierung der Bucciniden innerhalb der Muricoidea, erhob bzw. beließ jedoch die Unterfamilien nach Ponder und Warén (1988) in Familienrang und implizierte damit, daß Nassariiden genauso nahe verwandt mit Muriciden wie mit Bucciniden sind. Wie bisher wird vorläufig die Klassifikation von Ponder und Warén (1988) benutzt und als Hypothese getestet.

#### 3.11.3.1. Verbreitung und Ökologie

Bucciniden sind über alle Längen- und Breitengrade, fast ausschließlich im marinen Milieu anzutreffen (u.v.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Bouchet & Warén, 1985a; Cernohorsky, 1971a, 1972; Clench & Turner, 1956; Dell, 1990; Graham, 1988; Habe, 1968; Hinton, 1972; Humfrey, 1975; Kay, 1979; Keen, 1971; Knudsen, 1956; Kozloff, 1996; Maes, 1967; Nesbitt & Pitt, 1986; Powell, 1979; Rios, 1985; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Thiele, 1929; Wells et al., 1990; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). Einige Taxa haben sich auf das brackische Milieu eingestellt, die Gattung *Clea* ist sogar im Süßwasser verbreitet - z.B. im Mekong Fluß (Brandt, 1974; vergl. Houbriek, 1986).

Die Biogeographie der Buccinidae insgesamt wird bereits durch die Buccininae repräsentiert, welche eine Reihe Taxa beinhalten, die aus den wärmeren Meeren in arktische - z.B. *Beringion*, *Buccinum*, *Colus*, *Liomesus*, *Neoberingius*, *Neptu-*

*nea*, *Plicifusus*, *Searlesia*, *Turrisipho* und *Volutopsius* - oder antarktische Gewässer vorgedrungen sind - z.B. *Chlanidota*, *Falsitromina*, *Neobuccinum*, *Pareuthria*, *Probuccinum* und *Prosipho*. Unter den Buccininae befinden sich hauptsächlich sublitorale und bathyale Arten. Im Abyssal leben z.B. *Antarctoneptunea aurora* (in Dell, 1972), *Costaria crosnieri* (in Bouchet & Warén, 1986) oder *Mohnia abyssorum* (in Bouchet & Warén, 1985). *Calliloconcha knudseni* wurde aus 5480 m Wassertiefe gedredged (Bouchet & Warén, 1986). Große bathymetrische Toleranz ist relativ häufig. So kommt etwa *Buccinum undatum* vom flachen Sublitoral (eigene Beobachtungen) bis zu 1500 m Tiefe vor (Friele & Grieg, 1901). Flachwasserarten sind u.a. in *Cantharus*, *Engina*, *Phos* und *Pisania* (alles kosmopolitische Gattungen) zu finden, die häufig mit Korallenriffen assoziiert sind. *Cominella* hat eine ähnliche Ökologie wie *Nassarius* (s.u.) und lebt im Litoral - auch in Ästuaren - der südaustralischen Subregion (Powell, 1979; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). Das Nahrungsspektrum ist häufig intraspezifisch sehr breit und besteht aus Gastropoden, Muscheln, Crustaceen, Polychaeten oder Fisch (Aas), die mit Hilfe einer langen Proboscis erbeutet werden (Bandel & Wedler, 1987; Brock, 1936; Pearce & Thorson, 1967; Shimek, 1984b; Taylor, 1980, 1984b). Die Fähigkeit Beute anzubohren ist bisher nur von *Cominella* bekannt (Peterson & Black, 1995), die auf diese Art und Weise Muscheln überwältigt. *Volutopsius* soll Echinodermen fressen (Kantor, 1985).

Die Biogeographie der Fascioliariinae ist weitgehend durch die Wendekreise eingerahmt. Lediglich einige *Fusinus*-Arten siedeln in kühleren Gewässern, etwa vor Oregon oder Japan. Diese Verwandtschaft dringt auch in das tiefere Sublitoral und obere Bathyal vor - z.B. *Fusinus anni* bis etwa 500 m (in Wilson, 1994). Fascioliariinae sind sowohl auf Weich- als auch auf Hartsubstraten zu finden, insbesondere vor oder auf Riffen. Dort jagen *Fasciolaria* und *Pleuroploca* nach anderen, häufig ebenfalls räuberischen Gastropoden. Andere Taxa präferieren Muscheln (z.B. *Leucozonia* sp.) oder Polychaeten (z.B. *Latirus* sp.) und vertilgen auch Aas (Bandel & Wedler, 1987; Paine, 1963; Stupakoff, 1986; Wells, 1958; eigene Beobachtungen).

Melongeninae haben ihren Verbreitungsschwerpunkt auf der Nordhalbkugel (etwa vom Äquator bis zum 35. Breitengrad), insbesondere im Westatlantik und Pazifik. *Pugilina* lebt sowohl im tropischen Atlantik (mit einer Art auch vor Westafrika) als auch im Indo-Westpazifik. Eine weite Verbreitung, einschließlich der südlichen Hemisphäre, hat *Volema paradisiaca*, die vom Malay-

ischen Archipel bis nach Südafrika vorkommen soll (Barnard, 1958; siehe Anmerkung). Geographisch stark isolierte Inseln, etwa Hawaii (siehe Kay, 1979) oder Cocos-Keeling (siehe Maes, 1967), wurden von Melongeninen nicht erreicht. Die Schnecken leben auf oder in sandigen bis schlammigen Substraten des Litorals und flachen Sublitorals. *Melongena* und *Pugilina* präferieren Mangroven und graben dort nach dünnschaligen oder klaffenden Muscheln bzw. benutzen die sehr lange Proboscis, um die Beute zu erreichen (Bandel & Wedler, 1987; Morton, 1986a, 1986b). *Busycon* bevorzugt Ästuare und ernährt sich ebenfalls von Muscheln (Kent, 1983; Paine, 1962). Die Nahrung von *Volema* ist nicht bekannt (siehe Anmerkung).

Nassariinae sind überwiegend zirkumtropisch verbreitet, jedoch mit einigen Arten in gemäßigten und wenigen Arten auch in kühlen Gewässern zu finden (bis an den 60. Breitengrad heran). Unter den Nassariinen gibt es zahlreiche Arten, die über den gesamten Indo-Westpazifik verbreitet sind, jedoch keine, die ihr Vorkommen zusätzlich auf den atlantischen Raum ausgeweitet hat. Nassariinen sind charakteristische Weichbodensiedler (epi- und endobenthisch) des Litorals und flacheren Sublitorals, nicht selten unter brackischem Einfluß, etwa in Ästuaren und treten häufig in dichten Populationen auf. Bathyale Arten sind die Ausnahme - z.B. *Nassarius babylonicus* bis 1640 m Tiefe (in Barnard, 1958); abyssale Nassariinen sind nicht bekannt. Die Schnecken sind meist Aasfresser, fallen jedoch auch über lebende Tiere her - z.B. Polychaeten (Bandel & Wedler, 1987; Taylor, 1980). Kay (1979) merkte an, daß auch Muscheln angebohrt werden (siehe Anmerkung). *Bullia digitalis* ergänzt die Ernährung durch pflanzliche Kost (Harris et al., 1986) und *Ilyanassa obsoleta* ist ein mehr oder weniger omnivorer Sedimentfresser, der wohl hauptsächlich Mikro-Algen aufnimmt (Brenchley, 1987; Curtis & Hurd, 1981a, 1981b).

Barnard (1958) dokumentierte für *Volema paradisiaca* knapp zwei Protoconchwindungen, die als Indiz gelten können, daß keine oder eine nur sehr kurze freie Larvalphase in der Frühontogenese auftritt. Im Hinblick auf die heutige Biogeographie wäre die genetische Homogenität der Art ohne ein planktotrophes Veliger-Stadium nicht aufrechtzuerhalten. Vermutlich intraspezifische Unterschiede in der Gehäusemorphologie geographisch weit voneinander entfernter Populationen müssen als interspezifisch diskutiert werden. Das Verbreitungsmuster kann nur paläontologisch aufgeklärt werden.

Gewöhnlich werden neben den hier aufgeführten Gattungen mindestens zwei weitere den Melongeninae zugeordnet (u.a. Vaught, 1989): *Syrinx* wird seit einigen Jahren (Harasewych & Petit, 1989) als Turbinellide (s.o.) angesehen; die systematische Stellung von *Taphon* muß offen bleiben, da die Anatomie nicht bekannt und das Gehäuse für Melongeninae untypisch ist.

Kay (1979) bezeichnete die Nassariinae u.a. als Muschelbohrer, wofür es generell jedoch keinen Beleg gibt. Allerdings wiesen Morton und Chan (1997) das Potential zum Bohren bei juvenilen Individuen von *Nassarius festivus* nach. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die in ähnlichen Habitaten wie manche Nassariinen lebende *Cominella* ebenfalls die Fähigkeit zum Bohren zeigt (als einzige Buccinine), allerdings auch als adultes Tier (vergl. Gesamtanalyse).

### 3.11.3.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Die Teleoconche sind heterogen gestaltet (Abb.96) (Literatur: siehe Verbreitung) und nicht durch ausschließlich bei Bucciniden vorkommende Merkmale zu charakterisieren.

Buccininae erreichen Gehäusehöhen von etwa 1 cm - z.B. *Pisania unicolor* - bis 25 cm: *Penion maximus* (beide in Wilson, 1994). Die meisten Arten liegen zwischen 4 und 10 cm (siehe Anmerkung). Die Gehäuse zeigen Affinitäten zu denen vieler anderer höherer Caenogastropoda, insbesondere Cassoidea, Cancellarioidea, Muricidae und Turbinellidae: annähernd sphärisch bis hochturmförmig, geschultert oder ungeschultert; oft mit Axialrippen (teilweise knotig) und Spirallirae skulpturiert, welche jedoch für sich oder komplett fehlen können; Stacheln nicht vorhanden, Varizen bei *Colubraria* s.l. und *Phos* spp. Apertur sehr unterschiedlich groß und geformt; mit oder ohne Dentikel, teilweise mit Columellarfalten (z.B. *Engina*); Siphonalausgüsse meist kurz bis mäßig lang (bei *Penion* relativ lang); mehrere sinistrale Arten. Flachwasserarten teilweise mit ausgeprägten Farbmustern.

Fascioliariinae zeigen Gehäuse von 1.5 cm - z.B. *Latirus staminatus* (in Wilson, 1994) - bis 60 cm Höhe: *Pleuroploca gigantea* (in Meinkoth, 1995). Die meisten Arten liegen zwischen 4 und 20 cm. Es gibt nur wenige Taxa, die aufgrund ihrer Gehäusemorphologie nicht auch in die Buccininae passen würden, etwa *Fusinus* s.l. mit hohem Gewinde und langem bis sehr langem Siphonalausguß. Es treten ebenfalls keine Stachel-skulpturen auf; Columellarfalten sind selten und dann kaum ausgeprägt; keine signifikanten Varizen; Farbmuster relativ häufig und teilweise ausgeprägt; mindestens ein linksgewundenes Taxon: *Sinistralia*.

Melongeninae tragen Gehäuse von 5 cm - z.B. *Volema paradisiaca* (in Bosch et al., 1995) - bis etwa 40 cm: *Busycon contrarium* (linksgewundene Art; in Meinkoth, 1995). Ähnliche Gehäuse gibt es insbesondere bei Fascioliariinae, Ficidae und Turbinellidae. Letztere tragen jedoch Columellarfalten (außer *Tudicla spirillus*, die *Busycon coarctatum* ähnelt), welche bei Melongeninen nicht auftreten. Die Gehäuse sind meist hochmündig, teilweise weitmündig; *Melongena* und *Volema* mit

relativ kurzem, *Pugilina* und *Busycon* mit langem bis sehr langem Siphonalausguß; einige Arten von *Busycon* und *Melongena* mit kurzen Stacheln skulpturiert; Farbmuster meist vorhanden.

Nassariinae zeigen durchschnittlich deutlich kleinere Gehäuse als die anderen Bucciniden-Unterfamilien: von etwa 6 mm Höhe - z.B. *Nassarius himeroessa* (in Bosch et al., 1995) - bis zu 6 cm Höhe - z.B. *Bullia tenuis* (in Abbott & Dance, 1982). Die meisten Arten liegen zwischen 1 cm und 3 cm. Gehäuseumrisse: naticiform bis cerithiiform, meist ungeschultert, selten mit tiefer Sutura; sehr ähnliche Gehäuse finden sich bei *Phos* (Buccininae); zu Teleoconchen der Fascioliariinae und Melongeninae bestehen keine größeren Affinitäten. *Bullia*-s.l.-Gehäuse sind durchschnittlich

größer, meist schlanker und weniger skulpturiert als die von *Nassarius* s.l.; letztere oft papillös-knotig, teilweise rippig, selten mehr oder weniger glatt. Siphonalausgüsse generell kurz; Mündungslippen unterschiedlich differenziert, oftmals mit Dentikeln, teilweise mit Columellarfalten (dann einigen Cancellariidae ähnlich); *Nassarius* s.l. oft mit breitem, columellarem Callus. Sinistrale Arten nicht bekannt; Farbmuster häufig vorhanden.

Durchschnittlich kleine buccinine Arten konstituieren *Cantharus*, *Engina*, *Pisania* und *Phos*, alles Gattungen, die pantropisch verbreitet sind. Die Gattung mit den durchschnittlich größten Arten, *Penion*, ist in ihrer Verbreitung auf die Gewässer vor Südost-Australien und Neuseeland beschränkt. Diese Größen/Verbreitungs-Korrelation gilt ebenso für Fascioliariinae und Melongeninae.

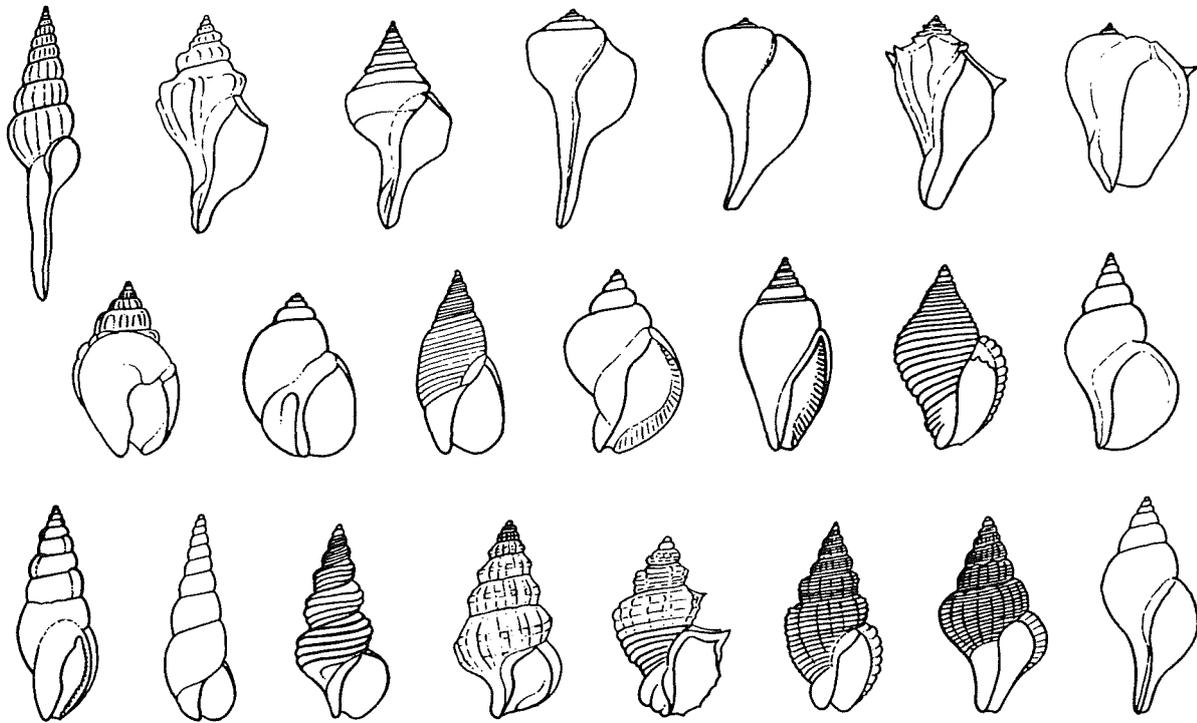


Abb.96: Gehäusetypen rezenter Buccinidae. Ohne Maßstab.

**Anatomie: Übersicht:** Fuß meist nur mäßig groß und relativ kurz bei Buccininae, deutlich größer bei vielen Fascioliariinae und Melongeninae, sehr lang (bei *Bullia* außerdem breit) und tentakelförmig (teilweise bifid) auslaufend bei den meisten Nassariinae; Propodium in der Regel gut ausgebildet, auch mit seitlichen Lappen; Operculum gewöhnlich weitgehend funktionell, selten reduziert, insbesondere bei Nassariinae mit gezacktem Rand. Mantelhöhle mäßig lang bis lang; Mantel dünn-transparent bis relativ dick; mit meist glattem, teilweise gewelltem Rand, der anterosinistral zu einem gewöhnlich langem Siphon ausgezogen ist - auch bei den zahlreichen Taxa mit kurzem Gehä-

sausguß. Kopf klein bis mäßig groß, schnauzenlos, bei Melongeninae durch sehr langen Nacken abgesetzt; Fühler relativ kurz bis lang, mit basal bis median auf Verdickungen liegenden Augen. Beim Kriechen exponierte Körperteile meist einfach pigmentiert (siehe Anmerkung).

Wilson (1994) führte bei den Fascioliariinae an, daß deren Weichkörper typisch rot pigmentiert sind ("a primary character of the group"). Die hier anatomisch untersuchten *Fasciolaria*- und *Latirus*-Arten sind schwarz bzw. braun pigmentiert.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat (siehe Anmerkung), mäßig lang bis sehr

lang, meist relativ breit, mit mehr oder weniger dicken Lamellen, spitz oder breit zulaufend. Osphradium  $\pm$  symmetrisch bis deutlich asymmetrisch bipectinat, mäßig groß bis sehr groß, deutlich schmaler (z.B. *Nassarius*) bis deutlich breiter als die Kieme (z.B. *Latirus*), ein Drittel bis zwei Drittel der Kiemenlänge, der Kieme eng anliegend oder etwas abgesetzt (z.B. *Buccinum*), etwa auf gleicher Höhe wie diese terminierend. Hypobranchialdrüse aus transversal verlaufenden, mehr oder weniger ausgeprägten Falten; (Bouvier, 1887; Fretter & Graham, 1962; Newell & Brown, 1977; Taylor & Miller, 1989; eigene Beobachtungen).

Chatfield und Smythe (1982) bildeten Kieme und Osphradium der linksgewundenen *Sinistralia gallagheri* (Fasciolarinae) ab und verwechselten offensichtlich die Organe, da ihre Kieme bipectinat dargestellt ist und zudem die Osphradium-typische Lage einnimmt. Die Kieme (Osphradium der Autorinnen) ist extrem schmal dargestellt, wie es sonst bei Bucciniden nicht annähernd der Fall ist. Hier ist eine Überprüfung notwendig.

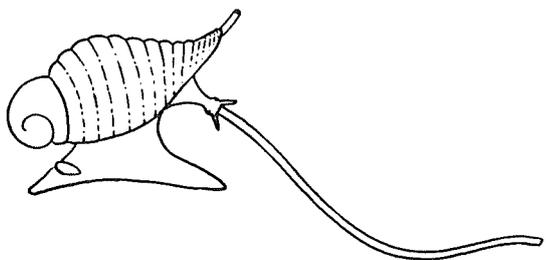


Abb.97: Frühjuvenile *Pugilina tuba*, die ihre bereits sehr lange Proboscis zur Nahrungsaufnahme einsetzt (nach Morton, 1986c). Ohne Maßstab.

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch und lang bis extrem lang (Abb.97); Buccalmasse klein bis mäßig groß, unterschiedlich gelegen, ohne Kiefer, Radulalänge sehr verschieden (s.u.). Primäre Speicheldrüsen wohl immer vorhanden, meist traubenförmig, teilweise schlauchförmig oder traubig mit schlauchförmigen Anhängen (siehe Anatomie von *Latirus polygonus*); Drüsengänge passieren den Nervenring in der Regel außen (nach Thiele, 1929, "durchsetzen" sie den "Schlundring" der Fasciolarinae). Akzessorische Speicheldrüsen nicht vorhanden; Leiblein-Ventil bei Buccininen und Nassariinen deutlich ausgebildet, bei Fasciolarinen und Melongeninen nicht. Ösophagusdrüse der Buccininae und Nassariinae meist groß und langgestreckt, vorne breiter als hinten, vom Ösophagus abgesetzt; die Buccinine *Cominella* mit sackförmiger Ausstülpung wie sie bei Fasciolarinae auftritt; dort und bei den Melongeninae kann die Ösophagusdrüse auch weitgehend reduziert sein; (Brock, 1936; Brown, 1969; Eales, 1923; Fretter & Graham, 1962; Haller, 1888; Harasewych, 1990b; Martoja, 1964;

Oswald, 1893; Ponder, 1973a, 1973b; eigene Beobachtungen).

Radulae sind vielfach abgebildet worden (u.a. Bandel, 1977; 1984; Barnard, 1958; Bouchet & Warén, 1985, 1986; Cernohorsky, 1971a; Clench & Turner, 1956; Eales, 1923; Edwards & Humphrey, 1981; Kang, 1976; Peile, 1936; Ponder, 1972c, 1973b; Poorman, 1981a; Schepman, 1909; Thiele, 1929) und sind bis auf wenige Ausnahmen charakteristisch für die Familie. Mittelzähne, z.B. von *Cominella* (Abb.T4/15-17), *Phos* (Abb.T5/1,2) oder *Melongenina* (Abb.T4/10,11), stimmen mit denen einiger Muriciden (s.o.) weitgehend und mit denen der Columbariinae (Turbinellidae)  $\pm$  exakt überein: ein solcher Zahn zeigt eine mehr oder weniger konkave Oberkante und die Schneide ist zu drei, kräftigen,  $\pm$  gleichförmigen Dentikeln ausgezogen. Dieser Typus wird innerhalb der Buccinidae unterschiedlich variiert. Die beiden Außenzähne sind mindestens bicuspid, was die Bucciniden von allen Muriciden unterscheidet, bei denen sie prinzipiell monocuspid sind. Übereinstimmung gibt es jedoch mit *Vasum*-Arten (Turbinellidae), wo ebenfalls bicuspide Außenzähne auftreten (auch zusammen mit tricuspiden Mittelzähnen).

Buccininae: Mittelzahn rechteckig, trapezförmig, geflügelt oder Mützenschirm-förmig; Schneide meist mit 3-5 Dentikeln besetzt, selten monocuspid - z.B. *Colus* spp. (in Bouchet & Warén, 1985) - teilweise mit 4 (z.B. *Neptunea* spp.) oder 6 Dentikeln (z.B. *Buccinum* spp.); *Kryptos koehleri* ohne Dentikel (in Bouchet & Warén, 1986). Außenzähne asymmetrisch oder symmetrisch bicuspid (mehr oder weniger krebsscherenförmig); oft mit einem oder mehreren dazwischenliegenden Nebendentikeln, die in Ein- oder Zweizahl teilweise die Größe der beiden primären Dentikel erreichen. Vogelfuß-ähnliche Seitenzähne sind u.a. bei *Belomitra* spp., *Meteuthria* spp. oder *Prosipho* spp. ausgebildet (Bouchet & Warén, 1986; Dell, 1990; Thiele, 1929; siehe Abb.98). Einige Radulae, z.B. von *Costaria crosnieri* und *Thalassoplanes moerchi* (beide in Bouchet & Warén, 1986) vermitteln zum Fasciolarinae-Typus. Der *Colubria*-Verwandtschaft fehlt eine Radula.

Fasciolarinae zeigen  $\pm$  charakteristische Radulae: Mittelzähne relativ klein bis sehr klein,  $\pm$  rechteckig bis trapezförmig, Schneide mit 3-5 Dentikeln. Außenzähne breit, multicuspid,  $\pm$  kammförmig; Dentikel meist mehr oder weniger gleichförmig, bei *Peristernia* kleine und große Dentikel alternierend.

Radulae der Melongeninae liegen innerhalb der Spannweite buccininer Radulae: *Melongenina* und *Hemifusus* mit tricuspitem Mittelzahn und bicuspiden Außenzähnen. *Volema* prinzipiell ähnlich (in

Barnard, 1958), Mittelzahndentikel jedoch etwas gespreizt und Außenzahndentikel stark asymmetrisch; dadurch ergeben sich signifikante Übereinstimmungen auch mit einigen *Vasum*-Arten (Turbinellidae). *Busycon* mit 4-7 Dentikeln am Mittelzahn; Außenzähne mit zwei jeweils marginalen, stark dominierenden Hauptdentikeln und 2-4 dazwischenliegenden Nebendentikeln.

Nassariine Mittelzähne sind charakteristisch: breit konkave Oberkante und konvexe Schneide, die meist mit 10-14 Dentikeln besetzt ist (siehe Anmerkung). Außenzähne häufig bicuspid, teilweise jedoch mit zusätzlichen Nebendentikeln besetzt.

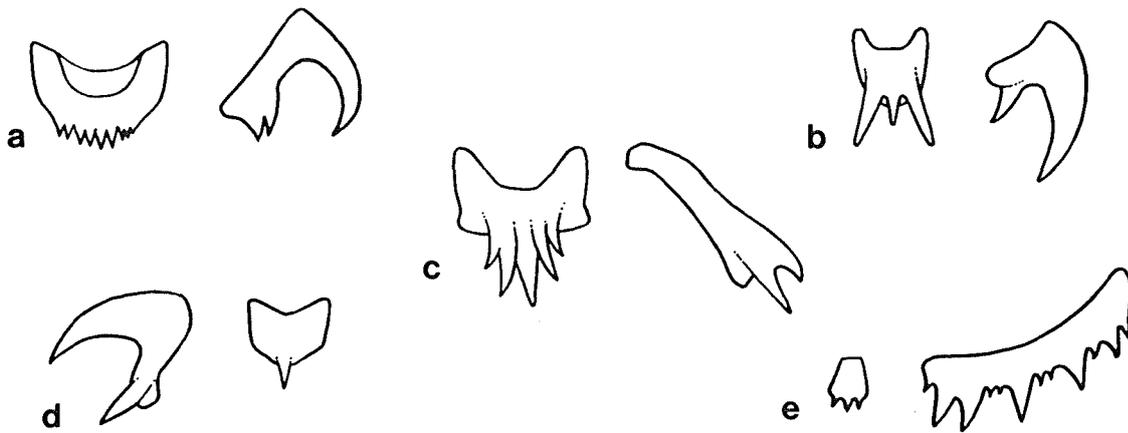


Abb.98: Radulahalbreihen von a) *Quodrasia hidalgoi* (nach Houbrick, 1986); b) *Volema paradisiaca* (nach Barnard, 1958); c) *Belomitra pacifica* (nach Bouchet & Warén, 1986); d) *Colus holboelli* (nach Bouchet & Warén, 1985) und e) *Peristernia australiensis* (nach Thiele, 1929). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; pallialer Ovidukt größtenteils aus dick-wurstförmiger Kapseldrüse bestehend; Albumendrüse als posteriorer, verdickter Abschnitt des Gonoduktes; Bursa copulatrix in terminalen Ovidukt integriert oder sackförmig abgesetzt. Männlicher, pallialer Gonodukt geschlossen, teilweise in Leibeshöhlenwand

integriert und nicht sichtbar; Prostata als unterschiedlich lange, drüsige Verdickung des posterioren pallialen Gonoduktes; Penis finger- bis keulenförmig, teilweise lateral abgeflacht, häufig mit terminaler oder subterminaler, dornenförmiger Papille (Fretter, 1944; Harasewych, 1990b; Smith, 1980; West, 1978, 1979; eigene Beobachtungen).

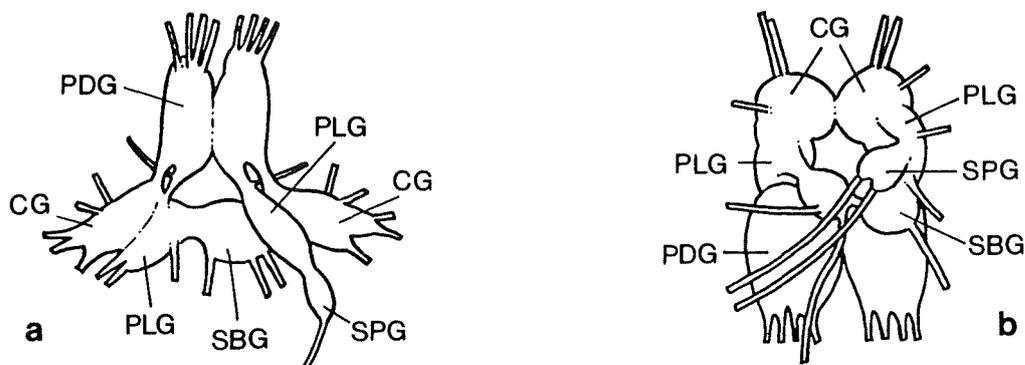


Abb.99: Zentralnervensystem von a) *Buccinum undatum* (Cerebralganglien getrennt; nach Bouvier, 1887) und b) *Fusinus syracusanus* (nach Haller, 1888). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Es sind Taxa von allen vier Unterfamilien untersucht. *Nassarius* (Fretter & Graham, 1962), *Fusinus* und *Pugilina* (beide in Haller, 1888: "*Fusus*" *syracusanus* und "*Pyru*la" *tuba*) sind ähnlich konzentriert: Cerebralganglien direkt aneinanderliegend; Pleuralganglien jeweils mit diesen in Kontakt, teilweise leicht abgesetzt; Supraintestinalganglion mit kurzem Konnektiv zum rechten Pleuralganglion; Subintestinalganglion unter Supraintestinalganglion gerückt, mit kurzem Kon-

nektiv zum linken Pleuralganglion; Pedalganglien groß und eiförmig, ohne erkennbare Konnektive dem Cerebropleuralkomplex anliegend. *Buccinum* (in Bouvier, 1887) mit einigen Unterschieden: deutliche Kommissur zwischen den Cerebralganglien; Pleuralganglien teilweise mit Cerebralganglien verschmolzen; kurze Pedalkonnektive vorhanden; Subintestinalganglion mit randlichen Verschmelzungen komplett in den Nervenring integriert (Abb.99).

NEUBESCHREIBUNG einiger Anatomien und Radulae:

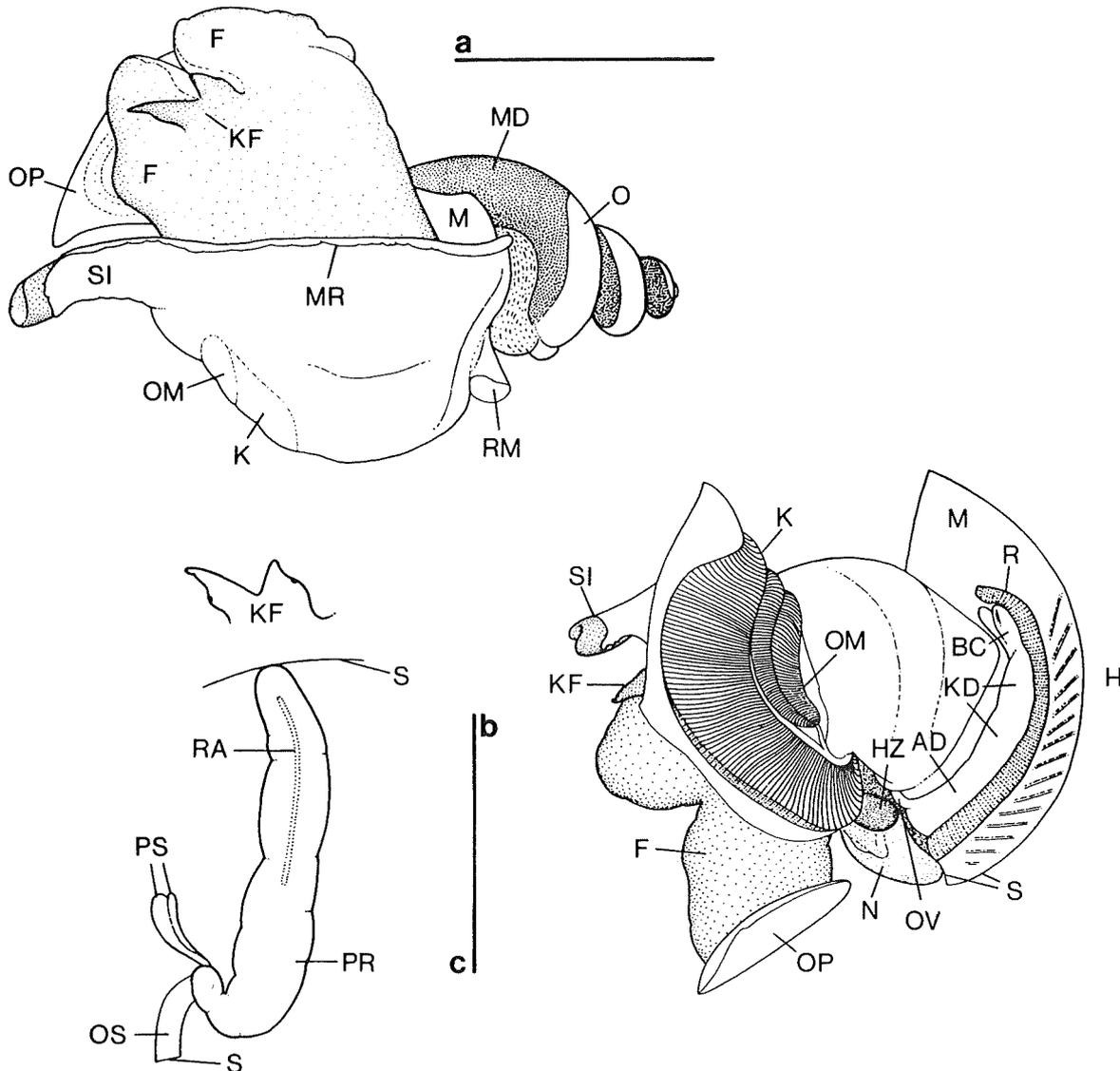


Abb.100: Anatomische Skizzen von *Fasciolaria tulipa*; a) Übersicht; b) geöffnete Mantelhöhle und c) vorderer Nahrungstrakt (Proboscissack entfernt). Maßstabslinien  $\cong$  3 cm.

*Fasciolaria tulipa* (Abb.100): Es konnte lediglich ein weibliches Individuum mit 11 cm Gehäusehöhe untersucht werden.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat, breit und sehr lang, aus dicken Lamellen

(beige); anterior spitz zulaufend, an der Basis der Siphonalfalte endend. Osphradium bipectinat (bräunlich), groß (etwa halbe Kiemenlänge), Enden gerundet, der Kieme direkt anliegend und etwa auf gleicher Höhe wie diese terminierend. Hypobran-

chialdrüse deutlich kürzer und schmaler als Kieme; aus zahlreichen transversalen Falten.

**Vorderer Nahrungstrakt:** Lange, pleurembolische Proboscis, die im retrahierten Zustand einfach gestaucht im Proboscissack liegt. Buccalmasse subterminal, mäßig groß, ohne Kiefer. Primäre Speicheldrüsen paarig, klein, jeweils gestreckt-sackförmig; eine bräunlich, die andere weißlich. Leiblein-Ventil, akzessorische Speicheldrüsen und Ösophagusdrüse nicht vorhanden (möglicherweise histologisch nachzuweisen).

**Radula** (Abb.T4/6-9) relativ lang (etwa 25 mm), aus circa 300 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 1.4 mm. Marginalia typisch buccinid (0.65 mm breit), geschwungen, mit schmaler, einfacher Basis und 26, ± gleichförmigen, etwa 60 µm langen, nur schwach gekrümmten, schlanken, spitz zulaufenden Dentikeln. Zentralzahn vergleichsweise klein, angulat, etwas breiter (130 µm) als hoch; Schneide liegt annähernd basal; zu drei Dentikeln differenziert, die in ihrer Ausformung mit denen der Außenzähne

übereinstimmen; außen jeweils eine höckerige Ausbuchtung.

**Genitaltrakt:** Männchen nicht untersucht; pallialer Ovidukt deutlich dreigeteilt; mit kleiner, posterior liegender, dickschlauchiger Albumendrüse und sehr langer, zylindrisch-wurstförmiger Kapseldrüse; terminal zur Vagina verjüngt, mit sackförmig abgesetzter Bursa copulatrix.

**Sonstiges:** Fuß groß, insbesondere hoch, mit gut ausgebildetem Propodium; Operculum annähernd komplett verschließend. Mantel relativ dick. Mantelrand wellig, anterosinistral zu großem, kragenförmig abgefaltetem Siphonallappen geformt. Visceralmasse multispiral, jedoch nur mäßig groß; Retraktormuskel kompakt und kräftig. Kopfbereich klein, weit vor dem Mantelrand liegend; mit im retrahierten Zustand annähernd dreieckigen, vergleichsweise kurzen Fühlern, auf deren halber Länge schlecht entwickelte Augen liegen. Zu exponierende Körperteile sind schwarz pigmentiert.

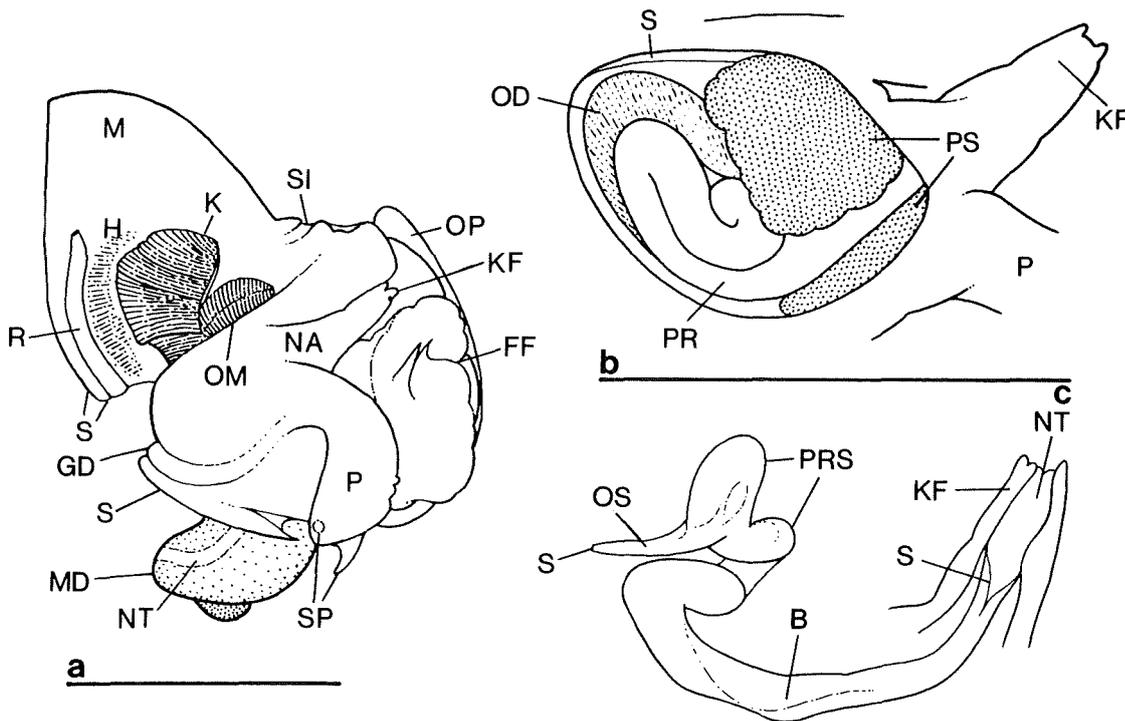


Abb.101: Anatomische Skizzen von *Melongena melongena*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle; b) geöffnete Leibeshöhle mit vorderem Nahrungstrakt und c) die retrahierte, der Leibeshöhle entnommene Proboscis. Maßstabslinien  $\cong$  2 cm.

*Melongena melongena* (Abb.101): Es wurden zwei männliche Individuen mit einer Gehäusehöhe von jeweils 6 cm untersucht.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monoplectinat, breit, mäßig lang; aus dicken, beige-transparenten Lamellen; stumpf zulaufend, in deutlicher Entfernung vom Mantelrand endend. Osphradium

biplectinat (hellbraun), relativ mäßig groß, etwa halb so breit und lang wie die Kieme; Enden gerundet; posterior der Kieme anliegend, nach anterior von dieser abgewinkelt und schräg zu dieser verlaufend, jedoch etwa auf gleicher Höhe terminierend. Hypobranchialdrüse deutlich schmaler als Kieme; aus zahlreichen transversalen Falten.

Vorderer Nahrungstrakt: Extrem lange, pleurembolische Proboscis; in retrahiertem Zustand in Schlaufen liegend. Buccalmasse relativ klein, in deutlicher Entfernung zum Stomodeum liegend, keine Kiefer. Primäre Speicheldrüsen paarig, sehr groß und kompakt, die linke größer als die rechte, schwammig, weißlich. Akzessorische Speicheldrüsen fehlen; Leiblein-Ventil nicht nachgewiesen. Ösophagusdrüse weißlich, groß und langgestreckt, mit Bindegewebe an Leibeshöhlenboden befestigt.

Radula (Abb.T4/10,11) vergleichsweise kurz (etwa 4.8 mm), aus ungefähr 65 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.5 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid; mit einfacher, gerader Basis (etwa 0.11 mm breit), bicuspid-krebsscherenförmig, der innere Dentikel nur wenig kürzer als der äußere (etwa 0.18 mm lang). Zentralzahn etwa 0.17 mm breit; mit konkaver Oberkante und basal zu drei kräftigen,  $\pm$  gleichförmigen, etwa 75  $\mu$ m langen Dentikeln ausgezogen.

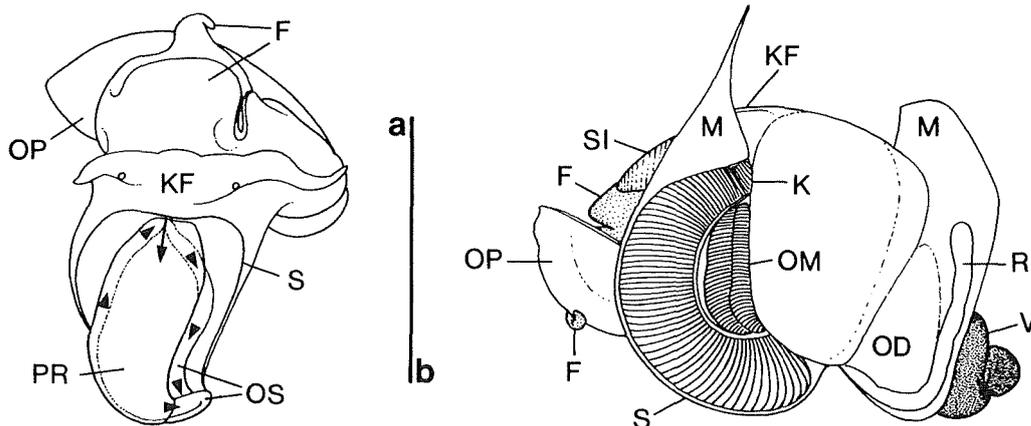


Abb.102: Anatomische Skizzen von *Babylonica zeylanica*; a) frontal, mit geöffneter Leibeshöhle - Pfeile zeigen den Verlauf des retrahierten Nahrungstraktes - und b) geöffnete Mantelhöhle. Maßstablinien  $\equiv$  1 cm.

*Babylonica zeylanica* (Abb.102) - Kurznotiz: Fuß relativ groß; gut ausgebildetes Propodium mit seitlichen Lappen; großes, komplett verschließendes Operculum. Kopf vergleichsweise groß; Fühler lang, mit relativ schlecht ausgebildeten, auf basalen Verdickungen liegenden Augen. Vorderer Mantelrand zu muskulösem, mäßig langem Siphonalapparat ausgezogen. Mantelhöhle ziemlich tief, mit langer, breiter, spitz zulaufender, monopectinater, blaßgelber Kieme. Bipectinates (ebenfalls blaßgelbes) Osphradium relativ groß, in Kiemenbucht liegend, deutlich hinter der Kiemenspitze terminierend. Hypobranchialdrüse rudimentär; Rectum mündet ziemlich weit zurück in der Mantelhöhle; pallialer Ovidukt sehr breit, flach und homogen, d.h. weder Eiweißdrüse noch Bursa copulatrix

Genitaltrakt: Weibchen nicht untersucht; männlicher pallialer Gonodukt geschlossen, größtenteils drüsig verdickt (Prostata); Penis groß, insbesondere breit, etwas keulig und lateral abgeflacht; terminal mit dornenförmigem Fortsatz (von anderen Autoren auch als Papille bezeichnet); subterminal rechts mit rundlicher Drüse (Austritt des Samenganges); subterminal links mit zwei kleinen muskulösen Beulen, die wahrscheinlich der "Verankerung" während der Kopulation dienen.

Sonstiges: Fuß mäßig groß; Propodium gut ausgebildet, mit lateralen Fortsätzen; Operculum sehr groß und annähernd komplett schließend. Mantel dick; annähernd median zu breitem Siphonalapparat ausgezogen; sonst glattrandig; Rectum mündet in deutlichem Abstand zum Mantelrand. Visceralmasse vergleichsweise kurz und klein. Kopf klein, mit langem Nacken abgesetzt; Fühler kurz, Augen  $\pm$  basal.

äußerlich differenziert. Proboscis in retrahiertem Zustand breit gestaucht, weitgehend den in langen Schlaufen gelegten Ösophagus überdeckend.

Radula (Abb.T4/12-14) relativ groß (4 mm lang), jedoch mit nur etwa 30 Querreihen; Breite 0.7 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid; mit einfacher, gerader Basis (etwa 0.18 mm breit) und bicuspid; der innere Dentikel weniger gekrümmt und halb so lang (0.12 mm) wie der äußere (0.24 mm). Zentralzahn etwa 0.28 mm breit, mit konkaver Oberkante; basal-medial zu drei kräftigen, sehr langen (etwa 0.2 mm), spitz zulaufenden Dentikeln ausgezogen; basal-marginal jeweils ein deutlich kürzerer, durch eine Einbuchtung von den Hauptdentikeln abgesetzter Nebendentikel ausgeformt.

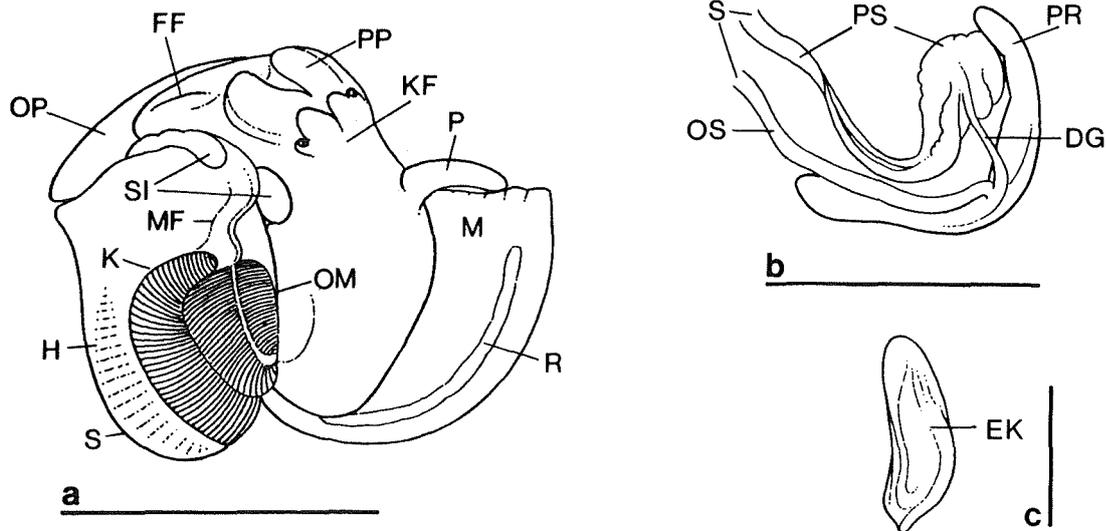


Abb.103: Anatomische Skizzen von *Latirus polygonus*; a) Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle; b) vorderer Nahrungstrakt und c) aus Ovidukt entnommene Eikapsel. Maßstabslinien a)b)  $\cong$  1 cm; c)  $\cong$  5 mm.

*Latirus polygonus* (Abb.103) - Kurznotiz: Fuß nur mäßig groß; gut ausgebildetes, gelapptes Propodium mit seitlichen Lappen; relativ großes, weitgehend verschließendes Operculum. Kopf mäßig groß; Fühler kurz und dick; Augen auf kurzen basalen Nebenästen. Mantelhöhle ziemlich tief; mit langer, vergleichsweise schmaler, gerundet zulaufender, monopectinater Kieme, die terminal abknickt und das Osphradium umfaßt; dieses bipectinat, sehr groß, extrem breit. Osphradium an der Siphobasis terminierend, die zu einer langen Falte ausdifferenziert ist. Sipholappen breit und mäßig lang. Anterodextraler Mantelrand mit zwei kurzen Längsfalten ("Ausströmsipho") in der Verlängerung des Rectums. Hypobranchialdrüse aus unauffälligen, transversalen Streifen. Männlicher, pallialer Gonodukt verläuft in Leibeshöhlenwand; Penis relativ kurz und fingerförmig. Proboscis lang; primäre, paarige Speicheldrüsen zu

großem, schwammigem, braunem Komplex zusammengelagert, der posterior zu zwei extrem langen, schlauchförmigen Fortsätzen ausgezogen ist. Leiblein-Ventil, akzessorische Speicheldrüsen und Ösophagusdrüse nicht vorhanden bzw. ohne Histologie nicht nachzuweisen.

Radula (Abb.T4/3-5) lang (etwa 11 mm), aus ungefähr 260 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.4 mm. Außenzähne kammförmig (0.2 mm breit), mit schmaler, einfacher Basis und  $11 \pm$  gleichförmigen (der jeweils innere etwas kräftiger und länger), etwa  $30 \mu\text{m}$  langen, nach innen und unten gekrümmten, spitz zulaufenden Dentikeln. Mittelzahn klein, angulat, etwa hoch wie breit ( $40 \mu\text{m}$ ); Schneide annähernd basal und zu drei kleinen, jedoch kräftigen Dentikeln differenziert (der mittlere etwas länger als die äußeren).

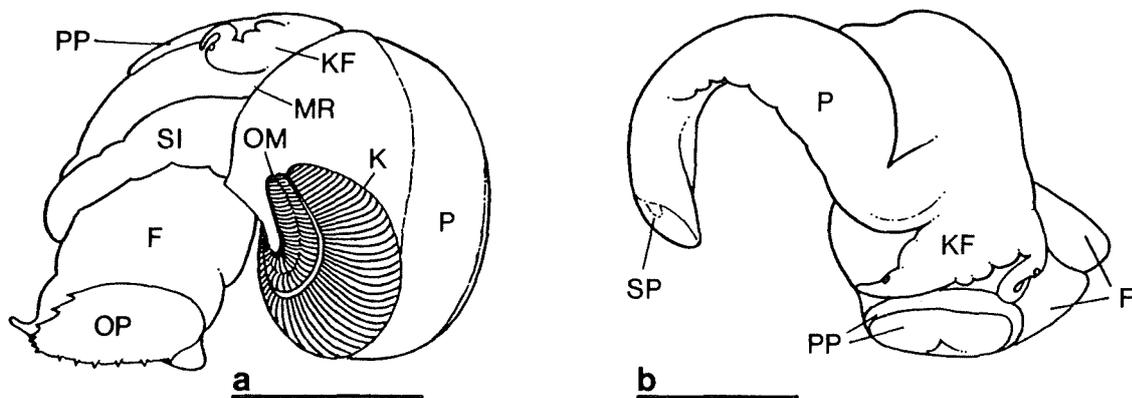


Abb.104: Anatomische Skizzen von *Nassarius coronatus*; a) linksseitige Übersicht mit durchscheinenden Mantelhöhlenorganen und b) frontal, mit Penis. Maßstabslinien  $\cong$  5 mm.

*Nassarius coronatus* (Abb.104) - Kurznotiz: Fuß schmal, aber lang, in retrahiertem Zustand mehr oder weniger zylindrisch zusammengestaucht; Operculum annähernd komplett verschließend, der Gehäuseapertur entsprechend randlich gezackt. Kopf vergleichsweise breit, mit einem Ansatz von Schnauze; mäßig lange Fühler nicht direkt nebeneinander ansetzend, mit relativ schlecht entwickelten, submedian ansitzenden Augen. Mantelrand anterosinistral zu langem Siphon ausgezogen, der somit nicht mit dem kurzen Siphonalausguß des Gehäuses korreliert. Manteldach dünn, so daß die lange, monopectinate Kieme und das vergleichsweise lange und schmale bipectinate Osphradium durchscheinen. Die rechte Seite der Mantelhöhle wird weitgehend von dem zurückgelegten, sehr großen Penis eingenommen. Dieser ist median am dicksten, lateral abgeflacht, auf der linken Seite papillös und terminal charakteristisch schräg "abgeschnitten"; hier mündet der Samengang, der sonst äußerlich nicht zu erkennen ist.

Radula (Abb.T5/10,11) relativ lang (5.7 mm), aus etwa 90 Querreihen zusammengesetzt; Breite 0.45 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid-bicuspid; Basis etwa 0.12 mm breit, leicht konkav, auf der Innenseite mit Höcker; der innere Dentikel deutlich kürzer als der äußere (dieser etwa 0.15 mm lang), durch breite Bucht von diesem abgesetzt und etwas nach innen abgewinkelt; beide Dentikel laufen sehr spitz zu und sind nach innen gekrümmt. Mittelzahn etwa 0.17 mm breit, mit konkaver Oberkante; basal zu 12 - median kräftigen, marginal schwachen - spitz zulaufenden, nach unten gekrümmten Dentikeln ausgezogen, die jeweils links und rechts kleine, gezähnelte Schneiden tragen.

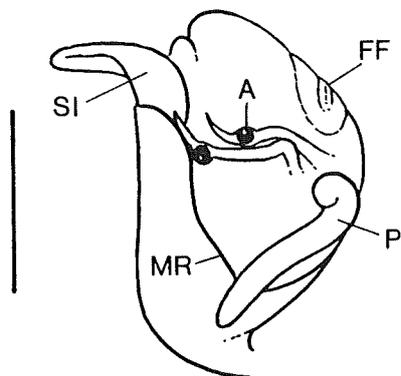


Abb.105: Anatomische Skizze des Kopf-Fußbereiches von *Phos textum*. Maßstablinie  $\cong$  3 mm.

*Phos textum* (Abb.105) - Kurznotiz: Weichkörper insgesamt blaßgelb; Fuß mäßig groß, Propodium gut ausgebildet; mit sehr dünnem, semitranspa-

rentem Operculum. Mantelrand zu langem Siphonallappen ausgezogen. Penis  $\pm$  fingerförmig, direkt hinter den Kopftentakeln entspringend; diese sehr dünn, mit fast endständigen Verdickungen, auf denen auffallend gut entwickelte Augen liegen.

Radula (Abb.T5/1-2) mäßig lang (2.2 mm), aus etwa 65 Querreihen zusammengesetzt; Breite 0.23 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid; mit einfacher, leicht geschwungener Basis (etwa 60  $\mu$ m breit) und bicuspid; innerer Dentikel mit kleinem Absatz zur Basalplatte, weniger gekrümmt und etwa zwei Drittel so lang wie äußerer Dentikel (dieser 80  $\mu$ m lang); beide Dentikel spitz zulaufend, durch tiefe Bucht voneinander abgesetzt und sowohl nach innen als auch nach unten gekrümmt. Zentralzahn etwa 80  $\mu$ m breit, mit stark konkaver Oberkante - dadurch die Zahnplatte etwas geflügelt; basal-median zu drei kräftigen, mäßig langen (etwa 20  $\mu$ m), spitz zulaufenden Dentikeln ausgezogen.

*Cantharus fumosus* (Abb.T5/6,7), Radula: Relativ sehr lang (11 mm), aus etwa 200 Querreihen zusammengesetzt; Breite 0.3 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid-tricuspid; Basis etwa 0.11 mm breit, leicht konkav, auf der Innenseite einen Höcker formend; alle drei Dentikel mehr oder weniger nach innen und unten gekrümmt; der mittlere Dentikel deutlich kleiner als die beiden anderen und dem inneren beigesellt; dieser etwa 70  $\mu$ m lang und auf seiner Innenseite mit drei winzigen Zähnchen besetzt; äußerer Dentikel undifferenziert, durch tiefe Bucht von mittlerem Dentikel abgesetzt und etwa 0.11 mm lang. Mittelzahn etwas breiter (90  $\mu$ m) als hoch, mit konkaver Oberkante und konvexer basaler Schneide; diese im medianen Abschnitt zu drei kräftigen,  $\pm$  gleichförmigen, relativ kurzen, spitz zulaufenden Hauptdentikeln und weiter marginal zu jeweils einem kleinen Nebendentikel ausgezogen.

*Cominella nassoides* (Abb.T4/15-17), Radula: Relativ lang (10.5 mm), aus etwa 130 Querreihen zusammengesetzt; Breite 0.6 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid-bicuspid; mit einfacher, leicht geschwungener Basis (etwa 0.17 mm breit); innerer Dentikel mit kleinem Absatz zur Basalplatte und etwas kürzer als äußerer Dentikel (dieser 0.2 mm lang); beide Dentikel spitz zulaufend, durch tiefe Bucht voneinander abgesetzt und sowohl nach innen als auch nach unten gekrümmt. Zentralzahn deutlich breiter (etwa 0.2 mm) als hoch, mit angulat konkaver Oberkante; Zahnplatte wirkt geflügelt; median zu drei kräftigen,  $\pm$  gleichförmigen (der mittlere oft etwas schwächer), mäßig langen, spitz zulaufenden Dentikeln ausgezogen;

die beiden äußeren Dentikel tragen teilweise auf halber Länge ihrer Außenseiten ein winziges Zähnchen.

*Engina zonalis* (Abb.T5/5), Radula: Mäßig lang (1.5 mm), aus etwa 50 Querreihen zusammengesetzt; Breite ungefähr 0.1 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid-bicuspid; mit einfacher, leicht geschwungener Basis (etwa 30 µm breit); innerer Dentikel etwa halb so lang wie äußerer (dieser 50 µm lang); beide Dentikel nach innen gekrümmt, spitz zulaufend und durch eine vergleichsweise schmale, annähernd dreieckige Bucht voneinander abgesetzt. Zentralzahn etwa breit (40 µm) wie hoch, mit gerader Oberkante; Schneide etwas asymmetrisch, mit 4-5 Dentikeln, die intraspezifisch variieren und kräftig bis rudimentär ausgebildet sein können.

*Nassarius reticulatus* (Abb.T5/8,9), Radula: Relativ lang (6.3 mm), aus etwa 80 Querreihen zusammengesetzt; Breite circa 0.45 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid-bicuspid; Basis etwa 0.1 mm breit, leicht konkav, auf der Innenseite mit Höcker; der innere Dentikel deutlich kürzer und breiter als der äußere (dieser etwa 0.15 mm lang), durch relativ breite Bucht von diesem abgesetzt; beide Dentikel laufen spitz zu und sind nach innen gekrümmt. Mittelzahn etwa 0.16 mm breit, mit konkaver Oberkante; basal zu 14 bis 16 - median mäßig kräftigen, marginal rudimentären - spitz zulaufenden, leicht nach unten gekrümmten Dentikeln ausgezogen.

*Pisania* sp. (Abb.T5/3,4), Radula: Relativ sehr lang (10 mm), aus etwa 180 Querreihen zusammengesetzt; Breite circa 0.28 mm (bei gespreizten Zähnen). Marginalia typisch buccinid-tricuspid; Basis etwa 0.1 mm breit, auf der Außenseite einen kleinen, auf der Innenseite einen großen Höcker formend; kleiner, mittlerer Dentikel stark untergeordnet, vom inneren Dentikel kaum abdifferenziert; äußerer Dentikel deutlich, innerer und mittlerer kaum nach innen gekrümmt; innerer Dentikel etwa 0.1 mm, äußerer 60 µm lang und durch vergleichsweise schmale Bucht vom mittleren bzw. inneren Dentikel abgesetzt. Mittelzahn etwa 75 µm breit, mit konkaver Oberkante und konvexer basaler Schneide; diese im medianen Abschnitt zu drei kräftigen, ± gleichförmigen, relativ kurzen, spitz zulaufenden Hauptdentikeln und nach außen direkt anschließend zu jeweils einem kleinen Nebendentikel ausgezogen.

### 3.11.3.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Der Laich (bzw. einzelne Eikapseln) von Bucciniden ist in

zahlreichen Publikationen dokumentiert und beschrieben worden (u.v.a. Amio, 1957, 1963; Bandel, 1976a; Barash & Zenziper, 1980; Bouchet & Warén, 1979, 1985; Clench & Turner, 1956; Cowan, 1965; D'Asaro, 1970a, 1970b, 1986b, 1993; Degner, 1933; Gohar & Eisawy, 1967; Lamy, 1928; Lebour, 1931a; MacIntosh, 1986; Pearce & Thorson, 1967; Penchaszadeh, 1973; Ponder, 1973b; Risbec, 1931; Smith et al., 1989; Soliman, 1987; Thorson, 1935; 1940b, 1946; Winner, 1985, 1992).

Buccininae: Die Form der Eikapseln ist häufig flach- bis hochkuppelförmig (mit oder ohne sichtbare Schlupfapertur) - z.B. *Buccinum*, *Colubraria*, *Colus*, *Lorabela*, *Mohnia*, *Neptunea*, *Penion*, *Tacita* oder *Volutopsius*. Dieser Typus wird insbesondere bei *Neptunea* und *Buccinum* zu teilweise riesigen (Basketballgröße in Degner, 1933), kommunalen Laichballen verklebt. Der bei Nassariinen häufige, Bocksbeutel-ähnliche Typus tritt hier bei *Cominella* auf (Smith et al., 1989). *Cantharus*, *Pisania* und *Solenosteira* zeigen einen ± vasenförmigen Typus (D'Asaro, 1986b; Winner, 1992), wie er sonst von Fasciolariinae produziert wird.

Fasciolariinae: Eikapseln sind mehr oder weniger gestielt, vasen- bis kelchförmig (siehe Anmerkung) und werden gewöhnlich jeweils für sich an das Substrat geheftet, teilweise jedoch zu Laichballen aneinander geklebt - z.B. bei *Pleuroploca gigantea* (in D'Asaro, 1970b).

Melongeninae: Eikapseln sind lateral stark abgeflacht und werden von *Melongenina* und *Busycon* auf einen gemeinsamen basalen Strang gesetzt. *Pugilina* heftet die Eikapseln direkt an das Substrat (Amio, 1963; Morton, 1986c). Der frontale Umriß der Kapseln ist oval, teilweise angulat, bis annähernd kreisförmig.

Nassariinae: Hier tritt bei *Nassarius* (*Niotha*) spp. ein flach-kuppelförmiger Typus mit ± apikaler Schlupfapertur auf (Amio, 1957; D'Asaro, 1993; Smith et al., 1989). Außerdem werden hochkuppelförmige, schüsselförmige, gestielt schüssel- bis weinglasförmige, lateral abgeflachte, kolbenförmige oder oval-scheibenförmige Kapseln sekretiert, die teilweise charakteristisch rippig bis dornig differenziert sind.

Die Zahl der Eier pro Kapsel variiert sehr stark, von 1 (z.B. einige Nassariinae) bis etwa 2000 - z.B. *Pleuroploca salmo*, *Nassarius fossatus* oder *Buccinum undatum* (siehe Anmerkung). Die entsprechende Anzahl der Kapseln pro individuellem Gelege liegt bei unter 5 bis zu einigen hundert, so daß maximal bis zu eine Million Eier abgelaicht werden. Allerdings dienen diese z.B. bei *B. undatum* und *P. salmo* größtenteils als Nähreier (u.a. Giese, 1978; Portmann, 1925, 1931), während

sich u.a. bei *N. fossatus* sämtliche Embryonen zu planktotrophen Veligern entwickeln. Die überwiegende Anzahl der Buccininen und Fasciolarinen zeigt eine nicht-planktotrophe Frühontogenese auf Basis von Nähreiern oder Eiklar (siehe Abb.106), sowohl holokapsulär als auch semi-planktisch. Melongeniinen sind ausschließlich nicht-planktotroph. Die Embryonen ernähren sich von Eiklar.

Nassariinae zeigen mit deutlicher Mehrheit eine planktotrophe Larvalphase (s.u.). Die untergeordnet auftretende, nicht-planktotrophe Strategie basiert hier auf Eiklarernährung (siehe Anmerkung und Experiment). Einige *Bullia*-Arten brüten Eikapseln in einer Fußtasche (u.a. Brown, 1985; Jayabal et al., 1987). Eine planktotrophe Phase fehlt. Viviparie tritt bei *Nassarius albus* (in Cather, 1973; Kaicher, 1972) und *N. muelleri* auf (Knudsen, 1956), bei denen sich die Embryonen im pallialen Ovidukt zu juvenilen Schnecken entwickeln (siehe Anmerkung).

Embryonen schlüpfen mit 0.8-1.1 Gehäusewindungen, die 0.2-0.6 mm durchmessen, wenn sich eine planktotrophe Phase anschließt (siehe Anmerkung). Die Schale ist  $\pm$  glatt oder mit Tuberkeln besetzt.

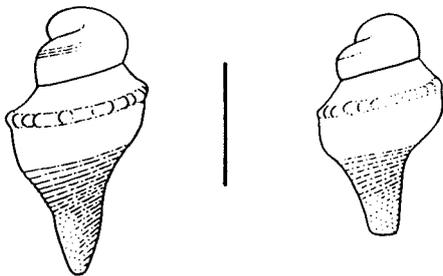


Abb.106: Zwei derselben Eikapsel entnommene Gehäuse von *Busycon canaliculatum* (Melongeniinae) verdeutlichen die intraspezifische Variationsbreite bei nicht-planktotropher Frühontogenese (original). Maßstablinie  $\cong$  2 mm.

Embryonalgehäuse, die nicht durch Larvalwindungen ergänzt werden, sind an den entsprechenden Apicis der Teleoconche schwer zu definieren, da in der Regel bereits vor dem Schlupf mit dem Aufbau von Juvenilschale begonnen wird (u.a. Bandel, 1975a, 1975b; Cowan, 1965; Morton, 1986a; Penchaszadeh, 1973; Thorson, 1935; Winner, 1985, 1992). Es werden etwa 1.5 - z.B. *Fasciolaria thersites* (in Kilburn, 1993) - bis 5 Windungen sekretiert - z.B. *Beringius frielei* (in MacIntosh, 1986). Mehr oder weniger spezifische Juvenilschulptur ist in der Regel mindestens auf der letzten Viertelwindung vorhanden. *Turrisipho lachesis* zeigt sogar intrakapsuläre Periostracum-

haare (Thorson, 1935: *Sipho lachesis*). Die initiale Schale ist meist  $\pm$  glatt oder zeigt eine Mikroskulptur aus Streifen bis Tuberkeln. Die apikalen Durchmesser liegen zwischen etwa 0.6 mm - z.B. *Melongena corona* (in Bandel, 1975a) - und 12 mm: *Volutopsius norvegicus* (in Thorson, 1940b). Durchmesser von 2-5 mm sind relativ häufig, die intraspezifischen Variationsbreiten gewöhnlich groß. Eine abweichende, charakteristische Form zeigen einige *Colubraria*-Arten, deren initiale Windung plattgedrückt erscheint (Beu & Maxwell, 1987; Campbell, 1961).

Bobretzky (1877 - darauf basierend u.a. die Studie von Fioroni & Portmann, 1968) und Lamy (1928) bildeten für *Fusus* spp. u.a. flach-kuppelförmige Eikapseln mit apikaler Schlupfapertur ab. *Fusus* ist zwar einerseits eine Gattung der *Colubraria*-Verwandtschaft (Buccininae), jedoch andererseits ein älteres Homonym von *Fusinus* (Fasciolarinae). Zudem wurde *Fusus* als Sammelbegriff für fusiforme Gehäuse verwendet, so daß nicht klar ist ob der basale Eikapseltypus der Muricoidea (siehe Gesamtanalyse) innerhalb der Fasciolarinae repräsentiert ist.

Thorson (1940b) schätzte die Zahl der Eier pro Kapsel bei *Volutopsius norvegicus* auf 100 000. Da bei anderen Bucciniden maximal einige tausend Eier pro Kapsel gezählt wurden, ist die Wahrscheinlichkeit einer entsprechenden Fehlschätzung groß.

D'Asaro (1993) führte in einer tabellarischen Zusammenstellung insgesamt 8 nassariine Arten auf, deren Eikapseln jeweils nur ein Ei enthalten, welches sich bei 3-4 dieser Arten zu einem planktotrophen Veliger entwickeln soll. Die Originalbeschreibungen, z.B. von Natarajan (1957), enthalten keinen Beleg, daß der frei schwimmend ausschlüpfende Veliger tatsächlich planktotroph und nicht etwa lecithotroph ist. Eine analoge Studie von Anderson (1965) an *Nassarius particeps* zeigte, daß das Velum bereits intrakapsulär wieder reduziert wird.

Brown (1985) postulierte Nähreierfressen in der Embryogenese von *Bullia tenuis* (Nassariinae), auf der Grundlage großer, solitärer Schlüpflinge, ohne jedoch den Nachweis zu erbringen, ob in der Frühembryogenese tatsächlich jeweils zahlreiche Eier in den Kapseln vorhanden waren. Entsprechende, von Brown (1985) abgebildete Schlüpflinge, könnten sich auch mit Hilfe von viel Eiklar entwickelt haben.

Die bei zwei *Nassarius*-Arten auftretende Viviparie wurde von den genannten Autoren als Ovoviviparie bezeichnet. Dieser Begriff ist hier jedoch nicht angebracht, da es sich nach der Beschreibung von Cather (1973) bei dem entsprechenden Brutbeutel nicht um eine vom pallialen Ovidukt unabhängige Struktur handelt, sondern lediglich um eine terminale Erweiterung des Uterus. Somit ist von Viviparie zu sprechen.

Der Maximaldurchmesser einer Embryonalschale, an die sich Larvalwindungen anschließen, wird hier mit 0.6 mm angegeben. Dieser Wert bezieht sich auf *Manaria fusiformes*, deren Protoconch laut Harasewych (1990b) jedoch eine nicht-planktotrophe Frühontogenese anzeigt. Dem muß hier widersprochen werden. Der Protoconch hat zwar nur zwei Windungen, jedoch zeigt der Übergang von der ersten zur zweiten Windung einen deutlicher Absatz, der gewöhnlich den Schlupfzeitpunkt widerspiegelt. Die zweite Windung ist durch stark geschwungene Anwachsstreifung charakterisiert, wie sie für buccinine Larvalgehäuse typisch ist (s.u.). Der Übergang zum Teleoconch ist abrupt und nicht graduell wie von Harasewych (1990) postuliert.

**Experiment:** Die Analyse frühontogenetischer Verbreitungs- und Ernährungsstrategien der Gastropoden läßt folgende Lesrichtung der Evolution erkennen: aus einer planktischen Trochophora-ähnlichen Larve entwickelte sich ein planktotropher Veliger; sekundär konnte die Planktotrophie, durch ein größeres Angebot an Eiklar oder Herausbildung von Nähreiern in entsprechenden Eikapseln, wieder unterdrückt werden.

Eine zunehmende embryonale Aufnahme von Eiklar läßt sich mit einer zunehmend kürzeren planktotrophen Larvalphase korrelieren, die entsprechende Totalreduzierung also mit mikroevolutiven Schritten erklären. Die Umschaltung von Planktotrophie auf intrakapsuläres Nähreierfressen muß wohl eher makro- bzw. extremevolutiv interpretiert werden. Diese Hypothese kann experimentell getestet werden, indem gewöhnlich als planktotrophe Veliger schlüpfenden Embryonen Nähreier zur Verfügung gestellt werden, die dann gefressen werden oder nicht.

Versuchsschnecke wurde *Nassarius reticulatus*, deren Eikapseln von Braunalgen des Inter-tidals abgesammelt wurden. Hinzu kam Laich aus einer Aquarienaufzucht. Die Erzeugung von Nähreiern innerhalb der Eikapseln erfolgte durch Bestrahlung mit UV-Licht (siehe Kapitel über Methoden). Eine mehrwöchige Versuchsserie mit unterschiedlichen Strahlungsintensitäten an frühen bis mittleren Entwicklungsstadien erbrachte einerseits Daten zu mehr oder weniger schweren embryogenetischen Mißbildungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll und andererseits die gewünschte Konstellation, daß einige Embryonen im Strahlungsschatten anderer unbeschädigt blieben (Abb.T6/14), während ein Großteil in der Entwicklung gestoppt wurde.

Die entsprechenden Entwicklungsstadien hatten bereits die Anfangskappe der zu diesem Zeitpunkt rein organischen Schale sekretiert. Durch die Schale und die sehr dünne Epidermis der "Visceralmasse" schimmerten Dotterkügelchen von 4 µm bis 15 µm Durchmesser. Autodesintegration der abgetöteten Embryonen einerseits und Einsatz der Veli der sich weiter entwickelnden Embryonen andererseits setzten diese Dotterkügelchen frei. Das Velum wurde genutzt, um die künstlich erzeugten Nähreier zu drehen. Die sich loslösenden Dotterkügelchen wurden mit Hilfe der Velarzilien in das Stomodeum eingestrudelt. Ein entsprechendes Stadium konnte fixiert (siehe Methoden) und dokumentiert werden (Abb.T6/13).

Der Nachweis, daß es bei einer abrupten Umstellung der embryonalen Ernährung keine funktionsmorphologischen oder ernährungsphysiologischen Barrieren zu überwinden galt, konnte somit erbracht werden und unterstützt die Hypothese zur makroevolutiven Entstehung von Nähreiern. Die weitere Aufzucht der entsprechenden Embryonen bis zum Schlupf war allerdings nicht mehr durchführbar (siehe Anmerkung).

Da es keinerlei analoge Vorarbeiten zu dem durchgeführten Experiment gab, mußten erst zeitaufwendige Versuchsreihen durchgeführt werden, um letztlich die gewünschte intrakapsuläre Konstellation zu erhalten. Die Aufzucht induzierter Nähreierfresser bis zum Schlupf war dann aus Zeitmangel nicht mehr möglich, wäre aber hochinteressant, insbesondere um zu sehen, wie die weitere Schalenbildung verläuft und möglicherweise nachzuweisen, daß in Folge eines einzigen Reproduktionsvorganges die frühontogenetische Schale radikal umgebaut werden kann.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Regelmäßig und häufig dokumentiert sind nur die Veliger von *Nassarius* s.l., welche auch oftmals das einzige buccinide Taxon in Planktonfängen repräsentieren (Bandel et al., 1997; Fioroni, 1965a; Fretter & Pilkington, 1970; Lebour, 1931a, 1937; Pilkington, 1974; Richter & Thorson, 1975; Scheltema & Scheltema, 1965; Thiriot-Quévieux, 1980; Thorson, 1946; eigene Beobachtungen). Die Larven schlüpfen bilobat oder bereits leicht quadrilobat aus der Eikapsel und tragen ein voll ausgebildetes Operculum. Die Gehäuse-Apertur wird unverzüglich zur Sinusigera umgebaut (Abb.T14/17), und es entwickeln sich vier lange Velarlappen, die auf eine längere planktonische Phase hindeuten. Die freischwimmenden nassariinen Veliger fügen dem Embryonalgehäuse etwa 1.5-2.5 Windungen an, die einen apikalen Durchmesser von 0.5-0.9 mm erreichen. Die Larvalwindungen zeigen meist keine signifikante Skulpturierung. Teilweise sind jedoch ein bis drei Spiralkiele ausgeprägt (siehe z.B. Bandel et al., 1997), von denen maximal einer suprasutural verläuft und am Protoconch diagnostizierbar ist (Abb.T15/3).

Buccinine Larvalgehäuse sind insbesondere von *Cantharus*, *Engina* und *Pisania* dokumentiert (Cernohorsky, 1971a; Knudsen, 1980; Ponder, 1972c; Taylor, 1975 in Kay, 1979; s.u.). Sie zeigen 2-4 Windungen (inklusive Embryonalwindung), die 0.6-1.4 mm durchmessen. Den Larvalgehäusen ist gemeinsam, daß nur eine kleine aperturale Ausbuchtung vorhanden ist, also keine charakteristische Sinusigera. Die Gehäuse sind ± glatt (z.B. *Cantharus*) oder zeigen eine suturale Leiste (z.B. *Engina*) oder einige terminale, axiale Rippen (z.B. *Pisania* und *Phos*). *Colubraria* trägt teilweise einen turriformen Protoconch (Campbell, 1961), wie er ähnlich von *Cymatium* (Cassoidea, Ranellidae) bekannt ist (s.o.).

Fasciolarine Veliger sind in Planktonfängen bisher nur mit *Latirus nodatus* auffällig geworden (Taylor, 1975 in Kay, 1979). Das entsprechende Larvalgehäuse zeigt eine Sinusigera-Apertur und ist lediglich mit Tuberkeln und zwei schwach ausgeprägten Spirallirae ornamentiert. Protoconche einiger *Fusinus*-Arten (Bouchet & Warén, 1985; Poorman, 1981b) implizieren ebenfalls Planktotrophie:

etwa 4 Windungen, von denen die 3 larvalen mit einer suturalen Leiste und kaum bis stark ausgeprägten axialen Rippen skulpturiert sind; Apertur geschwungen, Übergang zum Teleoconch abrupt.

Planktotrophe Veliger von Melongeninen sind nicht bekannt.

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Babylonia zeylanica* (Abb.T15/1): 3.1 Windungen mit einem Durchmesser von 1.4 mm, davon die erste Windung 0.37 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 1.8-1.9 mm. Außer Anwachsstreifendrängung an den Übergängen von Embryonal- zu Larvalschale und von Protoconch zu Teleoconch keine Skulptur vorhanden. Apertur geschwungen mit kurzem Larvalhaken, jedoch keine deutliche Sinusigera. Die Larve war **planktotroph**.

*Engina* aff. *incarnata* (Abb.T15/2): 2.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.62 mm, davon die erste Windung 0.42 mm (entspricht Embryonalschale). Höhe etwa 0.76 mm. Embryonalwindung aufgebläht; Übergang zu Larvalwindungen durch Einsetzen einer leicht knotigen suturalen Leiste gekennzeichnet; ansonsten keine Skulptur vorhanden (Schale allerdings etwas korrodiert, so daß feine Elemente wohl nicht erhalten wären). Apertur eingebuchtet und wahrscheinlich ohne Larvalhaken; mit kleinem Absatz zum Teleoconch. Die Larve war **planktotroph**.

*Nassarius babylonicus* (Abb.T15/3,4): 3.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.9 mm, davon die erste Windung 0.29 mm (Embryonalschale etwas weniger als eine Windung). Höhe etwa 1.2 mm. Embryonalgehäuse mit winzigen Tuberkeln skulpturiert; Übergang zu Larvalwindungen durch kräftige und geschwungene Anwachsstreifung, Einsetzen einer suturalen Leiste, sowie größere Tuberkel gekennzeichnet. Nach einer Viertel Larvalwindung bereits deutliche Sinusigera-Apertur und Formierung einer schmalen, distinkten Carina. Alle skulpturellen Elemente bleiben bis zur terminalen Larvalgehäuse-Apertur erhalten. Die Larve war **planktotroph**.

*Nassarius incrassatus* (Abb.T14/15,16): 2.6-2.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.58 mm, davon die erste Windung 0.2 mm (Embryonalschale etwas weniger als eine Windung). Höhe etwa 0.65 mm. Embryonalgehäuse ohne Skulptur; Übergang zu Larvalwindungen durch Drängung der Anwachsstreifen und rasche Ausbildung eines Larvalhakens gekennzeichnet; letzterer wird jedoch bereits im Verlauf der ersten Larvalwindung wieder reduziert, und die finale Apertur des Larvalgehäuses ist undifferenziert; Larvalwindungen ohne Ornamentierung. Die Larve war **planktotroph**.

*Nassarius pygmaeus* (Abb.T15/5): 2.4 Windungen mit einem Durchmesser von 0.64 mm (Höhe etwa 0.8 mm), davon die erste Windung 0.32 mm. Embryonalschale aus 0.8 Windungen, die 0.27 mm durchmessen. Embryonalgehäuse ohne Skulptur; Übergang zu Larvalgehäuse durch Drängung der Anwachsstreifen und rasche Ausbildung eines Larvalhakens gekennzeichnet; letzterer wird jedoch bereits im Verlauf der ersten Larvalwindung wieder reduziert, und die finale Apertur des Larvalgehäuses ist nur leicht geschwungen; Larvalwindungen ohne Ornamentierung. Die Larve war **planktotroph**.

*Phos textum* (Abb.T15/6): 3.7 Windungen mit einem Durchmesser von 1.15 mm, davon die erste Windung 0.35 mm (entspricht wahrscheinlich Embryonalgehäuse). Höhe etwa 1.7 mm. Embryonal- sowie 2.5 Larvalwindungen ohne Ornamentierung (Schale allerdings korrodiert, so daß keine Anwachsstreifung zu erkennen ist). Terminale 0.2 Larvalwindungen durch schmale, undifferenzierte, suturale Leiste und 4-5, konkav geschwungene, leistenförmige Axialrippen charakterisiert. Finale Apertur leicht rippig verdickt, geschwungen und mit Andeutung eines Larvalhakens. Die Larve war **planktotroph**.

#### 3.11.4. Columbellidae SWAINSON, 1840

Die meisten Autoren (u.a. Bosch et al., 1995; Vaught, 1989; Wilson, 1994) unterscheiden die Unterfamilien Columbellinae und Pyreninae, ohne daß dem eine phylogenetische Analyse zugrundeliegt; bzw. die jeweiligen Apomorphien wurden bisher nicht benannt. Vor diesem Hintergrund werden hier lediglich Gattungen (bzw. deren Arten) beispielhaft genannt.

##### 3.11.4.1. Verbreitung und Ökologie

Columbelliden sind in allen warmen und temperierten Meeren, etwa bis zu den 35. Breitengraden artenreich zu finden (u.v.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Barnard, 1958; Bosch et al., 1995; Cosel, 1982; Habe, 1968; Keen, 1971; Knudsen, 1956; Rios, 1985; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Wells et al., 1990; Wilson, 1994). Die neuseeländischen Gewässer sind noch relativ gut besiedelt, mit einzelnen Vertetern - z.B. *Aoteatilia substriata* (in Powell, 1979) - bis an den 50. Breitengrad heran. Aus den antarktischen Gewässern sind keine Columbelliden beschrieben (siehe z.B. Dell, 1990). In der nördlichen Hemisphäre sind Extremisten der Gattung *Mitrella* bis zu den Aleuten (etwa 52. Breitengrad) vorgedrungen (Abbott, 1974). Am nördlichsten siedelt wohl *Amphissa acutecostata*, die bis zu den (unter Golfstrom-Einfluß stehenden) norwegischen Lofoten zu

finden ist (Bouchet & Warén, 1985). Columbelliden sind relativ häufig auch an geographisch stark isolierten Inseln vertreten (u.a. Kay, 1979; Maes, 1967). Unter den artenreichen Gattungen sind (innerhalb der genannten Breiten) *Anachis* und *Mitrella* kosmopolitisch verbreitet. *Pyrene* ist auf den Indo-Westpazifik, *Strombina* weitgehend auf den Ostpazifik und *Columbella* auf den Ostpazifik und Atlantik beschränkt.

Tiefseeformen sind bisher nur wenige bekannt und werden durch solche Arten repräsentiert, die in boreale Gewässer vorgedrungen sind. *Mitrella nitidulina* wurde aus Tiefen von 1250-3360 m gedredged (Bouchet & Warén, 1985) und ist damit die einzige aus dem Abyssal dokumentierte Colum-

bellide. Die große Mehrzahl der bekannten Arten lebt auf unterschiedlichen Substraten des Sublitorals, z.B. auf oder in schlammigen bis sandigen Flächen, Seegrasswiesen, Algen, Korallenriffen oder Felsen, sowie unter Steinen und Korallenschutt. Einige Arten wie *Nitidella laevigata* sind herbivor, andere omnivor oder carnivor, letztere insbesondere kleine sessile Tiere fressend, z.B. Hydrozoen (Bandel, 1974; Bandel & Wedler, 1987). *Anachis avara* scheint sich zum Eierdieb spezialisiert zu haben und wurde beobachtet, wie sie mit Hilfe der Proboscis Embryonen aus der Eikapsel einer turbinelliden Schnecke vertilgte (Harasewych, 1990a).

### 3.11.4.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

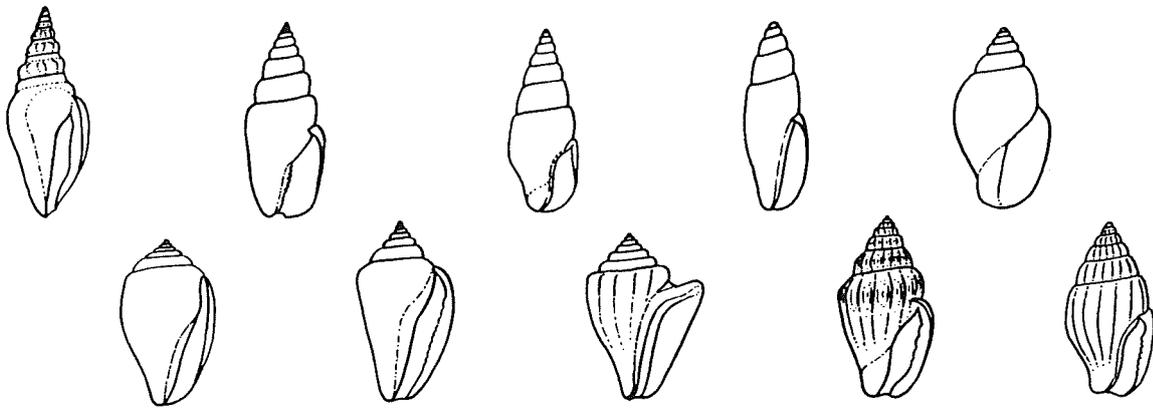


Abb.107: Gehäusetypen rezenter Columbellidae. Ohne Maßstab.

Adultgehäusemorphologie: Bucciniform bis strombiform (Abb.107) (Literatur: siehe Verbreitung). Columbelliden gehören zu den kleinwüchsigeren Muricoideen und zeigen Gehäusehöhen von 2 mm - z.B. *Zafra phaula* (in Bosch et al., 1995) - bis etwa 5 cm - z.B. *Strombina fusinoidea* (in Abbott & Dance, 1982). Die Genera zeigen eine gewisse Größenfraktionierung: so liegt z.B. *Zafra* im Bereich 2-8 mm, *Anachis* 4-16 mm, *Mitrella* 8-20 mm, *Pyrene* 12-28 mm, *Columbella* 2-3 cm und *Strombina* 2-5 cm. Die große Mehrzahl der Arten hat Gehäusehöhen von 5-20 mm.

Es gibt keine synapomorphen Teleoconch-Merkmale. Viele Arten zeigen eine breite, gezähnelte Außenlippe, die teilweise, im Kontext einer schmalen Apertur, eine Analbucht definiert. Die Columellarlippe ist gewöhnlich mehr oder weniger kallös, oftmals mit Dentikeln; der anteriore Siphonalausguß kurz bis mäßig lang und nur bei einigen *Strombina* deutlich abgesetzt. Die Gewinde sind hoch bis relativ flach, teilweise geschultert. Die Schale wirkt häufig mehr oder weniger glatt, zeigt dann aber gewöhnlich wenigstens feine Spiralstriae oder -lirae. An den signifikant ornamentierten Ge-

häusen dominieren Axialrippen, während kräftige Spiralskulptur (z.B. bei *Columbella mercatoria*) die Ausnahme repräsentiert; Stacheln werden nicht ausgebildet. Die Schalen sind sehr unterschiedlich dick und tragen oftmals Farbmuster, die teilweise komplex sind.

Anatomie: Übersicht: Fuß relativ klein bis mäßig groß, mit gut ausgebildetem Propodium; dünnes Operculum meist vorhanden. Mantelhöhle lang; Mantelrand zum distinkten Siphonallappen ausgezogen, sonst undifferenziert. Kleiner Kopf mit mäßig langen Fühlern, an denen die Augen basal bis etwa median liegen.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monoplectinat, relativ lang und mäßig breit; spitz zulau fend und teilweise das Osphradium terminal etwas umfassend (Marcus & Marcus, 1962; eigene Beobachtungen). Osphradium asymmetrisch bipectinat, vergleichsweise sehr groß; der Kieme eng anliegend, zwei Drittel bis drei Viertel deren Länge und etwa auf gleicher Höhe terminierend. Hypobranchialdrüse: nicht beschrieben.

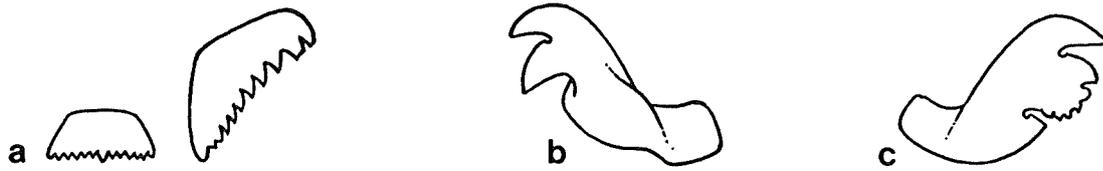


Abb. 108: Radulahlalbreihe von a) *Pseudanachis duclosianus* (nach Thiele, 1929), sowie Außenzähne von b) *Columbella mercatoria* und c) *Nitidella laevigata* (beide nach Bandel, 1984). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Vorderer Nahrungstrakt: Relativ lange, pleurembolische Proboscis; Buccalmasse mäßig groß; Radula wohl stets vorhanden (s.u.), auch intragenerisch sehr unterschiedlich lang (Bandel 1984); Kiefer fehlen. Ein Paar primäre Speicheldrüsen liegen im Bereich des Nervenringes traubig zusammengeklumpt um den Ösophagus herum (Drüsengänge außerhalb des Nervenringes); akzessorische Speicheldrüsen nicht vorhanden; Leiblein-Ventil deutlich ausgeprägt; unpaare Ösophagusdrüse langgestreckt, ± möhrenförmig, vom Ösophagus abgesetzt; (Marcus & Marcus, 1962; Risbec, 1954, 1955; eigene Beobachtungen).

Es gibt einen relativ einheitlichen Radulatypus (Abb. 108 und Abb. T5/12-15), der primär durch seinen weitgehend undifferenzierten, platten- bis spangenförmigen Zentralzahn definiert ist (u.a. Bandel, 1977, 1984; Bouchet & Warén, 1985; Barnard, 1958; Kang, 1976; Kilburn, 1970; Risbec, 1955; eigene Beobachtungen). Eine Ausnahme (siehe Anmerkung) bildet die Radula von *Pseudanachis*, bei welcher der Mittelzahn multicuspit ist (Guralnick & Maintenon, 1997; Thiele, 1929), sehr ähnlich wie bei *Olivella* (Olividae, s.u.). Die Außenzähne zeigen einen spangenartigen Grundtypus, d.h. sie sind deutlich länger als breit, kräftig nach außen gebogen und laufen nicht spitz zu. Die Schneide ist, in der Regel auf der äußeren Hälfte, durch Einkerbungen mit 2-3 Hauptdentikeln versehen, welche teilweise dem Zahn ein Hahnenkamm-ähnliches Aussehen verleihen, und die durch Nebendentikel weiter differenziert sein können. Hiervon weicht wiederum *Pseudanachis* ab, bei der die Außenzähne deutlich breiter und multicuspit sind.

Die systematische Stellung von *Pseudanachis* ist nicht nur aufgrund der Radula fraglich, auch der Teleoconch ist spezifisch und zeigt sowohl Merkmale von *Anachis* als auch von *Columbella* und ähnelt damit ebenso Gehäusen anderer muricoideer Verwandtschaftskreise, z.B. *Engina* (Buccinidae, s.o.).

Guralnick und Maintenon (1997) untersuchten den zellulären Hintergrund der Zentralzahnbildung bei Columbelliden und postulierten einen grundlegenden Unterschied zur Bildung der Zentralzähne anderer Gastropoden, konnten ihre Daten jedoch lediglich mit entsprechenden Untersuchungen bei Docoglossen und Architaenoglossen vergleichen,

so daß für die "höheren" Caenogastropoda bisher keine Implikationen bestehen.

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; pallialer Ovidukt - auch intragenerisch variabel - mit oder ohne gonoperikardialen Duktus; Albumendrüse von nachfolgender Kapseldrüse kaum differenziert (siehe Anmerkung); Kapseldrüse lang, ± wurstförmig; Vagina mit Vestibulum - über diesem die Aussackung der Bursa copulatrix. Männlicher, pallialer Gonodukt mit kurzem Gang zur Mantelhöhle öffnend, ansonsten geschlossen; Prostata nicht klar differenziert; Penis einfach, ± tentakelförmig, mit terminaler Öffnung des Samenganges; (Houston, 1976; Houston & Hatfield, 1981; Marcus & Marcus, 1962; eigene Beobachtungen).

Houston (1976) berichtete vom Fehlen der Albumendrüse bei *Columbella fuscata*, was hier angezweifelt wird, da sie einen essentiellen Bestandteil der Reproduktion repräsentiert. Wahrscheinlich bildet die Albumendrüse der entsprechenden Art eine weitgehende morphologische Einheit mit der Kapseldrüse, und die entsprechenden sekretierenden Zellen lassen sich nur schwer voneinander unterscheiden.

Nervensystem: Es gibt lediglich zwei skizzenhafte Dokumentationen (Marcus & Marcus, 1962; Risbec, 1954), die eine hohe Konzentration der zentralen Ganglien erkennen lassen. Die Lage der Intestinalganglien bleibt jedoch unklar, so daß der Vergleich mit anderen muricoideen Zentralnervensystemen nur allgemeiner Art sein kann.

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie, sowie Radulae:

*Pyrene deshayesi* (Abb. 109) - Kurznotiz: Fuß mäßig groß, mit ausgeprägtem Propodium und langem posteriorem Abschnitt, der kein Operculum trägt. Kopf klein, mit mäßig langen Fühlern, denen die Augen auf etwa halber Länge ansitzen. Der tentakelförmige, relativ lange Penis entspringt in deutlichem Abstand zum Kopfbereich. Der Samengang dringt in die linke Seite der Penisbasis ein und endet exakt terminal.

Radula (Abb. T5/15) teilweise zerfallen - deshalb keine Daten zur Länge. Breite im vorderen

Bereich etwa 0.48 mm (bei ausgeklappten Zähnen). Außenzähne etwa 0.16 mm lang; mit von ihrer Basis stark abgewinkelten und nach außen gebogenen Schneiden; diese in der äußeren Hälfte mit drei tiefen Einschnitten, welche drei etwa gleich kräftige Hauptdentikel definieren, von denen der äußere einen terminalen Nebendentikel und der innere einen lateralen Nebendentikel zeigt. Mittelzähne zu mehr oder weniger undifferenzierten, schwelligen, gebogenen Platten reduziert, die in ihrer Breite etwa der Länge der Außenzähne entsprechen und median jeweils um die 25 µm hoch sind.

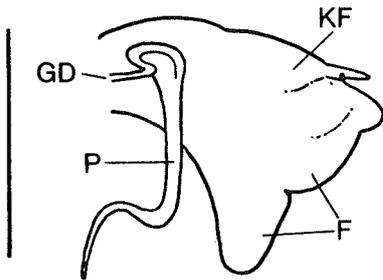


Abb.109: Anatomische Skizze des rechten Vorderkörpers von *Pyrene deshayesi*. Maßstabslinie  $\cong$  5 mm.

*Pyrene scripta* (Abb.T5/12-14) - Radula: Relativ lang (5.3 mm); aus ungefähr 110 Querreihen zusammengesetzt; Breite im vorderen Bereich etwa 0.46 mm. Zähne entsprechen weitgehend denen von *P. deshayesi*, mit dem kleinen Unterschied, daß die innere Einkerbung der Schneide basal etwas gerundeter ist und dort auf der Innenseite einen winzigen, distinkten Dentikel trägt.

### 3.11.4.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Eikapseln sind relativ gut dokumentiert (u.a. Bandel, 1974; Barash & Zenziper, 1980; Crovo, 1974; D'Asaro, 1970a; Houston, 1976; Marcus & Marcus, 1962; Petit & Risbec, 1929; Raeihle, 1969; Scheltema, 1968; Smith et al., 1989; Thorson, 1935, 1940a; Winner, 1992) und in der Regel  $\pm$  kuppel- bis annähernd säulenförmig. Die mehr oder weniger apikal liegende Schlupfapertur ist gewöhnlich mit einem charakteristischen, unterschiedlich differenzierten Kragen umrahmt. Dieser fehlt z.B. bei *Mitrella argus* (in Bandel, 1974), deren Eikapsel damit weitgehend einem (basalen) Typus gleicht, der auch in anderen systematischen Einheiten der "höheren" Caenogastropoda sekretiert wird (s.o.).

Die Eikapseln werden entweder locker über das entsprechende Substrat verteilt oder in Gruppen zusammengefaßt (Basen der Kapseln verschmelzen dann miteinander), welche meist ungeordnet, teil-

weise in Reihen organisiert sind. Die Anzahl der Kapseln pro individuellem Laich variiert interspezifisch zwischen weniger als 5 bis zu etwa 100. Kommunales Ablachen ist von einigen Arten beschrieben (Bandel, 1974).

Die Anzahl der Eier pro Kapsel liegt zwischen 1 und etwa 30 und korreliert nur bedingt mit der frühontogenetischen Ernährungsstrategie. Unter den diesbezüglich untersuchten Arten zeigt eine knappe absolute Mehrheit eine planktotrophe Larvalphase im Anschluß an die Embryogenese. Die Embryonen der verbliebenen Arten gewinnen Energie zur intrakapsulären Metamorphose durch Aufnahme zusätzlichen Eiklars oder von Nähreiern, welche allerdings in vergleichsweise sehr geringer Anzahl zur Verfügung stehen.

Embryonalgehäuse planktotropher Veliger bestehen aus 1-1.1 Windungen und haben einen apikalen Durchmesser von 0.15 mm - z.B. *Mitrella lunata* (in Thiriot-Quévieux, 1980) - bis 0.3 mm (s.u.). Skulpturvarianten:  $\pm$  glatt, Tuberkel, Spirallirae. Letztere verlaufen z.B. bei *Amphissa acute-costata* mehr oder weniger zickzackförmig (Colman et al., 1986; *Anachis haliaeeti*). Folgt nach dem Schlupf keine planktotrophe Larvalphase, sekretiert der Embryo 1.5-2  $\pm$  glatte Windungen (feine Striae können auftreten) mit einem Durchmesser von 0.6-0.8 mm (Amio, 1963; Bandel, 1975a; s.u.).

Die K-Strategen zeigen zu den R-Strategen ein Reproduktionsverhältnis von maximal 1 : 300.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Die frisch geschlüpften Veliger schwimmen mit einem bilobaten Velum, das mehr oder weniger deutlich asymmetrisch ist (Bandel, 1975a, Thiriot-Quévieux, 1980). Das Velum bleibt während der Larvalphase  $\pm$  bilobat oder differenziert sich in vier, teilweise sogar in fünf Loben (Taylor, 1975 in Kay, 1979).

Die Veligerlarve fügt dem Embryonalgehäuse 1.5 bis annähernd 3.5 Windungen an (eigene Beobachtungen). Entsprechende Durchmesser betragen 0.55 bis 0.8 mm. Die larvale Apertur ist in der Regel vom Sinusigera-Typus. Die Larvalschale kann weitgehend glatt bis komplex skulpturiert sein (Bandel et al., 1997; Barnard, 1958; Bouchet & Warén, 1985; Colman et al., 1986; Kay, 1979; Thiriot-Quévieux, 1980). Skulpturelemente sind delikat, jedoch distinkt. Primär treten Spirallirae auf, die sekundär, zusammen mit hinzutretenden Axialelementen, Rauten- oder Kästchenmusterformen können. Die jeweiligen Windungsbereiche (subsutural, peripher, suprasutural) sind gewöhnlich unterschiedlich ornamentiert. Einige Larvalgehäuse sind carinat (s.u.).

## NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Anachis* sp. 1 (Abb.T15/7,8): 2.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.55 mm, davon die erste Windung 0.28 mm (Embryonalgehäuse etwa 1.1. Windungen). Höhe etwa 0.8 mm. Embryonalschale mit winzigen Tuberkeln skulpturiert; Übergang zu Larvalwindungen durch Einsetzen distinkter, geschwungener Anwachsstreifung und etwas größerer Tuberkel charakterisiert. Auf der ersten halben Larvalwindung allmähliches Einsetzen einer Carina, die auf der letzten halben Windung scharf abgesetzt ist. Apertur vom Sinusigera-Typus, jedoch mit vergleichsweise breiter Ausbuchtung. Die Larve war **planktotroph**.

*Anachis* sp. 2 (Abb.T15/9,10): 4.4 Windungen mit einem Durchmesser von 0.8 mm, davon die erste Windung 0.21 mm (Embryonalgehäuse etwa 1.1 Windungen). Höhe etwa 1.2 mm. Embryonalschale mit etwa 10 Spirallirae skulpturiert; Übergang zu Larvalwindungen durch kleinen Absatz, stärkeres Einbuchten der Anwachsstreifung, Aussetzen der Spirallirae und allmähliches Einsetzen einer subsuturalen Leiste gekennzeichnet, welche sich anfangs aus Tuberkeln und später aus kurzen Axiallirae zusammensetzt. Suprasutural zunehmende Anhäufung von Tuberkeln, die sich terminal zu  $\pm$  prosoklinen Axiallirae differenzieren. Apertur vom Sinusigera-Typus (siehe Anmerkung). Die Larve war **planktotroph**.

*Columbella mercatoria*: 1.5 skulpturlose Windungen, mit einem apikalen Durchmesser von 0.6 mm; davon die erste Windung 0.5 mm. Übergang zu späteren Windungen mit abgesetzter, jedoch undifferenzierter Protoconch-Apertur. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Euplica* cf. *varians* (Abb.T15/18,19): 3.6 Windungen mit einem Durchmesser von 0.75 mm, davon die erste Windung 0.25 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 1.1 mm. Embryonalwindung größtenteils  $\pm$  glatt, terminal setzen feine Anwachsstreifen und subsuturale Tuberkel ein. Übergang zu Larvalwindungen durch Einsetzen kurzer, suprasuturaler Axiallirae, die zunehmend länger werden, dabei teilweise unterbrochen sind und den größten Teil der Windungen skulpturieren; subsuturaler Bereich bleibt mit Tuberkeln ornamentiert. Im suturalen Bereich bildet sich eine feine Leiste aus, die an der letzten, weniger überdeckten Windung als von der Sutura unabhängige Skulptur zu erkennen ist. Apertur vom Sinusigera-Typus. Die Larve war **planktotroph**.

*Mitrella* sp. (siehe Anmerkung) (Abb.T15/17): Es liegt das Gehäuse einer **planktotrophen** Larve, mit etwa 3.8 Windungen vor, die einen apikalen Durchmesser von 0.62 mm zeigen; davon die erste

Windung 0.2 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Embryonalwindung  $\pm$  glatt (winzige Tuberkel und Anwachsstreifen vorhanden) - initialer Teil wirkt abgeplattet bzw. eingesunken; Übergang zur Larvalschale durch kleinen Absatz und Anwachsstreifen-drängung gekennzeichnet. Larvalwindungen mit Tuberkeln und zwei peripheren bzw. subperipheren Spirallirae ornamentiert; zwischen den Lirae kurze, opisthokline, lirate Segmente vorhanden. Apertur vom Sinusigera-Typus; mit breiter, undifferenzierter Ausbuchtung.

*Pyrene deshayesi* (Abb.T15/16): Dem Protoconch von *Euplica* cf. *varians* sehr ähnlich; Skulpturierung übereinstimmend. 3.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.65 mm, davon die erste Windung 0.2 mm (entspricht Embryonalgehäuse); Höhe etwa 0.8 mm. Apertur vom Sinusigera-Typus. Die Larve war **planktotroph**.

*Pyrene* sp. (Abb.T15/15): 3.2-3.3 Windungen mit einem Durchmesser von 0.62 mm, davon die erste Windung 0.24 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 0.75 mm. Sämtliche Windungen  $\pm$  glatt (potentielle Mikroskulpturen könnten korrodiert sein); Übergang von Embryonal- zu Larvalwindungen durch Anwachsstreifendrängung und Verschmälerung des Windungsquerschnittes gekennzeichnet; Apertur vom Sinusigera-Typus. Die Larve war **planktotroph**.

*Zafra* cf. *selasphora* (Abb.T15/12-14): 3 Windungen mit einem Durchmesser von etwa 0.55 mm, davon die erste Windung 0.22 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 0.63 mm. Embryonalwindung mit winzigen Tuberkeln besetzt; Übergang zu Larvalwindungen durch rasche tiefe Einbuchtung der Anwachsstreifung und Einsetzen einer Spiralleiste gekennzeichnet, welche etwas oberhalb der Windungsperipherie verläuft; Tuberkel auf den Larvalwindungen etwas größer. Apertur vom Sinusigera-Typus, mit auffallend tiefer Einbuchtung. Die Larve war **planktotroph**.

Ein dem Protoconch von *Anachis* sp. 2 sehr ähnliches und mit hoher Wahrscheinlichkeit kongenerisches Larvalgehäuse (Abb.T15/11) aus dem Roten Meer zeigt eine Sinusigera-Apertur mit charakteristisch differenzierter Ausbuchtung. Entsprechende Differenzierungen können auch bei *Anachis* sp. 2 vorhanden gewesen sein, da die aperturale Ausbuchtung Bruchstellen zeigt.

Die taxonomische Zurordnung von *Mitrella* sp. erfolgte auf Basis von Thiriot-Quévroux (1980), die ein sehr ähnliches Larvalgehäuse - mit einfacher Sinusigera und ohne distinkte Embryonalschalenskulptur - von *Mitrella lumata* abbildete.

### 3.11.5. Volutidae RAFINESQUE, 1815

Nach Poppe und Goto (1992) sind etwa 250 volutide Arten beschrieben, die teilweise sehr unterschiedlich klassifiziert wurden. Je nach Bearbeiter

sind keine (Pope & Goto, 1992) oder bis zu neun Unterfamilien differenziert (Ponder & Warén, 1988; Vaught, 1989; Weaver & du Pont, 1970). Der subfamiliären Klassifikation von Ponder und Warén (1988) wird hier ausnahmsweise nicht gefolgt, da dort z.B. die von anderen Autoren (Pilsbry & Olsson, 1954; Vaught, 1989; Weaver & du Pont, 1970) benutzten Calliotectinae ohne Angabe von Gründen nicht mehr erscheinen, so daß natürlich auch nicht klar ist, wohin die entsprechenden Gattungen zu transferieren sind. Die Datensynthese erfolgt nach der subfamiliären Klassifikation von Weaver und du Pont (1970); Cymbiinae und Scaphellinae werden jedoch durch die älteren Namen Yetinae bzw. Haliinae ersetzt (siehe Ponder & Warén, 1988).

Die Monographien von Weaver und du Pont (1970) sowie von Pope und Goto (1992) fassen die zu jenen Zeiten bekannten Daten weitgehend zusammen, insbesondere zur Biogeographie und Adultgehäusemorphologie, so daß in den diesbezüglichen Textabschnitten, neben den genannten Autoren, nur seit 1992 erschienene Literatur aufgeführt wird.

Im Vorgriff auf die in Kapitel 5 zusammengefaßten paläontologischen Daten, muß hier eine taxonomische Richtigstellung erfolgen. Weaver und du Pont (1970) synonymisierten *Volutilithes* mit *Volutocorbis*, die wiederum von Darragh (1971) mit *Athleta* gleichgestellt wurde. Die eozäne Typusart von *Volutilithes*, *V. muricinus*, zeigt grundlegend andere Protoconch- und Teleoconchmerkmale (siehe Givens, 1989) als die ebenfalls eozäne Typusart von *Volutocorbis*, *V. limopsis* (siehe Smith, 1906). Es handelt sich um zwei morphologisch klar getrennte Gattungen (für Protoconchtypen siehe Abb.T21/5 und T21/11,12). Während *Volutilithes* schon aus senonischen Ablagerungen nachzuweisen ist, tritt *Volutocorbis* wahrscheinlich erstmals im Paleozän in Erscheinung (siehe Kapitel 5). Der Teleoconch der Typusart von *Athleta*, *A. varispina*, zeigt im Gegensatz zu den beiden bereits unterschiedenen Gattungen ein sehr viel kürzeres Gewinde, drei kräftige Columellarfalten, eine gezähnelte Innenseite der Aperturaußenlippe und der Gehäuseumriß ist deutlich bauchiger (siehe Wenz, 1938-44).

### 3.11.5.1. Verbreitung und Ökologie

Volutiden sind im Marinen über alle Längen- und Breitengrade zu finden, zeigen jedoch einen Verbreitungsschwerpunkt in den warmen Meeren (Bosch et al., 1995; Pope & Goto, 1992; Steyn & Lussi, 1998; Weaver & du Pont, 1970; Wilson, 1994). Die Biogeographie der supraspezifischen Taxa ist von regionalen, teilweise mosaikartigen Verbreitungen geprägt. Lediglich die Gattung *Lyria* ist ± pantropisch verbreitet (siehe Anmerkung). Geographisch stark isolierte Archipele sind teilweise erreicht worden, z.B. die Kerguelen (Arnaud & van Mol, 1979), andere jedoch nicht, z.B. die

Hawaii-Inseln (Kay, 1979; siehe Anmerkung). Hier lohnt eine kurze Zusammenfassung der Situation.

Volutinae (= *Voluta* s.l.) siedeln ausschließlich im karibischen Raum. Athlethinae zeigen eine disjunkte Verbreitung: um das südhemisphärische Afrika herum einerseits (*Volutocorbis*) und vor Queensland (Australien) andererseits (*Ternivoluta*). Lyriinae entsprechen *Lyria* s.l. und damit auch deren Verbreitung (s.o.). Die disjunkte Verbreitung der Fulgorariinae ist weitgehend auf den Indo-Westpazifik begrenzt, u.a. mit der artenreichsten Gattung *Fulgoraria* in japanischen und südostasiatischen Gewässern sowie der zirkumantarktischen *Harpovoluta*. Yetiinen (= Cymbiinae) sind artenreich über einen breiten Transsekt vom Südchinesischen Meer bis nach Südost-Australien verbreitet. Disjunkt siedelt *Callipara* in Südafrika (die Angabe "East Africa" in Weaver & du Pont, 1970: 63, ist ein Versehen der Autoren) und *Cymbium* in Nordwest-Afrika. Zidoninae sind weitgehend südhemisphärisch verbreitet, mit deutlichem Schwerpunkt vor Südost-Südamerika. *Alcithoe* lebt in neuseeländischen und neukaledonischen Gewässern, jedoch nicht vor der australischen Küste (siehe Wilson, 1994). Im Antiboreal des Südindik (u.a. Kerguelen) sind weitere Gattungen heimisch; Afrikas Gewässer sind frei von Zidoninen. Biogeographisch abseits stehen *Harpulina* (Südindien, Sri Lanka) und *Arctomelon*. Letztere lebt nordhemisphärisch im Ostpazifik bis hinauf zum Bering Meer. Odontocymbiolinen sind weitgehend südhemisphärisch verbreitet, von West-Mexiko über das Südatlantik nach Südost-Brasilien. *Volutocornus* kommt in wärmeren Gewässern Australiens vor und steht damit deutlich abseits. Haliinae (= Scaphellinae) sind insbesondere mit der artenreichen *Amoria* in australischen Gewässern vertreten. Ein weiteres Verbreitungsgebiet ist die Karibik (*Scaphella*) und der Golf von Mexiko sowie die lusitanische Provinz (*Ampulla*). Calliotectinae zeigen vier regionale Verbreitungsgebiete: Ecuador, Bahamas (*Teramachia*), Südafrika und im Indo-Westpazifik von Südwest-Australien bis Japan (ebenfalls *Teramachia*).

Aus bathymetrischer Sicht liegen die Verbreitungsschwerpunkte im Sublitoral und etwas untergeordnet im Litoral. So sind bei den Athlethinae und Fulgorariinae keine litoralen Arten bekannt. Das Bathyal scheint nur im oberen Bereich einigermaßen besiedelt worden zu sein, und in das Abyssal sind lediglich Arten dreier Gattungen vorgedrungen: *Arctomelon* (Zidoninae) bis etwa 3000 m Tiefe (in Weaver & du Pont, 1970), *Guivillea* (Fulgorariinae) bis 3400 m (in Knudsen, 1973) und *Tractolira* (Odontocymbiolinae) bis 4100 m Wassertiefe (in Rokop, 1972).

Volutiden leben fast ausschließlich auf sandigen bis schlammigen Substraten (*Cymbium marmoratum* wurde auf Felsen beobachtet (Weaver & du Pont, 1970)), wo sie sich oftmals eingraben um zu ruhen, zu lauern oder Nahrung ungestört zu fressen. Erbeutet werden sowohl tote Tiere (u.a. Fische), als auch lebendes Zoobenthos, insbesondere wohl andere Mollusken (Delplanque et al., 1974; Ponder, 1970; Weaver & du Pont, 1970; eigene Beobachtungen). *Melo melo* wurde bei der Erbeutung der ebenfalls molluskenfressenden Schnecke *Pugilina tuba* (Buccinidae, s.o.) beobachtet (Morton, 1986c). Zur Überwältigung der Beute wird der gewöhnlich riesige Fuß benutzt.

Wilson (1994) erwähnte drei kosmopolitische volutide Genera: *Volutocorbis*, *Teramachia* und *Lyria*. *Volutocorbis* ist jedoch lediglich vor Südwest-Afrika bis Ostafrika zu

finden und zwei weitere Arten vor Ost-Australien, welche jedoch von einigen Autoren (u.a. Vaught, 1989; Weaver & du Pont, 1970) der Gattung *Ternivoluta* zugeordnet werden. Eine ähnliche "kosmopolitische" Verbreitung zeigt *Teramachia*, mit einigen Arten im zentralen Indo-Westpazifik und einer auf der Bahamas-Bank siedelnden Art. Auch *Lyria* s.s. ist nur bedingt kosmopolitisch und fehlt im Ostpazifik und im Ostatlantik, wird jedoch zumindest im Ostpazifik durch *Enaeta* ergänzt, welche möglicherweise im subgenerischen Verhältnis zu *Lyria* steht.

Da die rezenten Volutiden keine planktotrophe Larvalphase zeigen (s.u.) kann sich die disjunkte holozäne Verbreitung einiger Taxa nur erdgeschichtlich erklären (vergl. Gesamtanalyse).

Bouchet (1990a) machte, auf Basis von Radulamerkmalen, *Plicoliva* zum Typus einer neuen volutiden Unterfamilie Plicolivinae. Die entsprechende Radula zeigt jedoch starke Affinität zu denen der Volutomitridae (s.u.), bei denen deshalb *Plicoliva* vorläufig angesiedelt wird.

### 3.11.5.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

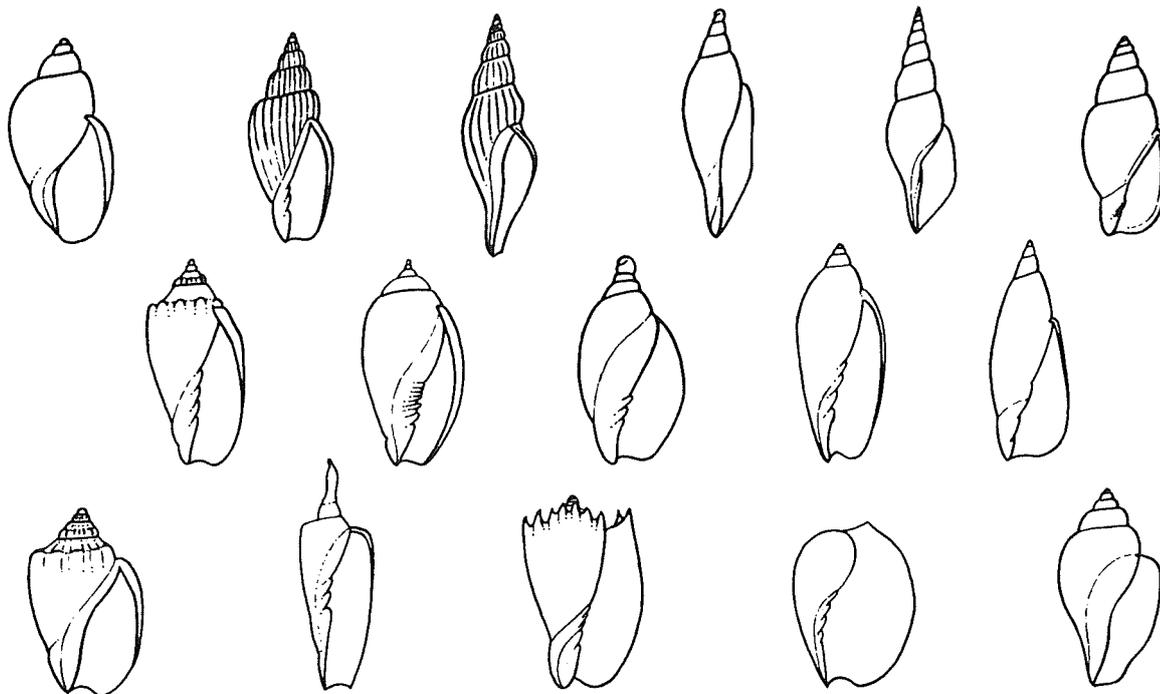


Abb. 110: Gehäuseformen rezenter Volutidae. Ohne Maßstab.

Adultgehäusemorphologie: Umrisse von bucciniform über strombi- bis bulliform (Abb. 110) (Literatur: siehe Verbreitung); durchschnittlich sehr groß: Gehäusehöhen von etwa 1.5 cm - z.B. *Lyria miko* (in Kosuge, 1985) - bis annähernd 50 cm - z.B. *Melo amphora* (in Wilson, 1994) oder *Adelomelon becki* (in Poppe & Goto, 1992). Vergleichsweise kleine Gehäuse, bis etwa 10 cm, charakterisieren die Athletinae, Lyriinae und Odontocymbiolinae. Die meisten volutiden Gehäuse liegen zwischen 5 und 20 cm Höhe.

Synapomorphien nicht diagnostizierbar; häufiges Merkmal sind meist 3-4, teilweise mehr Colu-

mellarfalten, einige solcher Teleoconche dann stark turbinelliform, marginelliform, mitriform oder oliviform. Columellarfalten sind teilweise in der Endwindung reduziert, u.a. bei *Guivillea*, *Iredalina*, *Harpovoluta* und *Teramachia*. Apertur klein bis sehr groß, meist mit kurzem anteriorem Siphonalausguß, teilweise jedoch fusiform; Außenlippe insbesondere bei *Lyria* verdickt und teilweise gezähnt. Gewinde meist mäßig hoch bis hoch, insbesondere bei *Cymbium* und *Melo* sehr niedrig. Skulptur: Axialberippung vorherrschend, häufig wenig ausgeprägt und auf Gehäuseschultern beschränkt, dann meist knotig, bei *Cymbiola* und

*Melo* auch zu posterior gerichteten Stacheln ausgezogen; *Volutocorbis* teilweise mit zahlreichen Knotenreihen ornamentiert. Varizen in der Regel nur im terminalen Bereich  $\pm$  ausgewachsener Gehäuse vorhanden; Schale dünn bis mäßig dick, oftmals porzellanartig; Farbmuster häufig, teilweise sehr komplex und auch intraspezifisch ausgesprochen variabel.

Anatomie: Übersicht: Fuß groß bis extrem groß; Umriß mehr oder weniger oval, vorne weniger gerundet als hinten; Propodium gut entwickelt, seitlich oftmals etwas gelappt; Metapodium bei der großen Mehrzahl der Arten ohne Operculum und falls vorhanden - z.B. bei *Festilyria*, *Lyria*, *Teramachia*, *Voluta* - mehr oder weniger in der Größe reduziert. Mantelhöhle mäßig tief, nach rechts gedreht; Mantel anteriosinistral zu muskulösem Siphon ausgeformt, der basal zwei charakteristische, tentakelartige Fortsätze zeigt; Siphon gewöhnlich deutlich länger als entsprechender Gehäuseausguß erkennen ließe. Kopf breit; mit gut voneinander getrennten, weit lateral ansitzenden, kurzen bis mäßig langen Fühlern, deren Basen zu charakteristischen Lappen von teilweise beträchtlicher Größe, differenziert sind; Augen sitzen im Bereich zwischen eigentlichen Fühlern und basalen Lappen und sind teilweise nach innen gerichtet. Beim Kriechen exponierte Körperteile (Siphon, Fühler mit Basallappen, Fuß) sind oftmals kräftig

gemustert, gewöhnlich mit einer gewissen Affinität zu den Gehäusemustern.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat; mäßig lang, jedoch relativ breit; spitz, breit gerundet oder breit abgestutzt terminierend. Osphradium bipectinat; sehr lang (etwa  $\frac{3}{4}$  Kiemenlänge), mäßig breit bis relativ schmal, der Kieme anliegend, auf gleicher Höhe wie diese oder etwas oberhalb terminierend. Hypobranchialdrüse gewöhnlich gut ausgebildet; aus rundlichen Lappen oder transversalen Wülsten bzw. Falten aufgebaut; (u.a. Bayer, 1971; Clench & Turner, 1964; Leal & Bouchet, 1989; Ponder, 1970; Stuardo & Villarroel, 1975; eigene Beobachtungen)

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch und relativ kurz bis mäßig lang; Buccalmasse groß, ohne Kiefer; Buccalhöhle den Radulasack komplett aufnehmend. Primäre Speicheldrüsen paarig, schwammig-traubig,  $\pm$  über Nervenring und mehr oder weniger ausgeprägtem Leiblein-Ventil zusammengelagert. Ein Paar schlauchförmige akzessorische Speicheldrüsen, oftmals mit den primären Speicheldrüsen zusammengelagert, teilweise fehlend. Ösophagusdrüse sehr lang,  $\pm$  schlauchförmig, dem Ösophagus eng anliegend, gestreckt diesem sehr ähnlich (u.a. Arnaud & van Mol, 1979; Clench & Turner, 1964; Eales, 1923; Harasewych, 1987a; Harasewych & Kantor, 1991; Kosuge, 1970; Leal & Bouchet, 1989; Ponder, 1970; Stuardo & Villarroel, 1975; eigene Beobachtungen).

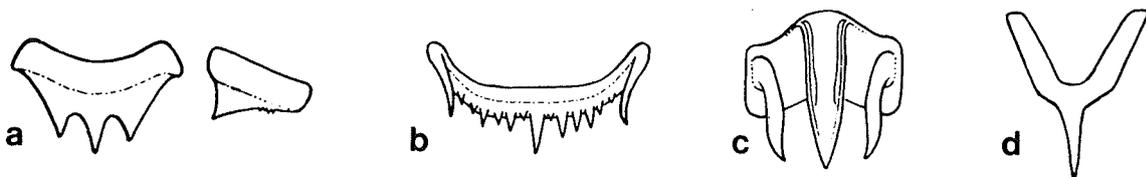


Abb.111: Radulahlbreihen bzw. -zähne von a) *Volutocorbis abyssicola* (nach Barnard, 1958 und Thiele, 1929), b) *Voluta virescens* (nach Clench & Turner, 1970), c) *Odontocymbiola simulatrix* (nach Leal & Bouchet, 1989) und d) *Amoria grayi* (nach Weaver & du Pont, 1970). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Radulae (Abb.111) sind mäßig lang, entweder triserial oder uniserial (u.a. Bandel, 1984; Barnard, 1958; Bayer, 1971; Bouchet, 1979; Bruynseels, 1975; Clench & Turner, 1964; Dell, 1990; Leal & Bouchet, 1989; Poppe & Goto, 1992; Stuardo & Villarroel, 1975; Thiele, 1929; Weaver & du Pont, 1970; Wells, 1989; eigene Beobachtungen).

Drei Zähne pro Querreihe sind nur von *Volutocorbis* und *Terrivoluta* bekannt (siehe Anmerkung): Außenzähne mit relativ breiter Basis, mehr oder weniger dreieckig-monocuspid; Mittelzahn tricuspid. Die uniserialen Radulae können in vier prinzipielle Typen klassifiziert werden: I. - Einfach-

tricuspid, Dentikel unterschiedlich groß, keine Basalplatte vorhanden: die meisten Gattungen, speziell die, welche nicht unter die folgenden drei Typen fallen (bezogen auf die Klassifikation von Weaver & du Pont, 1970 sind das alle Fulgariinae, alle Yetinae, alle Calliotectinae, die meisten Zidoninae, sowie einige weitere Gattungen). II. - Tricuspid; mit krallenförmig gebogenen, einer Basalplatte aufsitzenden Dentikeln: *Odontocymbiola*, *Minicymbiola*, *Miomelon*, *Tractolira*, *Volutocomus* und einige *Adelomelon*. III. - Multicuspid, mit oder ohne dominante Hauptdentikel: *Voluta*, einige *Lyria*, *Afrivoluta* und *Marginellona*. IV. - Gabelbein-

förmig, tricuspid oder monocuspid: *Scaphella*, *Amoria*, *Ampulla*, *Volutifusus*.

Barnard (1958) skizzierte für *Neptuneopsis gilchristi* mehr oder weniger rudimentäre Außenzähne, ging aber im Text nicht darauf ein. Drei Zähne pro Querreihe treten auch bei *Plicoliva* auf, die jedoch hier als Volutomitride angesehen wird.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; pallialer Ovidukt durch eine breite, posterior gerundete, vergleichsweise riesige Albumendrüse charakterisiert (siehe Anmerkung), welche genauso groß oder sogar etwas größer als die anterior anschließende Kapseldrüse ist; Bursa copulatrix als einfache Aussackung (Harasewych, 1987a; Ponder, 1970;

eigene Daten). Männlicher pallialer Gonodukt mit posteriorer, brotlaibförmiger, basal geschlitzter Prostata; vorderer Samengang als offene Rinne (z.B. *Nanomelon viperinus*) oder geschlossen; Penis finger- bis tentakelförmig, relativ kurz bis mäßig lang, teilweise extrem dick (z.B. *Odontocymbiola americana*), häufig mit terminaler Papille (Clench & Turner, 1964; Harasewych, 1987a; Knudsen, 1973; Leal & Bouchet, 1989; Ponder, 1970; Weaver & du Pont, 1970; eigene Beobachtungen).

Die gewaltige Albumendrüse spiegelt die mit ausschließlich holokapsulärer Frühontogenese verbundene anatomische Anpassung an die besonders gute Versorgung der Embryonen mit ausreichend Eiweiß wider (s.u.).

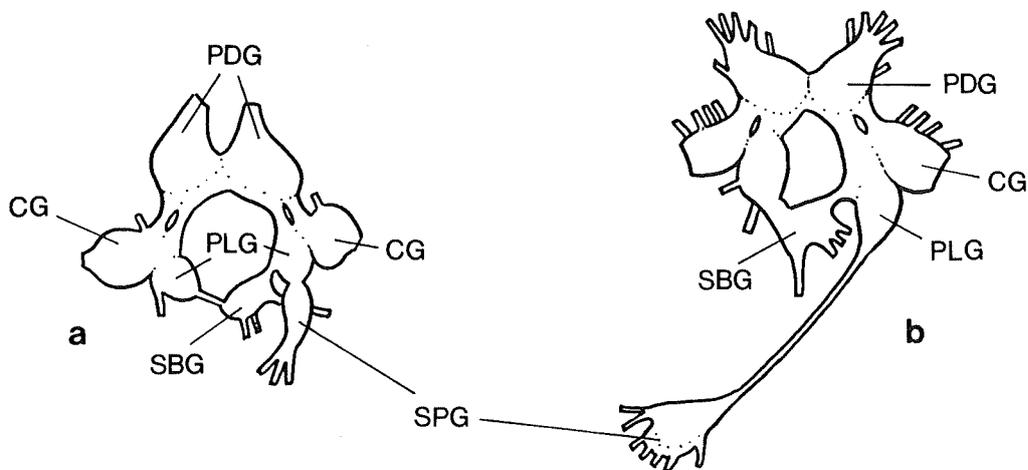


Abb.112: Zentralnervensystem von a) *Harpovoluta charcoti* (nach Eales, 1923: *Volutharpa charcoti*) und b) *Cymbium pepo* (nach Bouvier, 1887: *Voluta neptuni*). Ohne Maßstab.

Nervensystem: Cerebralganglien randlich mehr oder weniger miteinander verschmolzen. Pleuralganglien den jeweiligen Cerebralganglien anliegend und Pedalganglien weitgehend an den Cerebropleuralkomplex herangerückt (sehr kurze Konnektive). Subintestinalganglion mehr oder weniger zwischen den Pleuralganglien liegend; Supra-intestinalganglion entweder kurz - *Adelomelon*, *Harpovoluta*, *Melo*, *Neptuneopsis*, *Volutocorbis* - oder relativ lang vom rechten Pleuralganglion abgesetzt - *Ampulla*, *Cymbium*, *Voluta*; (aus Bouvier, 1887; Eales, 1923; Fleure, 1912; Pace, 1902; Ponder, 1970; Woodward, 1900; Abb.112).

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Cymbiola vespertilio* (Abb.113): Die Ergebnissenotizen basieren auf der Untersuchung eines männlichen Individuums mit 5.5 cm Gehäusehöhe einerseits und eines weiblichen Individuums (Bezug Raduladaten) mit 7 cm Gehäusehöhe andererseits.

Mantelhöhlenorgane: Monopectinate Kieme mäßig lang und breit, mit beigefarbenen

Lamellen, breit gerundet terminierend. Bipectinates Osphradium sehr lang und mäßig breit, mit braunen Lamellen; der Kieme eng anliegend und annähernd deren Bucht ausfüllend, etwas oberhalb der Kieme endend. Hypobranchialdrüse sehr gut entwickelt; aus zahlreichen, lappigen Segmenten zusammengesetzt.

Vorderer Nahrungstrakt: Mäßig lange pleurembolische Proboscis, im retrahierten Zustand weit zurück in der Leibeshöhle liegend; Buccalmasse relativ groß. Zwei schwammige, weißliche, primäre Speicheldrüsen, mit kurzen externen Gängen und ein Paar dünne, schlauchförmige, akzessorische Speicheldrüsen, mit langen externen Gängen kompakt am Ösophagus zusammengelagert; Leiblein-Ventil nicht nachgewiesen. Ösophagusdrüse lang, teilweise knäuelig um den Ösophagus gewunden und mit Bindegewebe auf ganzer Länge an diesem befestigt.

Radula uniserial (Abb.T5/16,17); relativ mäßig lang (etwa 6 mm), aus ungefähr 50 Zähnen zusammengesetzt; diese etwa 0.25 mm breit, tricuspid, ohne abgesetzte Basis; medianer Hauptdentikel mit

deutlicher Furche, langgestreckt-dreieckig, sehr spitz und signifikant länger als die äußeren Dentikel, deren Spitzen leicht nach innen weisen.

**Genitaltrakt:** Weiblicher, pallialer Genitaltrakt mit Bindegewebe am Rectum befestigt, etwas oberhalb von diesem terminierend. Albumen- und Kapseldrüse eine breite, kompakte Einheit bildend; anterior zu den Aussackungen der Bursa copulatrix und Vagina differenziert. Männlicher, pallialer Gonodukt posterior mit großer, etwa halbellopsoider Prostata, die, dem pallialen Oividukt entsprechend, bindegewebig mit dem Rectum verbunden ist; vorderer Samengang dick und geschlossen und vor dem Eintritt in den tentakelförmigen,

mäßig langen Penis sich deutlich verbreiternd; Penis entspringt direkt am rechten Kopflappen.

**Sonstiges:** Fuß groß, mit gut entwickeltem Propodium, ohne Operculum. Mantelhöhle nach rechts, quer zur Körperlängsachse gedreht; Mantel zu relativ muskulösem Siphon geformt, der laterobasal zwei tentakelförmige Fortsätze zeigt, die hohl, jedoch ohne terminale Öffnung sind. Visceralmasse relativ kurz und wenig voluminös. Kopf sehr breit, mit zwei weit auseinanderliegenden, mäßig langen Tentakeln, an deren proximalen Abschnitten die Augen sitzen; Tentakelbasen gehen jeweils nach außen in große Kopflappen über bzw. sind dort zu diesen differenziert.

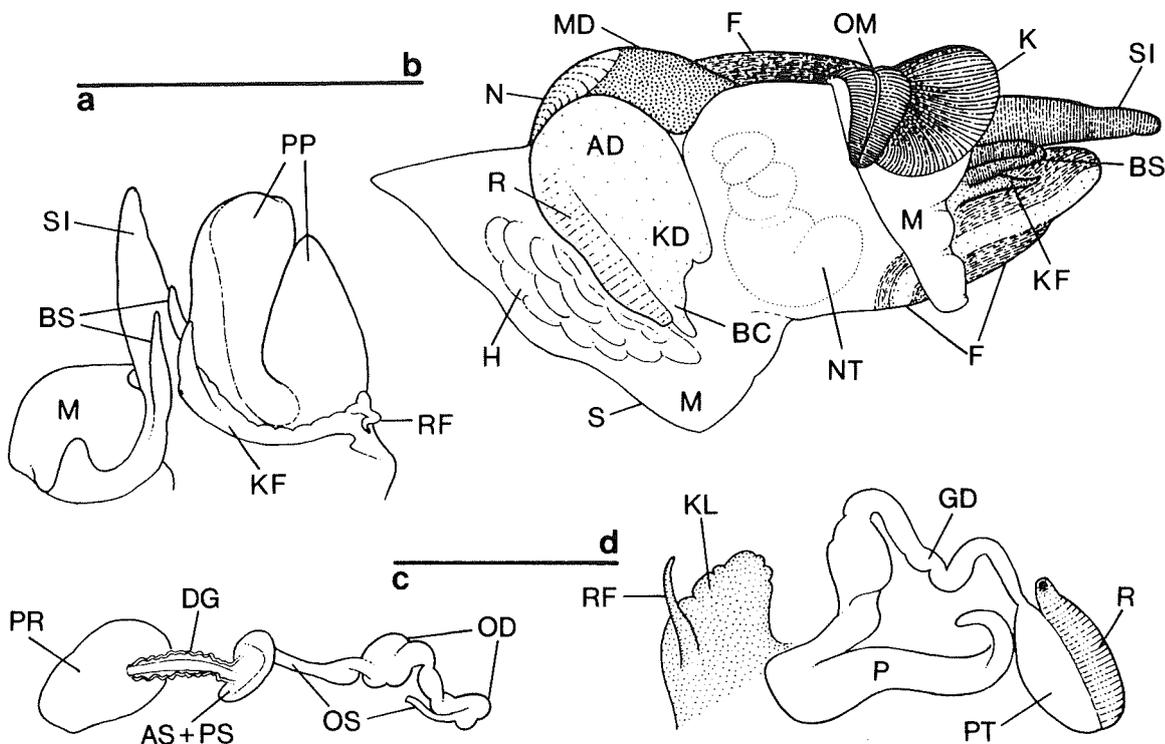


Abb.113: Anatomische Skizzen von *Cymbiola vespertilio*; a) Kopf-Fußbereich von dorsal, b) Gesamtansicht bei geöffneter Mantelhöhle, c) vorderer Nahrungstrakt und d) männlicher Genitaltrakt. Maßstablinien: a)b)  $\cong$  3 cm; c)d)  $\cong$  2 cm.

### 3.11.5.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Volutide Eikapseln sind gewöhnlich mehr oder weniger kuppelförmig und werden meist einzeln an das Substrat geheftet, bevorzugt an Muschelschalen (Arnaud, 1978; Bandel, 1976d; Clench & Turner, 1970; Gibson-Smith, 1973; Lamy, 1928). Annähernd die Form und Größe eines Golfballes (bis 140 ml Inhalt) nehmen die Kapseln von *Adelomelon* sp. und *Odontocymbiola* sp. an (de Mahieu et al., 1974; Penchaszadeh & de Mahieu, 1976). *Melo*-Arten fügen die Eikapseln zu mehr oder weniger

zylindrischen Laichballen zusammen und bewachen diese auch (Amio, 1963; Winner, 1992). Ähnlicher Laich wurde von *Amoria undulata* beschrieben, die entsprechenden Eikapseln jedoch diffus-kuppelförmig, mit papillöser Oberfläche skizziert (Smith et al., 1989).

Die Embryonen der wenigen diesbezüglich untersuchten Arten werden vom Muttertier mit teilweise riesigen Mengen extravitelliner, eiweißreicher Flüssigkeit (Eiklar) versorgt. Ein intrakapsuläres Veligerstadium wird in der Regel durchlaufen, die Metamorphose findet jedoch wohl immer vor dem Schlupf statt. Nöhreierfressen scheint die Ausnahme zu sein und tritt z.B. bei *Voluta virescens*

auf (Bandel, 1976d), ist jedoch nicht typisch für die Gattung, da die Embryonen der kongenerischen *V. musica* Eiklar fressen (Lamy, 1928; Gibson-Smith, 1973).

Die wenigen publizierten und vergleichbaren Protoconch-Daten (allerdings jede Menge Beschreibungen auf dem Niveau: "small and glossy" oder "large and mamillate") reichen nicht aus, um eine systematische Analyse vorzunehmen, einiges kann jedoch grob zusammengefaßt bzw. abstrahiert werden: Die Embryonalgehäuse setzen sich aus etwa 1.2-5 Windungen mit apikalen Durchmessern von etwa 2 mm - z.B. *Volutocorbis abyssicola* (in Barnard, 1958) oder *Voluta virescens* (in Bandel, 1976a) - bis 2.5 cm zusammen - z.B. *Livonia mammilla* (in Wilson, 1994). Vergleichsweise kleine Protoconche sind in allen genannten Unterfamilien zu finden, die sehr großen hauptsächlich bei den Yetinae (= Cymbiinae) und einigen Fulgorariinae (Bouchet, 1979; Bouchet & Poppe, 1988; de Mahieu et al., 1974; Leal & Bouchet, 1991; Marche-Marchad, 1968; Penchaszadeh & de Mahieu, 1976; Weaver & du Pont, 1970; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen).

Viele Protoconche sind  $\pm$  skulpturlos, schlank bis dick und sitzen dem Teleoconch teilweise schief auf. Einige zeigen eine mehr oder weniger lang ausgezogene Spitze - z.B. *Odontocymbiola simulatrix* (in Leal & Bouchet, 1991) oder *Zidona dufresnei* (in Penchaszadeh & de Mahieu, 1976). Von den nachfolgenden Windungen teilweise stark abgewinkelte, "dick aufgeblähte", paucispirale Embryonalgehäuse treten z.B. bei *Livonia* auf (Wilson, 1994). Ist Skulptur vorhanden, dann gewöhnlich mehr oder weniger lange Axialrippen - z.B. *Cymbiola* spp. (s.u.).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Nicht nachgewiesen.

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Cymbiola imperialis*: 5 skulpturlose Windungen, mit einem apikalen Durchmesser von etwa 16 mm, davon die erste Windung 2 mm; Schlupfapertur einfach.

*Cymbiola pulchra*: 3.5 Windungen mit einem Durchmesser von 5 mm, davon die erste Windung 1.2 mm. Initiale Windung  $\pm$  glatt; dann Einsetzen von Axialrippen (etwa 9 auf der zweiten Windung), welche vor der Transition zum Teleoconch wieder weitgehend reduziert werden; Schlupfapertur einfach.

*Cymbiola rutila*: 4.2 Windungen mit einem Durchmesser von 9.5 mm, davon die erste Windung 1.6 mm. Initiale Windung  $\pm$  glatt, dann Einsetzen

axialer Elemente, die etwas oberhalb der Peripherie am deutlichsten ausgeprägt sind, wodurch die Windungen knotig geschultert wirken; Schlupfapertur einfach.

*Cymbiola vespertilio* (Abb.T16/1): 3.8 Windungen mit einem Durchmesser von 6.5 mm, davon die erste Windung 1.3 mm. Initiale Windung  $\pm$  glatt, dann allmähliches Einsetzen axialer Elemente, sehr ähnlich ausgeprägt wie bei *C. rutila*, die Rippen jedoch etwas länger deutlich ausgeprägt und dadurch weniger knotig; Schlupfapertur einfach.

*Melo broderipi*: 4.7 skulpturlose Windungen mit einem apikalen Durchmesser von etwa 14 mm, davon die erste Windung 2 mm; Schlupfapertur einfach.

Da gewöhnlich bei holokapsulärer Frühontogenese die intraspezifische, morphologische Variationsbreite groß ist (s.o.), sind die hier angegebenen Meßwerte nur als Anhaltswerte zu sehen. Die Abgrenzung des Protoconchs vom Teleoconch scheint ausgesprochen schwierig, da die Transition graduell wirkt. Tatsächlich konnte jedoch festgestellt werden, daß häufig eine leichte Änderung im Verlauf der Anwachslien erfolgt und insbesondere, daß die initiale Schale des Schlüpfings deutlich weiter auf die vorhergehende Windung übergreift. Es ist im Einzelfall jedoch nicht sicher auszuschließen, daß diese Wachstumsänderungen nicht bereits vor dem Schlupf beginnen.

### 3.11.6. Olividae LATREILLE, 1825

Moderne Klassifizierungen sehen gewöhnlich fünf Unterfamilien vor: Olivinae, Olivellinae, Ancillinae, Agaroniinae und Pseudolivinae (u.a. Ponder & Warén, 1988; Vaught, 1989). Kantor (1996) nahm eine radikale Neuordnung vor und differenzierte auf Unterordnungsniveau die Olivellidoidei von den Pseudolividoidei. Dieses ist eine im Rahmen der Gesamtanalyse zu testende Hypothese und soll hier nicht als Leitfaden der Datensynthese Verwendung finden.

#### 3.11.6.1. Verbreitung und Ökologie

Olividae sind überwiegend in den warmen Meeren zu finden, die artenreiche *Oliva* s.l. zirkumtropisch (u.a. Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Cosel, 1982; Hinton, 1972; Humfrey, 1975; Keen, 1971; Knudsen, 1956; Petuch & Sargent, 1986; Rios, 1985; Springsteen & Leobrera; 1986; Steyn & Lussi, 1998; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). Die polaren Meere sind gar nicht besiedelt worden (siehe z.B. Dell, 1990). In der nördlichen Hemisphäre ist die Familie im pazifischen Raum etwa bis Süd-Honshu (Japan) hinauf relativ artenreich vertreten (Habe, 1968). Weiter im Norden sind noch einige *Olivella*-Arten anzutreffen (Kozloff, 1996), von denen *O. baetica* bis zu den Kodiak-Inseln (Alaska) vorgedrungen ist (Abbott,

1974). Im Atlantik ist die pseudolivine *Benthobia* vor den Azoren gedredged worden (Bouchet & Warén, 1985) und repräsentiert die Verbreitungsgrenze. Auf der Südhalbkugel hat sich *Amalda* (Ancillinae) mit einigen Arten in neuseeländischen Gewässern (auch der Südinselfestsetzung (Powell, 1979). Weiter aus dem Süden stammt *Ancilla longispira*, die zwischen den Falklandinseln angetroffen wurde (Strebel, 1908). Geographisch stark isolierte Archipele sind von vergleichsweise wenigen Arten erreicht worden (u.a. Kay, 1979; Maes, 1967).

Die Verbreitung der Olividen scheint ausnahmslos mit Weichsubstraten zu korrelieren. Bevorzugt wird fast jede Art von Sand, z.B. auch vulkanischen Ursprungs (siehe Anmerkung). Die Tiere leben größtenteils endobenthisch, und ihr spezialisierter Fuß, der sich ähnlich wie bei *Natica* (Naticoidea; s.o.) keilförmig vor den Kopfbereich legt und metapodial auf das Gehäuse überlappt (siehe Anmerkung), versetzt sie in die Lage, sich schnell durch das Sediment zu bewegen (eigene Beobachtungen). Der Siphon ragt über die Substratoberfläche und erlaubt es einerseits, den Kiemen frisches Wasser zuzuführen und andererseits Witterung aufzunehmen. Die Beute besteht wohl größtenteils aus anderen Mollusken und Polychaeten (Bandel & Wedler, 1987; Olsson, 1956; Olsson & Crovo, 1968; eigene Beobachtungen) - möglicherweise auch Crustaceen (Kay, 1979) - und wird mit Hilfe des Fußes überwältigt, der sie einwickelt und einschleimt (siehe Anmerkung). Kleine Beute wird als Ganzes verschlungen (im Rectum von *Olivella dealbata* (eigene Daten) wurden, neben Sandkörnern, einige komplette Muschelschalen und Foraminiferen gefunden). Dünnschalige und damit leichte Olividen sind in der Lage, mit Hilfe der propodialen Lappen sprungartig zu schwimmen (Bandel & Wedler, 1987; Olsson, 1956; Wilson, 1969).

Die große Mehrzahl der Olividen lebt im Litoral und/oder Sublitoral. Einige Arten sind in das obere Bathyal vorgedrungen - z.B. *Amalda* spp. (in Powell, 1979). Aus dem tieferen Bathyal und Abyssal ist bisher nur *Benthobia tryoni* bekannt, die aus 800-4400 m Tiefe gedredged wurde (Bouchet & Warén, 1985).

Olividen sind gewöhnlich in der Lage, sich durch alle schlammigen bis grobkörnigen Sedimente zu bewegen. Limitierende Faktoren sind bisher nicht beschrieben, deshalb hier ein Beispiel: In einem stark Hämatit-haltigen Sand an der Küste von Bali waren keine Olividen anzutreffen (eigene Beobachtung). Möglicherweise ist der Kraftaufwand für die Lokomotion in diesem schweren Substrat zu hoch (natürlich können auch andere Gründe vorliegen).

Die Bedeckung des Gehäuses mit Gewebe wurde sehr unterschiedlich beschrieben. Einige Autoren gingen davon aus, daß der Mantel die Schale von außen bedeckt (Powell,

1979: "...the mantle of the animal envelops most of the shell"). Andere vertraten die Meinung, daß Mantel und Fuß beteiligt sind (u.a. Keen, 1971). Tatsächlich ist es der Fuß, der mit propodialen und metapodialen Lappen das Gehäuse weitgehend umschließen kann (u.a. Bandel & Wedler, 1987; Bosch et al., 1995; eigene Beobachtungen; Abb.114). Im aperturalen und, durch die Drehung der Mantelhöhle nach rechts, auch im apikalen Bereich, liegt Mantelgewebe mehr oder weniger extensiv an, umhüllt jedoch nicht das Gehäuse.

Kosuge (1986a: *Tateshia yadai* gen. et sp. nov) berichtete von einer Olivide, die an Fischen parasitiert. Bouchet (1989b) transferierte die Art zu den Marginellidae (s.u.).

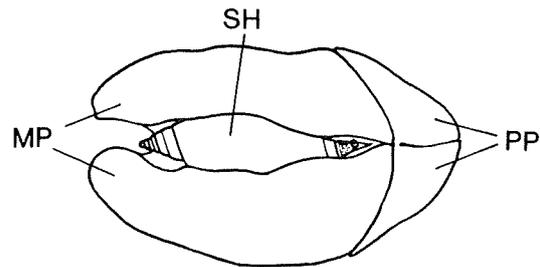


Abb.114: *Ancillista muscae* auf Nahrungssuche. Der große Fuß hüllt weitgehend die Schnecke ein und läßt nur einen Teil des Gehäuses erkennen (nach Wilson, 1994). Ohne Maßstab.

### 3.11.6.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Gehäusehöhen liegen zwischen etwa 7 mm - z.B. die Olivellinen *Cupid-oliva nympha* (in Wilson, 1994) oder *Olivella acteocina* (eigene Beobachtungen) - und 12 cm: *Oliva porphyria* (in Petuch & Sargent, 1986); die der meisten Arten zwischen 2 cm und 5 cm (Literatur: siehe Verbreitung). Olivellinae und Pseudolivinae zeigen durchschnittlich kleinere Gehäuse als Arten der anderen Unterfamilien.

Umriss häufig ± olivenförmig (nomen est omen; Abb.115); davon insbesondere Pseudolivinae abweichend: z.B. ähnelt *Zemira* der cancellariiden *Trigonostoma* (s.o.). Schale in der Regel porzellanartig glänzend (intensive "Fußpflege"), teilweise mit komplexen und intensiven Farbmustern. *Entomoliva* (Ancillinae) mit axialen Leisten, die spiral durchschnitten sein können (Bouchet & Kilburn, 1991). Ornamente sonst auf Columellarlippe beschränkt (transversale Rippchen); kurzer, mehr oder weniger ausgeschnittener Siphonalausguß, bei Pseudolivinen kaum ausgeformt; Fasciole meist deutlich ausgeprägt. Columella oberhalb der Endwindung dünnchalig, bei Olivellinen teilweise ganz aufgelöst (eigene Beobachtungen). Apertur von der Höhe der Endwindung nur bei *Oliva* s.l. (hier auch die niedrigsten Gewinde); annähernd so hoch, jedoch meist deutlich weiter bei *Agaronia*. Außenlippe ausgewachsener Gehäuse oftmals verdickt, insbesondere bei *Oliva* s.l.

Synapomorphes Charakteristikum könnte die suturale Einfurchung (die meisten Olividae, für Pseudolivinae nicht klar dokumentiert) bzw. kallöse Überdeckung im gleichen Bereich (nur Ancillinae) sein. Prinzipiell ähnliche Gehäuse finden sich u.a. bei Marginelliden (s.u.) und einigen Mitriden (s.u.):

diese haben jedoch echte Columellarfalten und keine suturale Furche; bei *Mitrella* (Columbellidae; s.o.): ohne suturale Furche; und auch außerhalb der "höheren" Caenogastropoda z.B. bei *Terebellum* (Stromboidea): keine Fasciole und ohne suturale Furche.

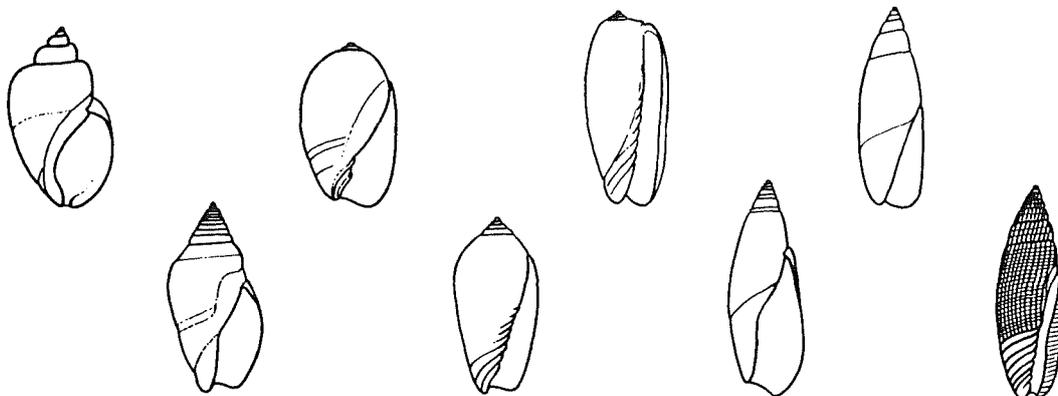


Abb. 115: Gehäusearten rezentier Olividae. Ohne Maßstab.

**Anatomie:** Übersicht: Fuß mäßig bis sehr groß; außer bei *Benthobia* und *Melapium* in jeweils zwei propodiale (mit anteromedianer Furche) und metapodiale Lappen differenziert, jedoch undeutlich bei *Pseudoliva*. Operculum häufig fehlend (alle Olivinae und Agaroniinae); vorhanden bei Pseudolivinae außer *Melapium*, sowie einigen Ancillinae und Olivellinae. Mantelhöhle relativ kurz bis mäßig lang, charakteristisch transversal zur Körperlängsachse verlaufend - außer bei *Benthobia* und *Melapium*. Mantel anterosinistral zu meist langem (kurz bei *Benthobia*), muskulösem Siphon geformt; etwas links von diesem ein unterschiedlich großer Mantellappen vorhanden, welcher bei Pseudolivinen kaum oder gar nicht ausgeprägt ist; rechter Mantelrand mit mehr oder weniger langem Tentakel (nicht bei *Benthobia* und *Melapium*), der basal von einem Lobus begleitet sein kann. Kopf relativ klein bis mäßig groß, bei *Olivella* weitgehend reduziert (ohne Fühler und Augen). Fühler mäßig lang bis lang; letzteres insbesondere bei der Tiefseeschnecke *Benthobia*, bei der keine Augen ausgebildet sind; Augen, falls vorhanden, basal - z.B. *Melapium* - bis annähernd auf halber Länge der Fühler ansitzend - z.B. *Oliva*. Beim Kriechen exponierte Körperteile sind häufig gemustert.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat; relativ klein bei *Oliva*, sonst mäßig groß: mäßig lang und mäßig breit z.B. bei *Olivella*; relativ lang und schmal z.B. bei *Amalda*, *Benthobia* und *Pseudoliva*; vergleichsweise kurz und breit z.B. bei *Melapium*. Osphradium breit und sehr groß (z.B. *Benthobia*, *Olivella*) oder schmal und mäßig groß (z.B. *Amalda*, *Melapium*, *Oliva*,

*Pseudoliva*); bipectinat, der Kieme eng anliegend und etwa gleichauf mit dieser terminierend. Hypobranchialdrüse aus transversalen Falten bei *Amalda*, *Oliva*, *Olivella* und *Pseudoliva*; mehr oder weniger granulär bei *Benthobia* und *Melapium*; (Kantor, 1991; Küttler, 1913; Marcus & Marcus, 1959; Ponder, 1973a; eigene Beobachtungen).

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch, relativ kurz (z.B. *Pseudoliva*) bis mäßig lang (z.B. *Amalda* und *Oliva*); Buccalmasse mäßig groß. Ein Paar, meist unterschiedlich große, mehr oder weniger kompakte, primäre Speicheldrüsen. Akzessorische Speicheldrüsen paarig, in Einzahl oder fehlend (letzteres z.B. bei *Olivella* oder *Melapium*); gewöhnlich deutlich kleiner als primäre Äquivalente, erbsen- bis schlauchförmig. Jeweilige Drüsengänge verlaufen außerhalb des Nervenringes. Leiblein-Ventil unterschiedlich groß, zumindest bei *Olivella* auch fehlend. Ösophagusdrüse gewöhnlich voluminös, teilweise in vorderen und hinteren Abschnitt differenziert; (Kantor, 1991; Küttler, 1913; Marcus & Marcus, 1959; Ponder, 1973a; Risbec, 1955; eigene Beobachtungen).

Radulae (Abb. 116 und T6/1-5) sind triserial (siehe Anmerkung), relativ kurz bis mäßig lang und vergleichsweise breit (u.a. Bandel, 1984; Barnard, 1958; Bouchet & Kilburn, 1991; Bouchet & Warén, 1985; Kantor, 1991; Kilburn, 1975; López et al., 1988; Marcus & Marcus, 1959; Olsson, 1956; Thiele, 1929; eigene Beobachtungen). Es lassen sich vier prinzipielle Typen unterscheiden: I. - Mittelzahn tricuspid, Außenzähne monocuspid: Olivinae, Ancillinae, *Melapium* und *Zemira* (beide Pseudolivinae); II. - Mittelzahn tricuspid, Außen-

zähne bicuspid: *Pseudoliva* s.l.; III. - Mittelzahn mit 5-7 Dentikeln, Außenzähne monocuspid: *Agaronia* (Agaroniinae) und *Benthobia* (Pseudoliviinae); IV. - Mittelzahn multicuspid, Außenzähne monocuspid mit abgesetzter Basalplatte: Olivellinae.



Abb.116: Radulahlalbreihen von a) *Pseudoliva crassa* (nach Thiele, 1929) und b) *Benthobia tryoni* (nach Bouchet & Warén, 1985 und Kantor, 1991). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; pallialer Ovidukt  $\pm$  wurstförmig, in typischer Weise untergliedert; posteriore Albumendrüse vergleichsweise groß, jedoch deutlich kleiner als die Kapseldrüse; gonoperikardialer Ductus bei einigen Arten nachgewiesen; Bursa copulatrix als einfache Ausstülpung. Männlicher pallialer Gonodukt geschlossen; Prostata kaum oder gut entwickelt; posterior kann die aufgeknäuelte Vesica seminalis mehr oder weniger von der Visceralmasse desintegriert sein und in die Mantelhöhle ragen; Penis mäßig lang, einfach fingerförmig, oft mit kleiner terminaler

Papille, bei *Olivella* distal asymmetrisch bifid (einem zuschnappenden Hai ähnlich); (Kantor, 1991; Marcus & Marcus, 1959; Ponder, 1973a).

Nervensystem: Die Kenntnisse sind skizzenhaft (Bouvier, 1887; Kantor, 1991; Marcus & Marcus, 1959; Risbec, 1955). Charakteristisch sind die vergleichsweise riesigen Pedalganglien, welche eng an den Cerebropleuralkomplex herangerückt sind. Cerebral- und Pleuralganglien nicht miteinander verschmolzen, jedoch ohne erkennbare Konnektive aneinanderliegend. Sub- und Supraintestinalganglien in den Nervenring integriert.

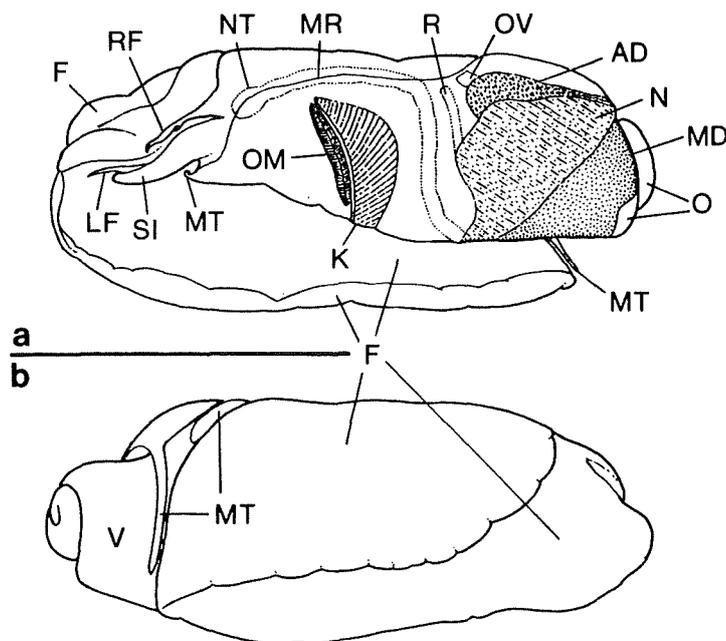


Abb.117: Anatomische Skizzen von *Oliva sericea*; a) linksseitig mit durchscheinenden Mantelhöhlenorganen, Nahrungstrakt lediglich durchscheinend gezeichnet und b) rechtsseitige Ansicht auf zusammengefalteten Fuß und Manteltentakel. Maßstabslinie  $\cong$  3 cm.

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie sowie einer Radula:

*Oliva sericea* (Abb.117) - Kurznotiz: Fuß sehr groß, mit propodialen und metapodialen Lappen; im retrahierten Zustand lateral eingefaltet (entlang Längsachse der Apertur); Operculum fehlt. Kopf relativ klein, kaum abgesetzt; hauptsächlich aus zwei mäßig langen, dünnen Fühlern bestehend, auf deren halber Länge die Augen ansitzen. Mantelhöhle vergleichsweise kurz, quer zur Körperlängsachse orientiert; mit relativ kleiner, monopectinater Kieme und langem, schmalem, bipectinatem Osphradium (zwei Drittel Kiemenlänge), welches der Kieme eng anliegt und auf etwa gleicher Höhe wie diese terminiert. Beide Organe in annähernd rechtem Winkel zum langen, anterosinistralen Siphon liegend; etwas abgesetzt von dessen linker Basis ein kurzer Mantelrandtentakel. Mantel dünn und transparent; Mantelrand mehr oder weniger der Körperlängsachse folgend zur Visceralmasse verlaufend; hinterer (morphologisch rechter) Abschnitt zu Lobus und langem Tentakel differenziert, welcher beim lebenden Tier in der suturalen Furche liegt; etwas oberhalb terminiert das Rectum. Visceralmasse aus zwei Windungen, mit auffallend großer Niere. Pallialer Ovidukt mit sehr großer Albumendrüse. Proboscis relativ kurz, mit mäßig großer Buccalmasse.

Radula (Abb.T6/1,2) mäßig lang (etwa 2.7 mm) und relativ breit (0.3 mm bei oblique gespreizten Zähnen); triserial; aus etwa 110 Querreihen zusammengesetzt. Außenzähne sichelähnlich gebogen, lückenlos aufeinanderfolgend; mit einfacher breiter Basis und sich terminal stark verjüngender, undifferenzierter Schneide; Länge etwa 0.11 mm. Mittelzahn 0.15 mm breit; mit angulat konkaver Oberseite und etwa halb so breiter, kräftig vorgezogener Schneide, die in drei große Dentikel differenziert ist, von denen die beiden äußeren deutlich dominieren.

*Olivella dealbata* (Abb.T6/3-5), Radula: Vergleichsweise kurz (etwa 0.75 mm) und breit (0.3 mm bei gespreizten Zähnen); triserial; aus etwa 25 Querreihen zusammengesetzt. Außenzähne  $\pm$  sichelartig (Länge etwa 90  $\mu$ m), vergleichsweise kräftig, Schneide undifferenziert; mit nach außen abgesetzter,  $\pm$  rechteckiger Basalplatte (etwa 40  $\mu$ m breit), auf welcher der eigentliche Zahn randlich aufsitzt. Mittelzahn 0.1 mm breit, mit median stark und lateral schwach konvexer Oberseite, sowie leicht konkaver Schneide; diese zu 9 spitzen Hauptdentikeln differenziert, von denen die mittleren 4-5 etwa gleich kräftig sind, während die verbleibenden nach außen hin deutlich schwächer werden;

zwischen den Hauptdentikeln jeweils 2-3 spitze Nebendentikel, die median deutlich, außen kaum schwächer als diese sind.

### 3.11.6.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Es sind bisher nur sehr wenige Eikapseln dokumentiert. *Alocospira marginata* (Ancillinae) und *Oliva reticularis* sekretieren flach-kuppelförmige Kapseln, die bei der ersten Art ungeordnet an Harts substrat geheftet werden (Smith et al., 1989), während *O. reticularis* sie zu röhrenförmigen, auf dem Substrat frei beweglichen Gelegen verklebt (Bandel, 1976d; siehe Anmerkung). *A. marginata* Embryonen schlüpfen als kriechende Juvenile. Bei *O. reticularis* entwickeln sich sämtliche Eier (etwa 150-200 pro Kapsel), und die Schlüpflinge gehen in eine planktotrophe Phase über. Die Eikapseln von *Oliva sayana* sind sphärisch, liegen frei auf dem Substrat und enthalten jeweils etwa 25 Embryonen, die viel Eiklar zur Verfügung haben, sich sämtlich entwickeln und frei schwimmend schlüpfen (D'Asaro, 1970b; Olsson & Crovo, 1968).

*Olivella*-Arten befestigen ihre mehr oder weniger kuppelförmigen, mit wenigen Embryonen und viel Eiklar gefüllten Kapseln bevorzugt an den Gehäusen größerer Gastropoden. Es sind ausschließlich Frühontogenesen ohne planktotrophe Larvalphase nachgewiesen (Amio, 1963; Bandel, 1975a, 1976d; Edwards, 1968; Marcus & Marcus, 1959).

Embryonalgehäuse planktotropher Veliger bestehen aus einer Windung, die in den wenigen dokumentierten Fällen (Bandel, 1975a; Abb.T16) 0.22 mm bzw. 0.34 mm durchmessen und  $\pm$  glatt bzw. mit Tuberkeln skulpturiert sind. Schließt sich keine planktotrophe Larvalphase an, werden 1.2 bis 3.5  $\pm$  skulpturlose Windungen sekretiert, die etwa 0.5 mm bis 1.6 mm durchmessen, wobei die kleinen Werte insbesondere *Olivella* charakterisieren (Amio, 1963; Bandel, 1975a; Bouchet & Kilburn, 1991; Greifeneder & Blöcher, 1985; eigene Daten).

Die von primären Harts substraten unabhängigen Gelege der Olividen spiegeln die hohe Anpassung der Tiere an Weichsubstrate wider (vergleiche z.B. Naticidae, s.o.).

Protoconche der Olividen werden zwar als wichtige Merkmalskomplexe angesehen (u.a. Petuch & Sargent, 1986: "... the protoconch should be considered the most important means of differentiating species within genus and subgenus groups"), sind jedoch gewöhnlich nur sehr allgemein beschrieben worden (u.a. Petuch & Sargent, 1986: "... protoconch large in proportion to shell") und somit taxonomisch nicht falsifizierbar.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Es sind bisher keine Larven aus dem Plankton beschrieben worden. Die kräftig skulpturierte und relativ kleine

Embryonalschale von *Oliva reticularis* impliziert eine sich anschließende planktotrophe Larvalphase (siehe Bandel, 1975a; 1976d und Anmerkungen); Larvalwindungen sind jedoch nicht dokumentiert. Hier können zwei Larvalgehäuse mit etwa vier Windungen (inklusive Embryonalgehäuse) beschrieben werden (s.u.). Der Protoconch von *Ancilla* sp. (Abb.T16/3) zeigt Affinitäten zu manchen Pendants der Muriciden (s.o.), bei denen allerdings eine Sinusigera-Apertur ausgebildet ist, die hier fehlt.

Obwohl die Eikapseln von *Oliva sayana* viel extravitellines Eiweiß und vergleichsweise wenige Embryonen enthalten, sollen Veliger ausschlüpfen, die eine lange planktotrophe Phase durchlaufen (D'Asaro, 1970b; Olsson & Crovo, 1968). Die biogeographische Gegenkontrolle zeigt, daß *O. sayana* lediglich im Küstenstreifen von Florida bis Texas, also relativ regional verbreitet ist, was darauf hindeutet, daß keine planktotrophe Larvalphase vorhanden ist. Andererseits basiert natürlich die Biogeographie auf exakter Taxonomie. Als Beispiel sei hier *Oliva reticularis* genannt, die nach Rios (1985) von den Bermudas über die Karibik bis nach Nordost-Brasilien verbreitet ist, nach Petuch und Sargent (1986) etwas weniger weit, jedoch immerhin über die gesamte Karibik bis zur Bahamas Bank. Die Daten von Bandel (1975a, 1976d) zeigen eindeutig, daß die von ihm untersuchte *O. reticularis* aus der Süd-Karibik planktotrophe Veliger produziert, während der hier untersuchte Protoconch (s.u.) eines bahamesischen Individuums zweifelsfrei nicht-planktotrophe Entwicklung zeigt. Ontogenetische Pöcilogenie kann zwar nicht sicher ausgeschlossen werden, ist jedoch ausgesprochen unwahrscheinlich (vergl. Bouchet, 1989a; Hoagland & Robertson, 1988). Vielmehr scheint es, daß intraspezifische Variationsbreiten der Teleoconche falsch eingeschätzt werden und die tatsächlich vorhandenen interspezifischen Unterschiede verschleiern.

#### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Ancilla* sp. (Abb.T16/2,3): 3.8-4 wohlgerundete Windungen mit einem maximalen apikalen Durchmesser von 0.65 mm, davon die erste Windung 0.22 mm (Embryonalgehäuse etwas weniger als eine Windung). Höhe etwa 0.9 mm. Embryonalschale erscheint ± glatt, einige winzige Tuberkel jedoch vorhanden; Übergang zu Larvalwindungen durch Einsetzen größerer Tuberkel gekennzeichnet, welche sich mit Beginn der dritten Windung zunehmend auf den subsuturalen Bereich beschränken und 2-3 mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Spirallirae formen. Protoconch-Apertur einfach, vom Teleoconch durch Aussetzen der Spirallirae und Einsetzen eines suturalen Kallus differenziert. Die Larve war **planktotroph**.

*Oliva* cf. *duclosi* (Abb.T16/8): 4 Windungen mit einem Durchmesser von etwa 1.05 mm, davon die erste Windung 0.23 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 1.2 mm. Embryonalschale ± skulpturlos, Übergang zu Larvalwindungen lediglich durch kleinen Absatz charakterisiert. Im Laufe der ersten Larvalwindung Herausbildung einer fei-

nen suturalen Leiste, die einziges Skulpturelement bleibt. Protoconch-Apertur einfach; Substitution der suturalen Leiste durch prominente Furche kennzeichnet Beginn des Teleoconches. Die Larve war **planktotroph**.

*Oliva reticularis* (siehe Anmerkungen unter "Planktotrophe Larvalentwicklung"): 2.3-2.5 Windungen mit einem Durchmesser von etwa 1.6 mm, davon die erste Windung 0.7-0.8 mm (initial nicht aufgebläht wirkend); Ornamente fehlen. Windungszunahme etwas unregelmäßig; Übergang zum Teleoconch durch signifikantes Einfurchen der Sutura charakterisiert; leichte suturale Vertiefung bereits auf der zweiten Windung einsetzend; Protoconch-Apertur einfach. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Olivella acteocina* (Abb.T16/4,5): Vermutlich 1.7 Windungen, mit einem Durchmesser von 0.48 mm, davon die erste Windung 0.39 mm. Ornamentierung fehlt; eine suturale Furche von Beginn an ausgeprägt, initiale Schale wirkt aufgebläht. Übergang zum Teleoconch sehr wahrscheinlich durch beginnendes subsuturales Zurückbiegen der Anwachsstreifung und stärkere Vertiefung der suturalen Furche gekennzeichnet. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Olivella dealbata* (Abb.T16/6,7): *O. acteocina* weitgehend entsprechend; wahrscheinlicher Übergang zum Teleoconch bei 1.5 Windungen, die 0.5 mm Durchmesser, davon die erste Windung 0.41 mm. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

#### 3.11.7. Harpidae BRONN, 1849

Den Stand seiner Zeit faßte Rehder (1973) monographisch zusammen. Dennoch kann nicht darauf verzichtet werden, auch ältere Literatur zu zitieren, da die Gattung *Morum* erst später als Harpide erkannt wurde und zuvor unter den Cassoidea systematisiert wurde. Der Transfer von *Morum* zu den Harpidae bedeutete für die zuvor lediglich bigenerische Familie einen relativ großen Zuwachs an Arten.

##### 3.11.7.1. Verbreitung und Ökologie

Harpiden sind mit den Gattungen *Harpa* und *Morum* pantropisch im marinen Milieu verbreitet, vereinzelt bis an die 30. Breitengrade heran (u.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Cosel, 1982; Emerson, 1990; Habe, 1968; Hinton, 1972; Rehder, 1973; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; eigene Beobachtungen). *Austroharpa* lebt mit einigen Arten um die südliche Hälfte Australiens herum und ist im Süden bis zum 40. Breitengrad anzutreffen (Wilson, 1994). *Morum* ist innerhalb der

genannten Breiten kosmopolitisch verbreitet und sogar an den geologisch jungen Pitcairn Inseln eingetroffen (Emerson, 1990), fehlt jedoch anscheinend an einigen anderen geographisch stark isolierten Archipelen wie den Hawaii (siehe Kay, 1979) oder Cocos-Keeling Inseln (Maes, 1967). *Harpa* hat ihren Schwerpunkt im Indo-Pazifik, fehlt im West-Atlantik inklusive Karibik und Golf von Mexiko (siehe Anmerkung), ist aber z.B. im Ost-Pazifik (Keen, 1971) oder Ost-Atlantik anzutreffen (u.a. Knudsen, 1956). Einige Arten zeigen sehr weite Verbreitungen, z.B. *Harpa major* - geographische Eckpunkte: Südafrika, Rotes Meer, südliches Japan, Hawaii-Inseln, Marquesas, Nord-Australien (u.a. Rehder, 1973; Steyn & Lussi, 1998; siehe Anmerkung).

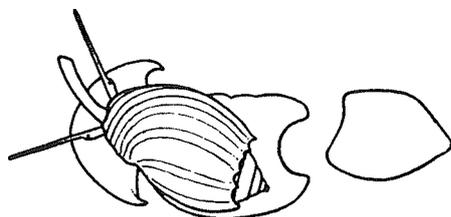


Abb.118: Autotomie des Metapodiums bei *Harpa* (nach Rehder, 1973 und Wilson, 1994). Ohne Maßstab.

*Harpa*-Arten leben gewöhnlich im Litoral oder flacheren Sublitoral; *Morum* mit einigen Arten im gleichen bathymetrischen Bereich, überwiegend jedoch tiefer, bis an das obere Bathyal heran. *Austroharpa* ist von 20-200 m Tiefe nachgewiesen. Den Arten ist gemeinsam, daß sie Weichsubstrate präferieren, wo sie sich zum Ruhen gewöhnlich

### 3.11.7.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

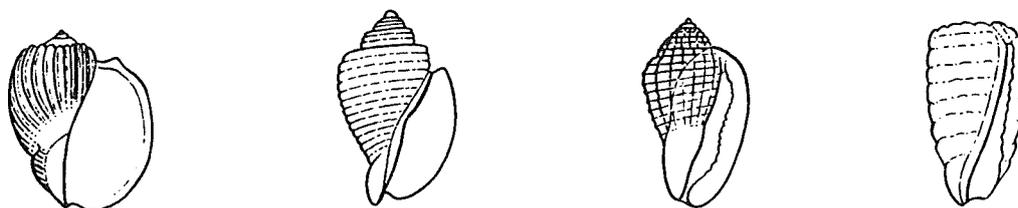


Abb.119: Gehäusetypen rezenter Harpidae. Ohne Maßstab.

Adultgehäusemorphologie: Die Teleoconche der Gattungen offenbaren keine synapomorphen Merkmale (Literatur: siehe Verbreitung). *Harpa* ± volutiform (jedoch ohne Columellarfalten); weite, hohe Mündung; kurz ausgeschnittener Siphonalausguß; kleines, mehr oder weniger geschultertes Gewinde; leistenartige Axialberippung, welche an der Schulterkante häufig dornenförmige Ausprä-

eingraben, sich zur Beutesuche oder zum Laichen aber auch auf Hartsubstrate begeben. Ernährungsgewohnheiten sind wenig bekannt und basieren auf zwei in Rehder (1973) zitierten Beobachtungen, nach denen Crustaceen mit Hilfe des Fußes, insbesondere des ausgeprägten Propodiums, überwältigt werden. Sowohl *Harpa* (u.a. Rehder, 1973; Thiele, 1929; Wilson, 1994) als auch *Morum* (Hughes, 1986) können bei feindlichen Attacken den hinteren Abschnitt des Fußes abschnüren (Abb.118) und diesen später regenerieren.

Daß *Harpa* nicht im im West-Atlantik, insbesondere nicht an der Ostküste Mittel-Amerikas vorkommt, jedoch an dessen Westküste, könnte darauf hindeuten, daß die entsprechenden Arten erst nach dem Verschluß des Isthmus von Panama dort angekommen sind. Hier muß die Paläontologie entsprechende Antworten liefern (vergl. "Die Zeitachse der Evolution").

Wie bereits hin und wieder betont, jedoch nicht oft genug zu erwähnen, basieren biogeographische Muster einzig auf taxonomischen Interpretationen, und diese liegen auch hier zum Teil deutlich auseinander, wie z.B. die Synonymiediskussion in Rehder (1973) zeigt. Biogeographische Muster müssen einerseits erdgeschichtlich betrachtet werden (s.u.), andererseits kann jedoch auch die frühontogenetische Verbreitungsstrategie einer Art unter Einbeziehung ihrer Ökologie wichtige Aufschlüsse liefern. So zeigte z.B. *Morum kurzi* vor einigen Jahren noch eine regionale Verbreitung innerhalb der südlichen Philippinen (Petuch, 1979). Emerson (1990) wies nach, daß diese Art eine planktotrophe Larve hat (s.u.) und "entdeckte" sie daraufhin auch in Gewässern der Salomonen. Dieses Beispiel soll eine weit verbreitete (jedoch im Sinne einer Arbeitshypothese legitime) Vorgehensweise hauptsächlich konchyliologisch arbeitender Taxonomen veranschaulichen, die Arten auf Basis von geographischen Lücken unterscheiden. Gibt es Indizien, daß diese Lücken zu überbrücken sind, werden die interspezifischen Unterschiede zu intraspezifischen umdeklariert und Synonymielisten neu geordnet.

gung zeigt; breiter Columellarkallus; Gehäusehöhen von etwa 3-11 cm. *Austroharpa* (3-4 cm hoch) und *Morum* (1.5-7 cm hoch) mehr oder weniger cassiform; Skulptur cancellat, teilweise knotig oder nur aus Axialleisten. *Morum* mit umgeschlagener, denticulater Außenlippe, teilweise auch die Columellarseite gezähnt; von ± konvergenten Cassiden (s.o.) meist durch das Fehlen von Varizen und

geringere Rundung der Windungen zu unterscheiden. Farbmuster bei den meisten Arten aller drei Gattungen vorhanden (Brauntöne), bei *Harpa* am ausgeprägtesten; Sexualdimorphismus nachgewiesen (Rehder, 1973).

**Anatomie: Übersicht:** Fuß groß (*Morum*) bis sehr groß (*Austroharpa*, *Harpa*); Propodium sehr gut entwickelt, mehr oder weniger halbmondförmig abgesetzt; Metapodium lang und breit, mit kleinem (*Morum*) oder ohne Operculum (*Austroharpa*, *Harpa*). Mantelhöhle mäßig lang; Mantelrand anteroinferior zu langem Siphon ausgezogen. Kopf klein, ohne Schnauze; mit langen Fühlern, an denen auf etwa ein Drittel der Länge die Augen sitzen. Beim Kriechen exponierte Körperteile kräftig gemustert, teilweise mit dem Gehäuse farblich abgestimmt.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monopectinat, ± sichelförmig, mäßig lang. Osphradium bipectinat, vergleichsweise sehr groß, annähernd die gesamte Kiemenbucht einnehmend und auf etwa gleicher Höhe wie die Kieme terminierend. Hypo-

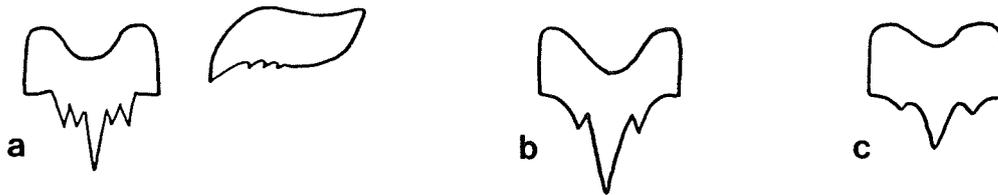


Abb. 120: Radulahlalbreihen bzw. -zähne von a) *Harpa amouretta* (nach Bergh, 1901 in Rehder, 1973); b) *Harpa major* und c) *Morum tuberculosum* (beide nach Hughes & Emerson, 1987). Ohne Maßstab.

Radulae (Abb. 120) relativ sehr klein, triserial oder uniserial; bei *Harpa* können schwach entwickelte Außenzähne auftreten, welche ± undifferenziert, subquadratisch plattenförmig oder - dann deutlich schmaler - mit schwach gezählter Schneide und einfacher Spitze versehen sind (Hughes, 1986; Hughes & Emerson, 1987; Peile, 1939; Rehder, 1973; Thiele, 1929). Mittelzähne (von *Austroharpa* nicht bekannt) mit mehr oder weniger konkaver "Oberkante", medianem Hauptdentikel und 2-4 größeren Nebendentikeln; zusätzliche winzige Dentikel können auftreten.

**Genitaltrakt:** Gonochoristisch; keine Daten zu pallialem Ovidukt. Männlicher pallialer Gonodukt offen oder geschlossen (siehe Anmerkung), mit prostatischem Gewebe überzogen; Penis einfach finger- oder tentakelförmig, unterschiedlich lang (Bergh, 1901; Hughes & Emerson, 1987; Thiele, 1929).

Bergh (1901) skizzierte für *Harpa* offene Samenrinnen. Thiele (1929) beschrieb, ebenfalls bezogen auf *Harpa*, den

branchialdrüse aus mehr oder weniger ausgeprägten transversalen Falten (Hughes, 1986).

**Vorderer Nahrungstrakt:** Relativ mäßig lange bis lange pleurembolische Proboscis; Buccalmasse sehr klein, ohne Kiefer; große, paarige, primäre Speicheldrüsen; akzessorische Speicheldrüsen und Leiblein-Ventil nicht nachgewiesen; Ösophagusdrüse als kompakte, sackförmige Verdickung des mittleren Ösophagus (siehe Anmerkung); (Hughes, 1986; Hughes & Emerson, 1987; Thiele, 1929).

Ponder (1973a) behauptete, daß bei *Harpa* "the mid-oesophagus has lost all trace of the valve and unpaired foregut gland". Anatomische Skizzen von Hughes und Emerson (1987) zeigen jedoch einen sackförmigen mittleren Ösophagus sowohl bei *Harpa* als auch bei *Morum*. Diese Struktur wird von den Autoren nicht interpretiert, entspricht jedoch sehr wahrscheinlich drüsigen Verdickungen, wie sie z.B. bei *Colubraria* (Buccinidae; s.o.) nachgewiesen sind (Ponder, 1968) und damit zumindest funktionell der Ösophagusdrüse. Auch eine Homologie der Strukturen kann nicht ausgeschlossen werden.

Samengang als offen oder geschlossen. Hughes und Emerson (1987) deuteten durch Strichelung am Penis den Verlauf des Samenganges an, äußerten sich jedoch nicht zum Genitaltrakt.

**Nervensystem:** Bouvier (1887; ohne Abb.) gab eine kurze diesbezügliche Beschreibung von *Harpa ventricosa* und sah große Affinitäten zu *Buccinum* (s.o.). Cerebralganglien breit miteinander fusioniert; Pleuralganglien diesen eng anliegend jedoch distinkt; Pedalganglien mit nur kurzen, dicken Konnektiven von Cerebropleuralkomplex abgesetzt. Subintestinalganglion eng am linken Pleuralganglion, durch dessen posteriore Einbuchtung als distinkt zu erkennen. Supraintestinalganglion lediglich durch kleine Einengung ("mince étranglement") vom rechten Pleuralganglion getrennt.

### 3.11.7.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

**Eigelege und Embryonalentwicklung:** Eikapseln sind mehr oder weniger scheibenförmig; relativ

dünn, breit und glattrandig bei *Harpa*; mäßig dick, weniger breit und dornig strukturiert bei *Morum*; und mit einem basalen, gelatinösen Strang zu einem Gelege verbunden (Bandel, 1976c; Hughes, 1990; Rehder, 1973; Risbec, 1932; Work, 1969). Eikapseln von *Harpa amouretta* enthalten jeweils etwa 3000-4000 Eier (Rehder, 1973); über die Entwicklung ist nichts bekannt. *Morum oniscus* füllt ihre Eikapseln mit viel extravitelliner Nährflüssigkeit und jeweils etwa 12 Eiern, welche sich zu intrakapsulären, quadrilobaten Veligern entwickeln. Die Metamorphose findet vor dem Schlupf statt, d.h., daß Juvenile die Kapseln (auf einem noch relativ kleinem Fuß) kriechend verlassen (Hughes, 1990).

Embryonalgehäuse sind nur ausnahmsweise detailliert dokumentiert oder beschrieben (siehe Anmerkung): *Morum oniscus* schlüpft mit 1.8-1.9 Windungen, mit einem apikalen Durchmesser von 1.2 mm; die zweite Windung ist bicarinat und dadurch geschultert. *Austroharpa*-Arten zeigen etwa  $1.7 \pm$  skulpturlose Windungen, die 2-3 mm durchmessen (Rehder, 1973; Wilson, 1994); initiale Windung teilweise blasig. Schlüpfen planktotrophe Veliger (hier lediglich *Morum*; siehe nächster Abschnitt) bestehen die Embryonalgehäuse aus etwa einer, lediglich mit einigen Tuberkeln besetzten Windung, die nach Angaben im Text (Emerson, 1990) 0.22 mm und nach den Photomaßstäben 0.45 mm durchmessen.

Ähnliche Gelege bzw. Eikapseln sind auch von Melongeninae (Buccinidae), Turbinellidae und Ficidae bekannt (s.o.). Die Befestigung der Eikapseln an Harts substrat spiegelt wider, daß, im Gegensatz z.B. zu Naticiden oder Olividen, keine extreme Anpassung an Weichsubstrate erfolgt ist.

Die wenigen Untersuchungen zur Frühontogenese (keine zu *Austroharpa* und *Harpa*) und die meist skizzenhaften Beschreibungen der Protoconche erlauben in der Regel keine sichere Interpretation der prä-metamorphen Phase. Die multispiralen Protoconche von *Harpa* - 3-5 Windungen mit 2-2.5 mm Durchmesser - deuten zwar auf eine planktotrophe Phase hin (insbesondere im Kontext postulierter Biogeographien), prinzipiell können diese jedoch auch holokapsulär gebildet worden sein. Übergänge zum Protoconch sind wohl teilweise abrupt, was jedoch bei holokapsulärer und insbesondere semi-planktischer Entwicklung ebenfalls der Fall sein könnte. Dafür, daß bei *Harpa* oftmals zumindest ein frei schwimmender Veliger schlüpft, spricht das Vorhandensein einer suturalen Leiste (d.h. fehlende Reduktion). Die Größe der initialen Windung oder die Ausformung der Protoconch-Apertur, welche diesbezügliche Indizien liefern könnten, sind außer bei zwei *Morum*-Arten nicht beschrieben oder dokumentiert.

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Aus Planktonfängen sind keine Larven bekannt geworden; entsprechende Aufzuchten gab es nicht. Die Protoconche von *Morum ponderosum* und *M. kurzi* (in Emerson, 1990) reflektieren klar eine planktotrophe Larvalphase (siehe Anmerkungen vorhergehender Abschnitt): etwa zwei, mit einer suturalen Leiste

und einigen Tuberkeln skulpturierte Larvalwindungen (exklusive Embryonalwindung); apikaler Durchmesser ungefähr 1.3 mm (nach Photomaßstäben; siehe diesbezügliche Problematik Embryonalgehäuse); Apertur sehr wahrscheinlich vom Sinusigera-Typus, mit umgeschlagener, gebuchteter Außenlippe. Ein sehr ähnlicher Protoconch ist hier für *Lataxiens* abgebildet (siehe Muricidae).

### 3.11.8. Marginellidae FLEMING, 1828

Die supraspezifische Klassifikation von Covert und Covert (1995) basiert auf der kritischen Bewertung fast aller zur Verfügung stehenden Literaturdaten und repräsentiert einen Meilenstein in der Erforschung marginelliformer Gastropoden (woran auch die nachfolgende Kritik nichts ändert). Die systematische Bewertung supragenerischer Taxa krankt jedoch etwas daran, daß den Autoren potentiell verwandte evolutive Linien nicht detailliert bekannt sind, anhand derer Merkmale sie jedoch die Innengruppe abgrenzend definieren (s.u.). Die großwüchsigen Marginelloninae, die allerdings bereits durch Coan (1965) von den Volutiden zu den Marginelliden transferiert wurden, zeigen einige Synapomorphien mit den Volutiden, insbesondere Kopflappen und einen großen, "aufgeblähten" Protoconch (s.o.), und wurden deshalb schon im Vorfeld aussortiert (siehe Anmerkung). Damit verringert sich auch die Spannbreite verwirklichter Gehäusehöhen innerhalb der Marginellidae deutlich (s.u.).

Die "Marginelloninae" sollen laut einer tabellarischen Zusammenstellung in Covert und Covert (1995: 99) eine anteroösophageale Aussackung ("buccal pouch") im Bereich der Radula zeigen, die sonst nur bei den Marginellinae zu finden ist (s.u.). Es zeigen jedoch einerseits nicht alle diesbezüglich untersuchten Marginellinen die Aussackung, und andererseits sind z.B. Volutiden hinsichtlich dieses Merkmals kaum untersucht. Eine entsprechende Ausweitung des Radulasackes ist häufig zu finden, z.B. bei den Volutomitridae (s.u.) oder sogar den Conoidea (s.o.).

Im Rahmen der Datensynthese wird versucht, die Marginellinae und Cystiscinae als evolutive Linien zu abstrahieren, obwohl die systematische Stellung vieler Gattungen unklar ist, da die entscheidenden Merkmale oft gar nicht bekannt sind - z.B. *Closia*: "Internal whorls presumed unmodified. External anatomy: Presumed Type 2 animal. Internal anatomy: Unknown. Radula: Unknown" (Covert & Covert, 1995).

Im Vorfeld der Datensynthese erfolgt hier noch die Diagnose einer neuen Art:

#### *Marginellopsis marondei* sp. nov. (Abb. T16/9-11)

Typusmaterial: Holotypus und Paratypen am Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin.

Typuslokalität: "Alabaster Bay" - eine flache Karbonatsandbucht an der Westküste der Insel Eleuthera; Bahamas.

Verbreitung: Nur von Typuslokalität bekannt.

Derivatio nominis: Nach Hans-Dietrich Maronde, dem ehemaligen Referatsleiter der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT.

Diagnose: Typisch marginelliform, jedoch mit sich kreuzenden axialen und spiralen Lirae skulpturiert, welche leicht diffuse Reihen und Kolumnen flacher, runder bis angulater Gruben definieren; Gehäusehöhe etwa 1 mm, maximaler apikaler Durchmesser ungefähr 0.8 mm; insgesamt 3.2 Windungen; davon der Protoconch 1.2 Windungen, welche jedoch convolut umwickelt und durch zusätzliche Schalensekretion überdeckt sind, so daß ein Durchmesser von 0.25 mm lediglich extrapoliert werden kann. Gewinde leicht erhoben; Apertur von annähernd gleicher Höhe wie Endwindung, anterior mit vergleichsweise breitem Siphonalausguß, posterior mit suturaler Einbuchtung; Innen- und Außenlippe mit dünnem Kallus geglättet, bzw. die Skulptur wird überlagert; Außenlippe varizenförmig verdickt, Innenrand der Außenlippe mehr oder weniger dentikulat; Columella mit vier distinkten Falten, von denen die beiden posterioren etwas schwächer ausgeprägt sind; die Columellarfalten nehmen etwas mehr als die anteriore Hälfte der Apertur ein und ziehen ungefähr eine Windung nach apikal, dann beginnende Resorption der Innenwand, insbesondere die des Protoconches fehlt.

Differentialdiagnose: Die Gehäuse der beiden anderen beschriebenen *Marginellopsis*-Arten (*M. serrei* und *M. sp. nov.* in Rios, 1985) sind 1.5 bis 2fach länger, und die Außenlippe sitzt etwas höher am Apex an. Ähnliche Skulptur tritt bei den indopazifischen *Pugnus*-Arten auf. Deren Gehäuse sind jedoch zylindrischer, die Aperturaußenlippe überragt den Apex und zeigt keine posteriore Einbuchtung.

### 3.11.8.1. Verbreitung und Ökologie

Marginelliden sind im Marinen kosmopolitisch verbreitet, jedoch mit deutlichem Schwerpunkt auf die Tropen (u.v.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Coan & Roth, 1966; Covert & Covert, 1995; Gofas & Fernandes, 1988, 1992, 1994; Habe, 1968; Kay, 1979; Knudsen, 1956; Laceron, 1957; Powell, 1979; Rios, 1985; Roth & Coan, 1971; Steyn & Lussi, 1998; eigene Beobachtungen). Einen relativ scharfen Diversitätseinschnitt gibt es jenseits der 35. Breitengrade, z.B. sind von den etwa 30 beschriebenen neuseeländischen Arten nur wenige südlicher angetroffen worden (siehe Powell, 1979). Die polaren Meere werden von einigen *Volvarina*- und *Hyalina*-Arten besiedelt (Bouchet & Warén, 1985; Dell, 1990; Strebel, 1908). Eine echt kosmopo-

litische Gattung repräsentiert *Volvarina* (Abb. T16/12), die über alle Längen- und Breitengrade nachgewiesen ist, was sich angesichts von circa einhundert Arten allerdings etwas relativiert (Covert & Covert, 1995; siehe Anmerkung). Einige Arten - z.B. von *Marginella* - leben im Bereich von Ästuaren und tolerieren Süßwasser-einfluß (u.a. Gofas & Fernandes, 1992, 1994). *Rivomarginella* ist sogar in südostasiatische Flüsse eingewandert (Brandt, 1974).

Die bathymetrische Untergrenze liegt bisher bei etwa 3300 m. Aus dieser Tiefe wurde *Gibberula* nachgewiesen (Covert & Covert, 1995). Aus dem Bathyal sind Arten relativ vieler Gattungen nachgewiesen, z.B. von *Dentimargo*, *Granulina*, *Hyalina*, *Marginella*, *Prunum* oder *Volvarina* (Bouchet & Warén, 1985; Covert & Covert, 1995). Diese sind auffälligerweise auch die artenreichsten und am weitesten verbreiteten Genera. Das Sublitoral zeigt - wie so häufig - die größte Artenvielfalt; relativ viele Marginelliden wurden jedoch auch aus dem Intertidal bzw. Litoral nachgewiesen.

Die Habitate sind heterogen und beziehen sowohl Hart- als auch Weichsubstrate ein. Häufige Lebensräume sind Algenfilze oder dünne Sedimentschichten auf felsigem Untergrund oder Schutt jeglicher Art, sowohl Schille als auch Steine, auf oder unter denen die agilen Schnecken nach Nahrung suchen (u.a. Bandel & Wedler, 1987; Gofas & Fernandes, 1988, 1992, 1994; Kay, 1979; Maes, 1967). Andere Marginelliden kriechen auf (siehe Abb.122) oder in sandigen Substraten (Bandel & Wedler, 1987; eigene Beobachtungen).

Über die Ernährungsgewohnheiten ist wenig, aber Kontrastreiches bekannt. Bandel und Wedler (1987) berichteten, daß u.a. Bivalven, Anneliden oder auch Aas gefressen werden. Reste von Polychaeten wiesen Taylor und Reid (1984: *Gibberula teveriana*) im Magen von *Prunum terverianum* nach. Eine im Aquarium gehaltene *Volvarina taeniolata* präferierte Garnelen (Fretter, 1976). Gosliner et al. (1996: *Marginella elegans*) vermuteten, daß *Cryptospira elegans* andere Gastropoden erbeutet (wahrscheinlich basierend auf Taylor et al., 1980). Bouchet (1989b) dokumentierte an Fischen parasitierende *Hydroginella caledonica*. Kosuge (1986a) berichtete Vergleichbares von *Tateshia yadai* (welche er allerdings als Olivide ansah).

Covert und Covert (1995) unterschieden etwa 700 rezente Arten. Gewisse Verbreitungsschwerpunkte liegen im West-Atlantik, vor West-Afrika und um Australien. Dieses hat offensichtlich auch damit zu tun, daß dort die intensivsten Studien vorgenommen wurden. Da die Dunkelziffer bei sehr kleinen und zudem teilweise versteckt lebenden Schnecken naturgemäß hoch ist, kann wohl davon ausgegangen werden,

daß die Marginelliden weitaus artenreicher sind als bisher nachgewiesen werden konnte (was u.a. *Marginellopsis marondei* sp. nov. andeutet). Entsprechende Schwerpunkstudien in diesbezüglich bisher wenig beachteten Regionen werden dieses sicherlich zeigen.

### 3.11.8.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

**Adultgehäusemorphologie:** Columbelloform, eratioform, olivelloform, cypraeiform bis bulliform (Abb. 121 und T16), jedoch mit distinkten Columellarfalten (Literatur: siehe Verbreitung). Marginellinae zeigen Gehäusehöhen von 1.5 mm (in *Balanetta*) bis zu 9 cm (in *Bullata*). Oft ist die intragenerische Spannbreite groß, etwa bei *Marginella* 3.5-74 mm oder *Prunum*: 3.3-44 mm. Die meisten Marginellinen liegen zwischen 3 mm und 10 mm. Cystiscinae zeigen eine Spannbreite von 0.8 mm (in

*Pugnus*) bis 3.5 cm (in *Persicula*); Gehäuse, die höher als 1 cm sind, treten nur bei *Persicula* auf. Die meisten Cystiscinen liegen zwischen 1 mm und 5 mm. Wichtigstes Abgrenzungsmerkmal zu den Marginellinen scheint die mehr oder weniger starke Resorption der apikalen Columella zu sein.

Vertretern der beiden Unterfamilien ist eine sekundäre externe Schalenauflagerung, zumindest im apikalen und aperturalen Bereich, gemeinsam. Die Schalen sind meist hochglänzend und können einfache bis mäßig komplexe Farbmuster zeigen. Skulptur ist selten ausgeprägt. Axialberippung tritt bei *Extra* (Cystiscinae) und teilweise *Marginella* auf. Feine, sich mehr oder weniger rechtwinklig kreuzende Spiral- und Axiallirae sind von *Pugnus* und *Marginellopsis* (Abb. T16/9-11) bekannt.

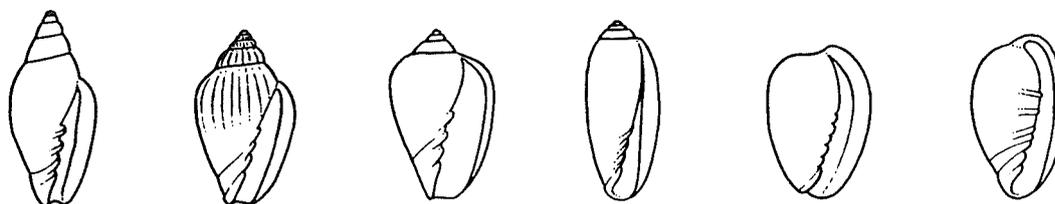


Abb. 121: Gehäusetypen rezenter Marginellidae. Ohne Maßstab.

**Anatomie:** Die zusammenfassende Publikation von Covert und Covert (1995) repräsentiert die prinzipielle Referenz für folgende allgemeine und spezielle Daten. Andere Zitate werden nur dann erwähnt, wenn die genannte Quelle diese nicht abdeckt.

**Übersicht:** Fuß mäßig groß bis groß; hinten gerundet, vorne abgestutzt; Propodium gut entwickelt, nur selten durch laterale Einbuchtung oder Einkerbung abgesetzt; Metapodium ohne Operculum. Mantelhöhle mäßig tief, nach rechts gedreht; Mantel anteromedian (auf die Körperlängsachse bezogen) zu muskulösem Siphon ausgeformt, der durch die Drehung der Mantelhöhle über dem Kopf zu liegen kommt und die linke Begrenzung der Mantelhöhle repräsentiert; Siphon deutlich länger als entsprechender Gehäuseausguß erkennen läßt; Mantelrand mehr oder weniger vergrößert und oftmals pustulös oder papillös. Kopf schmal bis mäßig breit; Fühler meist lang und Augen auf basalen Verdickungen, einige Cystiscinae zeigen Schnauzenbildung durch röhrenförmiges Verwachsen der Fühler. Beim Kriechen exponierte Körperteile (Siphon, Fühler, Fuß, Mantel) sind teilweise kräftig gemustert.

**Mantelhöhlenorgane:** Kieme monoplectinat; mäßig lang und breit; spitz oder abgestutzt terminierend. Osphradium biplectinat; lang (etwa halbe Kiemenlänge), relativ breit, der Kieme mehr oder weniger anliegend, auf gleicher Höhe wie

diese oder etwas oberhalb terminierend. Hypobranchialdrüse großflächig ausgebildet; granulär-pustulös.

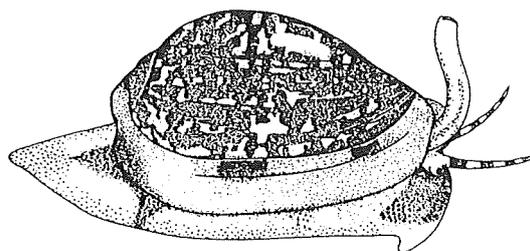


Abb. 122: Externe Morphologie einer kriechenden *Prunum*-Art (aus Covert & Covert, 1995). Der Mantel umrahmt die proximalen Gehäuseabschnitte; Propodium in laterale Lappen differenziert. Ohne Maßstab.

**Vorderer Nahrungstrakt:** Proboscis pleurembolisch, mäßig lang bis lang (siehe Anmerkung); Buccalmasse klein bis sehr klein oder fehlend; falls vorhanden, oftmals in einem akzessorischen buccalen Blindsack liegend, bei Cystiscinae mit abgesetztem Radulasack; ohne Kiefer. Primäre Speicheldrüsen unterschiedlich groß; paarig, traubig oder schlauchförmig; Gänge passieren den Nervenring außen. Akzessorische Speicheldrüsen in Einzahl oder fehlend; Leiblein-Ventil vorhanden

oder fehlend (insbesondere bei Marginellinen). Einige marginelline Arten (z.B. von *Hyalina*, *Prunum*, *Volvarina*) mit direkt hinter dem Nervenring liegender, großer ösophagealer Tasche. Ösophagusdrüse der Marginellinen sehr lang, ± schlauchförmig, teilweise terminal verdickt; bei Cystiscinen stark verkürzt.

Covert und Covert (1995) beschrieben die marginellide Proboscis als relativ kurz. Einige Autoren (Fretter, 1976; Graham, 1966; Marcus & Marcus, 1968) zeigten, daß diese wohl etwa die Gehäuselänge erreicht, und das kann im Vergleich zu anderen höheren Caenogastropoden keinesfalls als kurz bezeichnet werden.

Radulae (Abb.123) triserial, monoserial oder fehlend; gewöhnlich sehr klein; eher kurz bei Cystiscinae und eher lang bei Marginellinae. 3 Zähne pro Querreihe, mit einfachen, sichelförmigen

Außenzähnen und quincuspide Mittelzahn gibt es bei *Tateshia*. Eine triseriale Radula tritt auch bei *Plesiocystiscus* (Cystiscinae) auf: tricuspider, subquadratischer Mittelzahn und relativ breite, monocuspide Außenzähne; Typus ähnlich wie bei *Volutocorbis* (Volutidae; s.o.). Andere Cystiscinae zeigen gewöhnlich oligo- bis multicuspide Mittelzähne, mit meist stark konvexer Schneide und entsprechend konkaver Oberkante. Der quincuspide Mittelzahn von *Cystiscus angasi* (Abb. 123c) entspricht dem *Plesiocystiscus*-Typus und leitet über zu den marginellinen Zahnformen. Hier gibt es einerseits den Trend zu einem rudimentären Mittelzahn (*Hydroginella*) bzw. dessen Totalverlust, der z.B. bei *Dentimargo*, *Glabella*, *Hyalina* und *Marginella* auftritt und andererseits zu einer kammartigen Verbreiterung, z.B. bei *Prunum*, *Serrata* und *Volvarina*.

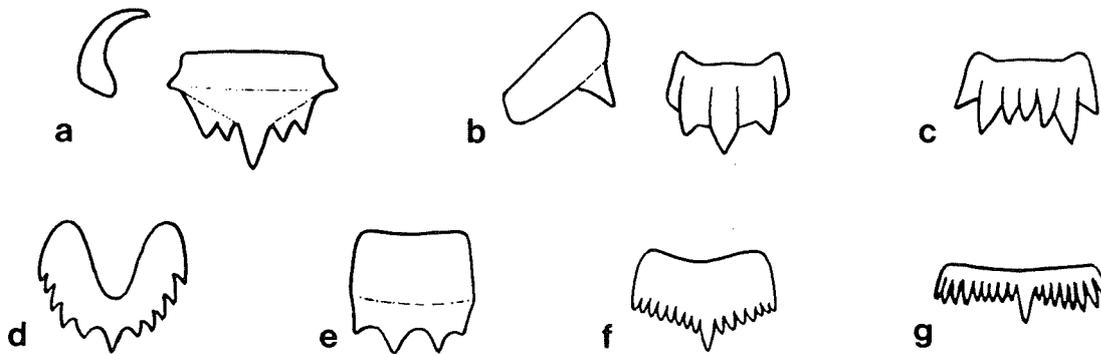


Abb.123: Radulahlreihen bzw. -zähne von a) *Tateshia yadai* (nach Kosuge, 1986); b) *Plesiocystiscus jewetti*; c) *Cystiscus angasi* (beide nach Covert & Covert, 1995); d) *Persicula persicula* (nach Thiele, 1929); e) *Hydroginella caledonica* (nach Bouchet, 1989b); f) *Austroginella muscaria* (nach Covert & Covert, 1995) und g) *Volvarina insulana* (nach Fernandes & Rolán, 1991). Ohne Maßstab.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; pallialer Ovidukt durch eine vergleichsweise große Albumendrüse charakterisiert, welche annähernd so groß bis etwas größer als die sich anterior anschließende Kapseldrüse ist; Receptaculum seminis unterschiedlich differenziert und verschieden gelegen. Bursa copulatrix als terminale blasige Aussackung, an deren Basis die Vagina liegt. Männlicher pallialer Gonodukt geschlossen; Penis sehr unterschiedlich lang und breit, meist lateral abgeflacht, teilweise spatelförmig, bei *Dentimargo cairoma* bilobate, terminale Papille kann vorhanden sein.

Nervensystem: "Les Marginelles ont un système nerveux presque aussi condensé que celui des Olives" (Bouvier, 1887). Die Pedalganglien der Marginelliden sind jedoch deutlich kleiner als die der Olividen (Abb. in Fretter, 1976).

### 3.11.8.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Die meisten Marginelliden produzieren ± kuppelförmige Eikapseln, die jeweils ein Ei und große Mengen extravitelline Nährflüssigkeit enthalten (Bouchet & Warén, 1985; D'Asaro, 1970b; 1986a; Fernandes & Rolán, 1991; Fretter, 1976; Gofas & Fernandes, 1988; Penchaszadeh & Rincon, 1996; Winner, 1985). Ausnahmen bilden *Austroginella tasmanica*, die sphärische Eikapseln sekretiert (Smith et al., 1989) und *Volvarina avena*, bei der sich etwa fünf Embryonen eine Kapsel teilen (Bandel, 1976d: *Hyalina arvena*).

Die Embryonen durchlaufen keine erkennbare intrakapsuläre Veligerphase und schlüpfen als kriechende Juvenile. Die Gehäuse erreichen bis zum Schlupfzeitpunkt 1.2 bis 1.7 Windungen mit apikalen Durchmesser von etwa 0.25 mm - z.B. *Margi-*

*nellopsis marondei* sp. nov. - bis 1.6 mm - z.B. *Prunum prunum* (Penchaszadeh & Rincon, 1996). Embryonalgehäuse sind  $\pm$  skulpturlos (siehe Anmerkung), können jedoch im terminalen Abschnitt bereits dem Teleoconch entsprechend farblich gemustert sein (Gofas & Fernandes, 1988).

Die Abgrenzung des Protoconches am Apex des Teleoconches ist aus zwei Gründen stark erschwert: Zum einen treten nur sehr selten signifikante skulpturelle Unterschiede auf und zum anderen überlagern häufig sekundäre Schalenauflagerungen den Apex.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Nicht nachgewiesen.

NEUBESCHREIBUNG eines Protoconches:

*Gibberula* sp. (Abb.T16/13,14): 1.3 skulpturlose Windungen mit einem maximalen apikalen Durchmesser von etwa 0.6 mm, davon die erste Windung 0.4 mm. Übergang zum Teleoconch durch kleinen Absatz der undifferenzierten Protoconch-Apertur und Einsetzen suturaler Schalenauflagerungen gekennzeichnet. Die Larve war **nicht**-planktotroph.

### 3.11.9. Mitridae SWAINSON, 1831

In den letzten Jahrzehnten wurde weitgehender Konsens erreicht, daß die Vexillinae THIELE, 1929, nicht als Teil der Mitriden anzusehen sind, sondern unter dem Namen Costellariidae (s.u.) eigenständigen Familienstatus haben sollen. Quinn (1989) basierte auf der mitriförmigen Gattung *Pleioptygma* eine neue Familie Pleioptygmatidae. Die von ihm angeführten autapomorphen Merkmale treten entweder auch bei den Mitrinae auf (Proboscis nicht mit Kopf verbunden) oder lassen sich zwanglos von den entsprechenden Charakteren der Mitrinae ableiten (Radula, Lage der Buccalmasse), so daß *Pleioptygma* hier vorläufig zu dieser Unterfamilie gestellt wird.

#### 3.11.9.1. Verbreitung und Ökologie

Mitriden sind in allen warmen und temperierten Meeren bis etwa an die 40. Breitengrade heran zu finden (u.v.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Bosch et al., 1995; Cernohorsky, 1965, 1976a, 1991; Cosel, 1982; Habe, 1968; Hinton, 1972; Keen, 1971; Powell, 1979; Rios, 1985; Springsteen & Leobrera, 1986; Steyn & Lussi, 1998; Wells et al., 1990; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). Der Verbreitungsschwerpunkt liegt in den Tropen, insbesondere im Indo-Westpazifik. Aus borealen oder polaren Gewässern gibt

es keine Nachweise. Innerhalb der genannten Breiten sind auch die entlegensten Archipele erreicht worden (siehe z.B. Kay, 1979; Maes, 1967). Die Verbreitung der Mitrinae bzw. sogar die von *Mitra*, deckt sich weitgehend mit jener der Familie; Imbricariinae sind bis auf wenige Ausnahmen und die monogenerischen Cyldromitrinae komplett auf den Indo-Westpazifik beschränkt.

Die bathymetrische Verbreitung fokussiert Litoral und Sublitoral. Nur wenige Arten sind aus dem Bathyal bekannt, mit der maximal nachgewiesenen Tiefe von etwa 1650 m für die mitrine Art *Charitodoron thalia* (Cernohorsky, 1976: "From 131 to 900 fathoms").

Die meisten Mitrinae präferieren felsige Bereiche und Korallenriffe oder den entsprechend anfallenden Erosionsschutt (u.a. Cernohorsky, 1965, 1976a, 1991; Kay, 1979; Maes, 1967; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). Eine Minderheit lebt auf oder in Weichsubstraten, unter ihnen die größte Mitride *Mitra mitra* (Typusart der Gattung). Die Mehrheit der Imbricariinae bevorzugt sandige Habitate. Die einzige cyldromitrine Gattung *Pterygia* hat sich auf Weichsubstrate spezialisiert.

Mitriden sind carnivor, Räuber oder Aasfresser. Viele Arten sind vermivor und scheinen Sipunculiden zu präferieren (u.a. Fukuyama & Nybakken, 1983; Kohn, 1970; Taylor, 1984a). Ausgestoßenes Sekret der Speicheldrüsen paralyisiert die Opfer, bevor sie gefressen werden. Das weitere Beutespektrum der Mitriden umfaßt wahrscheinlich andere Mollusken (Ponder, 1972a; Taylor, 1975 in Kay, 1979) und Crustaceen (Wilson, 1994). Aus diesen beiden Gruppen rekrutiert sich auch ein Teil der Freßfeinde; u.a. werden Mitriden von muriciden und naticiden Gastropoden angebohrt (eigene Beobachtungen). Insbesondere Arten der offenen Sandflächen haben sich mit teilweise extrem dicken Schalen (z.B. *Mitra mitra*) an entsprechend erhöhten Räuberdruck angepaßt.

#### 3.11.9.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Ei- bis olivenförmig und flach- bis hochkonisch oder spindelförmig; Siphonalausguß stets relativ kurz; Columella mit charakteristischen Falten, die lediglich bei der bathyalen Gattung *Charitodoron* fehlen (Abb.124) (Literatur: siehe Verbreitung). Affinitäten bestehen zu manchen Columbellen, die jedoch keine echten Columellarfalten ausbilden; zu Olividen, die durch ihre rinnenartigen Suturen unterschieden sind (s.o.); sowie zu Volutiden (s.o.), Cancellariiden und insbesondere Costellariiden (s.u.), welche mit Merkmalen der Teleoconche allein nicht immer von Mitriden abzugrenzen sind.

Gehäusehöhen der Mitrinae liegen zwischen etwa 1 cm - z.B. *Mitra typha* (in Cernohorsky, 1976) - und 18 cm: *Mitra mitra* (in Wilson, 1994), die der meisten Arten zwischen 3 und 5 cm. Gehäusehöhenpannbreite der Imbricariinae: 1-7 cm; und der Cylindromitrinae: 2-6 cm. Vorherrschende Skulptur sind Spirallirae, die zumindest auf den frühen Teleoconch-Windungen erscheinen

(d.h., daß es keine komplett glatten Gehäuse gibt) und nicht selten zu mehr oder weniger kräftigen Kielen verstärkt sein können. Axialrippen treten nur vereinzelt auf, und die entsprechenden Gehäuse sind von ihren costellariiden Pendants nicht signifikant zu unterscheiden. Die Schalen sind relativ dünn bis sehr dick und zeigen oftmals mehr oder weniger komplexe Farbmuster.

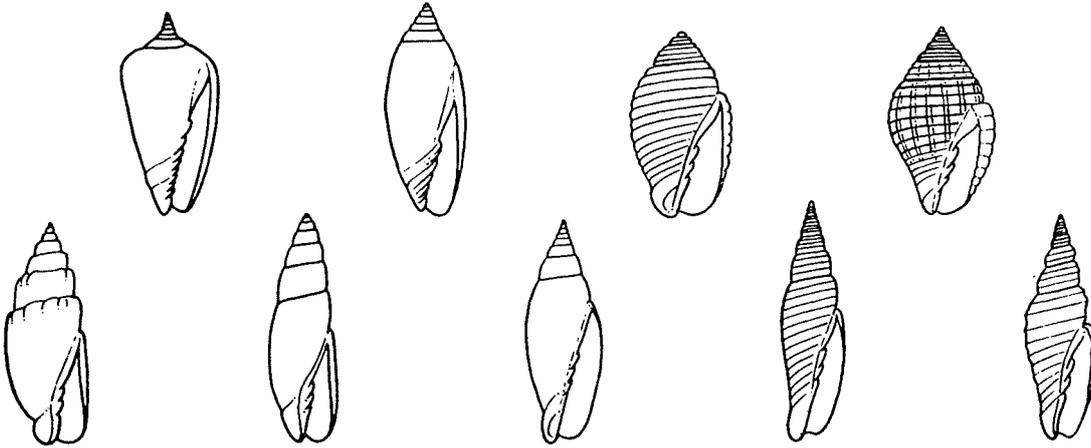


Abb. 124: Gehäusetypen rezenter Mitridae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß mäßig groß bis groß; Propodium entwickelt, jedoch meist nur mäßig groß; Metapodium ohne Operculum. Mantelhöhle mäßig tief bis tief; Mantel vergleichsweise dünn, mehr oder weniger transparent; antero-sinistral zu ziemlich kurzem bis langem (grabende Arten) Siphon ausgeformt. Kopf relativ klein bis mäßig groß; ohne Schnauze; kurze Fühler, deren Basen aneinander oder etwas auseinander liegen; Augen sitzen an basalen Verdickungen. Beim

Kriechen exponierte Körperteile ohne auffällige Musterung.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat; mäßig lang und mäßig breit. Osphradium bipectinat, relativ groß; annähernd so breit wie die Kieme und  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  deren Länge. Hypobranchialdrüse dick und faltig; produziert schwärzliches Sekret (Ponder, 1972a; Quinn, 1989; eigene Beobachtungen).

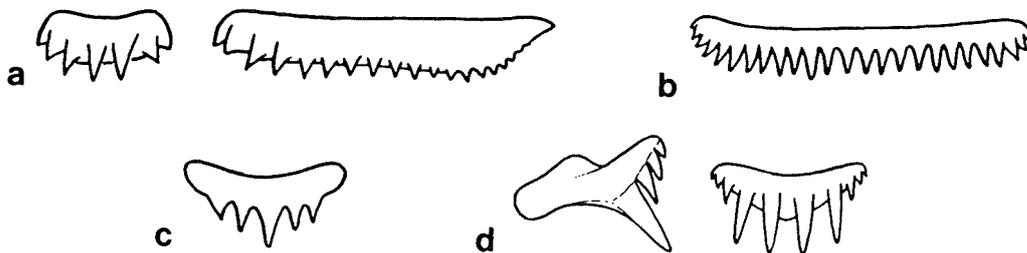


Abb. 125: Radulahlalbreihen bzw. -zähne von a) *Mitra mitra* (original); b) Zentralzahn von *Pleioptygma helenae* (nach Quinn, 1989; Außenzähne dort nicht komplett abgebildet, jedoch ähnlich wie bei *M. mitra*); c) *Pterygia crenulata* (nach Thiele, 1929) und d) *Scabricola fissurata* (nach Cernohorsky, 1966b). Ohne Maßstab. Vergleiche Tafelabbildungen.

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch; mäßig lang bis lang bei den Imbricariinae, lang bis sehr lang bei Mitrinae und Cylindromitrinae; oberhalb der Buccalmasse mehr oder weniger lange Epiproboscis; Buccalmasse sehr groß bei Mitrinae und Imbricariinae, relativ klein

bei Cylindromitrinae (nur hier Radula uniserial); ohne Kiefer. Primäre Speicheldrüsen mäßig groß, paarig, eng aneinanderliegend (teilweise fusioniert), von schwammiger Konsistenz. Akzessorische Speicheldrüsen, Leiblein-Ventil und Ösophagusdrüse nicht nachgewiesen; (u.a. Ponder, 1972a; Quinn,

1989; Risbec, 1955; Thiele, 1929; Vayssière, 1901; eigene Beobachtungen).

Mitride Radulae (Abb.125) sind relativ häufig dokumentiert worden (u.a. Bandel, 1977, 1984; Barnard, 1958; Cernohorsky, 1965, 1966b, 1976a, 1991; Kay, 1979; Maes, 1967; Peile, 1922, 1936; Ponder, 1972a; Thiele, 1929). Es lassen sich 4 Radulotypen abstrahieren:

**Typus I** - triserial; mit mäßig breiten, hakenförmigen, oligocuspiden (etwa 3-11 Dentikel) Mittelzähnen und breiten bis extrem breiten, mehr oder weniger kammförmigen Außenzähnen - Mitrinae außer *Pleioptygma*; **Typus II** - triserial; mit Außenzähnen wie bei Typus I, Mittelzahn den Außenzähnen entsprechend und ebenfalls breit kammförmig - *Pleioptygma*; **Typus III** - triserial; Außenzähne mono- bis multicupid, davon ein Dentikel deutlich dominierend; Mittelzahn ähnlich wie bei Typus I oder mit zwei stark dominierenden Dentikeln im medianen Bereich - Imbricariinae (z.B. *Cancilla filaris* vermittelt zu Typus I); **Typus IV** - uniserial; Mittelzahn breit und oligocupid (etwa 5-9 Dentikel) - Cylindromitrinae.

**Genitaltrakt:** Geschlechter getrennt; pallialer Ovidukt mehr oder weniger wurstförmig, mit posteriorer Albumendrüse, die etwa die Hälfte bis ein Drittel so groß ist wie die Kapseldrüse;

anteroterminal liegt die einfache Aussackung der Bursa copulatrix. Männlicher pallialer Gonodukt bis auf einen prostatalen Schlitz komplett geschlossen; Prostata als drüsige Verdickung des posterioren Abschnitts; Penis einfach finger- bis dick tentakelförmig (Cernohorsky, 1966b; Ponder, 1972a; eigene Beobachtungen).

**Nervensystem:** Ponder (1972a) skizzierte die zentralen Ganglien von *Mitra paupercula* (Abb.135 in 3.11.11.): Große Pedalganglien direkt an Cerebralganglien liegend, lediglich durch Einschnürungen abgesetzt; Pleuralganglien vergleichsweise klein, teilweise mit Cerebralganglien fusioniert; Subintestinalganglion zwischen Pleuralganglien gerückt; Supraintestinalganglion nur mit sehr kurzem, dickem Konnektiv vom rechten Pleuralganglion getrennt. Die allgemeinen Anmerkungen von Bouvier (1887: *Mitra episcopalis*) stimmen hiermit überein. Er schrieb u.a., daß das Supraintestinalganglion von *Mitra mitra* durch eine Einschnürung vom rechten Pleuralganglion abgesetzt ist ("... est très nettement séparé par un étranglement ...") und sah insgesamt Affinitäten sowohl zu Olividen als auch Harpiden und Fascioliariinen (Buccinidae).

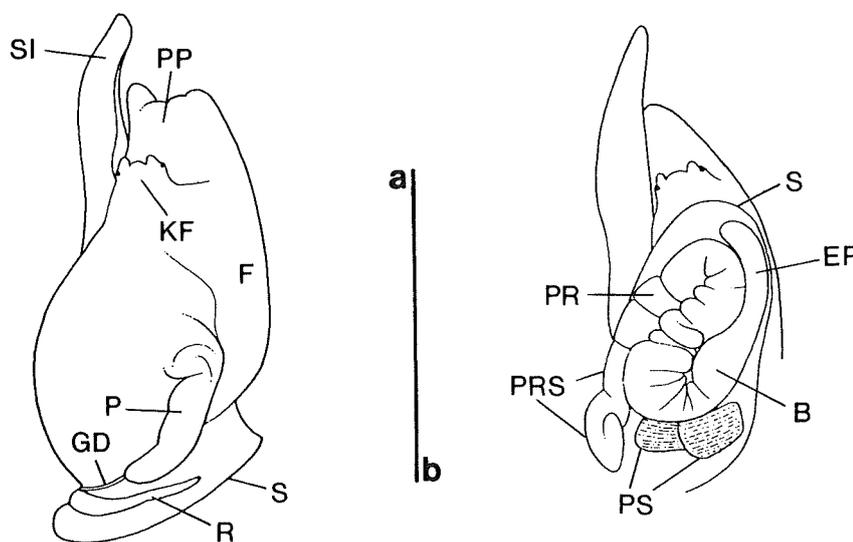


Abb.126: Anatomische Skizzen von *Mitra mitra*; a) rechtsseitige Übersicht bei geöffneter Mantelhöhle und b) Vorderkörper in Aufsicht; Leibeshöhle geöffnet, um die Lage der Proboscis zu zeigen. Maßstabslinie  $\cong$  3 cm.

**NEUBESCHREIBUNG** zweier Anatomien sowie Radulae mit anatomischen Anmerkungen:

*Mitra mitra* (Abb.126) - Kurznotiz: Gehäusehöhe etwa 13 cm, Visceralmasse nicht fixiert; Fuß groß, mit gut entwickeltem, relativ großem Propodium; Metapodium ohne Operculum. Kopf mäßig groß, deutlich abgesetzt; mit kurzen, außen ansetzenden

Tentakeln, auf deren basalen Verdickungen die Augen liegen. Mantelhöhle relativ lang; mit typisch monopectinater Kieme und bipectinatem Osphradium, welches im Verhältnis zur Kieme groß ist; beide Organe relativ weit entfernt vom Mantelrand liegend; Hypobranchialdrüse mit schwarzem Sekret, welches während der Fixierung das ursprünglich weiße Tier schwärzlich eingefärbt hat. Mantel

sehr dünn und transparent, jedoch anterosinistral zu einem muskulösen, langen Siphon ausgezogen. Männlicher pallialer Gonodukt mit posteriorer prostatischer Verdickung; verläuft als geschlossener Gang zur Penisspitze; Penis mäßig groß, fingerförmig, entspringt in deutlichem Abstand zur rechten Fühlerbasis. Proboscis etwa von Länge des Gehäuses (Beobachtung am lebenden Tier); liegt retrahiert in S-förmiger Schlaufe und füllt den größten Teil der Leibeshöhle aus; nur der posteriore Abschnitt in einem bindegewebigem Sack, sonst freiliegend; oberhalb einer sehr großen Buccalmasse erstreckt sich eine lange Epiproboscis; ein

Paar aneinanderliegende, subquadratische, schwammige, primäre Speicheldrüsen.

Radula triserial (Abb.125a); relativ kurz (5.5 mm) und breit (1.7 mm); aus ungefähr 75 Querreihen zusammengesetzt. Außenzähne ± kammartig, etwa 0.7 mm breit; Schneide etwas konvex und zu 18-20 Dentikeln differenziert, die innen kräftig sind und nach außen hin zunehmend schwächer werden. Mittelzahn subquadratisch, mit leicht konkaver Oberkante und entsprechend konvexer Schneide; etwa gleiche Höhe wie Außenzähne, jedoch deutlich schmaler (0.3 mm breit); Schneide zu 7 kräftigen Dentikeln ausgezogen.

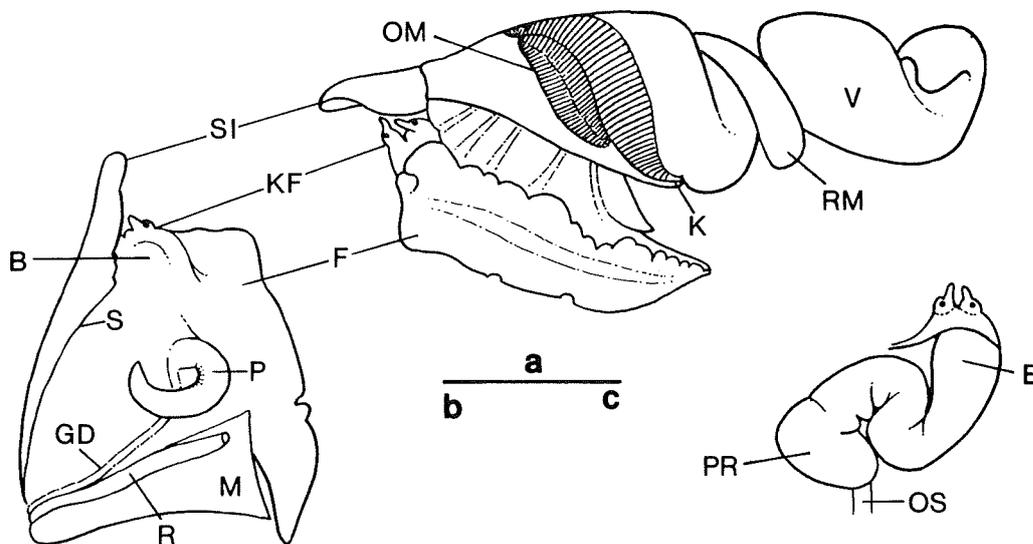


Abb.127: Anatomische Skizzen von *Cancilla filaris*; a) linksseitige Übersicht, Kieme und Osphradium durchscheinend; b) rechtsseitige Ansicht des Vorderkörpers bei geöffneter Mantelhöhle und c) Lage der Proboscis in der Leibeshöhle. Maßstablinie  $\cong$  5 mm.

*Cancilla filaris* (Abb.127) - Kurznotiz: Gehäusehöhe etwa 19 mm; Fuß nur mäßig groß, mit gut entwickeltem, jedoch vergleichsweise kleinem Propodium; Metapodium ohne Operculum. Kopf relativ klein, kaum abgesetzt; mit kurzen Tentakeln, auf deren basalen Verdickungen die Augen liegen. Mantelhöhle mäßig lang; mit typisch monopectinater Kieme und bipectinatem Osphradium, welches etwa die Hälfte der Kiemenlänge einnimmt, der Kieme eng anliegt und etwas unterhalb dieser terminiert; beide Organe enden relativ weit vom Mantelrand; Hypobranchialdrüse ohne schwarzes Sekret (siehe *Mitra mitra*). Mantel sehr dünn, so daß Kieme und Osphradium durchscheinend; anterosinistral zu einem muskulösen, jedoch vergleichsweise kurzen Siphon ausgezogen. Männlicher pallialer Gonodukt mit posteriorer prostatischer Verdickung; verläuft als geschlossener Gang zur Penisspitze; Penis mäßig groß, dick tentakelförmig, entspringt in deutlichem Abstand zur rechten Fühlerbasis.

Proboscis relativ lang; liegt retrahiert in S-förmiger Schlaufe und füllt den größten Teil der Leibeshöhle aus; nur der posteriore Abschnitt in einem bindegewebigem Sack, sonst freiliegend; die Proboscisspitze liegt am Kopfbereich, die sehr große Buccalmasse beult die Leibeshöhlenwand von außen sichtbar aus; Epiproboscis nicht nachgewiesen. Im Nahrungstrakt wurden Reste von Nematoden oder Sipunculiden gefunden. Die Radula wurde nicht untersucht (Abb. in Chernohorsky, 1966b: 113).

*Mitra cardinalis* (Abb.128 und T6/6-8), Radula (und Anmerkungen): Triserial; relativ kurz (3.9 mm) und breit (1.1 mm); aus ungefähr 80 Querreihen zusammengesetzt (extrahiert aus Individuum mit 6 cm Gehäusehöhe). Außenzähne ± kammartig, etwa 0.47 mm breit; Schneide etwas konvex und zu 14-16 (linke Außenzähne) bzw. 17-19 Dentikeln (rechte Außenzähne) differenziert, von denen die

jeweils marginalen 3-5 deutlich schwächer sind als die restlichen. Mittelzahn subquadratisch; etwa gleiche Höhe wie Außenzähne, jedoch deutlich schmaler (0.16 mm breit); Schneide zu 8 Dentikeln ausgezogen, von denen die marginalen etwas weniger kräftig sind.

Der Weichkörper zeigt weitgehende Übereinstimmung mit dem von *Mitra mitra*. Auffällige Unterschiede sind, daß die Buccalmasse größer und die Epiproboscis kaum ausgeprägt ist. Im retrahierten Zustand liegt die Proboscisspitze weit entfernt vom Kopf an der rechten Leibeshöhlenwand.

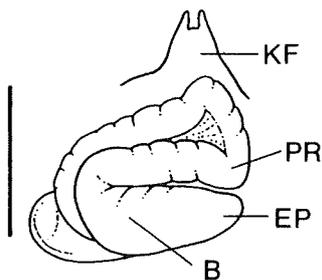


Abb.128: Anatomische Skizze von *Mitra cardinalis*: Lage der Proboscis in der Leibeshöhle. Maßstablinie  $\cong$  1 cm.

*Imbricaria olivaeformis* (Abb.129 und T6/9), Radula (und Anmerkungen): Triserial; relativ kurz (1.2 mm) und breit (0.2 mm); aus ungefähr 50 Querreihen zusammengesetzt (extrahiert aus Individuum mit 13 mm Gehäusehöhe). Außenzähne spangen- bis machetenförmig, etwa 80  $\mu$ m breit; innen mit einem gebogenen Hauptdentikel und deutlich kleinerem Nebendentikel. Mittelzahn subquadratisch, etwa 40  $\mu$ m breit; 4-6 Dentikel: 2 spitze Hauptdentikel links und rechts der Medianlinie; 2 gut entwickelte, nach außen anschließende Nebendentikel; 0-2 kaum ausgeprägte, annähernd marginal liegende Nebendentikel.

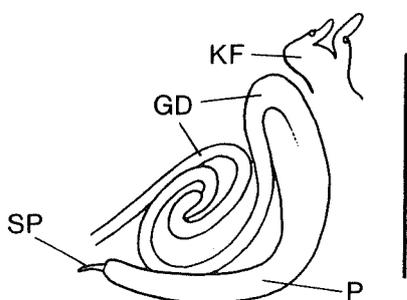


Abb.129: Anatomische Skizze von *Imbricaria olivaeformis*; anteriorer männlicher Gonodukt - schlaufiger Abschnitt des Samenleiters liegt in der Leibeshöhle. Maßstablinie  $\cong$  3 mm.

Der männliche Gonodukt weicht von den bisher beschriebenen deutlich ab: Samengang in der Lei-

beshöhle verlaufend, mit schlaufig eingerolltem Abschnitt, welcher der Vesica seminalis entsprechen könnte; Penis relativ lang, schlauchförmig, mit tentakelförmiger kleiner Spitze.

*Imbricaria conularis* (Abb.T6/10-12), Radula: Triserial; relativ kurz (1.5 mm) und breit (0.35 mm im mittleren Abschnitt); aus ungefähr 35 Querreihen zusammengesetzt (extrahiert aus Individuum mit 18 mm Gehäusehöhe). Außenzähne funktionell zweigeteilt (etwa 0.14 mm breit); mit hakenförmigem, äußerem Hauptabschnitt, welcher mit etwa 10 nach außen zunehmend schwächer werdenden Dentikeln besetzt ist und einem Innenabschnitt, der durch einen stark dominanten, kräftigen Hauptdentikel und zwei zum Zentralzahn weisende Nebendentikel gekennzeichnet ist. Mittelzahn etwa 65-70  $\mu$ m breit; mit konvexer Oberkante; 5 Dentikel: 2 spitze Hauptdentikel links und rechts der Medianlinie, dazwischengeschaltet ein dünner langer Nebendentikel; außen jeweils ein kürzerer Nebendentikel.

### 3.11.9.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Entsprechende Dokumentationen (u.a. in Cernohorsky, 1976; D'Asaro, 1970b; Kay, 1979; Ostergaard, 1950) implizieren, daß sich nur ein prinzipieller Eikapsel-Typus abstrahieren läßt. Mitride Eikapseln sind mehr oder weniger abgeflacht olivenförmig, mit apikaler Schlupfapertur; basal kaum oder deutlich (jedoch kurz) gestielt an Hartsubstrat befestigt. Die Kapseln enthalten durchschnittlich jeweils etwa 100-1000 Eier (D'Asaro, 1970b; Kellogg & Lindberg, 1976; Ostergaard, 1950), die sich in den beschriebenen Fällen sämtlich entwickelten und als bilobate Veliger schlüpfen. Die Zahl der Eikapseln pro Gelege liegen zwischen etwa zwischen 15 und 170, so daß bis zu 160000 planktotrophe Larven (z.B. bei *Mitra idae*) im Rahmen eines Laichvorganges produziert werden können (Kellogg & Lindberg, 1976). Eine Entwicklung zu nicht-planktotropen Schlüpflingen wurde nicht beobachtet, doch entsprechende Protoconche belegen, daß es sie bei den Mitriden gibt.

Embryonalgehäuse planktotropher Veliger bestehen aus einer Windung, die in den wenigen bekannten Fällen 0.15-0.26 mm durchmißt (Bandel et al., 1997; Ostergaard, 1950; eigene Beobachtungen) und mit mehr oder weniger geordneten Tuberkelreihen besetzt oder weitgehend glatt ist. Cernohorsky (1976a: 274) skizzierte einige Protoconche, die auf nicht-planktotrophe Frühontogenese hindeuten, jedoch ohne Maßstab abgebildet wurden. Barnard (1958: *Mitra bathybius*) gab für die zwei

glatten Protoconchwindungen von *Charitodoron thalia* einen Durchmesser von 1.5 mm an. Ein entsprechendes, jedoch deutlich kleineres Embryonalgehäuse wird hier für *Mitra* cf. *tabanula* beschrieben und dokumentiert (s.u.).

**Planktotrophe Larvalentwicklung:** Die bilobaten Schlüpflinge tragen Operculi (Ostergaard, 1950) und entwickeln während der planktotrophen Phase ein quadrilobates Velum (Taylor, 1975 in Kay, 1979). Die Veliger fügen der Embryonalwindung etwa 2.5 bis 4 Larvalwindungen hinzu, die apikale Durchmesser von etwa 0.5-0.7 mm erzeugen (Bandel et al., 1997; Barnard, 1958; Cernohorsky, 1976; Taylor, 1975 in Kay, 1979; eigene Beobachtungen). Die Larvalgehäuse sind etwa um das 1.5-2fache höher als ihr Durchmesser. Die Skulpturierung ist unauffällig und beschränkt sich in der Regel auf eine feine suturale Leiste und winzige Tuberkel, welche zu Spirallirae angeordnet sein können (Abb.T17/1). Die Columella zeigt charakteristische Falten, die meist kräftig ausgeprägt sind. Die aperturale Außenlippe ist zur Sinusigera geformt.

Obwohl nur mäßig viele Protoconche bekannt sind, ergibt sich zumindest tendenziell eine deutliche Mehrheit für eine planktotrophe Entwicklung in der Frühontogenese der Mitridae.

NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

? *Cancilla* sp. (Abb.T16/19): Es liegt lediglich das Gehäuse einer **planktotrophen** Larve vor, welches aus 4.7-4.8 Windungen mit einem Durchmesser von 0.58 mm besteht. Höhe etwa 1.05 mm. Die erste Windung entspricht dem Embryonalgehäuse, durchmisst 0.15 mm und ist mit etwas ungeordneten Tuberkelreihen skulpturiert. Transition von Embryonalschale zu Larvalwindungen durch Absatz, Größenreduzierung der Tuberkel, Einsetzen einer suturalen Leiste und sinusförmiger Anwachsstreifung gekennzeichnet; Sinusigera-Apertur, Schalenrand der Buchten nach außen gebogen; Columella mit drei schwach ausgeprägten Falten.

*Mitra* cf. *tabanula* (Abb.T16/17,18): 1.9 skulpturlose Windungen mit einem Durchmesser von 0.55 mm, davon die erste Windung 0.5 mm. Höhe etwa 0.7 mm. Protoconch-Apertur etwas geschwungen und abrupt von der Skulptur des Teleoconches abgesetzt. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

*Mitra* cf. *turgida* (Abb.T16/15,16): 3.7-3.8 weitgehend glatte Windungen mit einem apikalen Durchmesser von etwa 0.58 mm, davon die erste Windung 0.26 mm (entspricht dem Embryonalgehäuse). Höhe ungefähr 0.85 mm. Sämtliche

Windungen locker mit winzigen Tuberkeln besetzt; Transition von Embryonalschale zu Larvalwindungen durch Einsetzen einer sehr feinen suturalen Leiste und zunehmend sinusförmige Anwachsstreifung gekennzeichnet. Protoconch-Apertur weitgehend von Teleoconchwindung überdeckt; sinusförmiger Verlauf der Anwachslien vorhergehender Larvalwindungen macht wahrscheinlich, daß auch terminal eine Sinusigera ausgebildet ist. Die Larve war **planktotroph**.

### 3.11.10. Volutomitridae GRAY, 1854

Der Name impliziert bereits, daß Arten dieses Verwandtschaftskreises Affinitäten sowohl zu Volutiden als auch zu Mitriden zeigen. Sie wurden als Volutomitrinae, je nach Autor, unter der einen oder der anderen der beiden Familien systematisiert. Da bisher keine entsprechenden Synapomorphien formuliert worden sind und Verwandtschaftshypothesen lediglich auf plesiomorphen Merkmalen beruhen, erhöhte Cernohorsky (1970) das taxonomische Niveau, was für die Klärung der Phylogenie allerdings ohne Bedeutung ist.

#### 3.11.10.1. Verbreitung und Ökologie

Volutomitriden sind weltweit im marinen Milieu aufgegriffen worden (u.a. Arnaud & van Mol, 1979; Bayer, 1971; Bouchet & Warén, 1985; Cernohorsky, 1970; Dell, 1990; Habe, 1968; Powell, 1979; Steyn & Lussi, 1998; Strebel, 1908; Thiele, 1929; Wilson, 1994), wobei insbesondere *Microvoluta* und *Volutomitra* die weite Verbreitung der Familie bedingen, während *Peculator* und *Waimatea* auf die südaustralischen und neuseeländischen Gewässer beschränkt sind. Hier hat zwar auch *Microvoluta* ihren Verbreitungsschwerpunkt, ist jedoch auch vor Südafrika sowie im Golf von Mexiko nachgewiesen worden (siehe Anmerkung). *Volutomitra* ist zirkumantarktisch (einschließlich Neuseeland und der Kerguelen), sowie im tropischen West-Atlantik, im Nord-Atlantik und im nördlichen Pazifik gedredged worden.

Volutomitriden sind typische Bewohner des Sublitorals und Bathyals. Die bathymetrische Toleranz ist gewöhnlich beträchtlich. So wurde z.B. *Volutomitra curta* aus etwa 60-2300 m nachgewiesen (Dell, 1990). Diese Art repräsentiert gleichzeitig die größte dokumentierte Tiefe. In der Regel erscheinen nur Individuen der polaren Meere im flacheren Sublitoral. Einzige Ausnahme bildet *Waimatea obscura*, die auch im felsigen Intertidal anzutreffen ist (Wilson, 1994). Die anderen Volutomitriden scheinen Weichsubstrate zu präferieren.

Das Nahrungsspektrum ist weitgehend unbekannt. Ponder (1972a) fand im Rektum von *Micro-*

*voluta marginata* Diatomeen und anorganische Partikel, so daß diese Art wahrscheinlich Detritus frißt.

Die mehr oder weniger disjunkten Verbreitungen von *Microvoluta* und *Volutomitra* beruhen wahrscheinlich darauf, daß einerseits das Bathyal nur sehr lückenhaft bekannt ist und andererseits Individuen wohl nicht immer exakt zugeordnet werden, da ohne die Kenntnis der Radula eine korrekte Systematisierung in der Regel nicht möglich ist. Bouchet und Warén (1985) beschrieben allein auf Basis des Teleoconches eine neue *Microvoluta*-Art, welche die erste aus dem Nordost-Atlantik wäre. Selbst die Radula hilft nicht immer weiter, da analoge Merkmale auch bei den Haliinae (= Scaphellinae) auftreten. Möglicherweise repräsentiert auch *Plicoliva* eine Volutomitride (Bouchet, 1990a: Volutidae, Plicolivinae), deren Radula allerdings etwas abweicht.

### 3.11.10.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Mitriform bis volutiform (Abb.130); Apertur mit charakteristischen Columellarfalten; Gewinde gewöhnlich ungeschultert und deutlich erhoben, meist etwa so hoch wie die Apertur; anteriorer Siphonalausguß in der Regel kurz; Schalenskulptur aus Spirallirae, die von mehr oder weniger kräftigen Axialrippen gekreuzt werden können, wobei teilweise knotige Elemente entstehen; ein ausgeprägtes Farbmuster nur bei *Waimatea obscura*.

Gehäusehöhen: *Volutomitra*: etwa 2-4 cm; *Microvoluta* und *Peculator*: etwa 0.5-1.5 cm; *Waimatea*: etwa 2 cm.

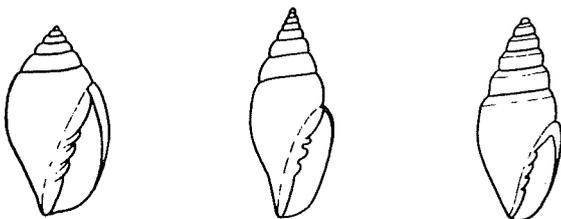


Abb.130: Gehäusetypen rezenter Volutomitridae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß mäßig bis ziemlich groß (etwa Gehäuselänge); mit deutlich ausgebildetem Propodium, das kurze laterale Lappen zeigen kann; Metapodium mit rudimentärem oder ohne Operculum. Kopf mäßig breit; mit lateral ansitzenden, relativ kurzen Tentakeln, auf deren basalen Verdickungen die Augen liegen. Siphon vergleichsweise kurz; auffällige Musterung der beim Kriechen exponierten Körperteile nicht dokumentiert.

Mantelhöhlenorgane: Nicht abgebildet; Ponder (1972a) sah keine nennenswerten Un-

terschiede zu den von ihm untersuchten Mitriden (s.o.) und Costellariiden (s.u.).

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch, relativ kurz bis mäßig lang (siehe Anmerkung); Buccalmasse vergleichsweise klein, ohne Kiefer. Ein Paar mäßig große, traubige, primäre Speicheldrüsen; akzessorische Speicheldrüsen in Einzahl und dann mehr oder weniger rudimentär, oder fehlend; sämtliche Speicheldrüsen liegen oberhalb des Nervenringes; Leiblein-Ventil ziemlich groß; Ösophagusdrüse klein bis mäßig groß, sack- bis schlauchförmig; (Arnaud & van Mol, 1989; Ponder, 1972a, 1973a).

Ponder (1972a) beschrieb die Proboscis von *Peculator hedleyi* und *Microvoluta marginata* als "moderately long", in seiner tabellarischen Übersicht zur Merkmalsabgrenzung der Volutomitridae von den Mitridae und Costellariidae jedoch als "short". Arnaud und van Mol (1989) bezeichneten die Proboscis zweier *Volutomitra*-Arten als "relatively long". Die oben gewählte Bezeichnung basiert auf den entsprechenden anatomischen Skizzen, im Kontext der Anatomie der gesamten "höheren" Caenogastropoda.

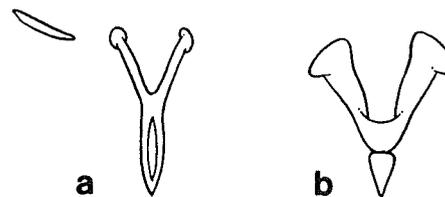


Abb.131: Radulahlalbreihen bzw. -zähne von a) *Volutomitra fragillima* (nach Arnaud & van Mol, 1989) und b) *V. persephone* (nach Bayer, 1971). Ohne Maßstab.

Radulae (Abb.131) lassen sich in einen tri- und einen monoserialen Typus klassifizieren. Beide Typen haben einen mehr oder weniger gabelbein-förmigen Zentralzahn gemeinsam, dessen Schneidenspitze oftmals der eines Speeres ähnelt (Arnaud & van Mol, 1989; Bayer, 1971; Bouchet, 1990a; Bouchet & Warén, 1985; Hain, 1989; Ponder, 1972a; Thiele, 1929). Außenzähne - falls vorhanden - sind einfach klingenförmig und mehr oder weniger rudimentär.

Genitaltrakt: Gonochoristisch; pallialer Ovidukt kompakt wurstförmig; Albumendrüse etwa so groß wie Kapseldrüse; Bursa copulatrix weitgehend integriert (Ponder, 1972a). Männlicher pallialer Gonodukt größtenteils als offene Rinne verlaufend, posterior öffnet ein kurzer Gang zur Mantelhöhle; nach anterior laufende Samenrinne mit prostatem Gewebe umkleidet; Samenrinne verläuft bis zur Spitze des mäßig langen, dick tentakelförmigen Penis (Ponder, 1972a).

Nervensystem: Nur für *Peculator hedleyi* skizziert (Ponder, 1972a; Abb.132). Zentrale Gang-

lien stark konzentriert; Cerebralganglien miteinander als auch mit den Pleural- und Pedalganglien randlich verschmolzen bzw. Kommissuren nicht sichtbar; Subintestinalganglion in den Nervenring eingerückt, mit kurzen Konnektiven zu Pleuralganglien; Supraintestinalganglion mit kurzem Konnektiv vom rechten Pleuralganglion abgesetzt.

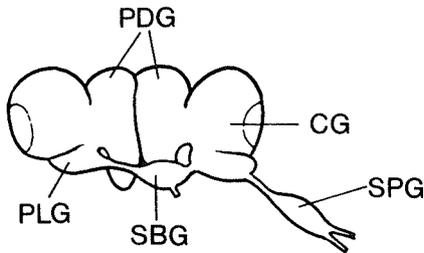


Abb.132: Zentralnervensystem von *Peculator hedleyi* (nach Ponder, 1972a). Ohne Maßstab.

### 3.11.10.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Eikapseln unbekannt. Protoconche wurden gewöhnlich mit 1,5-2 Windungen angegeben (u.a. in Wilson, 1994), welche keine Skulptur zeigten. Cernohorsky (1975: *Microvoluta garrardi*) und Strebel (1908: *Paradmete curta*) skizzierten Protoconche mit annähernd 3 Windungen, deren apikale Durchmesser etwa 1 mm betragen (extrapoliert anhand der Größenangaben zum Teleoconch). Die bekannten Protoconch-Daten geben keine Hinweise, daß eine planktotrophe Phase durchlaufen werden könnte.

Planktotrophe Larvalentwicklung: Nicht nachgewiesen.

### 3.11.11. Costellariidae MACDONALD, 1860

#### 3.11.11.1. Verbreitung und Ökologie

Costellariiden sind in allen tropischen und subtropischen marinen Bereichen signifikantes Element der Malakofauna (u.v.a. Abbott, 1974; Abbott & Dance, 1982; Barnard, 1958; Bosch et al., 1995; Cernohorsky, 1965, 1978, 1980; Habe, 1968; Hinton, 1972; Keen, 1971; Springsteen & Leobrera, 1986; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen). Der Artenreichtum nimmt in den gemäßigten Breiten stark ab. Jenseits der 40. Breitengrade sind lediglich in neuseeländischen Gewässern einige Arten der Gattung *Austromitra* anzutreffen (Powell, 1979). Aus subpolaren oder gar polaren Meeren sind keine Costellariiden bekannt geworden. Eine biogeographische Skizze auf Ebene der Gattungen zeigt folgendes Verbreitungsmuster (in

den genannten Breiten): *Austromitra*: gemäßigte Breiten der südlichen Hemisphäre, außer Südamerika; *Costellaria*: Indo-Westpazifik, West-Atlantik und zumindest eine Art - *C. ebenus* - im Mittelmeer und Ost-Atlantik; *Pusia*: annähernd kosmopolitisch verbreitet, fehlt jedoch im Ost-Pazifik; *Thala*: gesamter Indo-Pazifik und West-Atlantik - anscheinend einzige costellariide Gattung im Ost-Pazifik; *Vexillum*: Indo-Westpazifik. Auffallend ist die Artenarmut im Ost-Atlantik (siehe z.B. Cosel, 1982; Knudsen, 1956) und Ost-Pazifik (siehe Keen, 1971). An geographisch stark isolierten Archipelen treten Costellariiden gewöhnlich vergleichsweise artenreich auf (u.a. Kay, 1979; Maes, 1967; Wells et al, 1990).

Der Schwerpunkt der bathymetrischen Verbreitung liegt im Sublitoral. Vergleichsweise wenige Arten (insbesondere in Bezug zu Mitridae) sind im Intertidal zu finden, jedoch eine gute Anzahl im obersten Sublitoral. Die größten nachgewiesenen Tiefen liegen im oberen Bathyal, z.B. bis etwa 800 m für *Costellaria hendersoni* (Abbott, 1974). Die Habitate umfassen sowohl die bevorzugt besiedelten Hartsubstrate, insbesondere felsige Bereiche, Korallenriffe, Erosionsschutt und Schille, als auch verschiedene Weichsubstrate, welche epi- oder endobenthisch genutzt werden (u.a. Bandel & Wedler, 1987; Cernohorsky, 1965, 1980; Kay 1979; Wilson, 1994; eigene Beobachtungen).

Costellariiden ernähren sich von anderen Tieren und sind vermivor (Bandel & Wedler, 1987), molluscivor (Maes & Ræihle, 1975) oder, z.B. *Austromitra rubiginosa*, fressen auch Tunicaten (Ponder, 1972a). Zur Lähmung bzw. Tötung der Beute wird offensichtlich Sekret der Speicheldrüsen benutzt, das über die ausgestreckte Proboscis an das Opfer gebracht wird.

#### 3.11.11.2. Adultgehäusemorphologie und Anatomie

Adultgehäusemorphologie: Mitriform bis cancellariform (Abb.133); Gewinde häufig etwas geschultert und ungefähr von der Höhe der Apertur, welche meist schmal ist; Siphonalausguß relativ kurz; Columella mit charakteristischen Falten. In Abgrenzung zu den Mitridae (s.o.) insbesondere durch meist vorhandene Axialskulptur gekennzeichnet; teilweise nur graduelle, nicht klar zu diagnostizierende interfamiliäre Unterschiede. Letzteres gilt auch für manche Cancellariiden, deren Gehäuse jedoch gewöhnlich tiefere Suturen und schwächer ausgeprägte Columellarfalten zeigen. Die Schalen der Costellariiden sind dünn bis mäßig dick; extrem dicke Schalen wie bei manchen Mitriden sind nicht bekannt. Farblich gemusterte Teleoconche treten

häufig auf, und charakteristisch sind insbesondere scharf abgegrenzte Spiralstreifen.

Gehäusehöhen liegen zwischen etwa 4 mm - z.B. *Pusia aethiopica* (in Bosch et al., 1995) - und 7 cm - z.B. *Vexillum taeniatum* (in Wilson, 1994).

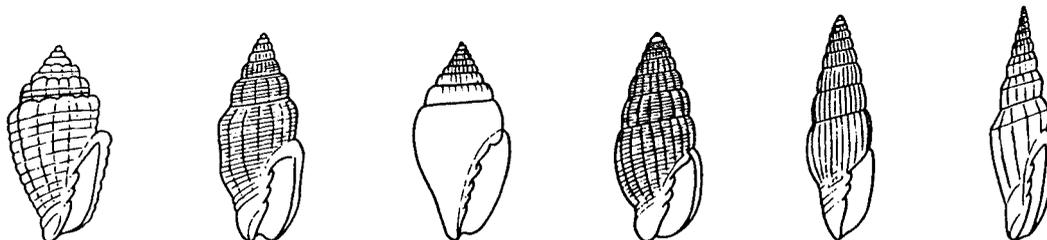


Abb.133: Gehäusetypen rezenter Costellariidae. Ohne Maßstab.

Anatomie: Übersicht: Fuß relativ klein bis mäßig groß; Propodium als abgestumpfter Lappen abgesetzt, der schmaler als das Metapodium ist und kleine laterale Fortsätze zeigen kann; Metapodium etwa eiförmig und ohne Operculum. Mantelhöhle mäßig tief; Mantel relativ dünn (Kieme und Osphradium etwas durchscheinend) und antero-sinistral zu relativ kurzem (z.B. *Thala floridana*) bis langem (z.B. *Vexillum vulpeculum*) Siphon ausgezogen. Kopf relativ klein bis mäßig groß; ohne Schnauze; mäßig lange Fühler, deren Basen direkt aneinander liegen; Augen sitzen unter-

Den unteren Größenbereich decken z.B. *Austromitra*, *Pusia* und *Thala* ab, den mittleren *Costellaria* und den oberen *Vexillum*. Die meisten costellariiden Arten tragen Gehäuse von 1-3 cm Höhe.

schiedlich hoch, von annähernd basal bis auf etwa halber Länge der Fühler. Beim Kriechen exponierte Körperteile zeigen keine auffällige Musterung.

Mantelhöhlenorgane: Kieme monopectinat; mäßig lang und mäßig breit. Osphradium bipectinat, relativ sehr groß; den größten Teil oder die gesamte Kiemenbucht einnehmend, etwa so breit wie die Kieme und auf gleicher Höhe wie diese terminierend. Hypobranchialdrüse aus unauffälligen, feinen transversalen Falten; (Maes & Ræihle, 1975; Ponder, 1972a, 1973a; eigene Beobachtungen).

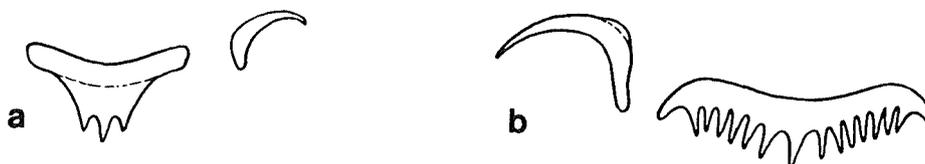


Abb.134: Radulahlalbreihen von a) *Pusia patula* (nach Barnard, 1958) und b) *Vexillum vulpeculum* (original). Ohne Maßstab.

Vorderer Nahrungstrakt: Proboscis pleurembolisch, mäßig lang (*Austromitra*) bis lang (*Thala*); Buccalmasse relativ klein, ohne Kiefer. Primäre Speicheldrüsen paarig und mäßig groß; akzessorische Speicheldrüsen paarig, deutlich kleiner als die primären Pendants; jeweilige Drüsengänge nicht den Nervenring involvierend; Leiblein-Ventil deutlich ausgebildet. Ösophagusdrüse groß; mehr oder weniger rübenförmig, anterior deutlich breiter als posterior; (Maes & Ræihle, 1975; Ponder, 1972a, 1973a; eigene Beobachtungen).

Radulae sind triserial (Abb.134) und haben mehr oder weniger sichelförmige Außenzähne gemeinsam (Bandel, 1984; Barnard, 1958; Cernohorsky, 1965, 1966b, 1980; Maes & Ræihle, 1975; Ponder, 1972a; Thiele, 1929; eigene Beobachtungen). Die Zentralzähne sind tricuspide (*Pusia*

spp.) und entsprechen dann dem Typus, der häufig auch bei anderen Familien der Muricoidea auftritt (s.o.), oder oligo- (*Thala* spp.) bis multicuspid (*Austromitra* spp., *Costellaria* spp., *Vexillum* spp.), teilweise kammförmig.

Genitaltrakt: Geschlechter getrennt; pallialer Ovidukt mehr oder weniger wurstförmig; Albumendrüse etwa ein Drittel so groß wie Kapseldrüse: Bursa copulatrix vergleichsweise riesig, ungefähr so groß wie Albumendrüse und Kapseldrüse zusammen (Maes & Ræihle, 1975; Ponder, 1972a). Männlicher pallialer Gonodukt bis auf einen kurzen prostatalen Schlitz komplett geschlossen; Prostata als lange drüsige Verdickung des posterioren Abschnitts; Penis nur mäßig lang, einfach finger- bis dick tentakelförmig; (Cerno-

horsky, 1966b; Maes & Ræihle, 1975; Ponder, 1972a; eigene Beobachtungen).

Nervensystem: Nervenringe von *Austromitra rubiginosa* (in Ponder, 1972a; Abb.135) und *Thala floridana* (in Maes & Ræihle, 1975) sind skizziert. Zentrale Ganglien stark konzentriert; Cerebralganglien sowohl miteinander als auch mit

den vergleichsweise kleinen Pleuralganglien randlich verschmolzen. Pedalganglien durch kurze Konnektive vom Cerebropleuralkomplex abgesetzt. Subintestinalganglion in den Nervenring eingerückt; mit kurzen Konnektiven zu den Pleuralganglien. Supraintestinalganglion mit relativ kurzem Konnektiv vom rechten Pleuralganglion deutlich abgesetzt.

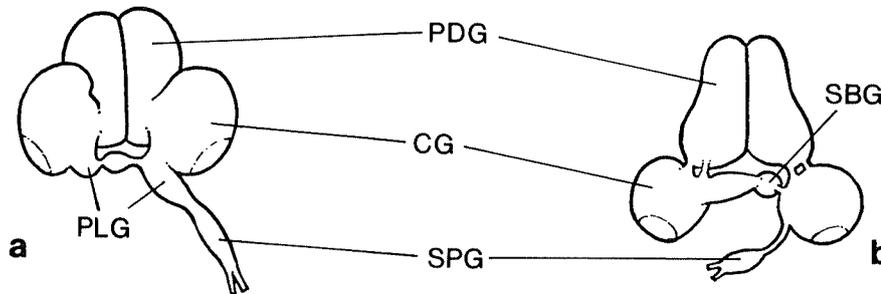


Abb.135: Zentralnervensystem von a) der Mitride *Mitra paupercula* und b) der Costellariide *Austromitra rubiginosa* (beide nach Ponder, 1972a). Ohne Maßstab.

NEUBESCHREIBUNG einer Anatomie:

*Vexillum vulpeculum* (Abb.136) - Kurznotiz: Fuß mäßig groß, mit relativ gut entwickeltem Propodium; Metapodium ohne Operculum. Kopf mäßig groß; mit mäßig langen, relativ dicken Fühlern, an denen die Augen auf etwa halber Länge ansitzen. Mantelhöhle relativ lang; mit vergleichsweise schmaler, monopectinater Kieme, deren Lamellen im Querschnitt dreieckig sind; Osphradium so breit wie die Kieme und relativ sehr lang, die gesamte Kiemenbucht einnehmend; Hypobranchialdrüse aus

unauffälligen, feinen Querlamellen und ohne farbiges Sekret (vergl. *Mitra mitra*). Mantel relativ dünn, so daß Kieme und Osphradium etwas durchscheinen; Mantelrand zu langem Siphon ausgezogen. Männlicher pallialer Gonodukt geschlossen; mit langem, verdicktem, prostatichem Abschnitt und posterior aufgeknäuelte (gilt auch für *Costellaria granosa*; siehe Anmerkung). Penis entspringt nahe der Basis des rechten Fühlers; mäßig lang, dick tentakelförmig; intraspezifisch mit oder ohne terminale Papille. Beim Kriechen exponierte Körperteile weißlich, mit schwärzlichen Flecken.

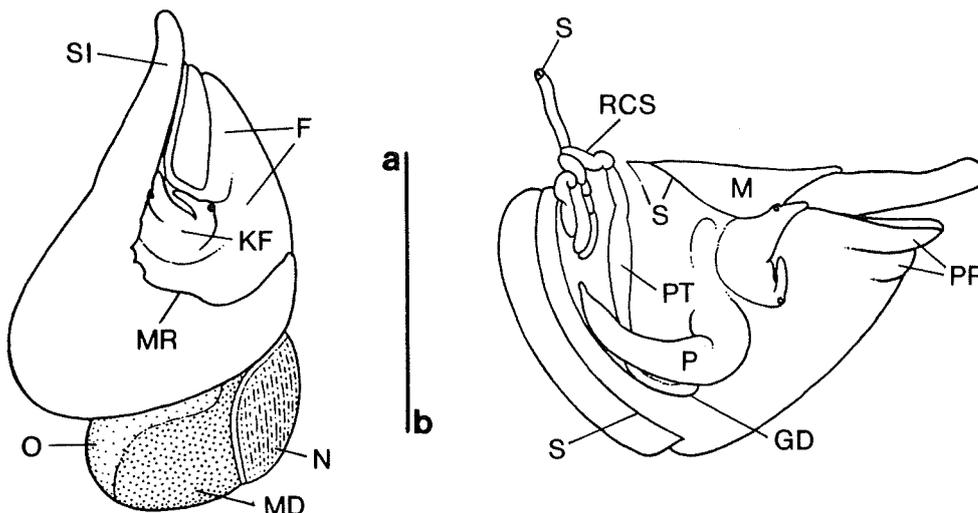


Abb.136: Anatomische Skizzen von *Vexillum vulpeculum*; a) Übersicht in Aufsicht (weibliches Individuum) und b) semifrontale Ansicht eines männlichen Individuums; mit geöffneter Mantelhöhle, um den anterioren Genitaltrakt zu zeigen. Maßstabslinie  $\cong$  1 cm.

Radula triserial (Abb.134); vergleichsweise sehr klein; relativ kurz (etwa 1 mm) und breit (etwa

0.28 mm bei gespreizten Zähnen); aus ungefähr 70 Querreihen zusammengesetzt. Außenzähne in late-

raler Sicht  $\pm$  sichelförmig (etwa 70  $\mu$ m lang), frontal gesehen mit relativ breiter, mehr oder weniger schaufelförmiger, proximaler Hälfte; distaler Abschnitt spitz zulaufend. Mittelzahn kammförmig (etwa 0.14 mm breit); mit leicht konkaver Oberkante und entsprechend konvexer Schneide, welche zu 14 relativ langen Dentikeln ausgezogen ist; ein Dentikel liegt exakt median und ist wie seine beiden benachbarten Dentikel etwas kräftiger, so daß der Zentralzahn asymmetrisch ist - links der drei medianen Dentikel liegen 5 weitere, rechts davon 6 (vergl. *Mitra cardinalis*).

Die skizzierten Daten stammen von drei Individuen mit Gehäusehöhen von etwa 2.5-3.5 cm. Die Tiere hatten sich fast eine volle Windung in ihre Gehäuse zurückgezogen, und da auf deren Beschädigung vor der Fixierung verzichtet wurde, sind die Weichteile entsprechend schlecht erhalten, insbesondere die Visceralmasse. In diesem Zusammenhang mag sich die Vesica seminalis aus der Testis herausgelöst und in die Mantelhöhle verlagert haben.

### 3.11.11.3. Eigelege und frühontogenetische Entwicklung

Eigelege und Embryonalentwicklung: Die von nur sehr wenigen Arten bekannten Eikapseln repräsentieren einen einheitlichen Typus und sind mehr oder weniger kuppelförmig (Bandel, 1976d; Maes & Ræihle, 1975). *Austromitra rubiginosa* versenkt ihre Kapseln in das Gewebe von Tunicaten, und dort wird die Kuppel zur Unterseite (Ponder, 1972a). Die Kapseln enthielten wenige Eier, die sich sämtlich entwickelten und als kriechende Juvenile (Maes & Ræihle, 1975) oder quadrilobate Veliger schlüpften (Bandel, 1975a), die wahrscheinlich eine nur kurze Larvalphase durchliefen. Das entsprechende Embryonalgehäuse setzte sich aus 1.2 carinaten Windungen zusammen.

Embryonalgehäuse planktotropher Veliger bestehen gewöhnlich aus einer glatten oder mit winzigen Tuberkeln besetzten Windung, die etwa 0.2-0.35 mm durchmißt (Maes & Ræihle, 1975; Taylor, 1975 in Kay, 1979; eigene Daten). In Ontogenesen ohne planktotrophe Phasen werden 1.5 bis 2 skulpturlose Protoconch-Windungen sekretiert (z.B. wohl alle *Austromitra*; siehe Barnard, 1958; Cernohorsky, 1980; Wilson, 1994 und Anmerkung), die apikale Durchmesser von 0.3 mm - z.B. *Thala esperanza* (in Leal & Moore, 1993) - bis 0.6 mm zeigen - z.B. *Austromitra capense* (in Barnard, 1958).

Obwohl es keine direkten Beobachtungen gibt, implizieren einige der dokumentierten Protoconche, daß auch längere Larvalphasen auftreten können (was auch mit entsprechenden Biogeographien korreliert). Es können jedoch von diesen nur teilweise oder bedingt konkrete Daten extrahiert werden. Die meisten publizierten Protoconch-Daten (z.B. in Cernohorsky, 1980; Wilson, 1994) beschränken sich auf die Angabe der Windungszahl, die häufig niedrig ist und damit

anzeigt, daß bei der Mehrzahl der Costellariiden keine oder nur eine kurze freie Larvalphase durchlaufen wird. Dieses wird z.B. durch die hawaiianischen Vertreter kontrastiert, die gewöhnlich multispirale Protoconche zeigen (Kay, 1979; siehe nächster Abschnitt).

Planktotrophe Larvalentwicklung: Bandel (1975a) beobachtete bei einer karibischen Art quadrilobate Schlüpflinge und lieferte damit den einzigen Bericht über eine frei schwimmende costellariide Larve (siehe Anmerkung). Protoconche, die eine planktotrophe Larvalphase anzeigen, bestehen aus etwa 2.5-4 Windungen (Barnard, 1958, Cernohorsky, 1976; Maes & Ræihle, 1975; Taylor, 1975 in Kay, 1979; eigene Daten) mit apikalen Durchmessern von 0.3 mm - z.B. *Thala gratiosa* (in Maes & Ræihle, 1975) - bis 0.55 mm - z.B. *Costellaria aff. amanda* (s.u.). Die Larvalgehäuse sind um das 1.5-2fache höher als ihr Durchmesser. Einziges signifikantes Skulpturelement der Außenschale ist in der Regel eine feine suturale Leiste. Die Larvalgehäuse-Apertur ist vom Sinusigera-Typus; die Columella ist durch charakteristische Falten gekennzeichnet (Abb.T17/1).

Kay (1979) bildete einige costellariide Larvalgehäuse aus der unpublizierten Doktorarbeit von Janet Taylor (1975) ab, in welcher entsprechende Lebendbeobachtungen enthalten sein könnten. Diese Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

### NEUBESCHREIBUNG einiger Protoconche:

*Costellaria aff. amanda* (Abb.T17/2,3): 3.7 Windungen mit einem Durchmesser von 0.5 mm, davon die erste Windung 0.21 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 0.85 mm. Einsetzen einer sehr feinen suturalen Leiste kennzeichnet Transition von Embryonal- zu Larvalschale und repräsentiert einzige signifikante Skulptur; Sinusigera-Apertur, mit nach außen gebogenem Schalenrand. Die Larve war **planktotroph**.

*Costellaria exasperata* (Abb.T17/4): 2.5 Windungen mit einem Durchmesser von 0.45 mm, davon die erste Windung 0.34 mm (entspricht Embryonalgehäuse). Höhe etwa 0.7 mm. Sämtliche Windungen mit winzigen Tuberkeln besetzt; Transition zu Larvalwindungen durch Einsetzen einer sehr feinen suturalen Leiste gekennzeichnet.; Sinusigera-Apertur, mit nach außen gebogenem Schalenrand. Die Larve war **planktotroph**.

*Pusia cf. sykesi* (Abb.T17/5): 1.5 skulpturlose Windungen (feine Ornamente könnten korrodiert sein) mit einem Durchmesser von etwa 0.55 mm; davon die erste, bulböse Windung 0.5 mm. Höhe ungefähr 0.75 mm. Übergang zum Teleoconch abrupt, durch Außenlippenvarix der ungebuchteten Protoconch-Apertur und einsetzende Teleoconchrippen gekennzeichnet. Die Larve war **nicht-planktotroph**.

#### 4. Molekulare Systematik

Die Einbeziehung molekularer Daten, insbesondere von DNA-Sequenzen in phylogenetische Betrachtungen, findet bei den Gastropoda erst seit wenigen Jahren statt (siehe Harasewych & Tillier, 1994). Für die Stammesgeschichte der "höheren" Caenogastropoda sind lediglich die Arbeiten von Harasewych et al. (1997) und Winnepenninckx et al. (1998) von Bedeutung, die Fragmente von 18S rDNA- und Cytochrom-c-Oxidase-I-Sequenzen bzw. komplette 18S rDNA-Sequenzen analysierten. Die Ergebnisse dieser Publikationen werden im Kontext der phylogenetischen Gesamtanalyse diskutiert (siehe Kapitel 6).

Die hier vorgestellten Daten sind ein Extrakt aus der Arbeit von Söller und Riedel (1999), in welcher notwendige Informationen detailliert darge-

stellt sind, u.a. Sequenzen und Distanz-Matrizen. In der folgenden Tabelle sind entsprechend analysierte Taxa aufgelistet und Datenbank-Sequenzen durch ihre Zugriffscodes, eigene Sequenzen durch © gekennzeichnet. 18SI-III charakterisieren drei Sequenzierungsabschnitte, welche zusammen die komplette Sequenz des Gens präsentieren (maximal 1794 Basenpaare). Da die jeweiligen Abschnitte 700-800 Basenpaare lang sind, also zur Mitte hin überlappen, ist auch bei Fehlen des 18SII-Fragments annähernd die Gesamtlänge erreicht (z.B. bei *Fasciolaria tulipa*). Die Längen der 16S mtDNA-Sequenzen liegen zwischen etwa 490 und 550 Basenpaaren (vergl. Söller & Riedel, 1999). Die in 4.3. vorgenommene Synthese der 16S- und 18S-DNA-Daten basiert auf der einfachen Addition bzw. dem Zusammenschnitt der jeweiligen Sequenzen.

Taxon	Herkunft	18S-I	18S-II	18S-III	16S
<i>Acanthopleura japonica</i>	EMBL Datenbank		X70210		
<i>Bufo rana</i>	EMBL Datenbank		X94269		
<i>Conus bandanus</i>	EMBL Datenbank				AF036531
<i>Crepidula adunca</i>	EMBL Datenbank		X94277		
<i>Lymnaea stagnalis</i>	Lizard Island, Australien				©
<i>Cymbiola vespertilio</i>	Cebu Island, Philippinen				©
<i>Fasciolaria tulipa</i>	Eleuthera, Bahamas	©		©	©
<i>Ficus variegata</i>	Coromandel Küste, Indien	©	©	©	©
<i>Hippomys cuniculus</i>	Cebu Island, Philippinen	©		©	©
<i>Katharina tunicata</i>	EMBL Datenbank				U09810
<i>Latirus polygonus</i>	EMBL Datenbank		©		
<i>Littorina littorea</i>	EMBL Datenbank		X91970		U46803
<i>Lophiotoma acuta</i>	Lizard Island, Australien	©	©	©	
<i>Marginella apicina</i>	Eleuthera, Bahamas	©		©	©
<i>Melongena melongena</i>	Isla de Margarita, Venezuela	©		©	©
<i>Mytilus edulis</i>	EMBL Datenbank		L24489		
<i>Nassarius reticulatus</i>	Roscoff, Frankreich	©		©	©
<i>Nassarius siquijorensis</i>	EMBL Datenbank		X94273		
<i>Nerita albicilla</i>	EMBL Datenbank		X91971		
<i>Nucella lapilla</i>	Roscoff, Frankreich	©	©	©	©
<i>Pisania striata</i>	EMBL Datenbank		X94272		
<i>Polinices mellosus</i>	Lizard Island, Australien				©
<i>Rapana venosa</i>	EMBL Datenbank		X98826		
<i>Reishia bronni</i>	EMBL Datenbank		X98827		
<i>Rissoa parva</i>	Roscoff, France	©	©	©	©
<i>Thais clavigera</i>	EMBL Datenbank		X91979		
<i>Turbinella angulata</i>	EMBL Datenbank	©		©	©
<i>Vexillum plicarium</i>	Lizard Island, Australien				©

Tabelle 1: Nachweis der systematisch ausgewerteten DNA-Sequenzen. Eigenes Material mit Fundortangabe; entsprechende Sequenzen mit © gekennzeichnet. Weitere Erläuterungen siehe Text.

## 4.1. Auswertung der 16S mtDNA-Sequenzen

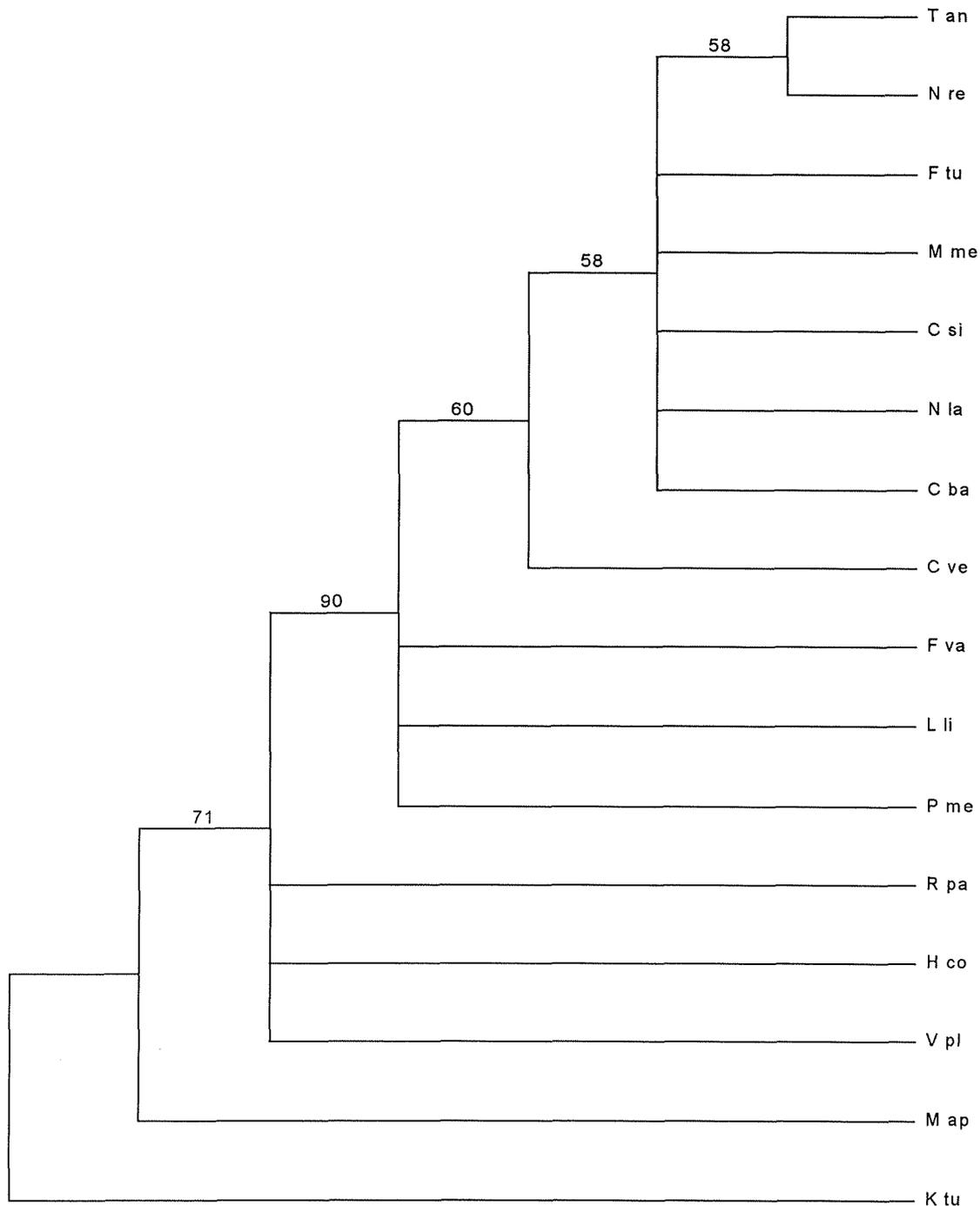


Abb.137: Cladogramm ausgewählter höherer Caenogastropoda auf Basis von **16S mtDNA-Sequenzen**. *Katharina tunicata* (Polyplacophora: Neoloricata: Mopaliidae) bildet die Außengruppe. Distanzen wurden Tamura-Nei korrigiert und im **Neighbor-Joining-Verfahren** strukturiert, Sequenzlücken als phylogenetische Informationen bewertet; Bootstrap-Werte nach 1000 Replikationen.

C ba = *Conus bandanus*; C si = *Cymatium sinense*; C ve = *Cymbiola vespertilio*; F tu = *Fasciolaria tulipa*; F va = *Ficus variegata*; H co = *Hipponix conicus*; K tu = *Katharina tunicata*; L li = *Littorina littorea*; M ap = *Marginella apicina*; M me = *Melongena melongena*; N la = *Nucella lapilla*; N re = *Nassarius reticulatus*; P me = *Polinices mellosus*; R pa = *Rissoa parva*; T an = *Turbinella angulata*; V pl = *Vexillum plicarium*. Die Asteriske kennzeichnen Taxa, deren Sequenzen aus der EMBL Datenbank übernommen wurden (vergl. Kapitel 2).

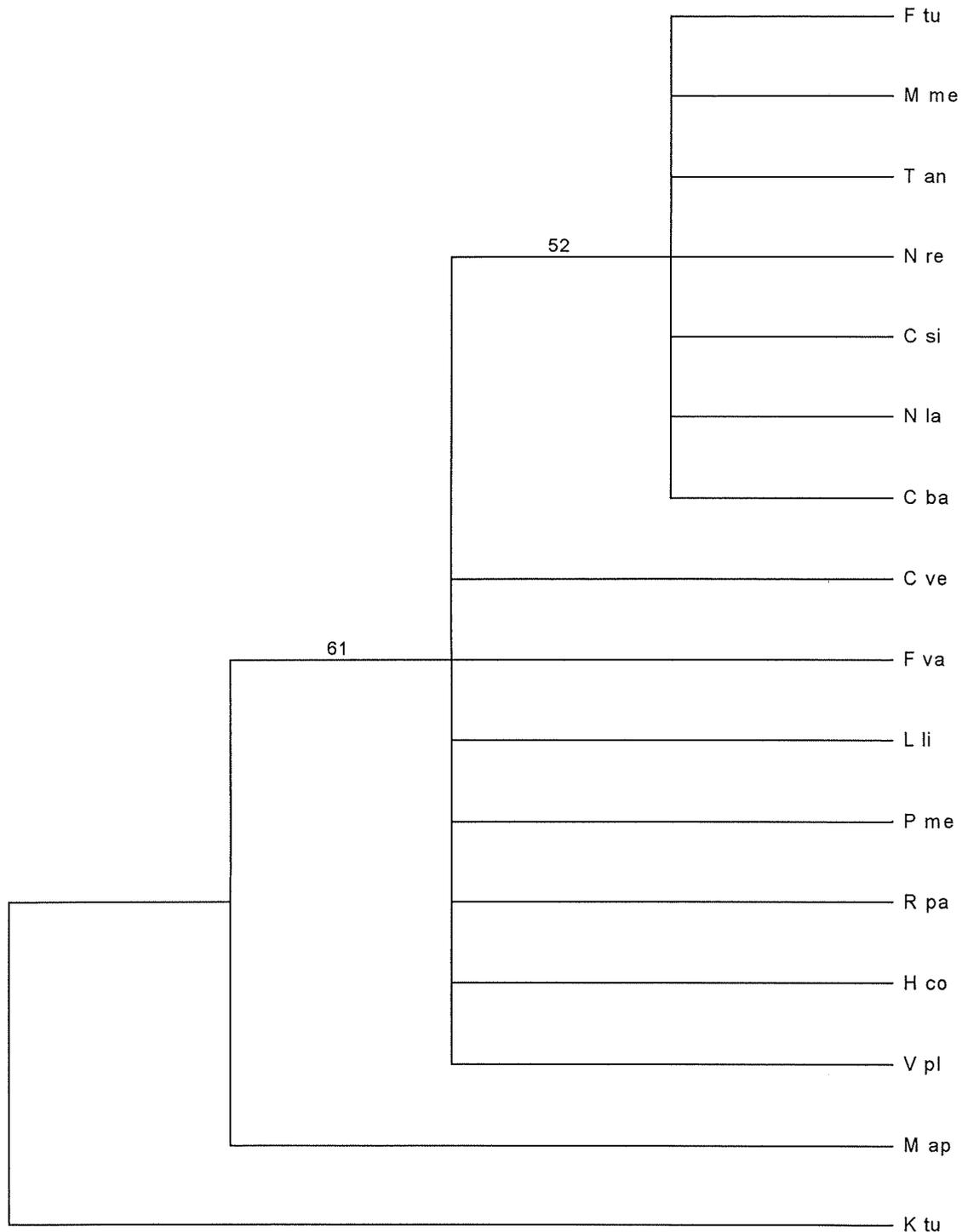


Abb.138: Cladogramm ausgewählter höherer Caenogastropoda auf Basis von **16S mtDNA-Sequenzen**. *Katharina tunicata* (Polyplacophora: Neoloricata: Mopaliidae) bildet die Außengruppe. Die Anordnung erfolgte heuristisch im **Parsimonie-Verfahren**; Sequenzlücken als phylogenetische Informationen bewertet; Bootstrap-Werte nach 1000 Replikationen. Homoplasie-Indizes: Konsistenz-Index = 0.549 und Retentions-Index = 0.356.

C ba = \**Conus bandanus*; C si = *Cymatium sinense*, C ve = *Cymbiola vespertilio*; F tu = *Fasciolaria tulipa*; F va = *Ficus variegata*; H co = *Hipponix conicus*; K tu = \**Katharina tunicata*; L li = \**Littorina littorea*; M ap = *Marginella apicina*; M me = *Melongena melongena*; N la = *Nucella lapilla*; N re = *Nassarius reticulatus*; P me = *Polinices mellosus*; R pa = *Rissoa parva*; T an = *Turbinella angulata*; V pl = *Vexillum plicarium*. Die Asteriske kennzeichnen Taxa, deren Sequenzen aus der EMBL Datenbank übernommen wurden (vergl. Kapitel 2).

## 4.2. Auswertung der 18S rDNA-Sequenzen

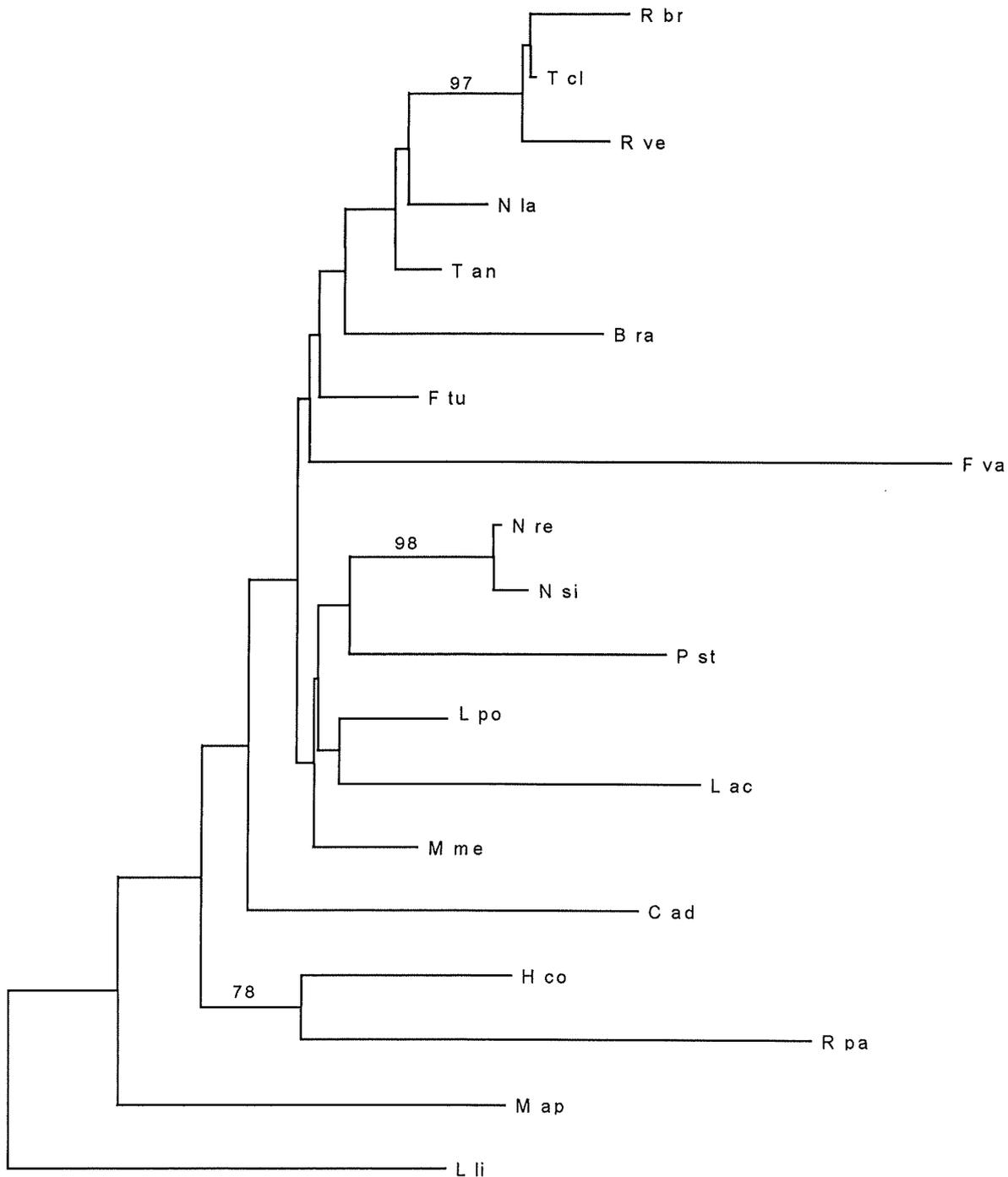


Abb. 139: Cladogramm ausgewählter höherer Caenogastropoda auf Basis von 18S rDNA-Sequenzen. *Littorina littorea* (Gastropoda: Caenogastropoda: Littorinidae) bildet die Außengruppe. Jukes-Cantor Distanzen wurden im Neighbor-Joining-Verfahren strukturiert; Sequenzlücken sind als phylogenetische Informationen bewertet; Bootstrap-Werte (1000 Replikationen)  $\leq 70\%$  nicht eingetragen.

B ra = *Bufonaria rana*; C ad = *Crepidula adunca*; F tu = *Fasciolaria tulipa*; F va = *Ficus variegata*; H co = *Hipponix conicus*; L ac = *Lophiotoma acuta*; L li = *Littorina littorea*; L po = *Latirus polygonus*; M ap = *Marginella apicina*; M me = *Melongena melongena*; N la = *Nucella lapilla*; N re = *Nassarius reticulatus*; N si = *Nassarius siquijorensis*; P st = *Pisania striata*; R br = *Reishia bronni*; R pa = *Rissoa parva*; R ve = *Rapana venosa*; T an = *Turbinella angulata*; T cl = *Thais clavigera*. Die Asteriske kennzeichnen Taxa, deren Sequenzen aus der EMBL Datenbank übernommen wurden (vergl. Kapitel 2 und Tabelle 1).

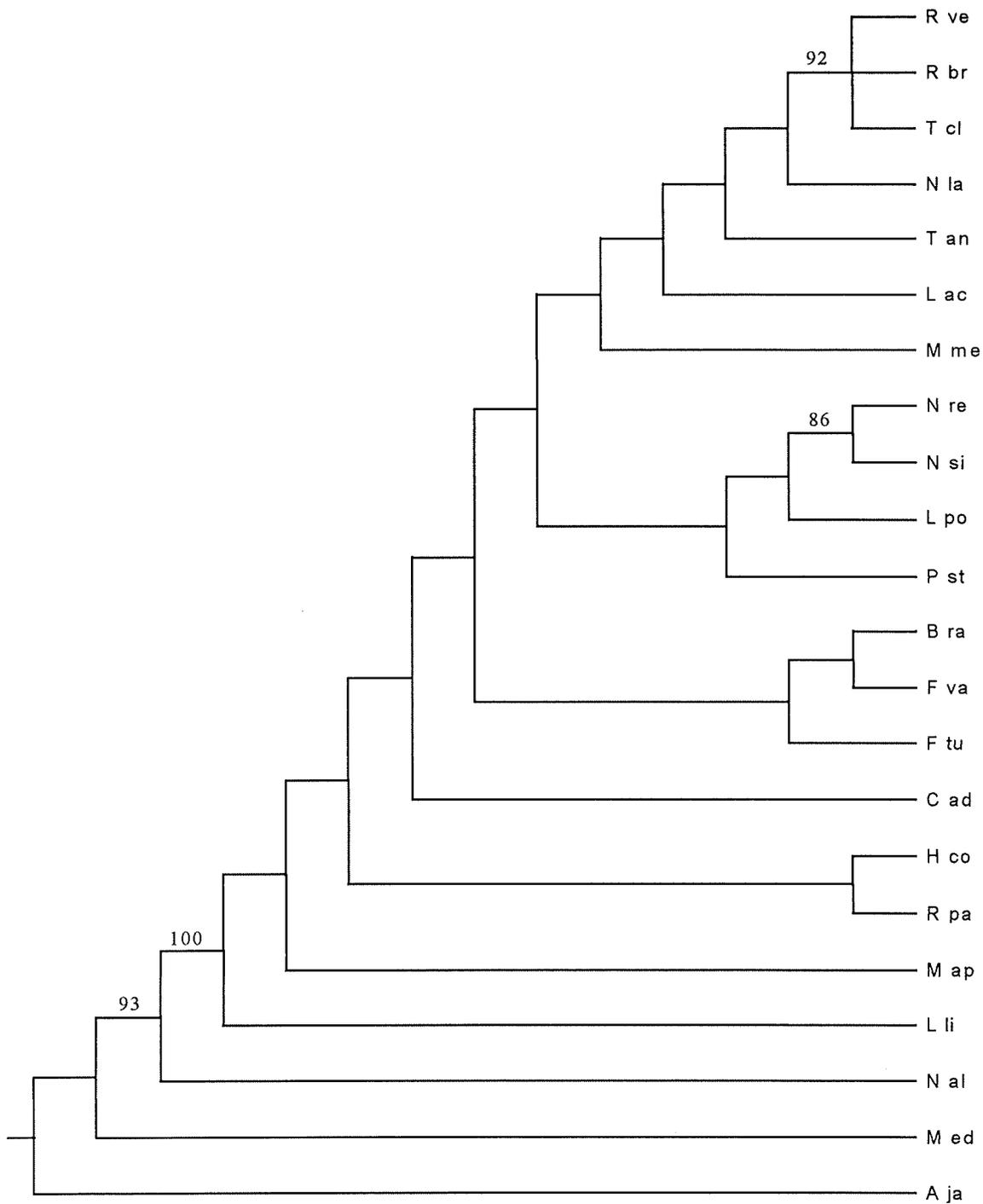


Abb.140: Cladogramm ausgewählter höherer Caenogastropoda auf Basis von **18S rDNA-Sequenzen**. *Littorina littorea* (Gastropoda: Caenogastropoda: Littorinidae), *Nerita albicilla* (Gastropoda: Neritimorpha: Neritidae), *Mytilus edulis* (Bivalvia: Autobranchia: Mytilidae) und *Acanthopleura japonica* (Polyplacophora: Neoloricata: Chitonidae) als Außengruppen. Die Anordnung erfolgte heuristisch im **Parsimonie-Verfahren**; Sequenzlücken sind als phylogenetische Informationen bewertet; Bootstrap-Werte (1000 Replikationen)  $\leq 70\%$  nicht eingetragen. Homoplasie-Indizes: Konsistenz-Index = 0.719 und Retentions-Index = 0.673.

A ja = *Acanthopleura japonica*; B ra = *Bufo rana*; C ad = *Crepidula adunca*; F tu = *Fasciolaria tulipa*; F va = *Ficus variegata*; H co = *Hipponix conicus*; L ac = *Lophiotoma acuta*; L li = *Littorina littorea*; L po = *Latirus polygonus*; M ap = *Marginella apicina*; M ed = *Mytilus edulis*; M me = *Melongena melongena*; N la = *Nucella lapilla*; N re = *Nassarius reticulatus*; N si = *Nassarius siquijorensis*; N al = *Nerita albicilla*; P st = *Pisania striata*; R br = *Reishia bronni*; R pa = *Rissoa parva*; R ve = *Rapana venosa*; T an = *Turbinella angulata*; T cl = *Thais clavigera*. Die Asteriske kennzeichnen Taxa, deren Sequenzen aus der EMBL Datenbank übernommen wurden (vergl. Kapitel 2).

## 4.3. 16S mtDNA- und 18S rDNA-Sequenzen: Synthese

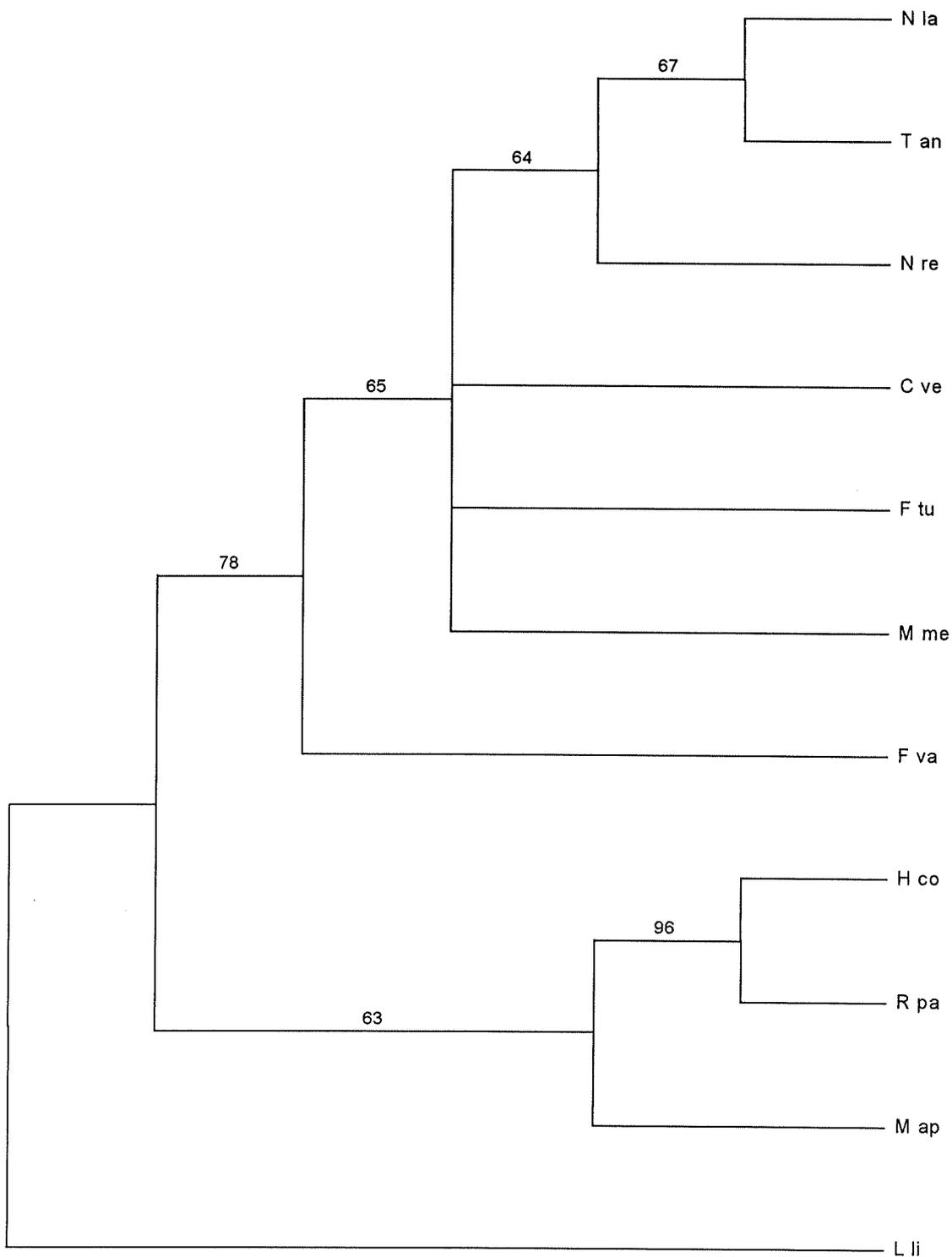


Abb.141: Cladogramm ausgewählter höherer Caenogastropoda auf Basis zusammengesetzter **16S mtDNA- und 18S rDNA-Sequenzen**. *Littorina littorea* (Gastropoda: Caenogastropoda: Littorinidae) bildet die Außengruppe. Strukturierung der Jukes-Cantor Distanzen im **Neighbor-Joining-Verfahren**; Sequenzlücken als phylogenetische Informationen bewertet; Bootstrap-Werte nach 1000 Replikationen.

C ve = *Cymbiola vespertilio*; F tu = *Fasciolaria tulipa*; F va = *Ficus variegata*; H co = *Hipponix conicus*; L li = *Littorina littorea*; M ap = *Marginella apicina*; M me = *Melongena melongena*; N la = *Nucella lapilla*; N re = *Nassarius reticulatus*; R pa = *Rissoa parva*; T an = *Turbinella angulata*. Der Asteriskus induziert, daß die Sequenzen aus der EMBL Datenbank übernommen wurden (vergl. Kapitel 2).

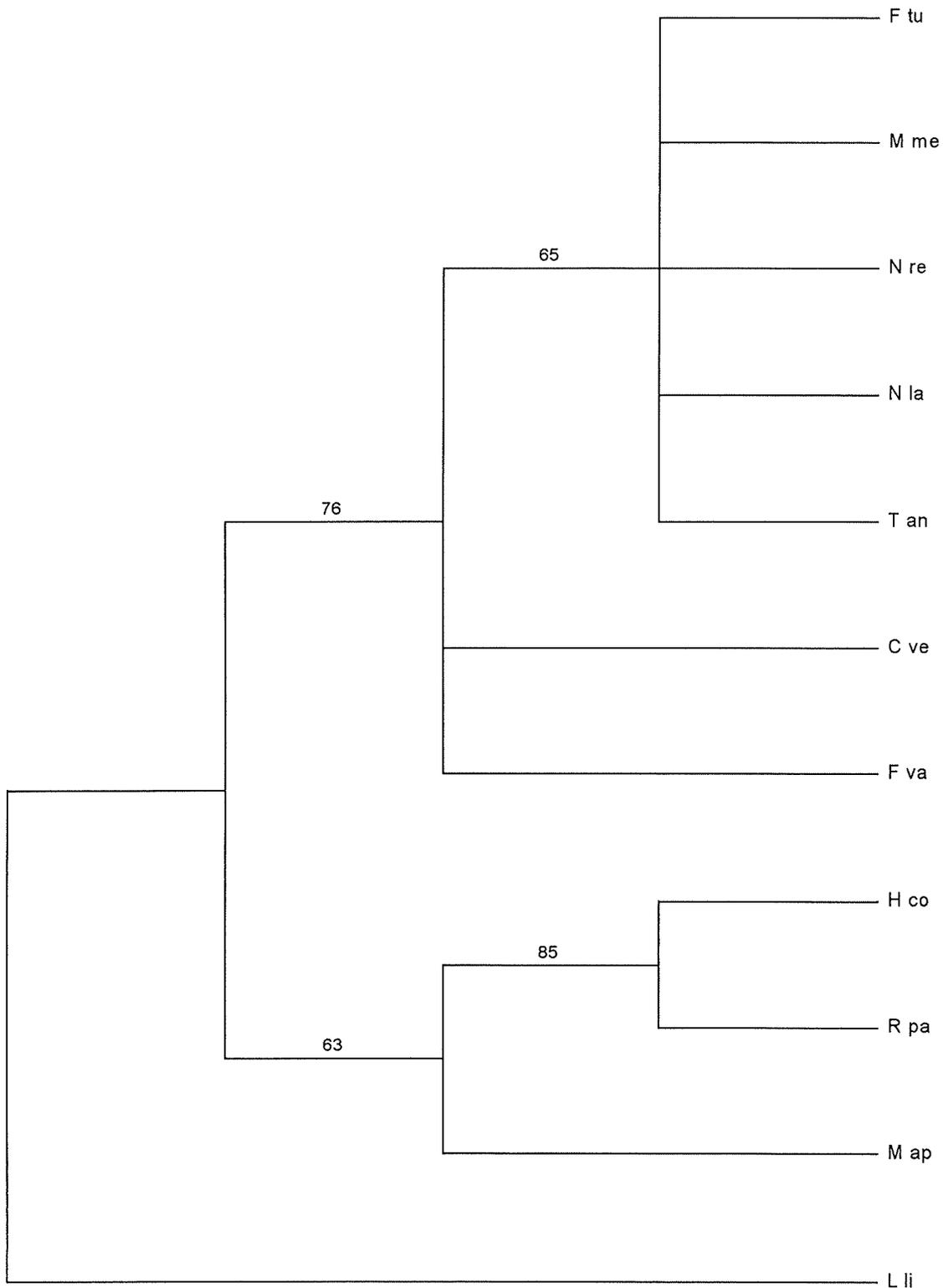


Abb.142: Cladogramm ausgewählter höherer Caenogastropoda auf Basis zusammengesetzter **16S mtDNA- und 18S rDNA-Sequenzen**. *Littorina littorea* (Gastropoda: Caenogastropoda: Littorinidae) bildet die Außengruppe. Die Anordnung erfolgte heuristisch im **Parsimonie-Verfahren**; Sequenzlücken als phylogenetische Informationen bewertet; Bootstrap-Werte nach 1000 Replikationen.

C ve = *Cymbiola vespertilio*; F tu = *Fasciolaria tulipa*; F va = *Ficus variegata*; H co = *Hipponix conicus*; L li = *Littorina littorea*; M ap = *Marginella apicina*; M me = *Melongena melongena*; N la = *Nucella lapilla*; N re = *Nassarius reticulatus*; R pa = *Rissoa parva*; T an = *Turbinella angulata*. Der Asteriskus induziert, daß die Sequenzen aus der EMBL Datenbank übernommen wurden (vergl. Kapitel 2).

#### 4.4. Diskussion

Eine sinnvolle Bewertung der molekulargenetischen Daten kann natürlich erst im Rahmen der phylogenetischen Gesamtanalyse (Kapitel 6) erfolgen. Hier sollen lediglich primär auffällige Konstellationen fokussiert werden.

Die Analyse der 16S mtDNA-Sequenzen (siehe Abb.137 und 138) zeigt eine signifikante Stellung der Marginellide *Marginella apicina* außerhalb der anderen in die Betrachtung einbezogenen Gastropoden; d.h., daß die Sequenzen eine polyphyletische Entwicklung der Neogastropoda implizieren. Etwas weniger, aber ebenfalls signifikant abgesetzt (siehe Bootstrapwerte an den Abbildungen) gruppiert sich die Neogastropode *Vexillum plicarium* mit den taenioglossen Gastropoden *Hipponix conicus* (Hipponicidae) und *Rissoa parva* (Rissoidea), wodurch ebenfalls eine Polyphylie der Neogastropoda impliziert wird. Sowohl im Neighbor-Joining- als auch im Parsimonie-Verfahren fällt die neotaenioglosse *Cymatium sinense* (Cassoidea) mit stenoglossen Gastropoden zusammen und zwar oberhalb der Volutide *Cymbiola vespertilio*. Die entsprechenden Bootstrapwerte zeigen allerdings an, daß die Kladen nicht signifikant begründet sind.

Die präsentierten 18S rDNA-Cladogramme (Abb.139 und 140) bestätigen die externe Stellung von *Marginella apicina*; die taenioglosse *Littorina littorea* gruppiert sich allerdings - kontrastierend zu der 16S-Analyse - noch weiter außen. Besonders interessant ist, daß *Latirus polygonus* und *Fasciolaria tulipa*, die gewöhnlich gemeinsam in den Fasciolariinae (Buccinidae) systematisiert werden, weder im Neighbor-Joining- noch im Parsimonie-Verfahren zueinander finden. *Fasciolaria tulipa* gruppiert sich in beiden Bäumen mit *Bufo naria rana* (Ranellidae) und *Ficus variegata* (Ficidae), während *Latirus polygonus* sich im Neighbor-Joining-Verfahren der Turridae *Lophiotoma acuta* und im Parsimonie-Verfahren den Nassariinen (Buccinidae) annähert. Statistisch sehr signifikant gruppieren sich die Muriciden *Rapana venosa*, *Reishia bronni* und *Thais clavigera* zusammen. Relativ signifikant ist die gemeinsame phylogenetische Position von *Hipponix conicus* (Calyptraeidea) und *Rissoa parva* (Rissoidea). Das ist bemerkenswert, da mit *Crepidula adunca* eine weitere Calyptraeidee in die Analyse einbezogen wurde. Ohne Signifikanz, jedoch dem Trend der 16S-Daten entsprechend, fallen die taenioglossen Socken *Bufo naria rana* und *Ficus variegata* mit Neogastropoden zusammen.

Der Zusammenschritt von 16S- und 18S-Sequenzen (Abb.141 und 142) reduziert zwar die

Zahl der zu analysierenden Taxa kräftig (vergl. Tabelle am Kapitelanfang), eröffnet jedoch die Möglichkeit zumindest einige der Kladen bzw. Konstellationen statistisch zu erhärten. Relativ signifikant ist allerdings nur die Abgrenzung der Neogastropoda (außer *Marginella*) inklusive *Ficus* von *Hipponix* und *Rissoa*.

#### 5. Die Zeitachse der Evolution

Grundlage zur Analyse der zeitlichen Dimension der Radiationsereignisse ist hier ausschließlich die Fossilgeschichte. Es wird in Kurzform beleuchtet, inwieweit die in Kapitel 3 abstrahierten Charakteristika rezenter Gehäuse mit Hilfe vorhandener Literaturdaten zu entsprechenden Fossilien tatsächlich diagnostizierbar sind. Ausgewählte Beispiele eigener Daten werden dokumentiert. Ob aus logischen Gründen angenommen werden kann, daß ein Taxon älter sein muß als durch entsprechende Fossilien belegbar, ergibt sich potentiell im Kapitel "Phylogenetische Hypothesen", in dem auch einige molekulargenetische Daten stratigraphisch korreliert werden. Der folgende Versuch der Verifizierung evolutiver Linien enthält skizzenhaft paläogeographische und andere Aspekte, welche teilweise interpretativ eingewoben werden.

Die Begriffe Neokomium (Berriasium bis Barremium), Gaultium (Aptium und Albium) und Senonium (Coniacium bis Maastrichtium) sind zwar keine internationalen stratigraphischen Termini, werden hier jedoch verwendet, da sie Zeitphasen umfassen, die für die Evolution der "höheren" Caenogastropoda übergeordnete Bedeutung haben bzw. diese reflektieren.

##### 5.1. Die Anfänge der "höheren" Caenogastropoda

Auf der Suche nach dem Ursprung der "höheren" Caenogastropoda kann man das Paläozoikum rasch hinter sich lassen. Insbesondere aus Devon und Karbon gibt es einige moderne Publikationen, die ausreichend gut erhaltenes Fossilmaterial abhandeln (u.a. Ashouri, 1997; Frýda, 1998; Yoo, 1988, 1994) und keine entsprechenden Hinweise liefern. Paläozoische Gehäuse, die z.B. *Capulus* (Capuloidea) oder *Natica* (Naticoidea) zugeordnet wurden (u.a. in de Koninck, 1883) sind hinsichtlich ihrer uncharakteristischen Teleoconche nicht falsifizierbar, d.h. ohne die Kenntnis der Protoconche ist die korrekte Systematisierung selbst auf dem Niveau der Unterklasse nicht möglich. Beispielfhaft wurde gezeigt, daß zumindest einige der entsprechenden Fossilien ganz anderen Verwandtschaftskreisen

angehören, etwa den Neritimorpha (u.a. Bandel, 1992b; Frýda, 1998).

Im Mesozoikum repräsentieren insbesondere Daten zu Gastropoden (u.a. Bandel, 1991a, 1991b, 1992a, 1992b, 1994) der obertriadischen Sankt Cassian Formation (Südtirol) die Basis sinnvoller Suche nach höheren Caenogastropoden. Es sind aus diesem erdgeschichtlichen Abschnitt keine Gehäuse dokumentiert, die mit den oben abstrahierten Diagnosen in Deckung zu bringen wären. Es klingen jedoch einige Charakteristika an, die implizieren, daß sich in der oberen Trias erste Vorläuferformen der "höheren" Caenogastropoda formiert haben könnten. *Ptychostoma* (Prostyliferidae) zeigt einen großen, multispiralen, skulpturierten Protoconch, wie er ähnlich bei den rezenten Haloceratiden zu finden ist (siehe Warén & Bouchet, 1991). Der Teleoconch von *Ptychostoma* ist allerdings  $\pm$  naticiform (Bandel, 1992a). *Angularia* (Purpurinidae) ist durch einen siphonostomen Teleoconch mit geschulterten Windungen charakterisiert, welcher Affinitäten zu den "höheren" Caenogastropoda, jedoch auch zu manchen Cerithioidea und Stromboidea aufweist. Der multispirale Protoconch von *Angularia* terminiert in einer Sinusigera-Apertur (Bandel, 1993), wie sie bei Cerithioideen mit planktotropher Larvalphase gewöhnlich ebenfalls ausgebildet ist, innerhalb der Stromboideen so deutlich nur bei Aporrhaiden (siehe u.a. Thiriou-Quévroux, 1980), die sich jedoch durch spezielle Differenzierungen der Teleoconch-Apertur (siehe z.B. Graham, 1988) klar unterscheiden. Ebenfalls aus der Sankt Cassian Formation sind Bohrlöcher an Muschelschalen dokumentiert (Fürsich & Jablonski, 1984), die den durch Muricidae oder Naticidae erzeugten ähneln (siehe z.B. Carriker, 1981), jedoch mit keinem dieser Verwandtschaftskreise direkt in Verbindung gesetzt werden können. Die Fähigkeit zum Bohren ist offensichtlich nicht nur auf Taxa der "höheren" Caenogastropoda begrenzt, was u.a. vergleichbare Bohrlöcher an ordovizischen Brachiopoden zeigen (Cameron, 1967), und entsprechende phylogenetische Schlußfolgerungen können deshalb auf den direkten Nachweis der Predatoren nicht verzichten.

Teleoconche jurassischer Gastropoden sind relativ häufig dokumentiert worden (u.v.a. Brösamlen, 1909; Conti & Monari, 1986, 1991; Conti & Szabó, 1987, 1989; Cossmann, 1921; d'Orbigny, 1850-1860; Quenstedt, 1881-1884; Szabó, 1983; Wenz, 1938-1944; Wilson, 1887), und einige neu in Erscheinung tretende Taxa zeigen Bezüge zu den "höheren" Caenogastropoda. *Onkospira* ist durch kräftige Varizen gekennzeichnet (siehe Brösamlen, 1909: Tafel XX), wie sie insbesondere für Cassoideen und Muriciden charakteristisch sind, jedoch auch für manche Cerithioidea. Die holo-

stome Apertur von *Onkospira* grenzt die Gattung jedoch deutlich von den entsprechenden "höheren" Caenogastropoda und auch von den Cerithioideen ab. Der Protoconch von *Onkospira* ist nicht bekannt.

Der vom Aalenium bis zum Tithonium nachgewiesene Genus *Maturifusus* wurde von Szabó (1983) als potentielle Buccinide (Neogastropoda) diskutiert, eine Möglichkeit, die auch von Schröder (1995) in Betracht gezogen wurde, der, im Anschluß an eine entsprechende Skizze von Gründel (1977), den Protoconch einer Art dieser Gattung erstmals photographisch abbildete. Gründel (1998) ließ die systematische Zuordnung von *Maturifusus* innerhalb der Caenogastropoda offen. Tatsächlich zeigen sowohl der Teleoconch als auch der Protoconch Übereinstimmungen mit bestimmten Bucciniden, insbesondere Fasciolariinae, allerdings nur mit solchen, die durch plesiomorphe Merkmale gekennzeichnet sind. Die Größe des Protoconches grenzt *Maturifusus* deutlich von einigen sonst ähnlichen Cerithioideen ab, welche in der Regel bereits durch den stark abgewinkelten anterioren Siphonalkanal ihres Teleoconches unterschieden sind. Affine Protoconche können bei Stromboideen auftreten (u.a. Bandel et al., 1997), deren Teleoconche allerdings gewöhnlich durch eine Einbuchtung der Apertur-Außenlippe (hier liegt der Kopfbereich des Tieres) charakterisiert sind (siehe z.B. Abbott & Dance, 1982), welche für *Maturifusus* nicht nachgewiesen wurde. *Maturifusus* kann als echter Vertreter der "höheren" Caenogastropoda angesehen werden und zwar einer gemeinsamen Stammlinie von Laubierinioidea, Cassoidea, Ficoidea und Neogastropoda. Die Simrothina (siehe Bandel & Riedel, 1994) zeigen keinen Bezug zu *Maturifusus*.

Die Purpuriniden des Jura zeigen keine signifikanten morphologischen Innovationen, und die systematische Anbindung dieser ausschließlich mesozoischen Familie kann auch mit Hilfe der bisher dokumentierten Protoconche (z.B. in Gründel, 1997b) nicht vorgenommen werden. Taylor et al. (1980) gedachten den Purpuriniden die Rolle als potentielle Schwestergruppe der Neogastropoda zu, wofür es jedoch keinerlei Beleg gibt (vergl. Bandel, 1993), bzw. Synapomorphien sind nicht bekannt.

Im Jura treten erstmals die Columbelloidea in Erscheinung, ein Taxon, welches von Wenz (1938-1944: 926) und Taylor und Morris (1988) als wahrscheinliche Stammgruppe sowohl der Cypraeoidea als auch der Cassoidea angesehen wurde (vergl. Fischer, 1887; Quenstedt, 1858; Zittel, 1903). Tatsächlich spielten die Columbelloidea einige Gehäuseformen durch, die später analog in den "höheren" Caenogastropoda erscheinen. So ähnelt die aperturale Gehäusefläche von *Zittelia* der einer Cypraeoidea oder innerhalb der Cassoidea der von *Cypraeocassis* (Quenstedt, 1852 beschrieb

*Columbellaria corallina* sogar unter der Gattung *Cassis*). Der Bezug zu den Cassoidea kann jedoch ausgeschlossen werden, da entsprechende Gehäuse Autapomorphien innerhalb der Cassidae repräsentieren (Riedel, 1995), während der plesiomorphe Gehäusetypus der Überfamilie ranelliform ist und damit gewisse Bezüge zu *Maturifusus* zeigt. Nach dem Stand der Forschung kann nicht ausgeschlossen werden, daß bestimmte Columbelliniden Vorläufer der Cypraeoidea darstellen. Es gibt jedoch außer den aperturalen Ähnlichkeiten keine weiteren Argumente dafür. Protoconche von Columbelliniden sind nicht dokumentiert (siehe Anmerkung).

Taxonomische Anmerkung: Fischer (1887) stellte die Familie *Columbellinidae* auf. In Wenz (1938-1944) erschien der Name *Columbellinidae*, da dieser Autor *Columbellina* GENITZ, 1845 als jüngeres Synonym von *Colombellina* ORBIGNY, 1842 ansah und den Familiennamen entsprechend anpaßte. Dieses ist natürlich nach den nomenklatorischen Regeln nicht zulässig. Allerdings ist auch Fischers Familienname nicht korrekt basiert, da er ein *l* im Namen der Typusgattung übersah. Im Sinne transparenter Taxonomie sollte hier über die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur eine Angleichung vorgenommen werden.

Dockery (1993) beschrieb den Protoconch der campanischen *Colombellina cancellata* aus zwei glatten Windungen bestehend. Der systematische Bezug dieser Art zu den Columbelliniden ist jedoch unsicher, und der anscheinend uncharakteristische Protoconch hilft hier auch nicht weiter.

Wie bereits für ältere erdgeschichtliche Abschnitte skizziert (s.o.), sind auch aus dem Jura Taxa beschrieben, die verwandtschaftliche Beziehungen zu Naticoidea, Calyptraeidea oder Capuloidea implizieren (siehe z.B. Brösamlen, 1909). Beispielhaft sei hier *Symmetrocapulus* genannt, eine Gattung, die nicht etwa einen Vertreter der Capuloidea repräsentiert (u.a. Kase, 1984) sondern, wie Untersuchungen des Protoconches zeigen konnten (Gründel, 1998), eine Archaeogastropode.

Die Paläogeographie des Jura ist durch den fortschreitenden Zerfall Pangäas gekennzeichnet (siehe u.a. Hallam, 1994; Nairn et al., 1996). Aus biogeographischer und evolutionsökologischer Sicht ist die Herausbildung der Tethys im äquatorialen Bereich von größter Bedeutung. Die Flachwassergebiete der Tropen wurden vervielfacht und Raum für radiative Ereignisse geschaffen. Durch die Öffnung des zentral-atlantischen Seeweges zum Ost-Pazifik und erster translaurasischer bzw. transgondwanischer Meeresverbindungen ergaben sich neue Möglichkeiten faunistischer Begegnungen und damit potentiell evolutionssteuernder Interaktionen.

## 5.2. Radiationen in der Kreidezeit

Aus dem Neokom gibt es in phylogenetischer Hinsicht wenig Neues zu berichten, d.h. der Beginn eines neuen zeitlichen Systems im Anschluß an den

Jura wird durch die Gastropoden nicht reflektiert (siehe Wenz, 1938-1944). Schröder (1995: Tafel 7, Abb.1 und 2) bildete allerdings ein Juvenilgehäuse aus dem Valanginium von Polen ab, welches sich an die Naticoidea anschließen läßt. Der entsprechende Protoconch ist multispiral, durchmißt 0.55 mm (davon die erste Windung 0.13 mm) und sein Erscheinungsbild entspricht dem des Teleoconchs. Die Apertur des Juvenilgehäuses zeigt einen columellaren Kallus, wie er für Naticoidea charakteristisch ist. Eine mit diesem Taxon in Verbindung zu setzende Bohraktivität ist jedoch erst ab dem Albium klar nachgewiesen (Taylor et al., 1983).

Aus Schichten der norddeutschen oberen Unterkreide (Grenzbereich Aptium/Albium) ist ein ranelliformes Juvenilgehäuse dokumentiert (Bandel, 1993; Schröder, 1995), welches die Existenz der Cassoidea zu dieser Zeit belegt. Im oberen Albium treten Gehäuse in Erscheinung ("*Tudicla*" *quadrata* in Marlière, 1939), die morphologische Übereinstimmung mit bestimmten rezenten Laubieriniden zeigen, aber auch mit den in der Oberkreide (s.u.) stärker auftretenden Pyropsiden ("*Fasciolaria*" *rustica* in Marlière, 1939). Die genaue Zuordnung der Gehäuse muß offen bleiben, da die Protoconche nicht bekannt und die Teleoconche nicht charakteristisch genug sind. Die prinzipielle Morphologie, ein eher gedrungener Teleoconch mit entwickeltem, anteriorem Siphonalausguß und relativ weiter Mündung, zeigt aus aktualistischer Sicht klare Bezüge zu den Troschelina (Neomesogastropoda) und Neogastropoda. Daß zu dieser Zeit bereits tatsächlich Neogastropoda existierten, wird sowohl durch volutiforme als auch durch cancellariforme Gehäuse aus entsprechenden Schichten Mitteleuropas dokumentiert ("*Mitra*"? *roemeri* bzw. *Cancellaria orbignyi* in Marlière, 1939), die durch columellare Falten im Kontext ihrer prinzipiellen Gehäuseform auch ohne Kenntnis der Protoconche klar ausgewiesen sind.

Im Cenoman und Turon bilden volutiforme und cancellariforme Gehäuse bereits signifikante Elemente entsprechender Malakofaunen (siehe z.B. Roman & Mazeran, 1920; Stephenson, 1952; Wilmsen, 1997). Arten der Gattung *Carota* kombinieren volutiforme Gehäusemerkmale mit einem Analsinus, wie er bei manchen Turriden ausgeprägt ist (siehe Stephenson, 1952: Tafel 42). Im Turon des ostpazifischen Schelfs treten erstmals Sarganinen auf (Saul, 1996; White, 1889), die sich im Senon gemeinsam mit morphologisch ähnlichen und potentiell verwandten Vertretern der Tudiclinae und Pyropsinae erfolgreich über die Schelfmeere der warmen und gemäßigten Zonen verbreiteten (u.a. Bandel, 1993; Binckhorst, 1873; Holzapfel, 1888; Kase, 1990; Rennie, 1929, 1930; Riedel, 1932;

Saul, 1988a; Sohl, 1964a, 1964b; Stoliczka, 1867; Wade, 1926; Zekeli, 1852).

Das Spektrum der Gehäusemorphologien erweiterte sich beträchtlich und reflektiert neben den genannten volutiformen und cancellariformen Typen auch Teleoconche, die Affinitäten zu muriciden (u.a. in Geinitz, 1874: Tafel 59; Vokes, 1992: Plate 5) und bucciniden Taxa zeigen (vergl. Abb.T17/6).

Die morphologische Spannbreite wird deutlicher, wenn man die durch Sohl (1964a, 1964b) vorgenommenen systematischen Zuordnungen entsprechender neogastropoder Fossilien aus dem Campan von Mississippi und Tennessee auflistet:

Cancellariidae: u.a. *Cancellaria* und *Trigonostoma*  
Turridae: u.a. *Amuletum*, *Beretra*, *Fusimilis* (alle nur fossil) und *Gemmula*

Muricidae: Rapaninae, Coralliophilinae, Moreinae (nur fossil)

Turbinellidae: Turbinellinae, Vasininae

Buccinidae: Melongeninae, Fasciolarinae

Volutidae: Athletinae, Haliinae?, Volutoderminae (nur fossil)

Olividae: *Ancilla*

Harpidae: *Eoharpa*

Costellariidae: *Mitridomus*

Vorläufige Untersuchungen von Bandel und Riedel (unpubliziertes Manuskript) deuten darauf hin, daß der verwandtschaftliche Bezug zu modernen Neogastropoden sehr viel unklarer ist, und daß eine sinnvolle phylogenetische Analyse entsprechender oberkretazischer Faunen die Untersuchung frühontogenetischer Schalen abwarten muß (vergl. 5.3. zu Paleozän).

Andere charakteristische Gruppen höherer Caenogastropoda senonischer Ablagerungen waren gyrodifforme Naticiden, welche eine globale Verbreitung hatten (u.a. Bandel, 1999; Dockery, 1993; Griffin & Hünicken, 1994; Popenoe et al., 1987; Rennie, 1930; Sohl, 1964b), die polaren Meere jedoch wohl nicht besiedelten (siehe z.B. Wilckens, 1910). Cypraeoidea wurden beständiges, wenn auch untergeordnetes Element entsprechender Malakofaunen (u.a. Anderson, 1958; Collignon, 1951; Cottreau, 1922; Dockery, 1993; Pethö, 1906; Rennie, 1930). Calyptraeidea (Bandel & Riedel, 1994; Dockery, 1993; Harbison, 1945) und Capuloidea (u.a. Holzapfel, 1888) treten zum ersten Mal in Erscheinung. Die morphologische Breite der Cassoidea ist deutlich angestiegen (Riedel, 1995); Ficoidea scheinen sich von den Pyropsiden abzugliedern (Riedel, 1994).

Zur besseren Übersicht wird noch einmal kurz zusammengefaßt, welche evolutiven Linien der "höheren" Caenogastropoda im Senon nach eigener Auffassung bisher nachzuweisen sind:

Naticoidea: *Gyrodes* s.l.; Naticinae, Polinicinae

Cypraeoidea: Cypraeidae

Lamellarioidea: keine

Capuloidea: Trichotropidae

Calyptraeidea: Calyptraeidae, Hipponicidae

Laubierinioidea: keine

Cassoidea: Oocorythinae, Personidae, Ranellinae

Ficoidea: Thalassocynidae

Cancellarioidea: Cancellariinae

Conoidea: "Turrinae"

Muricoidea: Ancillinae, Costellariidae, Fasciolarinae, ?Muricinae (siehe 5.3.), Volutidae

Diese Zusammenstellung basiert nicht allein auf der kritischen Durchsicht entsprechender Literatur (nach den in Kapitel 3 abstrahierten Gehäusemerkmalen), sondern auch auf Untersuchungen von Museumsmaterial (siehe Kapitel 2.1.) und insbesondere der Sammlung von Klaus Bandel (Hamburg). Eine weitgehende Revision oberkretazischer "höherer" Caenogastropoda ist von Klaus Bandel begonnen worden.

Es gibt natürlich Indizien, daß auch andere evolutive Linien im Senon bereits vertreten waren. Diese sind allerdings nur schwach, und darauf basierende Schlußfolgerungen gehören zur Zeit noch in das Reich der Spekulation. Beispielhaft sei hier Bouchet (1982: "Les Terebridae sont des Prosobranches Neogastropoda, apparatus au Crétacé supérieur, ...") angeführt, der die Existenz oberkretazischer Terebriden annahm. Es gibt keine entsprechenden Belege, sondern nur ähnliche turmförmige Gehäuse (z.B. "*Pleurotoma*" *utrilassi* in Bataller, 1949). Starke Indizien bzw. Teilbelege für die Existenz der Terebriden gibt es erst ab dem Eozän (siehe 5.3.).

Die Dynamik der Geographie der Kreidezeit war geprägt durch eine tektonisch relativ ruhige Phase im Neokom und Zunahme des "sea-floor spreading" ab dem Barremium (u.a. Heller et al., 1996; Larson & Kincaid, 1996; Scotese et al., 1988), welche den Zerfall von Gondwana einleitete. Die Öffnung des zentralen und südlichen Atlantiks sowie des Südwest-Indiks schufen Verbindungswege, die von entsprechenden Gastropoden spätestens seit dem Santon zur Verbreitung wahrgenommen wurden. Dieses zeigt insbesondere der Vergleich senonischer Malakofaunen der südöstlichen USA (Sohl, 1964a, 1964b), Kameruns (Riedel, 1932), Angolas (Rennie, 1929); Südafrikas (Rennie, 1930) und Indiens (Stoliczka, 1867), die deutliche Bezüge zueinander zeigen. Begleitet wurden die verstärkten plattentektonischen Aktivitäten durch zunehmende Dominanz transgressiver Phasen und damit einer progressiven Erhöhung des Meeresspiegels mit dem Höchststand im Campanium (u.a. Haq et al., 1987, 1988; Schlanger et al., 1981); d.h. neben der Vergrößerung der Schelfgebiete im Zuge des

Zerfalls Gondwanas standen den Gastropoden große Epikontinentalmeere als Lebensräume zur Verfügung. Das Klima der postneokomen Kreidezeit gilt gewöhnlich als warm und relativ ausgeglichen (u.a. Dullo et al., 1996; Kemper, 1987), was sich auch in der Verbreitung der Malakofaunen widerspiegelt, z.B. durch die wärmeliebenden Cypraeidae, die eine moderne Verbreitung zwischen den 35. Breitengraden zeigen (siehe 3.2.1.1.), aber in der Oberkreide bis etwa zum 50. Grad südlicher Breite nachgewiesen wurden (Südafrika; siehe Rennie, 1930).

Das Ende der Kreidezeit wurde durch Meeresspiegel-Regression und in hohen Breiten nachzuweisende Abkühlung des Klimas eingeleitet (u.a. Crame et al., 1996). Die Bedeutung der endkretazischen Ereignisse für die Evolution der "höheren" Caenogastropoda wird im nächsten Kapitel im Zusammenhang mit den paleozänen Faunen andiskutiert (vergl. jedoch folgende Anmerkung).

Mit der kretazischen Schlussszene haben sich u.a. Katastrophenforscher zahlreicher Disziplinen beschäftigt, die sich grob in zwei Lager aufteilen: Auf der einen Seite die Wissenschaftler, die als Ursache abrupter evolutiver Selektion den Vulkanismus heranziehen, der den indischen Dekkantrapp aufbaute (u.a. McLean, 1985; Officer & Drake, 1985) und auf der anderen Seite die Vertreter der Impact-Theorie (u.v.a. Alvarez et al., 1980, 1984; Hsu, 1980; Ward, 1995b und Autoren im Geological Society of America Special Paper 307). Ein drittes Lager wird von Wissenschaftlern gebildet, die für graduelle, also eher nicht-katastrophale Veränderungen plädieren (u.a. Birkelund & Hakansson, 1982; Hickey, 1981; Keller et al., 1993), wobei es gewisse Schnittmengen mit dem ersten Lager gibt.

Die extrem polemische Ausgrenzung insbesondere des dritten, aber auch des ersten Lagers (s.o.) durch einen Vertreter der paläontologischen Zunft (Ward, 1995a) fordert zumindest eine kurze Stellungnahme heraus. Ward (1995a) stellte Kollegen mit einer kritischen Einstellung zur katastrophalen Wirkung von Einschlägen extraterrestrischer Körper auf die Evolution von Organismen in eine Ecke mit jenen, die auch nicht an die Theorie der Kontinentaldrift glauben würden. Es drängen sich Vergleiche mit der Inquisition auf.

Im Sinne konstruktiver Wissenschaft soll hier ein multikausales Szenario mit Bezug auf marine Ökosysteme skizziert und zur Diskussion gestellt werden, welches die verschiedenen Hypothesen mehr oder weniger kombiniert: Der Meeresspiegelrückgang im Maastricht hatte eine große Verringerung insbesondere der epikontinentalen Lebensräume zur Folge. Die Abkühlung des Klimas in den polaren Gebieten erzeugte eine gewisse Drängung entsprechender Organismen in niedrigeren Breiten. Der mit dem Zerfall Gondwanas einsetzende Vulkanismus des Dekkantrapps verstärkte sich im Maastricht und beeinflusste die atmosphärische Chemie. Einschläge extraterrestrischer Körper im Bereich des heutigen Mittelamerika lagen antipodeal zum indischen Dekkan und verursachten die Hauptphase der vulkanischen Aktivität, die etwa zwei Drittel der gesamten Trappbasalte produzierte (vergl. Boslough et al., 1996; Courtillot et al., 1996). Die direkten und indirekten Einflüsse der Bolideneinschläge und des Vulkanismus (u.a. Verdunklung der Atmosphäre, saurer Regen, Zerstörung der Ozon-Schicht) hatten katastrophale Auswirkungen auf die Flach-

wasserfauna, während Organismen des tieferen Sublitorals bereits weitaus indirekter betroffen waren, insbesondere durch die Umstrukturierung von trophischen Gemeinschaften im Flachwasser. Die bathyale und abyssale Fauna war vermutlich nur stark gedämpft betroffen und konnte die kaum veränderte Ausgangsbasis für die spätere Neubesiedlung der Schelfgebiete bilden.

### 5.3. Radiationen im Tertiär

Folgende Fragestellungen werden hier fokussiert: Wie wurde die Evolution der "höheren" Caenogastropoda durch die Ereignisse zum Ende der Kreidezeit beeinflusst, und gibt es Parallelen zu den känozoischen Faunenschnitten? Wer waren die Sieger und Verlierer dieser Krisen? Wie wirkte sich der Zerfall der Tethys aus? Wann erhielten entsprechende Faunen ein modernes Gesicht? In welcher stratigraphischen Abfolge differenzierten sich evolutive Linien?

Eine entsprechende systematische **Bestandsaufnahme paleozäner Gastropodenfaunen** fügt sich zu folgendem Bild:

Naticoidea: Die in der gesamten Oberkreide diversen und weit verbreiteten gyrodiformalen Naticiden persistieren mit nur wenigen Arten (u.a. Popenoe et al., 1987). Naticinae und Polimicinae sind weitaus artenreicher als in der Oberkreide (siehe u.a. Beu & Maxwell, 1990; Kollmann & Peel, 1983). Die evolutive Linie zu *Sinum* s.l. ist noch nicht zu erkennen.

Cypraeoidea: Die **Cypraeidae** etablierten sich mit nicht erkennbar veränderter Artenvielfalt in den Malakofaunen des Paleozäns (u.a. Aldrich, 1886; Kollmann & Peel, 1983), anscheinend unbeeinträchtigt von den endkretazischen Vorgängen. Erste Hinweise auf **Ovulidae** liefern die Skizze bzw. Photos frühontogenetischer Schalen in Kollmann und Peel (1983: *Palaeocypraea* sp.) bzw. in Ravn (1933: *Palaeocypraea spirata*). Die entsprechenden Protoconche zeigen ein Rautenmuster, wie es typisch für moderne Ovuliden ist, die Juvenilgehäuse allerdings ein Kästchenmuster, welches bei rezenten Cypraeoidea die Larvalwindungen der Cypraeiden charakterisiert. Diese schalenmorphologische Konstellation impliziert, daß sich die Ovuliden paedomorph aus den Cypraeiden entwickelt haben könnten.

Ein ovulides Larvalgehäuse kann hier aus paleozänen Schichten Alabamas dokumentiert werden (Abb. T17/7,8). Es entspricht skulpturell und dimensionell weitgehend den rezenten Pendants, ist aber vergleichsweise flacher und die 0.12 mm durchmessende Embryonalwindung etwas kleiner (vergl. 3.2.2.3.).

Lamellarioidea: Es kann nicht sicher ausgeschlossen werden, daß unter den cypraeiformen Gehäusen Arten der **Triviidae** unentdeckt sind, da

entsprechende Protoconche nur im Einzelfall untersucht wurden (s.o.). Allerdings zeigt auch keiner der bekannten Teleoconche eine dorsale Furche, wie sie bei rezenten Pendants ausgeprägt ist. Für eine paleozäne Existenz der **Lamellariidae** gibt es keinerlei Hinweis.

**Capuloidea: Trichotropidae** treten mit *Trichotropis*-ähnlichen Gehäusen wohl vereinzelt in Erscheinung (Kollmann & Peel, 1983) sind jedoch im Gegensatz zur oberen Kreidezeit nicht eindeutig nachgewiesen. **Capulidae** sind nicht zu verifizieren, jedoch im Einzelfall zu falsifizieren. So ist z.B. "*Capulus*" *inevolutus* eine Hipponicide, was an den dokumentierten frühontogenetischen Windungen (in Cossmann, 1913) sicher zu erkennen ist.

**Calyptraeoidea:** Zu der bereits in der Oberkreide vorhandenen Gattung *Calyptraea* treten *Hipponix* s.l. ("*Capulus*" *inevolutus* in Cossmann, 1913; Kollmann & Peel, 1983: *Hipponix* sp.) und *Crepidula* s.l. hinzu (Kollmann & Peel, 1983). Die oberkretazische *Thylacus* erscheint auch im Paleozän und hat mit *Leptonotis* einen direkten Abkömmling ("*Capulus*" *complectus* in Aldrich, 1886).

**Laubierinioidea:** Es gibt keine sicheren Hinweise auf diese Überfamilie.

**Cassoidea:** Die evolutive Differenzierung ist vergleichbar mit der in der Oberkreide und bezieht sich auf dieselben Linien (vergl. Riedel, 1995).

**Ficoidea: Thalassocynidae** sind bisher nicht beschrieben und könnten sich zum Ende der Kreidezeit auf bathyale bis abyssale Habitats beschränkt haben, wo sie seitdem bis in die moderne Fauna hinein persistieren. **Ficidae** sind im Paleozän sehr wahrscheinlich bereits weit verbreitet, wie entsprechende Gehäuse u.a. aus nordamerikanischen (Aldrich, 1886; eigene Daten) und neuseeländischen Ablagerungen implizieren (Beu & Maxwell, 1990). Einige dieser Gehäuse (z.B. "*Pirula*" *bicarinata* in Vincent, 1930b) könnten jedoch auch anderen Verwandtschaftskreisen angehören, z.B. den Pyropsiden (siehe unten stehende Anmerkung). Der sichere Nachweis der Ficidae beruht auf der Untersuchung von *Ficopsis juvenis* aus paleozänen Schichten Alabamas, von welcher ein Protoconch dokumentiert werden konnte, wie er auch für die *Ficus*-Arten der rezenten Fauna charakteristisch ist (Riedel, 1994) (Abb.T17/7,9).

**Cancellarioidea:** Cancellariinae sind stärker differenziert als in der Oberkreide, Admetinae und Plesiotritoninae nicht klar zu diagnostizieren. U.a. tritt die Gattung *Fusiaphera* erstmals auf (Kollmann & Peel, 1983: New genus, cf. *Plesiotriton*), die auch noch in der rezenten Fauna existiert (Beu & Maxwell, 1987). Der Protoconch eines cancellariiformen Juvenilgehäuses (cf. *Agatrix*; Abb.T17/11) aus dem Paleozän von Alabama zeigt eine suturale Leiste wie sie ähnlich auch an Protoconchen vieler

Muricoidea ausgeprägt ist, und die somit wohl ein symplesiomorphes Merkmal repräsentiert. Die stärkste Affinität besteht mit bestimmten frühontogenetischen Gehäusen der Costellariidae. Der Protoconch einer paleozänen *Cancellaria* sp. (Abb.T17/12) ist dem von cf. *Agatrix* sehr ähnlich, trägt allerdings keine suturale Leiste wie es auch bei den Cancellariden der rezenten Fauna der Fall ist (siehe 3.9.1.3.).

**Conoidea: Turridae** sind vergleichsweise divers, jedoch lediglich "Turriinae" (Abb.T17/14) sind eindeutig mit Hilfe der Protoconche nachzuweisen. Einige Adultgehäuse sind allerdings charakteristisch und zeigen Affinitäten zu rezenten Gattungen wie z.B. *Clavatula* ("Clavatulinae"; Abb.T17/13), so daß in diesen Fällen zumindest die familiäre Zuordnung als gesichert gelten kann. Neben Protoconchen, die bereits in klarem Bezug zu denen entsprechender rezenter Taxa stehen (Abb.T17/15), gibt es einige an Apicis turrider Teleoconche (Abb.T17/17) mit hoher Übereinstimmung zu denen bestimmter Fascioliariinae (Buccinidae). Solche Protoconche sind bereits aus der Oberkreide nachgewiesen (Bandel, 1993) und repräsentieren sehr wahrscheinlich einen symplesiomorphen Typus der Conoidea und Muricoidea. Eine synoptische Zusammenstellung (Abb.T17/18; T18/1,2) veranschaulicht, daß die phylogenetische Skulpturenentwicklung entsprechender Larvalschalen peramorph ist.

Weder **Conidae** (vergl. Kohn, 1990) noch **Terebridae** sind im Paleozän nachgewiesen. Aus dem Paleozän von Alabama wird ein Juvenilgehäuse abgebildet (Abb.T17/16), welches als Stammgruppenvertreter der Terebridae zur Diskussion gestellt werden kann. Der Protoconch zeigt die skulpturellen Elemente wie sie bei vielen Turriden zu finden ist, jedoch eine generelle Form, die weitgehend dem Terebridae-Typus entspricht. Die Apertur des hochturmförmigen Teleoconchs zeigt keinen echten Analsinus, sondern nur eine flache Bucht der Außenlippe.

**Muricoidea: Muricidae** sind erstmals sicher zu diagnostizieren, insbesondere aus dem Paleozän von Alabama mit *Poirieria* und *Pterynotus* (Abb.T18/3,5; vergl. Bandel, 1993; Vokes, 1992), und zeigen einen Protoconch-Typus (Abb.T18/4,6), wie er ebenfalls in der Rezentfauna von Arten der Muricinae bekannt ist. Sehr ähnliche Adultgehäuse sind auch aus dem Paleozän Europas dokumentiert (u.a. Vincent, 1930a). Die hohe Übereinstimmung paleozäner Teleoconche mit dem von *Poirieria cretacea* (in Garvie, 1991) aus dem Maastricht von Texas impliziert, daß bereits in der höchsten Oberkreide Muricinae existierten (s.o.). Andere muriciforme Gehäuse ähneln sensu lato u.a. *Corallophila*, *Thais*, *Trophon* oder *Urosalpinx* (siehe

z.B. Aldrich, 1886; Kollmann & Peel, 1983; Traub, 1979; Vincent, 1930a; Zinsmeister, 1983), können jedoch aufgrund fehlender Kenntnis ihrer frühnotogenetischen Schalen nicht sicher von ähnlichen Adultgehäusen bestimmter Bucciniden wie z.B. *Cantharus* oder *Peristernia* unterschieden werden. **Turbinellidae** sind wahrscheinlich bereits divers vertreten, allerdings nicht klar von sogenannten Perissityidae oder Tudicidae abzugrenzen (siehe Anmerkung). Einige Adultgehäuse sind dokumentiert (Glibert, 1973; Vincent, 1930b; Abb.T18/7), die eine hohe Übereinstimmung mit rezenten Columbariinae zeigen, jedoch nicht eindeutig von bestimmten Fasciolariinen (Buccinidae) differenziert sind. Diese potentiellen Columbariinae sind schalenmorphologisch mit keinem der turbinelliformen oder vasiformen Gehäuse des Paleozäns in Verbindung zu setzen. **Buccinidae** sind mit Fasciolariinae vertreten, die aber ohne Kenntnis des Protoconches teilweise nicht von Muriciden (s.o.) unterschieden werden können. Eine Reihe bucciniformer Gehäuse ist abgebildet, von denen zumindest einige charakteristisch genug sind, um subfamiliäre Bezüge erkennen zu lassen. So zeigt z.B. "*Nassa*" *calli* (in Aldrich, 1886) starke Affinitäten zur rezenten nassariinen *Bullia*. Den **Columbellidae** ähnliche Gehäuse sind u.a. aus den Faxe-Kalken (Ravn, 1933: *Johnstrupia faxensis*) und von West-Grönland beschrieben (Kollmann & Peel, 1983: *Columbellopsis* sp.). Der eindeutige systematische Bezug ist jedoch nicht nachgewiesen.

Die bereits in der Oberkreide deutlich differenzierten **Volutidae** scheinen von einem signifikanten Diversitätseinschnitt betroffen zu sein, der wahrscheinlich mit dem Ende der Kreidezeit zusammenfiel. Z.B. ist mit der artenreichen *Volutomorpha*-Gruppe des Senons (siehe z.B. Sohl, 1964a) lediglich die Gattung *Volutocorbis* in Verbindung zu setzen, die u.a. im Paleozän von Kalifornien (Zinsmeister, 1977), Texas (Gardner, 1933), Alabama (Smith, 1906 mit Protoconchskizze; eigene Daten) (Abb.T18/8), West-Grönland (Kollmann & Peel, 1983) und Südost-Australien (Darragh, 1988) erscheint. Eine charakteristische Gattung der Oberkreide und des Känozoikums ist z.B. *Volutilithes* (siehe taxonomische Anmerkung in 3.11.5.1.). Einige andere Gehäuse sind im Kontext ihres dokumentierten Protoconches ebenfalls klar den Volutiden zuzuordnen, etwa *Lyrischapa*, die im Paleozän eine weite Verbreitung hatte (Givens, 1991). **Olividae** sind ausschließlich mit *Ancilla* s.l. vertreten (Vincent, 1930b; eigene Daten; Abb.T18/9), deren Arten hohe Übereinstimmung mit denen der Oberkreide zeigen. **Harpidae** sind erstmals in der Gattung *Eocithara* zu erkennen (Kollmann & Peel, 1983: *Harpa* sp.; vergl. Vokes, 1984), die bereits

Charakteristika der rezenten *Harpa* zeigt. **Margi-nellidae** können nach Stand der Forschung nicht verifiziert werden. **Mitridae** im engeren Sinne sind nicht sicher belegt, da Genera wie *Conomitra* oder *Fusimitra* (in Ravn, 1933; Traub, 1979) starke Affinitäten zu den **Volutomitridae** zeigen, insbesondere zu deren Gattung *Microvoluta*. **Costellariidae** sind, wie bereits in der Oberkreide, deutlich zu erkennen (u.a. "*Mitra*" *hatchetigbeensis* in Aldrich, 1886; "*Turricula*" sp. in Ravn, 1933).

In der unteren Oberkreide begannen sich Gehäusetyphen herauszubilden, die gewisse Übereinstimmung mit Turbinelliden, aber auch Melongeninen (Buccinidae) zeigen, im Senon weit verbreitet und artenreich sind und mit einigen Taxa auch im Paleozän erscheinen (u.a. Griffin & Hünicken, 1994; Popenoe & Saul, 1987; Saul, 1988a, 1988b; Zinsmeister, 1983). Diese Gastropoden wurden je nach Autor in Perissityidae, Pyropsidae oder Tudicidae klassifiziert, ohne daß irgendeiner der entsprechenden Protoconche dokumentiert wäre. Viele Arten der genannten systematischen Einheiten könnten eine eigenständige Radiation repräsentieren, aus der sich Linien abgliederten, die ab dem Paleozän deutlich hervortreten und klare Bezüge zu rezenten Neogastropoden zeigen. Die Lösung dieser umfangreichen Problematik ist Thema einer gesonderten Studie (Bandel & Riedel, in Vorbereitung).

Der für die Kreide/Tertiär-Grenze im allgemeinen postulierte Faunenschnitt spiegelt sich in den "höheren" Caenogastropoda nur bedingt wider. Bei vielen Gruppen kann eher von einer gewissen evolutiven Stasis gesprochen werden. Die von Hansen (1988) für entsprechende Ablagerungen der US-Golfküste postulierte Reduzierung der Gammadiversität auf 20% im Zuge der Maastricht/Paleozän-Transition berücksichtigt keine quantitativen Unterschiede der zu Verfügung stehenden Fossilfaunen. Auf Basis einer einzigen Fossilfundstelle hypothetisierten Hansen et al. (1993), daß eine Erholung der Malakofaunen von der endkretazischen Katastrophe etwa zwei Millionen Jahre andauerte. Ob Extinktions- bzw. Radiationsphasen durch laterale oder vertikale Emigration bzw. Immigration (gesteuert z.B. durch Meeresspiegel- oder Klimaänderungen) entsprechender Taxa vorgetäuscht sind, kann natürlich nur durch paläobiogeographische Vergleiche überprüft werden. Bezogen auf nordwesteuropäische Malakofaunen verfolgte Chavan (1946; vergl. Nevesskaya & Solovyov, 1981) diesen differenzierten Ansatz und stellte fest, daß die Extinktion im Campan prozentual höher als im Maastricht oder Paleozän war.

Im **Eozän** erfolgten Radiationen, die das vorhandene Spektrum evolutiver Linien kräftig ausdifferenzierten und den Bezug zur rezenten Fauna in großer Breite herstellten:

**Naticoidea:** Der Anteil an Weichsubstrat-Malakofaunen hat deutlich zugenommen (u.a. Beu & Maxwell, 1990; Clark & Martin, 1901; Eames, 1957; LeBlanc, 1937), was sich auch in der erhöhten Bohrlochquote entsprechender Assoziationen widerspiegelt (u.a. Arua & Hoque, 1989a, 1989b, 1989c; eigene Daten). Erstmals treten Arten der weitmündigen Gattung *Sinum* s.l. auf (u.a. in Eames, 1957), so daß die Spannbreite rezenter

Gehäusemorphologien bereits weitgehend erreicht ist (vergl. 3.1.2.).

**Cypraeoidea:** Die Artenvielfalt hat deutlich zugenommen, sowohl bei den **Cypraeidae** als auch bei den **Ovulidae** (u.a. Cossman, 1913; Dolin & Dolin, 1983; Eames, 1957; Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Ingram, 1947). Mit *Cypraeogemmula warnerae* aus dem Eozän des US Bundesstaates Washington (Squires et al.; 1996) ist eine Ovulide dokumentiert, die in der Stammgruppe der Pediculariinae (siehe 3.2.2.) systematisiert werden kann. Die Spannbreite der Gehäusemorphologien (inklusive Ornamentierung) ist bei den eozänen Cypraeoideen deutlich größer als in der rezenten Fauna. Es wurden Gehäuselängen von bis zu 35 cm erreicht (Schilder, 1930). *Gisortia* und *Vicetia* sekretierten große laterale und teilweise dorsale Schalenfortsätze (siehe z.B. Dolin & Dolin, 1983; Kay, 1996). Unter dem Namen *Cypraedia* beschriebene Arten (u.a. in Dolin, 1991; Harris & VanWinkle Palmer, 1947) zeigen ein engmaschiges Kästchenmuster auf dem Adultgehäuse, das bei paleozänen Ovuliden auf das Juvenilgehäuse und bei Cypraeiden generell auf das Larvalgehäuse beschränkt ist, und belegen damit eine paedomorph verlaufende Evolution. Gattungen wie *Eovolva*, mit ihrer dominanten Spiralberippung (siehe z.B. in Eames, 1957), leiten morphologisch zu den Triviidae über (siehe folgender Abschnitt).

**Lamellarioidea:** Triviidae stellen mit *Trivia* s.l. die stratigraphisch ältesten bekannten Vertreter der Überfamilie. Entsprechende Funde sowohl aus dem Eozän des Pariser Beckens (Dolin & Dolin, 1983 klassifizieren *Eratotrivia platystoma* unter den Eratoinae) als auch Neuseelands (Beu & Maxwell, 1990) dokumentieren ein großes Verbreitungspotential. Eine eozäne Existenz der *Erato*-Verwandtschaft oder der **Lamellariidae** ist bisher nicht belegt.

**Capuloidea:** Weder **Trichotropidae** noch **Capulidae** sind sicher nachzuweisen. Da die Trichotropiden bereits in der Oberkreide in Erscheinung traten, muß das Eozän als Fundlücke interpretiert werden. Dieses könnte mit den (anti-) borealen Habitaten der Trichotropiden in Zusammenhang stehen, welche einerseits eher diageneseunfreundlich und andererseits für das Eozän kaum erforscht sind. *Capulus* s.l. ist rezent gewöhnlich auch in wärmeren Meeren anzutreffen, und zwar u.a. im Kontext einiger anderer hier erwähnter Gastropoden, so daß vermutet werden kann, daß Capuliden im Eozän noch nicht evolviert waren.

**Calyptraeoidea:** Auf Gattungsniveau entspricht das taxonomische Spektrum dem des Paleozäns. Die Typusart von *Hipponix* stammt aus dem Eozän des Pariser Beckens (Bandel & Riedel, 1994).

**Laubierinioidea:** Es gibt keine sicheren Hinweise auf Taxa dieser Überfamilie, was jedoch keinesfalls als stratigraphische Falsifizierung interpretiert werden sollte, da entsprechende Arten schon im Eozän (und potentiell früher) wie ihre rezente Verwandtschaft bathyal bis abyssal gelebt haben könnten und deshalb nicht überliefert sind.

**Cassoidea:** Neben den bisher aufgetretenen Linien **Personidae**, **Oocorythinae (Cassidae)** und **Ranellinae (Ranellidae)** erscheinen und differenzieren sich **Bursinae**, **Cymatiinae (beide Ranellidae)**, **Cassinae** und **Phaliinae (beide Cassidae)**, so daß lediglich Vertreter der **Tonninae** fehlen (Riedel, 1995).

**Ficoidea:** Innerhalb der **Ficidae** tritt im oberen Eozän *Ficus* neu in Erscheinung (u.a. Beu & Maxwell, 1990; Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Olsson, 1930; Riedel, 1994; Smith, 1907) und wird in einigen Faunen bereits dominant über *Ficopsis*. Es gibt keine sicheren Hinweise auf **Thalassocygnidae** (vergl. Paleozän), jedoch kann wahrscheinlich die aus dem oberen Eozän von Patagonien beschriebene Gattung *Peonza* (in Olivera et al., 1994) ebenso in dieser Familie systematisiert werden wie zwei "*Tudicla*"-Arten (in Clark & Martin, 1901) aus eozänen Schichten Marylands (USA).

**Cancellarioidea:** Sichere Nachweise sind ab dem Eozän auch für Plesiotritoninae zu liefern (Abb.T18/10), die mit *Plesiotriton cretaceus* bereits im Senon der südöstlichen USA einen Vertreter haben sollen (Beu & Maxwell, 1987; Sohl, 1960), dessen systematische Stellung jedoch als nicht belegt angesehen wird. Eine cancellariine *Fusiaphera* sp. aus dem Eozän des Pariser Beckens zeigt einen Protoconch-Typus mit suturalen Leisten (Abb.T18/11), wie er ähnlich auch von cf. *Agatrix* aus paleozänen Ablagerungen dokumentiert wurde (s.o.). *Fusiaphera* ist u.a. auch aus dem Eozän Neuseelands nachgewiesen (Beu & Maxwell, 1990). Die Mehrzahl der Protoconche gehen in skulptureller Hinsicht fließend in den Teleoconch über (Abb.T18/12,13), was auf Frühontogenesen ohne planktotrophe Phase hindeutet (vergl. Wrigley, 1935).

**Conoidea:** **Turridae** sind in großer Artenzahl weltweit verbreitet (u.a. Aldrich, 1895; 1911; 1921; Beu & Maxwell, 1990; Clark & Martin, 1901; Eames, 1957; Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Le Blanc, 1937; Long, 1981; Palmer & Brann, 1966; Powell, 1964, 1969). Die Teleoconche implizieren, daß sich Vertreter der meisten Unterfamilien (siehe 3.10.3.) etabliert haben. Unter den mit Hilfe der Protoconche exakt zu belegenden Taxa sind "Turrinae" deutlich dominant (Abb.T18/14-16). Es treten jedoch vermehrt Spezies auf, die zur Verwandtschaft rezenter "Daphnellinae" (Abb.

T18/17,18; T19/7) "Drilliinae" (Abb.T19/1,2) oder "Mangeliinae" (Abb.T19/3,4) gehören.

**Conidae** sind erstmals sicher nachzuweisen und zwar mit den Gattungen *Conorbis*, *Hemiconus* und *Conus* (siehe u.a. Kohn, 1990; Powell, 1966; Wenz, 1938-1944; Veatch, 1906; eigene Daten). Es kann hier gezeigt werden, daß *Conorbis* ein echtes Bindeglied zwischen Turridae und Conidae repräsentiert. Der Teleoconch von *Conorbis* ist bikonisch (Abb.T19/10) und zeigt Affinitäten zu *Conus*. Die Windungsschultern von *Conorbis* sind jedoch abgerundet und die Aperturaußenlippe zeigt einen deutlich stärker entwickelten ("turriden") Analsinus (Abb.T19/8,9) als *Conus*. Der Protoconch-Typus von *Conorbis* sp. aus eozänen Schichten des Pariser Beckens entspricht nicht dem von *Conus* spp., sondern dem von *Hemiconus* sp. (Abb.T19/14,15). Andererseits stimmt jedoch der Teleoconch von *Hemiconus* (Abb.T19/13) weitgehend mit dem von *Conus* überein, so daß *Hemiconus* offensichtlich eine systematische Stellung zwischen *Conorbis* und *Conus* einnimmt. Es gab im Eozän keine weitmündigen Coniden, die darauf hinweisen würden, daß Fische zum Beutespektrum gehörten (vergl. 3.10.).

**Terebridae** haben ihre charakteristischen Teleoconche herausgebildet (u.a. Beu & Maxwell, 1990; Olsson, 1930) und sind auch ohne Kenntnis der Protoconche zu verifizieren. *Hastula* s.l. und *Terebra* s.l. sind bereits klar zu unterscheiden, die stratigraphische Reihenfolge ihres Auftretens bleibt jedoch ungeklärt. Die phylogenetische Herleitung der Terebriden aus Sicht der Paläontologie ist mehr oder weniger nebulös (vergl. Paleozän), es gibt jedoch ausreichend Indizien um zu postulieren, daß sie keine gemeinsame Stammgruppe mit den Conidae haben (siehe 6.1.3.).

**Muricoidea:** **Muricidae** zeigen eine Fülle von Arten (u.a. Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Merle, 1989; Speyer, 1863; Vokes, 1990, 1992, 1994; eigene Daten; Abb.T20). Mit Ausnahme der Coralliophilinae sind Vertreter sämtlicher Unterfamilien gut belegt. Sowohl multispirale als auch die meisten paucispiralen Protoconche stimmen vom Typus her mit denen der rezenten Vertreter überein (Abb.T19/17; T20/2,4,5,7). Innerhalb der Ocenebrinae tritt allerdings ein paucispiraler Protoconch mit Spiralberippung in Erscheinung (Abb. T20/9,10), wie er aus der rezenten Fauna nicht bekannt ist. Neben ihren Gehäusen sind die Muriciden auch durch ihre Bohraktivitäten evident (u.a. Arua & Hoque, 1989b; eigene Daten; Abb.T21/15). **Turbinellidae** sind auch ohne Kenntnis entsprechender frühontogenetischer Schalen relativ sicher unter columbariformen, tudiciformen und vasiformen Gehäusen zu diagnostizieren (u.a. Beu & Maxwell, 1990; Clark & Martin, 1901; Harris &

VanWinkle Palmer, 1947; Olsson, 1930). Ptychactinidae sind aufgrund ihrer vergleichsweise uncharakteristischen Gehäuse nicht sicher auszumachen. **Buccinidae** sind artenreich mit den Fasciolarinae vertreten; einerseits mit schon aus dem Paleozän bekannten Gehäusen (Abb.T20/11,12) und andererseits auch mit auffälligen Taxa wie *Clavilithes* (Abb.T20/13), einer Gastropode mit riesigem, multispiralem Protoconch, der eine holokapsuläre Frühontogenese widerspiegelt (Abb.T20/14,15). *Euthriofusus distinctissimus* aus dem Eozän des Pariser Beckens zeigt einen Teleoconch (Abb.T20/16) wie er bei Ocenebrinae (Muricidae) zu finden ist, jedoch im Kontext eines charakteristischen, mit Kästchen skulpturierten Protoconchs (Abb.T20/17), der auf eine Verbindung mit der oligozänen bis miozänen Linie um *Streptodictyon* hinweist (siehe Cadée & Janssen, 1994). Die Buccininae zeigen u.a. mit Gattungen wie *Colubraria*, *Phos* oder *Metula* (Abb.T21/1,2) einen deutlichen Bezug zur modernen Fauna (siehe u.a. Harris & VanWinkle Palmer, 1947). Nassariinae sind zwar mit *Bullia* s.l. nachzuweisen, doch ist die später in der Erdgeschichte so erfolgreiche Gattung *Nassarius* s.l. im Eozän noch nicht belegt. **Columbellidae** sind nach wie vor nicht sicher nachzuweisen.

**Volutidae** sind weniger artenreich als in der Oberkreide, aber diverser als im Paleozän (siehe Darragh, 1988; Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Le Blanc, 1937; Wenz, 1938-1944). Auffällige und weit verbreitete Gattungen sind z.B. *Lyria* (Abb.T21/3,4,6-9) und *Volutocorbis* (Abb. T21/9-12), von der sich *Volutospina* (siehe Cossmann, 1913) abspaltet. Charakteristisch sind auch die bereits aus der Oberkreide bekannte *Volutilithes* (u.a. Givens, 1989; Squires & Advocate, 1986; Abb.T21/5) oder die pyruliforme *Strepsidura* (siehe Givens & Garvie, 1994), die im oberen Eozän bzw. unteren Oligozän zuletzt nachzuweisen sind. Infolge kräftiger Radiationen innerhalb der **Olividae** treten neben den Ancillinae nun auch Olivellinae und Olivinae in Erscheinung (u.a. Clark & Durham, 1946; Clark & Woodford, 1927; Cossmann, 1913; Olsson, 1930), was hier u.a. auch durch entsprechende Dokumentation frühontogenetischer Schalen belegt wird (Abb.T21/14). Im Eozän des Pariser Beckens lebte eine Ancillinae (Abb.143), die morphologisch weitgehend mit der aus dem rezenten Bathyal des Roten Meeres dokumentierten *Ancilla* sp. übereinstimmt (Abb.T16/2,3). **Harpidae** sind durch *Harpa* s.l. (siehe taxonomische Anmerkung) und *Morum* repräsentiert (u.a. Clark & Durham, 1946; Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Woodring, 1959). **Marginellidae** treten erstmals gut belegbar und gleichzeitig relativ divers in Erscheinung, u.a. mit den Gattungen

*Dentimargo* (Abb.143), *Persicula*, *Protoginella*, *Prunum* und *Volvarina* (Coovert & Coovert, 1995; Harris & Van Winkle Palmer, 1947; eigene Daten).

Mitriforme Gehäuse sind signifikante Elemente entsprechender Malakofaunen (u.a. Cossmann, 1906, 1913; Harris & VanWinkle Palmer, 1947; Olsson, 1930; Abb.T21/16-19), aber nur bedingt in **Mitridae**, **Volutomitridae** und **Costellariidae** zu differenzieren. Hier wird ein Gehäuse aus dem Eozän des Pariser Beckens abgebildet (*Uromitra* sp.; Abb.T21/16,17), das einen Protoconch wie manche Volutomitriden, einen Gehäuseumriß und kräftig entwickelte Columellarfalten wie viele Costellariiden (siehe 3.11.11.2.) und eine unskulpturierte Schale wie einige Mitriden (siehe 3.11.9.2.) zeigt. *Conomitra* sp. (Abb.T21/18,19) trägt einen Protoconch wie er hier auch für *Conorbis* und *Hemiconus* (beide Conidae) abgebildet wird, während der Teleoconch  $\pm$  volutomitrid ist. Diese beiden Beispiele demonstrieren, daß die von mitriformen Gehäusen der Rezentfauna abstrahierten schalenmorphologischen Diagnosen im Fossilen nicht gut greifen. Ein klarer systematischer Bezug zu modernen Vertretern dieser Verwandtschaft ist im Eozän noch nicht herzustellen.

Taxonomische Anmerkung: Rehder (1973) und Vokes (1984) gingen davon aus, daß *Harpa* erst im Miozän evolvierte, während die paleogenen Harpiden der Gattung *Eocithara* zugeordnet wurden. Wichtigstes Unterscheidungsmerkmal der Autoren ist ein paucispiraler Protoconch (*Eocithara*) einerseits und ein multispiraler Protoconch (*Harpa*) andererseits. Wie auch hier gezeigt werden konnte (siehe Kapitel 3), können selbst nahe verwandte Arten entsprechend unterschiedliche Protoconche zeigen, so daß dieses Merkmal in der Regel nicht zur Unterscheidung auf dem Gattungsniveau taugt. Andere angeführte Merkmalsunterschiede (in Rehder, 1973), z.B. Gesamtgröße oder Weite der Apertur, sind graduell. Möglicherweise ist die oberkretazische *Eocithara* (s.o.) ebenfalls in *Harpa* s.l. einzubeziehen.

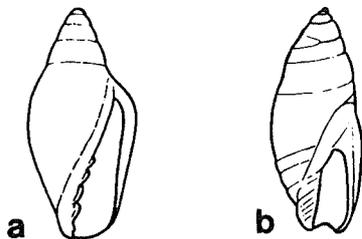


Abb.143: Beispiele eozäner Gastropoden des Pariser Beckens, die nahezu unverändert in der rezenten Fauna des Indo-Westpazifiks existieren: a) *Dentimargo* sp. (Marginellidae), b) *Ancilla* sp. (Olividae). Ohne Maßstab.

Der paläobiogeographische Vergleich paleozäner und eozäner Gastropoden belegt nicht nur besonders enge Bezüge zwischen den nordamerikanischen und europäischen Faunen, sondern auch einen regen

Austausch der atlantisch-westtethyalen Faunen mit denen des indopazifischen Raumes.

Eine signifikante Änderung der paläobiogeographischen Situation setzte im Barton ein. Hindustan schob sich als Barriere in den Äquatorialstrom, und der Zerfall der Tethys begann (siehe z.B. Scotese et al., 1988). Damit wurde das Ende globaler Malakofaunenbeziehungen eingeläutet. Im Kontext der mittelalpidischen tektonischen Phase wurde im Oligozän das zirkumäquatoriale Strömungssystem weitgehend unterbrochen. Das Wärmetransportsystem der Ozeane änderte sich außerdem mit Öffnung der Davisstraße und der Dänemarkstraße im Nordatlantik sowie der Drakestraße zwischen Südamerika und Antarktica. Die Folge war eine Abkühlung bzw. stärkere Differenzierung des globalen Klimas (vergl. Summerhayes & Thorpe, 1996).

Die paläobiogeographische Neuordnung der "höheren" Caenogastropoda spiegelt diese Prozesse wider. An tropische Klimate adaptierte Gastropoden mittel- und südeuropäischer Faunen zogen sich (im Barton beginnend) zunehmend in den Indo-Pazifik zurück (analoge Vorgänge im amerikanischen Raum), was von einigen Vertretern der Impactfraktion als Aussterbeereignisse infolge von Bolideneinschlägen interpretiert wurde (vergl. Hansen, 1992; Prothero, 1989).

Vergleicht man aus oligozänen Ablagerungen (siehe Anmerkung) beschriebene "höhere" Caenogastropoda (u.v.a. Beu & Maxwell, 1990; Beyrich, 1853, 1854a, 1854b; Cadée & Janssen, 1994; Darragh, 1988; Glibert, 1957; Gründel, 1997a; Janssen, 1978, 1979; Kuster-Wendenburg, 1973; Long, 1981; Lozouet, 1987; MacNeil & Dockery, 1984; Olsson, 1931; Ravn, 1907; Speyer, 1862, 1866, 1867; Tembrock, 1963; Vergneau-Saubade, 1968; Vokes, 1990, 1992, 1994) mit denen des Eozäns (s.o.), so zeigen sich keine signifikanten Diversitätseinschnitte, aber veränderte Faunenassoziationen.

Im Rahmen des 1989er "International Geological Congress" wurde beschlossen, das Latdorfium als oberstes Eozän statt als unterstes Oligozän einzustufen (Cowie & Bassett, 1989). Da einige der oben aufgeführten Publikationen keine entsprechend detaillierte stratigraphische Einstufung enthalten, können nachfolgend auch latdorfische Malakofaunen in das Oligozän einbezogen sein. Die Monographie über die "Lower Oligocene Gastropoda of the Vicksburg Group" (MacNeal & Dockery, 1984) beschreibt eine Fauna, die infolge der genannten formalistischen Änderungen neben oligozänen nun auch eozäne Fossilien enthält. Deshalb werden hier die Gastropoden der Red Bluff Formation abgegrenzt und nicht für das Oligozän berücksichtigt. Die neue stratigraphische Grenzlegung wird allerdings durch die Evolution der Gastropoden nicht widerspiegelt.

Aus stammesgeschichtlicher Sicht soll im folgenden nur skizziert werden, ob und bezüglich welcher Taxa sich die zwischen eozäner und rezenter Fauna bestehenden Unterschiede in den höheren systematischen Einheiten im **Oligozän** weiter verringern.

Oligozäne Naticoidea zeigen keine nennenswerten Unterschiede zu ihren eozänen Pendanten. Unter den Cypraeoidea sind die kräftig skulpturierten Formen wieder verschwunden; Pediculariinae sind weiterhin nicht sicher belegt. Innerhalb der Lamellarioidea treten erstmals Eratoinae in Erscheinung, die Gehäuse zeigen, welche noch deutlicher cypraeiform sind (siehe Speyer, 1862) als die der rezenten Pendanten und damit Hinweise auf die Lesrichtung der Evolution liefern. Lamellariidae sind nicht nachgewiesen, könnten sich jedoch unter den als *Sinum* (Naticidae) beschriebenen Gehäusen befinden. Capuloidea treten wenig in Erscheinung. Die Existenz von Capulus bleibt unbelegt, doch ist eine potentielle Vorläuferform aus dem französischen Oligozän dokumentiert (Bandel & Riedel, 1994: *Capulus* sp.). Calyptraeidea werden mindestens durch *Neojanacus* (Hipponicidae) angereichert (MacNeil & Dockery, 1984: "*Capulus*" *planus*). Laubierinioidea sind nicht zu erkennen. Den Cassoidea fehlen weiterhin die Tonninae.

Cancellarioidea und Conoidea zeigen eine vergleichbare bis etwas größere Diversität als im Eozän. Muricoidea erhalten einen stärkeren Rezentbezug unter mäßiger Diversitätszunahme. Unter den Muriciden fehlt (u.a.) weiterhin *Murex*. Turbinellidae präsentieren ihre Typusgattung *Turbinella* (MacNeil & Dockery, 1984). Buccinidae radiierten etwas stärker als die meisten anderen Familien. Neben Buccininae und Fasciolarinae treten die zuvor latent vorhandenen Melongeninae mit *Pugilina* (Lozouet, 1987: *Melongena* sp.) deutlich in Erscheinung. Einige Arten von *Levifusus* (siehe z.B. MacNeil & Dockery, 1984) könnten ebenfalls hierhergehören. Nassariinae lassen erstmals *Nassarius* s.l. erkennen (Lozouet, 1987; Speyer, 1862). Columbellidae können trotz des Auftretens *Mitrella*-affiner Gehäuse (siehe z.B. MacNeil & Dockery, 1984) nicht als sicher nachgewiesen gelten. Volutidae legen auf allen taxonomischen Niveaus zu. Neben Athletinae, Haliinae (= Scaphellinae), Lyriinae und Volutinae sind auch Fulgorariinae, Zidoninae und erste Yetinae (= Cymbiinae) zu diagnostizieren (vergl. Darragh, 1988). Die größeren systematischen Linien der Olividae waren bereits im Eozän evolviert und werden im Oligozän etwas ausdifferenziert (gilt auch für Harpidae). Innerhalb der Marginellidae sind keine evolutiven Innovationen auszumachen. Die taxonomische Problematik bezüglich mitriformer Gastropoden bleibt bestehen. Die typischen

Gattungen des Eozäns wie *Uromitra* oder *Conomitra* prägen weiterhin das Erscheinungsbild.

**Zwischenfazit:** Die Evolution der "höheren" Caenogastropoda spiegelt anscheinend keine von Impactforschern erhofften katastrophalen Ereignisse an der Eozän/Oligozän-Grenze wider (genauere Untersuchungen müssen folgen), jedoch korrelieren paläogeographische und paläobiogeographische Veränderungen. Wärmeliebende Faunen sterben nicht aus, sondern verlagern sich in entsprechende Klimazonen. Eine Zunahme der Diversität im Oligozän muß differenziert betrachtet werden, ist jedoch insgesamt nur gering bis mäßig hoch.

**Neogene Ablagerungen** sind hinsichtlich der "höheren" Caenogastropoda weltweit relativ gut bekannt (EUROPA: u.a. Adam & Glibert, 1974; Anderson, 1964; Bernasconi & Robba, 1984; Cossman & Peyrot, 1923; Gili, 1992, 1994; Gili & Martinell, 1990a, 1990b, 1993; Glibert, 1959; Janssen, 1972, 1983, 1984; Martinell, 1978, 1979, 1982a, 1982b; Moths & Piehl, 1988; Rasmussen, 1956; Sorgenfrei, 1958a, 1958b; Strausz, 1966; Svagrovský, 1982; Vera-Peláez et al., 1995; NORDAMERIKA: u.a. Addicott, 1965, 1970; Dall, 1909; Gardner, 1948; Moore, 1963; Vokes, 1990, 1992, 1994, 1997; SÜDAMERIKA: u.a. Gibson-Smith & Gibson-Smith, 1983; Jung, 1977; MITTELAMERIKA: u.a. Del Carmen Perrilliat, 1972; Jung & Petit, 1990; Woodring, 1959; HINDUSTAN: u.a. Dalton, 1908; Dey, 1961; SÜDOSTASIEN: u.a. Beets, 1981, 1983, 1984, 1986; OSTASIEN: u.a. Iwasaki, 1970; Ozawa et al., 1998; Yokoyama, 1916; AUSTRALIEN und OZEANIEN: u.a. Beu & Maxwell, 1990; Darragh, 1988; Ladd, 1977, 1982; Schilder, 1934).

Im Miozän treten aus aktualistischer Sicht, mit Ausnahme der Haloceratidae, Laubierinidae (beide Laubierinioidea) und Lamellariidae (Lamellarioidea), auch die letzten noch fehlenden, höheren systematischen Linien in Erscheinung, d.h. unter den Capuloidea sind Capulidae (*Capulus* mit Protoconch z.B. in Janssen, 1984), unter den Laubierinioidea Pisaniuridae (mit Protoconch z.B. in Warén & Bouchet, 1990), unter den Cassoidea Tonninae (vergl. Riedel, 1995) und unter den Muricoidea Coralliophilinae (mit Protoconch z.B. in Anderson, 1964) zu diagnostizieren. Das Fehlen der Haloceratidae und Laubierinidae korreliert offensichtlich mit den bathyalen Habitaten dieser Schnecken und damit verbundenen Überlieferungsproblemen. Warum die Lamellariidae im Fossilien nicht nachgewiesen sind ist unklar. Die Dünnschaligkeit der Gehäuse und die Kaltwasserhabitate der meisten Arten sind möglicherweise eine ausreichende Begründung für nicht stattgefundene Fossilisation.

Die neogenen Malakofaunen zeigen größtenteils bereits moderne Assoziationen - im Miozän mit

weitgehender und im Pliozän in voller generischer Breite (bezogen auf die Rezentfauna). Dies bedeutet, daß pleistozäne Klima- und Meeresspiegelschwankungen offensichtlich keine supraspezifischen Diversitätseinschnitte verursachten. Nur wenige Gruppen wie z.B. Ficidae sind im Neogen evolutiv konservativ, während die große Mehrzahl der systematischen Einheiten eine relativ hohe Diversitätszunahme verzeichnet. Explosionsartige Radiationen sind insbesondere bei den Nassariinae (Buccinidae) zu verzeichnen.

Im Miozän gab es noch weitaus stärkere Beziehungen zwischen amerikanischen und europäischen Faunen als im Rezenten. Als Beleg sei hier *Melongena* (Buccinidae) genannt, die sowohl aus karibischen als auch aus mediterranen miozänen Ablagerungen nachgewiesen ist (vergl. z.B. Gibson-Smith & Gibson-Smith, 1983 und Strausz, 1966), heute jedoch auf den zentralen Westatlantik beschränkt ist (siehe 3.11.3.1.).

Der kräftige Anstieg der Biodiversität im Neogen steht offensichtlich auch mit dem endgültigen Verschuß der Tethys (u.a. Rögl & Steininger, 1983) und der damit verbundenen Isolierung von Malakofaunen in Verbindung. Die sich hier in den "höheren" Caenogastropoda widerspiegelnde klassische Hypothese, daß durch geographische Trennung Speziationsprozesse in Gang gesetzt werden, läßt sich am Beispiel des Isthmus von Panama, der sich im oberen Pliozän endgültig schloß (u.a. Coates et al., 1992; Jackson & Jung, 1992; Vermeij & Petuch, 1986) besonders gut zeigen. Im Miozän und unteren Pliozän lebten viele Gastropodenarten sowohl im Ost-Pazifik als auch im karibischen Raum (Gatunische Provinz). Betrachtet man die heutige taxonomische Zusammensetzung der "höheren" Caenogastropoda diesseits und jenseits der Mittelamerikabrücke, so findet sich auf dem generischen Niveau noch eine relativ gute, auf Artniveau jedoch bereits eine sehr geringe Übereinstimmung (vergl. z.B. Abbott, 1974 und Keen, 1971).

**Fazit:** Es hat sich gezeigt, daß die Phylogenese der "höheren" Caenogastropoda aus rein paläontologischer Sicht erst relativ grob strukturiert werden kann, was aber weniger an dem morphologischen Potential der Fossilien als an dem Bearbeitungsstand liegt. Mit modernen Methoden durchzuführende Faunenrevisionen werden noch viele stammesgeschichtliche Lücken schließen können. Die evolutiven Radiationen der Neogastropoden des Neogens weisen auf ein bisher kaum genutztes biostratigraphisches Potential hin. Hier eröffnen sich auch gute Möglichkeiten molekulargenetische Daten, insbesondere Substitutionsraten zeitlich zu kalibrieren.

Ein aus phylogenetischer Sicht deutlich zu benennendes Problem ist, daß Gastropoden aus bathyalen Habitaten nur selten fossil überliefert sind. Gerade dieser Lebensraum ist potentiell Rückzugsgebiet der Schelffauna, was hier u.a. für *Thalassocyon* (Ficoidea) oder *Volutocorbis* (Volutidae) gezeigt werden konnte. Im Bathyal können Taxa relativ unbeeinflusst von kleineren und größeren "Katastrophen" der durchlichteten Welt über sehr lange geologische Zeiträume persistieren, welche die potentielle Ausgangsbasis für eine post-katastrophale Immigration und anschließende Radiation zur Neubesiedlung flacherer Meeresgebiete repräsentieren (vergl. Kapitel 6).

## 6. Phylogenetische Hypothesen

Im folgenden werden phylogenetische Hypothesen in Form von Kladogrammen dargestellt. Dazu muß angemerkt werden, daß die von Hennig (1950, 1966) entwickelte Theorie der phylogenetischen Systematik (vergl. u.a. Ax, 1984, Willmann, 1985) hier nur bedingt die Grundlage der Analyse verwandtschaftlicher Beziehungen ist. Das Dichotomie-Prinzip für Schwestergruppen und die Begriffe (Aut-, Syn-) "Apomorphie" und (Sym-) "Plesiomorphie", die klar definiert sind, werden benutzt. Die Begründung für diese Einschränkungen ist der Dogmatismus der Theorie, welcher einerseits eine Weiterentwicklung bzw. Innovationen nicht zuläßt und andererseits Regeln vorgibt, die im Widerspruch zu eigenen Erkenntnissen stehen. Beispielfhaft sei das Hennig'sche Theorem genannt, welches fordert, daß im Zuge eines Speziationsprozesses die Stammart erlischt (Hennig, 1950, 1966). Das Theorem repräsentiert einen offensichtlichen Trick, der dazu dient, Paraphyla aus der Welt zu schaffen. Paläontologische Forschung zeigt jedoch, daß Paraphyla real existieren (s.u.). Eine weiterführende wissenschaftstheoretische Diskussion soll hier nicht geführt, aber durchaus angezettelt werden.

Es wird versucht, die Kladogramme mit Hilfe eines zusätzlichen Parameters informativer zu gestalten: neuerworbene Merkmale, die an der Basis einer evolutiven Linie nicht signifikant zu diagnostizieren sind, sich jedoch im Zuge nachfolgender Radiationen herausformen, werden als "graduelle Apomorphien" (■→) bezeichnet.

Ergänzend werden Zeitmarken (Z♦) gesetzt, die den konkreten Fossilbeleg indizieren.: an der Basis einer Linie, der erste sichere Nachweis; am Ende einer Linie, der letzte sichere Nachweis. Da für Schwestergruppen gleiches Entstehungsalter anzunehmen ist, errechnet sich durch die Subtraktion unterschiedlicher Zeitmarken (siehe z.B. Abb.144 Z1 und Z2), die jeweils vorhandene Fossilfundlücke (vergl. 5., 1. Absatz).

Wichtige Stammlinienvertreter (S•) bzw. basale Taxa einer Radiation sind ebenfalls eingefügt.

Plesiomorphien sind in den Kladogrammen nicht angeführt, werden jedoch zum besseren Verständnis der Lesrichtung der Evolution in den jeweiligen Erläuterungstexten im Einzelfall benannt. Hier erfolgen auch die Hinweise auf die Außengruppe. Aufgrund der Vielzahl zu betrachtender evolutiver Linien wird die phylogenetische Analyse zunächst abschnittsweise vorgenommen (siehe 6.1.) und schließlich zusammenfassend und übergeordnet verknüpft (siehe 6.2.).

Da "graduelle Apomorphien" in entsprechenden Computerprogrammen wie PAUP nicht eingesetzt werden können, wird hier auf eine elektronische Verarbeitung der Daten verzichtet.

## 6.1. Systematische Kompartimente

### 6.1.1. Simrothina

Die Außengruppe wird durch alle anderen Caenogastropoda repräsentiert. Die Monophylie der Simrothina ist lediglich durch zwei fragliche Apomorphien begründet. Eine akrembolische Proboscis (1) ist außerhalb der Simrothina auch bei den Janthinoidea (Ptenoglossa) zu finden (u.a. Ankel, 1936). Die Form des larvalen Velums ist als übergeordnetes Merkmal nur sehr bedingt brauchbar, jedoch diskussionswürdig: Larven mit vier schlanken Velarloben (2) sind jenseits der "höheren" Caenogastropoda nur ausnahmsweise bekannt, z.B. von der Heteropode *Firoloida demarestia* (in Thiriot-Quévroux, 1973). Andere Heteropoda produzieren, ebenso wie die Stromboidea, Veliger mit sechs Loben (Bandel et al., 1997). Cerithiomorphe und littorinimorphe Veliger sind in der Regel bilobat. Die Ausbildung vier schlanker Velarloben scheint ebenfalls an der Basis der Trochelina aufzutreten und wäre dann möglicherweise ein synapomorphes Merkmal der beiden Großtaxa bzw. eine Autapomorphie der "höheren" Caenogastropoda (s.u.).

Naticoidea treten erstmals im Gaultium in Erscheinung. Die Monophylie dieses Taxons ist einwandfrei zu begründen: der Fuß ist stark vergrößert und in der Lage, das Gehäuse teilweise von außen zu bedecken (7); hiermit korreliert die Ausbildung akzessorischer Pedalganglien (10). Die Reduzierung der Sehnerven (11) geht einher mit der grabenden Lebensweise (6). Eine Anpassung an Weichsubstrat repräsentiert auch der charakteristische kragenförmige Laich (5). Die räuberische Ernährungsweise wird durch das spezifische Bohrorgan (9) und die sehr stabilen, sich gegenseitig stützenden Radulazähne (8) reflektiert. Schalenmorphologisch wichtig könnte die Tuberkelskulptur

der Embryonalschale (4) sein, die innerhalb der "höheren" Caenogastropoda sonst nur bei Neogastropoden auftritt, außerhalb jedoch auch bei Triphoroidea (eigene Daten) und Stromboidea (Bandel et al., 1997). Plesiomorph ist eine Embryonalschale, die mit einem Wulst-Gruben-Netzwerk ornamentiert ist (u.a. Cypraeoidea, Trochelina, Cerithioidea, Rissooidea). Das Merkmal "Kästchenskulptur Protoconch reduziert" (3) ergibt sich aus der entsprechenden Autapomorphie der "höheren" Caenogastropoda (siehe 6.2.). Innerhalb der Simrothina zeigen nur Larvalgehäuse der Cypraeidae den plesiomorphen Typus.

Die Naticoidea können in mindestens vier evolutive Linien unterschieden werden, von denen die erdgeschichtlich ältesten Vertreter der Überfamilie, die im Paleozän ausgestorbenen Gyrodinae, im wesentlichen durch plesiomorphe Merkmale gekennzeichnet sind. Auffällig ist die Schulterung der Teleoconchgewinde (12), die aber möglicherweise bereits Merkmal der Stammgruppe der "höheren" Caenogastropoda ist (siehe 6.2.). Die weiteren naticoiden evolutiven Linien vereinigt lediglich die zunehmende signifikante Auflagerung eines umbilikalen Kallus (13). Der Stammlinie dieser systematischen Einheiten am nächsten stehen die Polinicinae, die durch keine Autapomorphie definiert sind, aber mit den Sininae die zunehmende Vergrößerung der Teleoconch-Apertur (17) gemeinsam haben. Die erst im Eozän erscheinenden Sininae sind durch einen ohrförmigen Teleoconch (18) und die damit korrelierende Reduzierung des Operculums (19) relativ gut abgegrenzt. Die höhere Konzentration des Nervensystems (20) bezieht sich auf einen Vergleich mit den Naticinae, da Polinicinae diesbezüglich nicht untersucht sind. Polinicinae und Naticinae waren bereits im Senon voneinander differenziert. Naticinae sind durch die Verkalkung des Operculums (14) und die Verlagerung des Samenganges in die Leibeshöhle (15) charakterisiert. Die basale Penisapille (16) wurde hier erstmals für eine Naticine beschrieben, und entsprechende Untersuchungen an anderen Arten müssen zeigen, ob dieses Merkmal supraspezifische Bedeutung hat.

Die verbleibenden Simrothina können ab dem Senon an ihrem convoluten Adultgehäuse (21) erkannt werden, welches beim lebenden Tier gewöhnlich von außen mit Mantellappen bedeckt ist (22). Mit diesem Adultgehäuse-Typus korreliert einerseits die Aufwicklung des Weichkörpers und eine hufeisenförmig gebogene Kieme (23) und andererseits eine sehr schmale Apertur, die ein schützendes Operculum überflüssig macht (24). Cypraeoidea sind besonders durch ihr trifides Osphradium (26), aber auch durch die Zunahme der Radula-Querrei-

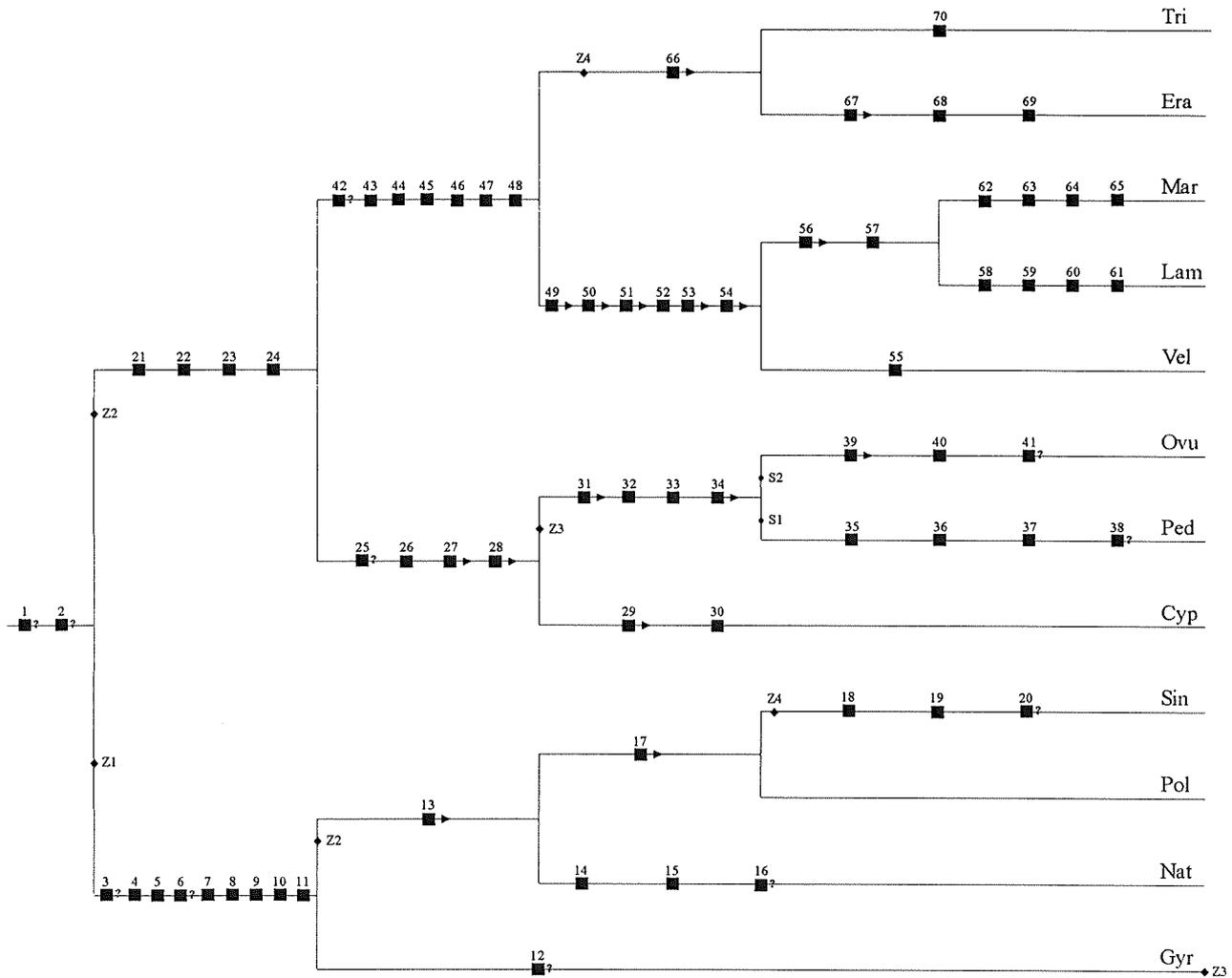


Abb.144: Verwandtschaftshypothese zu den Simrothina - *Symbole und Abkürzungen*: ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; S● = Stammlinienvertreter: S1● = *Cypraeogemmula*, S2● = *Palaeocypraea*; Z♦ = Zeitmarke: Z1♦ = Gaultium, Z2♦ = Senonium, Z3♦ = Paleozän, Z4♦ = Eozän; Cyp = Cypraeidae, Era = Eratoinae, Gyr = Gyrodinae, Lam = Lamellariinae, Mar = Marseniopsinae, Nat = Naticinae, Ovu = Ovulinae, Ped = Pediculariinae, Pol = Polinicinae, Sin = Sininae, Tri = Triviinae, Vel = Velutininae. *Merkmale*: 1■? = akrembolische Proboscis, 2■? = planktotropher Veliger mit vier schlanken Velarlappen, 3■? = Kästchenskulptur Protoconch reduziert, 4■ = Embryonalschale mit Tuberkeln, 5■ = Laich kragenförmig, 6■? = grabende Lebensweise, 7■ = Fuß stark differenziert, 8■ = zentrale und laterale Radulazähne mit Basalhöckern, 9■ = Bohrorgan, 10■ = Pedalganglien mit anterioren Knoten, 11■ = Reduzierung Sehnerven, 12■? = Teleoconchgewinde geschultert, 13■→ = umbilikaler Kallus, 14■ = verkalktes Operculum, 15■ = anteriorer männlicher Gonodukt intern, 16■? = Penis mit basaler Papille, 17■→ = Vergrößerung der Apertur, 18■ = Teleoconch ± ohrförmig, 19■ = Operculum reduziert, 20■? = Konzentrierung Nervensystem, 21■ = convolutes Adultgehäuse, 22■ = Mantel bedeckt Teleoconch von außen, 23■ = Kieme ± hufeisenförmig, 24■ = Verlust Operculum während Metamorphose, 25■? = Sinusigera-Larvalgehäuse, 26■ = trifides Osphradium, 27■→ = Zunahme Radulaquerreihen, 28■→ = Pedalganglien verlängert, 29■→ = Teleoconch mit komplexem Farbmuster, 30■ = marginale Radulazähne auffallend kräftig, 31■→ = Larvalgehäuse mit Rautenskulptur, 32■ = Serration der marginalen Radulazähne, 33■ = Coralliophagie, 34■→ = Besiedelung kühler Habitats, 35■ = Aperturaußenlippe des Adultgehäuses nicht nach innen gefaltet, 36■ = Adultgehäuse nicht von außen mit Mantel bedeckt, 37■ = hemi-sessil, 38■? = Laich an Fuß oder in Mantelhöhle, 39■→ = Teleoconch verlängert, 40■ = Serration marginaler Radulazähne kammförmig, 41■? = Proboscis reduziert, 42■? = Reduktion Larvalgehäuseskulptur auf Spirallirae, 43■ = helicoider Scaphoconch, 44■ = Velarloben planktotropher Larven relativ breiter, 45■ = außen liegender Mantel sekretiert Säure, 46■ = Deponierung kugelamphorenförmiger Eikapseln in Tunicatengewebe, 47■ = männlicher pallialer Gonodukt geschlossen, 48■ = Ernährung von Tunicaten, 49■→ = weite Teleoconch-Apertur, 50■→ = dünne Kalkschale, 51■→ = Protoconch mit Spiralisierungsfalten, 52■ = Penis mit Flagellum, 53■→ = Konzentrierung Nervensystem, 54■→ = Besiedelung kalter Habitats, 55■ = Hermaphroditismus, 56■→ = Veliger teleplan, 57■ = Mantel über Teleoconch ± fusioniert, 58■ = Scaphoconch discoidal, 59■ = Velum 6-lobat, 60■ = Radula triserial, 61■ = Kiefer fusioniert, 62■ = Scaphoconch reduziert, 63■ = Mantel fusioniert über Larvalgehäuse, 64■ = Veliger ohne Operculum, 65■ = Velarloben lang, 66■→ = Hermaphroditismus, 67■→ = Teleoconch hemi-convolut, 68■ = Scaphoconch relativ vergrößert, 69■ = Mantel bedeckt Larvalgehäuse bereits vor der Metamorphose, 70■ = Verlust Protoconch-Skulptur.

hen (27) und die Verlängerung der Pedalganglien (28) gekennzeichnet. Eine larvale Sinusigera-Aper-tur (25) ist von sehr unterschiedlichen evolutiven Linien bekannt (u.a. Risssoidea, Cerithioidea, Mu-ricoidea) In 6.2. wird diskutiert, ob dieses Merkmal zum Grundbauplan der "höheren" Caenogastropoda gehört und dann vielfach reduziert wurde oder alternativ, mehrfach unabhängig entstanden ist.

Eine Differenzierung der Cypraeoidea hat spätestens im Paleozän stattgefunden: Cypraeinae stehen der Stammgruppe am nächsten, sind aber durch komplexe Farbmuster der Adultgehäuse (29) und die verbreiterten, kräftigen Marginalzähne (30) abzugrenzen. Pediculariinae und Ovulinae sind offensichtlich Adelphotaxa, die durch den gemein-samen Neuerwerb einer Larvalgehäuse-Rauten-skulptur (plesiomorph: Kästchenskulptur) (31), der Serration marginaler Radulazähne (32) und Coralliophagie (33) verknüpft sind. Pediculariinae und Ovulinae besiedeln im Gegensatz zu den Cypraeidae auch kühlere Habitats (34). Die Auf-splittung der Ovulidae in ihre beiden Unterfamilien läßt sich an den paleozänen Gattungen *Cypraeo-gemmula* und *Paleocypraea* anschaulich nachvoll-ziehen, die jeweils zur Stammlinie vermitteln. Pedi-culariinae zeigen Adultgehäuse ohne nach innen gefaltete Außenlippe (35), was mit den Tatsachen korreliert, daß der Mantel die Schale nicht von außen bedeckt (36) und die Tiere mehr oder weniger sessil sind (37). Mit der Hemi-Sessilität könnte die Eiablage am eigenen Weichkörper (38) zusammenhängen, ein Merkmal, das allerdings erst in größerer taxonomischer Breite untersucht werden muß, bevor es generalisiert werden könnte. Ovu-linae zeigen eine signifikante Tendenz ihre Adult-gehäuse, insbesondere durch Ausbau der Siphonal-ausgüsse, zu verlängern (39); Marginalzähne sind kammförmig differenziert (40) und die Proboscis ist reduziert (41). Der Merkmalszustand der pedicu-lariinen Proboscis ist allerdings nicht beschrieben. Cypraeidae zeigen mit ihrer wohlausgebildeten akrembolischen Proboscis den plesiomorphen Zu-stand.

Lamellarioidea sind durch eine Reihe gemeinsamer Apomorphien definiert: planktotrophe Larven sekretieren einen helicoiden Scaphoconch (43) und zeigen vergleichsweise breite Velarloben (44); das symplesiomorphe Merkmal einer Larvalgehäuse-Kästchenskulptur wird auf Spiralskulptur reduziert (42); der außen an der Schale anliegende Mantel kann Säure sekretieren (45); der männliche palliale Gonodukt ist geschlossen (47); die Schnecken fressen Tunicaten (48) und legen ihre kugelam-phorenförmigen Eikapseln in deren Gewebe (46).

Lamellariidae sind durch eine weite Teleo-conch-Aper-tur (49), eine dünne Kalkschale (50), einen Protoconch mit Spiralisierungsfalten (51), ein peniales Flagellum (52) und eine hohe Konzen-trierung des Nervensystems (53) gekennzeichnet. Dieses Taxon schließt Arten ein, die sehr kalte Habitats besiedelt haben (54). Eine Aufschlüs-selung der Lamellariidae in drei supragenerische Linien ist möglich: Velutinae sind Hermaphroditen (55); Lamellariinae und Marseniopsinae haben die weitgehende Fusion der außenliegenden Mantellap-pen (57) gemeinsam und sind damit mehr oder weniger endocochleat - in beiden Linien sind tele-plane Larven (56) bekannt. Veliger der Lamellari-inae haben einen discoidalen Scaphoconch (58) und ein 6-lobiges Velum (59) entwickelt; die Adulti zeigen nur noch drei Radula-Längsreihen (60) und mehr oder weniger fusionierte Kiefer (61). Marseni-opsinae offenbaren eine auffällige ontogenetische Vorverlagerung, indem der Mantel bereits über dem Larvalgehäuse fusioniert (63) und damit verbunden, der Scaphoconch überflüssig ist (62). Ebenfalls ontogenetisch vorverlagert wurde die Reduzierung des Operculums, welches bereits dem Veliger fehlt (64) (plesiomorph: Reduzierung während der Metamorphose). Der radikale Umbau der Larve geht einher mit der sekundären Verlängerung der vier Velarloben (65).

Triviidae sind ab dem Eozän sicher nachzu-weisen und von der Stammgruppe der Lamellari-idea lediglich durch die graduelle Apomorphie "Hermaphroditismus" (66) unterschieden. Eratoinae zeigen gewöhnlich hemi-convolute Adultgehäuse (67), ihre Larven tragen vergleichsweise große Scaphoconche (68) und der Mantel bedeckt das Gehäuse bereits vor der Metamorphose (69). Trivi-inae zeigen hauptsächlich plesiomorphe Merkmale, können jedoch zumindest durch den Verlust der Larvalgehäuseskulptur (70) abgeleitet werden.

### 6.1.2. Troschelina und Ficoidea

Die Außengruppe wird durch alle anderen Caeno-gastropoda repräsentiert. Eine mögliche Mono-phyly der Troschelina könnte mit dem Neuerwerb einer pleurembolischen Proboscis (1) begründet werden. Dieses Merkmal charakterisiert jedoch auch die Neogastropoda. Nimmt man an, daß eine pleurembolische Proboscis nur einmal entstanden ist, dann wäre sie als Synapomorphie der Neo-gastropoda und Troschelina inklusive der Ficoidea anzusehen (siehe 6.2.). Die Troschelina wären dann paraphyletisch.

Eine gemeinsame Wurzel haben offensichtlich Haloceratidae, Capulidae (Trichotropinae und Ca-

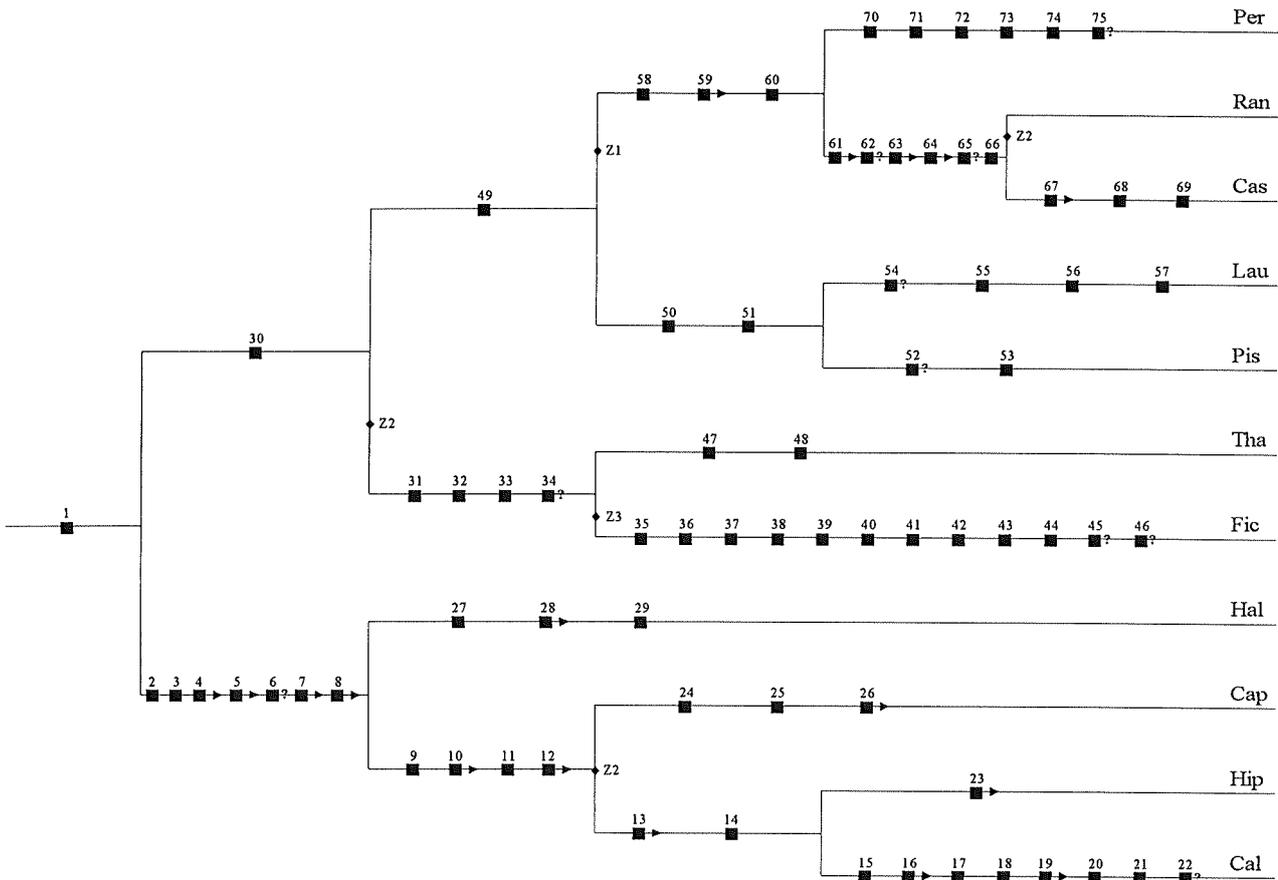


Abb.145: Verwandtschaftshypothese zu den Troschelina und Ficoidea - *Symbole und Abkürzungen*: ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; Z♦ = Zeitmarke: Z1♦ = Gaultium, Z2♦ = Senonium, Z3♦ = Paleozän; Cal = Calyptraeidae, Cap = Capulidae, Cas = Cassidae, Fic = Ficidae, Hal = Haloceratidae, Hip = Hipponicidae, Lau = Laubierinidae, Per = Personidae, Pis = Pisanianuridae, Ran = Ranellidae, Tha = Thalassocynidae. *Merkmale*: 1■ = pleurembolische Proboscis, 2■ = Hermaphroditismus, 3■ = Ösophagusdrüse reduziert, 4■→ = Speicheldrüsengänge verlaufen nicht durch Nervenring bzw. Speicheldrüsen bei Extension der Proboscis nicht in Vorwärtsbewegung behindert, 5■→ = Größenabnahme Osphradium, 6■? = Mikrophagie, 7■→ = Eikapseln unter Gehäuseschutz, 8■→ = Größenzunahme Apertur, 9■ = Proboscis reduziert, 10■→ = Kiefer reduziert, 11■ = Pseudoproboscis, 12■→ = hemi-sessile Lebensweise, 13■→ = Umbau Columella, 14■ = Verlust postmetamorphes Operculum, 15■ = Larvalgehäuse ohne Kästchenskulptur, 16■→ = planktotrophe Larvalphase verkürzt, 17■ = planktotrophe Larven entwickeln kein quadrilobates Velum, 18■ = Eikapseln gestielt, 19■→ = Kieme sehr breit, 20■ = anterolateraler Mantelrand als Futtertasche, 21■ = ventrolaterale Kopflappen, 22■? = Konzentrierung Nervensystem, 23■→ = Verbreiterung Radula-Zentralzähne, 24■ = Pseudoscapoconch, 25■ = Embryonalschalen planktropher Larven skulpturlos, 26■→ = Osphradium asymmetrisch, 27■ = bi- oder tricarinate Larvalgehäuse mit skulpturell abgegrenzter Embryonalschale, 28■→ = Embryonalschale planktropher Larven lirat, 29■ = akessorische Pedalganglien, 30■ = anteriorer Teleoconch-Siphonalausguß deutlich ausgeprägt, 31■ = anteriorer Siphonalausguß stark verlängert, 32■ = lange Proboscis, 33■ = vermivor, 34■? = keine planktotrophe Larvalphase, 35■ = Periostracum reduziert, 36■ = Mantel bedeckt Teleoconch von außen, 37■ = Operculum nicht vorhanden, 38■ = extrem lange Proboscis - Retraktionszustand in Schlaufen, 39■ = Radulazähne kompakt, 40■ = Speicheldrüsengänge verlaufen nicht durch Nervenring bzw. Speicheldrüsen bei Extension der Proboscis nicht in Vorwärtsbewegung behindert, 41■ = großer Fuß, 42■ = langer Nacken, 43■ = männlicher pallialer Gonodukt geschlossen, 44■ = Penis terminal durch Absatz verjüngt, 45■? = Eikapseln ± discoidal und zu Strang verbunden, 46■? = Konzentrierung Nervensystem, 47■ = Rectum kurz, 48■ = Augen reduziert, 49■ = akessorische Speicheldrüsen mit Gängen durch den Nervenring, 50■ = Larvalgehäuse sehr groß, 51■ = Speicheldrüsenkomplex voluminös, 52■? = Teleoconch buccinid, 53■ = Osphradium asymmetrisch, 54■? = Hermaphroditismus, 55■ = Samengang geschlossen, 56■ = Osphradium monopectinat, 57■ = Buccalmasse sehr groß, 58■ = Teleoconch mit ausgeprägten Varizen, 59■→ = aperturale Zahnchen, 60■ = planktropher Veliger mit Mantelrandtentakel, der sekundäres Periostracum auflagert, 61■→ = Nervenring mit langen Cerebropleural-Intestinal- und Cerebropleural-Pedalkonnektiven, 62■? = akessorische Speicheldrüsen mit saurem Sekret, 63■→ = Eikapseln erhoben, 64■→ = Gelege werden bewacht, 65■? = Potenz zum Anbohren von Beute, 66■ = Potenz Echinodermen zu erbeuten, 67■→ = Teleoconch mit weiter oder langer Apertur, 68■ = akessorische Speicheldrüsen extrem groß und festwandig, 69■ = Nahrungsspezialisierung auf Echinodermen, 70■ = Distorsion Teleoconch, 71■ = Larvalgehäuse mit segelartigen Periostracum-Skulpturen, 72■ = Embryonalschale planktropher Larven skulpturlos, 73■ = extrem lange Proboscis - Retraktionszustand in Schlaufen, 74■ = Buccalmasse klein, 75■? = vermivor.

pulinae), Hipponicidae und Calyptraeidea: diese Schnecken sind Hermaphroditen (2); ihre Ösophagusdrüse ist reduziert (3); ihre Speicheldrüsengänge laufen - außer bei einigen Haloceratidae - nicht durch den Nervenring (4); das Osphradium wird zunehmend reduziert (5); die Ernährung wurde weitgehend auf Mikrophagie umgestellt (6) (unsicher bei Haloceratidae); die Eikapseln der meisten Arten werden im Gehäuse deponiert (7) und die Gehäuseapertur wird zunehmend größer (8).

Capulidae, Hipponicidae und Calyptraeidae verbindet eine mehr oder weniger hemi-sessile Lebensweise (12), die mit dem Umbau des vorderen Nahrungstraktes einhergeht: die pleurembolische Proboscis und die Kiefer werden weitgehend reduziert (9, 10). Im Gegenzug wird die Schnauze, unter Beteiligung des Propodiums, zu einer Pseudoproboscis ausgeformt (11). Spätestens seit dem Senon sind Capulidae, Hipponicidae und Calyptraeidae als eigenständige evolutive Linien zu erkennen. Hipponiciden und Calyptraeiden ist der zunehmende Umbau der Columella (13) und der Verlust des postmetamorphen Operculums (14) gemeinsam. Hipponicidae sind von der Stammlinie lediglich durch die zunehmende Verbreiterung der Radula-Zentralzähne unterschieden, während Calyptraeidae eine Reihe von Autapomorphien zeigen: die Eikapseln sind gestielt (18); die planktotrophe Larvalphase ist verkürzt (16), was damit korreliert, daß einerseits kein quadrilobates Velum ausgebildet wird (17) bzw. das Velum bilobat bleibt und andererseits die Skulptur der Larvalschale weitgehend reduziert ist (15). Die mikrophage bzw. filtrierende Ernährungsweise wird durch die sehr breite Kieme (19) und die Ausformung einer Futtertasche am anterolateralen Mantelrand (20) reflektiert. Der calyptraeide Kopf zeigt laterale Lappen (21) und das Nervensystem ist im Vergleich zu den Capulidae (Nervensystem der Hipponicidae nicht bekannt) höher konzentriert (22). Capuliden sind insbesondere durch ihren larvalen Pseudoscaphoconch (24) charakterisiert, mit dessen Ausbildung der Verlust der Embryonalschalenskulptur (25) möglicherweise in einem Zusammenhang steht. Das Osphradium der Capuliden ist asymmetrisch bipectinat (26) und teilweise sogar monopectinat.

Haloceratiden sind schalenmorphologisch durch ihre bi- bis tricarinate Larvalschale (27) gekennzeichnet, die somit skulpturell deutlich von der häufig mit Spirallirae ornamentierten Embryonalschale (28) unterschieden ist. Das Nervensystem der Haloceratidae zeigt mit der spezifischen Ausbildung akzessorischer Pedalganglien (29) starke Affinitäten zu dem der Littorinidae ("niedere" Caenogastropoda) (siehe Ankel, 1936: 15).

Cassoidea, Laubierinioidea (ohne Haloceratidae) und Ficoidea zeigen mit der deutlichen Ausprägung des anterioren Siphonalausgußes (30) eine mögliche Synapomorphie. Hier gilt jedoch das für die pleurembolische Proboscis (1) Gesagte, nämlich daß dieses Merkmal auch einen gemeinsamen Ursprung mit den Neogastropoda bedeuten könnte.

Die spätestens ab dem Senon anhand thalassocynider Gehäuse zu diagnostizierenden Ficoidea sind trotz einiger Synapomorphien nur mäßig gut als Monophylum begründet, da analoge Entwicklungen bekannt sind: der anteriore Siphonalausguß ist sehr lang (31), ein Merkmalszustand der auch innerhalb der Neogastropoda zu finden ist. Die Proboscis ist stark verlängert (32), ein Vorgang der unabhängig bei den Personidae (Cassoidea) und zahlreichen Neogastropoda (insbesondere Buccinidae) stattgefunden hat. Die Ontogenese der Ficoidea scheint prinzipiell ohne planktotrophe Larvalphase (34) abzulaufen. Über die Frühontogenese der Thalassocynidae ist allerdings erst sehr wenig bekannt. Die mit dem Paleozän in Erscheinung tretenden Ficiden sind ausgezeichnet als systematische Einheit abzugrenzen: das Periostracum ist stark reduziert (35), was offensichtlich damit im Zusammenhang steht, daß das Gehäuse von außen mit dem Mantel bedeckt wird (36). Der große Fuß (41) bedingt, daß sich die Schnecke nicht mehr komplett in ihr Gehäuse zurückziehen kann, womit offensichtlich auch der Verlust des Operculums (37) korreliert. Der vordere Nahrungstrakt ist durch eine extrem lange Proboscis gekennzeichnet (38), die im retrahierten Zustand in Schlaufen gelegt werden muß, um Platz in der Leibeshöhle zu finden. Die Gänge der primären Speicheldrüsen (Fehlen der akzessorischen Speicheldrüsen ist plesiomorph) ziehen nicht durch den Nervenring (40), ein Merkmalszustand der möglicherweise eine Synapomorphie mit den Haloceratidae, Capulidae, Hipponicidae und Calyptraeidae bedeutet oder sogar eine Synapomorphie von Neomesogastropoda und Neogastropoda (bei denen Speicheldrüsengänge stets ohne Involvierung des Nervenrings verlaufen). Der Zustand bei den Cassoidea, Laubierinioidea und Thalassocynidae, bei denen die Speicheldrüsengänge durch den Nervenring verlaufen, wäre dann abgeleitet (vergl. 6.2.). Ficidae sind außerdem durch die kompakte Anordnung der Radulazähne (39), einen langen Nacken (42), einen Penis, der terminal absatzförmig verjüngt ist (44) und den geschlossenen pallialen Gonodukt (43) charakterisiert. Discoidale Eikapseln, die einem basalen Strang aufsitzen (45) werden auch von einigen Neogastropoda sekretiert (z.B. Melongeninae und Turbinellinae) und möglicherweise ebenfalls von den Thalassocynidae, deren Gelege allerdings unbe-

kannt sind. Die hohe Konzentration des ficiden Nervensystems (46) ist innerhalb der taenioglossen Caenogastropoda nur bei Lamellariidae ähnlich zu finden und sonst bei vielen Neogastropoden. Da das Nervensystem der Thalassocynidae nicht untersucht ist, könnte die Konzentrierung der Ganglien auch schon in der gemeinsamen Stammlinie von Ficidae und Thalassocynidae stattgefunden haben.

Die Thalassocynidae stehen dieser Stammlinie noch sehr nah und sind lediglich durch ein auffallend kurzes Rectum (47) und das Reduktionsmerkmal "Verlust der Augen" (48) zu differenzieren. Letzteres kann leicht konvergent passieren (siehe z.B. Naticidae oder Olivellinae) und steht hier offensichtlich in Bezug zu der bathyalen Lebensweise der Thalassocynidae.

Cassoidea und Laubierinioidea haben den Neuerwerb akzessorischer Speicheldrüsen, deren Gänge durch den Nervenring verlaufen (49), gemeinsam. Sollte sich durch weitere Befunde das Schwestergruppenverhältnis bestätigen, dann müssen auch die Laubierinioidea mindestens seit dem Gaultium existieren, da aus dieser Zeit die bisher ältesten Nachweise der Cassoidea stammen. Laubierinioidea können auf Basis ihrer sehr großen Protoconche (50), die vergleichbar nur bei abgeleiteten Cassoidea auftreten, und der hypertrophen Speicheldrüsen (51) (auch bei spezialisierten Cassoidea) als monophyletisch diskutiert werden. Pisanianuridae tragen buccinide Teleoconche (52), die hier als abgeleitet angesehen werden, jedoch bei anderer phylogenetischer Betrachtungsweise auch als ursprüngliche Gehäuseform in Frage kommen. Pisanianuridae haben ein deutlich asymmetrisches (53), Laubieriniden sogar ein monopectinates Osphradium (56). Laubieriniden sind wahrscheinlich Hermaphroditen (54) und zeigen einen geschlossenen Samengang (55) sowie eine sehr große Buccalmasse (57).

Cassoidea sind insbesondere durch einen larvalen Mantelrandtentakel (60), der sekundäres Periostracum auflagert, als Monophylum gekennzeichnet. Unterstützt wird diese Hypothese durch die am Teleoconch ausgeprägten Varizen (58) (vergl. Neogastropoda) und durch die häufig auftretende Differenzierung der Gehäuseapertur mit Zahnchen (59). Einen deutlichen Hinweis auf eine gemeinsame Stammlinie von Ranellidae und Cassidae gibt das Nervensystem, welches eine signifikante Verlängerung der Cerebropleural-Intestinal- und Cerebropleural-Pedalkonnektive (61) zeigt. Der evolutive Antrieb hinter dieser Merkmalsausprägung wird in der zunehmenden Potenz der Schnecken gesehen, große Beutetiere als Ganzes zu verschlingen. (vergl. Conidae). Die Erweiterung des Beutespektrums um Echinodermen (66) geht mit der Bildung saurer Sekrete in den akzessorischen

Speicheldrüsen einher (62), die allerdings, im Zusammenhang mit dem Potential der Ranelliden und Cassiden Beute anzubohren (65), ebenfalls Bedeutung haben könnte. Eine horizontale Konzentrierung der Gelege ohne Volumenverlust (d.h. ohne Verringerung der Reproduktionsrate) wurde durch die zunehmend höheren Eikapseln möglich (63) (plesiomorph: flache Eikapseln), deren Bewachung (64) dann auch Sinn macht, da die Tiere die kleinflächigen Gelege mit ihrem Fuß mehr oder weniger abdecken können.

Ranelliden entsprechen in ihrer Merkmalsausprägung der Stammlinie, während Cassiden eine weitere Spezialisierung durchlaufen haben: die Nahrung besteht weitestgehend aus Echinodermen (69), womit wohl die extreme Hypertrophie der akzessorischen Speicheldrüsen (68) korreliert. Die große Mehrzahl der Cassidae zeigt weite oder lange Gehäuseaperturen (67) wie sie auch von manchen Neogastropoden bekannt sind.

Personiden sind kalkschalenmorphologisch durch die mehr oder weniger starke Distorsion ihrer Teleoconch-Windungen (70) und durch den Verlust der Embryonalschalenskulptur an Gehäusen planktotropher Larven (72) gekennzeichnet. Das larvale, sekundäre Periostracum wird in segelförmigen Lappen aufgesetzt (71). Der Nahrungstrakt der Personidae scheint auf vermivore Ernährung (75) abgestimmt zu sein (vergl. jedoch 6.2.), da ähnlich wie bei den ebenfalls vermivoren Ficiden eine extrem lange Proboscis (73) vorhanden ist (konsistent mit Mageninhaltsuntersuchungen). Die Buccalmasse personider Arten ist klein bis winzig (74).

### 6.1.3. Conidae und Terebridae

Innerhalb der Conoidea hat ein charakteristischer Umbau der Radula stattgefunden: die Membran ist reduziert, und es verbleibt lediglich eine biserial Anordnung hohler, ± harpunenförmiger Zähne (1). Diese Apomorphie vereint Teile der Turridae mit den Terebridae und Conidae, d.h. Turridae sind paraphyletisch. Conidae könnten einer Linie entstammen, die mehr oder weniger identisch mit den Borsoninae ("Turridae") ist. Darauf weisen zumindest die Herausbildung bikonischer Teleoconche (2) und eine entsprechende posteriore Verlängerung der Apertur (3) hin, die auch bei einigen Borsoninen auftritt, z.B. bei *Bathytoma* und *Benthofascis*. Ein potentieller Stammlinienvertreter mit starken Affinitäten zu Coniden ist *Cryptoconus*. Conidae können von Borsoninen anhand ihrer durch Resorption ausgedünnten Columellarschale (4) unterschieden werden. Im Rezenten stehen außerdem die komplexen Farbmuster der coniden Teleo-

conche (5) als Unterscheidungsmerkmal zur Verfügung. Im unteren Eozän differenzierten sich aus einer gemeinsamen Stammlinie *Conorbis*, *Hemiconus* und *Comus*. *Conorbis* läßt sich lediglich durch den Verlust des Operculums (6) (bleibt erhalten bei *Comus*) von der Stammlinie abgrenzen. Die im Oligozän ausgestorbene *Hemiconus* zeigt zwar noch den plesiomorphen Protoconch-Typus, wie er nahezu identisch auch bei *Conorbis* ausgebildet ist, der Teleoconch stimmt jedoch weitgehend mit dem von *Comus* überein. *Comus* zeigt eine Reihe von Autapomorphien: das Teleoconch-Gewinde der meisten Arten ist verkürzt (7) und in der Regel geschultert (8); skulpturelle Elemente der

Schale sind weitgehend reduziert (9); die Außenschale des Teleoconches ist gewöhnlich sehr dick (10); die Außenlippe der Larvalgehäuseapertur ist zu einer charakteristischen, schräg nach unten weisenden Lasche geformt (11), und die meisten Arten mit planktotropher Larvalphase zeigen eine deutlich höhere Anzahl an Larvalgehäusewindungen (12) als *Hemiconus* oder *Conorbis*. Die abgewinkelte Kieme (13) und die abgeflacht-vasenförmigen Eikapseln (14) der *Comus*-Arten sind fragliche Autapomorphien, da beide Merkmalskomplexe bei *Conorbis* nicht untersucht sind.

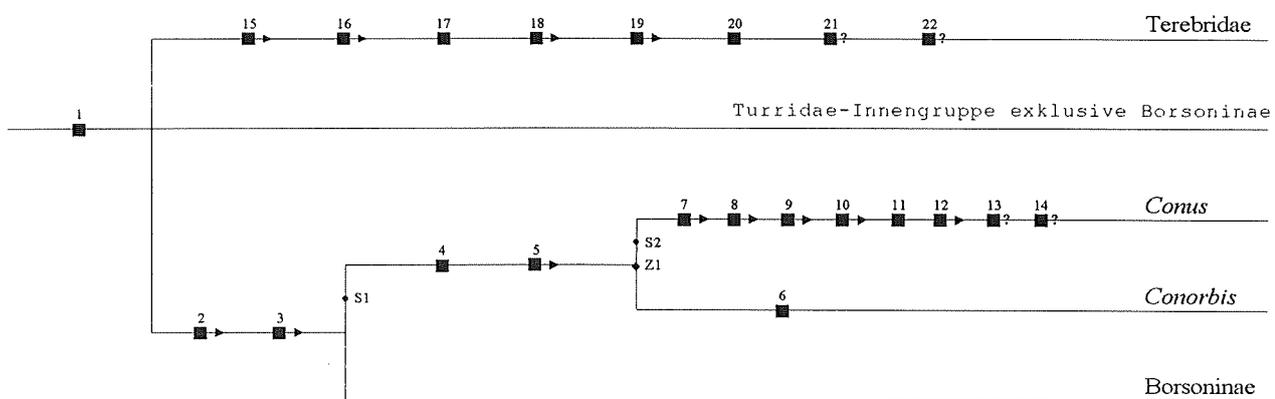


Abb. 146: Hypothese zur stammesgeschichtlichen Ableitung der Terebridae und Conidae - *Symbole und Abkürzungen:* ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; S• = Stammlinienvertreter: S1• = *Cryptoconus*, S2• = *Hemiconus*; Z♦ = Zeitmarke: Z1♦ = Eozän. *Merkmale:* 1■ = Radula ohne Membran und mit paarigen, hohlen, ± harpunenförmigen Marginalia, 2■→ = Teleoconch bikonisch, 3■→ = Teleoconch-Apertur etwa halbe Gehäusehöhe und ± breittförmig, 4■ = Columellarschale durch Resorption ausgedünnt, 5■→ = Teleoconch mit komplexem Farbmuster, 6■ = Verlust Operculum 7■→ = Teleoconch-Gewinde verkürzt, 8■→ = Teleoconch-Windungen geschultert, 9■→ = Teleoconch-Skulptur reduziert; 10■→ = Teleoconch-Außenschale sehr dick, 11■ = Larvalgehäuseapertur mit charakteristischer, schräg nach unten weisender Lasche, 12■→ = Zunahme Larvalgehäusewindungen, 13■? = abgewinkelte Kieme, 14■? = Eikapseln abgeflacht vasenförmig, 15■→ = hochturmförmiger, multispiraler Teleoconch, 16■→ = kleine Gehäuseapertur, 17■ = analer, aperturaler Sinus reduziert, 18■→ = Teleoconch-Außenschale sehr dick, 19■→ = Teleoconch mit komplexem Farbmuster, 20■ = Larvalgehäuse mit subterminaler Verringerung der Windungszunahme und wulstiger Axialrippe, 21■? = grabende Lebensweise, 22■? = Weichkörper retrahiert extrem tief in den Teleoconch.

Die systematische Anbindung der Terebridae bleibt zu klären. Betrachtet man die anderen Taxa der Innengruppe (definiert durch Merkmal 1) als Außengruppe der Terebriden, so lassen sich diese einwandfrei definieren: die hochturmförmigen, multispiralen Teleoconche (15) terminieren mit entsprechend kleinen Aperturen (16), deren Außenlippe keinen Analsinus (17) mehr zeigt. Die Außenschale der Teleoconche ist sehr dick (18) und gewöhnlich mit komplexen Mustern gefärbt (19). Die Larvalgehäuse der Terebriden sind durch eine subterminale Verringerung der Windungszunahme und eine wulstige Axialrippe im gleichen Schalenbereich charakterisiert (20). Vorerst unklar bleibt, ob die Fähigkeit der Schnecken, sich extrem tief in

das Gehäuse zurückziehen zu können (22), nicht bereits in der Stammlinie der Terebriden evolvierte. Die grabende Lebensweise (21) ist zwar charakteristisch für Terebridae, tritt jedoch hin und wieder auch bei "Turriden" auf. Aufgrund der hier vorgenommenen Analyse kann postuliert werden, daß die Pervicaciinae keine Terebriden sind, sondern Affinitäten zu *Strictispira* s.l. ("Turridae") zeigen.

#### 6.1.4. Muricidae, Harpidae und Turbinellidae

Die Außengruppe wird durch alle anderen Neogastropoda repräsentiert; d.h. taenioglosse Caenogastropoda sind für direkte verwandtschaftliche Beziehungen nicht zu diskutieren, da die folgenden

Taxa durch die Synapomorphie bzw. Symplesiomorphie "Analdrüse" (siehe 6.2.) bereits Teil einer Neogastropoden-Innengruppe sind.

Turbinelliden erweisen sich als polyphyletisch. Colubrariinae und Ptychatractinae zeigen eine Radula, die durch den Verlust der Lateralia triserial wurde (14), während bei Vasiniae und Turbinellinae die Lateralia erhalten blieben und stattdessen die Marginalia verloren gingen (2). Darüber hinaus

können Turbinellinae und Vasiniae gemeinsam mit solchen Neogastropoden systematisiert werden, bei denen Columellarfalten deutlich und durchgängig ausgebildet sind (1). Columbariinae zeigen überhaupt keine Columellarfalten und Ptychatractinae diese in schwacher Ausprägung oder ebenfalls nicht (entsprechend der phänotypischen Variationsbreite der Stammgruppe - siehe 6.2.).

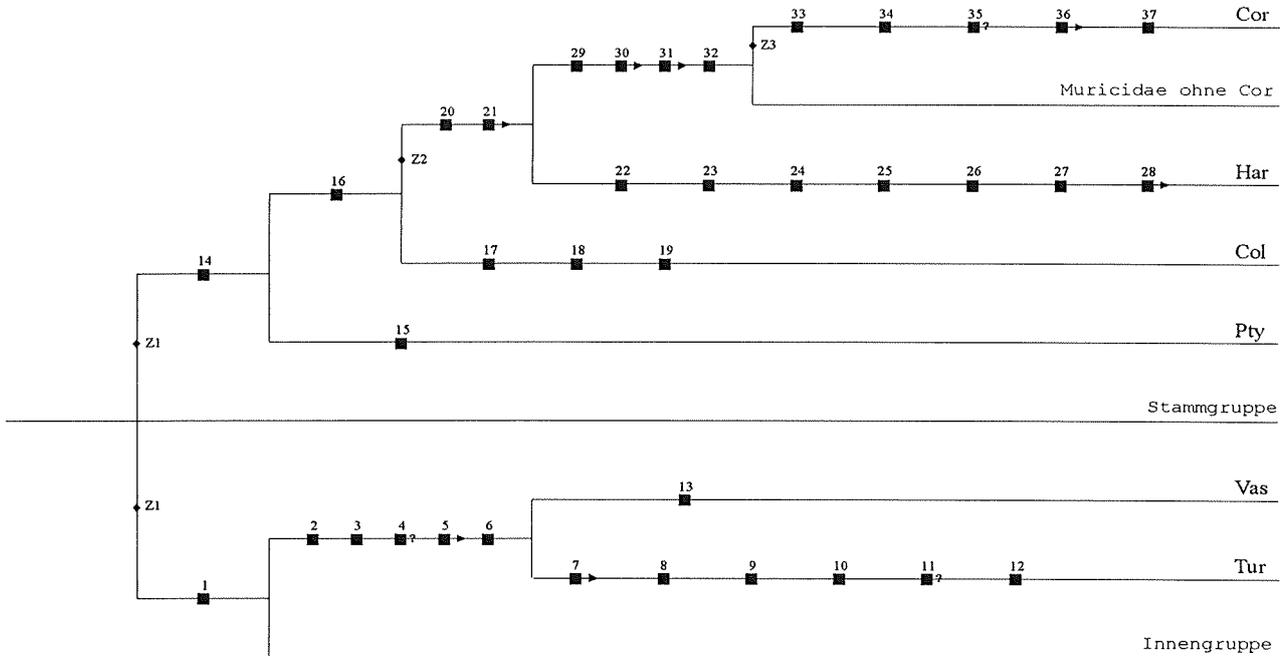


Abb.147: Hypothese zur systematischen Verknüpfung von Turbinellidae und Muricidae sowie zur Ableitung der Coralliophilinae - *Symbole und Abkürzungen*: ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; Z♦ = Zeitmarke: Z1♦ = Gaultium, Z2♦ = Maastrichtium, Z3♦ = Miozän; Col = Columbariinae, Cor = Coralliophilinae, Har = Harpidae, Pty = Ptychatractinae, Tur = Turbinellinae, Vas = Vasiniae. *Merkmale*: 1■ = Columellarfalten deutlich und durchgängig ausgebildet, 2■ = Radula triserial durch Verlust Marginalia, 3■ = Ösophagusdrüse reduziert, 4■? = akzessorische Speicheldrüsen fehlen, 5■→ = Eikapseln mehr oder weniger discoidal, 6■ = Verlust planktotrophe Larve, 7■→ = Teleoconch dickschalig und sehr groß, 8■ = Operculum verkleinert, 9■ = Radula: ± schaufelförmige Marginalia und breite Zentralia, 10■ = winziger Kopf, 11■? = Penispapille, 12■ = pallialer Samengang geschlossen, 13■ = Analdrüse reduziert, 14■ = Radula triserial durch Verlust Lateralia, 15■ = Verlust planktotrophe Larve, 16■ = Phänotypus ohne Columellarfalten, 17■ = Teleoconch mit extrem langem Siphonalausguß, 18■ = Proboscis sehr lang, 19■ = Verlust planktotrophe Larve, 20■ = Larvalgehäuse: Sinusigera-Apertur mit breiter, posteriorer Bucht und sehr schmaler, rinnenförmiger Lasche, 21■→ = pallialer Samengang geschlossen, 22■ = Autotomie: Fuß kann abgeschnürt werden, 23■ = Propodium halbmondförmig abgesetzt, 24■ = Leiblein-Ventil reduziert, 25■ = Ösophagusdrüse reduziert, 26■ = akzessorische Speicheldrüsen fehlen, 27■ = Eikapseln mehr oder weniger discoidal, 28■→ = Radula uniserial, 29■ = Teleoconch mit signifikanten Varizen, 30■→ = Zunahme Radulaquerreihen, 31■→ = Fuß mit Bohrdrüse, 32■ = Hypobranchialdrüse mit Purpusekret, 33■ = Larvalgehäuse mit Axialrippen, 34■ = Verlust Radula, 35■? = coralliophag, 36■→ = sessil, 37■ = Eikapseln verbleiben in Mantelhöhle.

Turbinellinen und Vasinen zeigen neben der Radula (2) (s.o.) einige weitere gemeinsame Neuerwerbungen bzw. -reduzierungen. Das Fehlen akzessorischer Speicheldrüsen (4) könnte auch in plesiomorpher Richtung gelesen werden (vergl. 6.2.). Im Kontext einer weiteren Reduzierung am vorderen Nahrungstrakt, nämlich der der Ösophagusdrüse (3), und der positiven Evidenz von akzessorischen Speicheldrüsen in der weiteren Innengruppe, wird hier die apomorphe Lesrichtung

bevorzugt. Eine planktotrophe Larve ist weder von Vasinen noch von Turbinellinen bekannt (6), ein Reduktionsmerkmal, welches nur im Kontext anderer Synapomorphien Gewicht erhält, da es bei vielen Taxa der übrigen Neogastropoden ebenfalls evolviert ist. Discoidale Eikapseln (5) sind bei Vasiniae erst ansatzweise verwirklicht, bei Turbinellinen dem Terminus entsprechend. Turbinellinae zeigen Merkmale, die auf einen allometrischen Gigantismus hinweisen: die Teleoconche sind sehr

groß und dickschalig (7), während der Kopf - auch im Vergleich zum Fuß - winzig bzw. "kleingeblieben" ist (10). Das Operculum ist relativ ebenfalls verkleinert (8). Der Radulotypus der Turbinellinae, mit breiten Zentralia und schaufelförmigen Marginalia (9), ist unverwechselbar bzw. von keinem anderen Gastropoden-Taxon bekannt. Im Gegensatz zu dem der Vasiniae ist der palliale Samengang der Turbinellinen geschlossen (12). Die Differenzierung des terminalen Penis zur tentakelförmigen Papille (11) muß noch in größerer taxonomischer Breite nachgewiesen werden. Vasiniae unterscheiden sich von der Stammlinie durch ein weiteres Reduktionsmerkmal, das Fehlen der Analdrüse (13).

Die zu den Muricidae führende evolutive Linie ist von den Neogastropoden mit deutlich und durchgängig ausgebildeten Columellarfalten (1) mindestens seit dem Gaultium getrennt. Eine Monophylie der beiden Linien kann bisher nicht begründet werden. Ptychactininen, Columbariinen, Harpiden und Muriciden ist der Radulotypus gemeinsam (14), der allerdings nur eine sehr schwache Synapomorphie repräsentiert, da es sich um ein Reduktionsmerkmal handelt. Die Ptychactininae stehen der Stammgruppe sehr nahe, und lediglich der Verlust der planktotrophen Larve (15) gibt einen schwachen Hinweis auf Monophylie. Columbariinae sind ebenfalls sehr unsicher in ihrer systematischen Anbindung. Diese Schnecken zeigen, wie Harpidae und Muricidae, keinerlei Columellarfalten (16) und sind durch drei Autapomorphien charakterisiert: der Teleoconch hat einen extrem langen Siphonalausguß (17), die Proboscis ist sehr lang (18) und eine planktotrophe Larve wird nicht mehr ausgebildet (19). Spätestens im Maastricht divergierten Harpidae und Muricidae, deren rezente Endglieder wenig Affinitäten zeigen. Harpiden wurden gewöhnlich in die Nähe der Volutiden oder Olividen gestellt (u.a. Ponder & Warén, 1988; Thiele, 1929; Vaught, 1989), mit denen sie jedoch kein gemeinsam abgeleitetes Merkmal vereint. Eine Synapomorphie verbindet Harpiden und Muriciden: das Larvalgehäuse zeigt eine Sinusigera-Apertur mit breiter posteriorer Bucht und charakteristischer, sehr schmaler, rinnenförmiger Lasche (20). Aufbauend auf dieser guten Apomorphie, erhält auch das schwache Merkmal, daß der Samengang mehr oder weniger geschlossen ist (21) etwas Gewicht. Die Monophylie der Harpiden ist ausgezeichnet zu begründen: es besteht die Fähigkeit zur Autotomie (22), d.h. das Fußende kann im Zuge einer feindlichen Attacke abgeschnürt werden; das Propodium ist halbmondförmig abgesetzt (23); am vorderen Nahrungstrakt sind Leiblein-Ventil (24), akzessorische

Speicheldrüsen (26), Ösophagusdrüse (25) und die meisten Radulae von triserial auf uniserial (28) reduziert. Die Form der mehr oder weniger discoidalen Eikapseln (27) der Harpiden ist ebenfalls abgeleitet.

Muricidae tragen Teleoconche, an denen signifikante Varizen ausgeprägt sind (29), ihre Hypobranchialdrüse produziert Purpurssekret (32), in der anterioren Fußsohle ist eine Bohrdrüse differenziert (31) und die Radulae sind lang, d.h. es hat eine Zunahme der Querreihen (30) stattgefunden. Eine Abgliederung der Coralliophilinae von den anderen Muriciden scheint erst im Zuge miozäner Radiationen erfolgt zu sein. Coralliophilinae können schalenmorphologisch durch den Erwerb axialer Larvalgehäuseskulptur (33) diagnostiziert werden. Der Verlust der Radula (34) könnte mit der Coralliophagie (35) der Schnecken einhergegangen sein. Coralliophage Muriciden sind allerdings auch bei den Rapaninae zu finden, und dieser Bezug könnte von systematischer Bedeutung sein bzw. den Ursprung der Coralliophilinen andeuten. Coralliophilinae sind mehr oder weniger sessil (36), und damit hängt wahrscheinlich zusammen, daß die Eikapseln in der Mantelhöhle verbleiben (37).

#### 6.1.5. Buccinidae und Columbelloidea

Die Außengruppe kann auf alle anderen Neogastropoda beschränkt werden, da Buccinidae und Columbelloidea durch das Merkmal "Leiblein-Ventil" (siehe 6.2.) bereits als Neogastropoda gekennzeichnet sind. Bucciniden und Columbelloiden ist eine triserale Radula (1), die durch Reduktion der Marginalia entstand, und ein geschlossener Samengang (2) gemeinsam. Fascioliariinae erweisen sich als Paraphylum, da sie sich von der gemeinsamen bucciniden Stammlinie nur graduell durch die mehr oder weniger gestielten Eikapseln (20) unterscheiden. Ein basaler Vertreter ist z.B. *Latirus*.

Melongeninae, Buccininae und Nassariinae vereint das Reduktionsmerkmal, daß die Lateralzähne der Radula lediglich bicuspid sind (3) (plesiomorph: multicuspid), wobei allerdings Nebendentikel ausgeprägt sein können. Buccininae erscheinen ebenfalls als Paraphylum, da sie keine Autapomorphie erkennen lassen und von ihnen sowohl die Melongeninen als auch die Nassariinen abgeleitet werden können. Nassariinae könnten im Eozän aus bucciniden Taxa wie *Cominella* hervorgegangen sein, die sowohl Gehäuse-morphologisch als auch in ihren ökologischen Ansprüchen weitgehend mit Nassariinen übereinstimmt. Nassariinae sind insbesondere durch ihren multicuspiden, diademförmigen Radulazentralzahn (5) als Monophylum gekennzeichnet. Die Konsistenz dieses

Merkmal ist durch weitere neuerworbene Gemeinsamkeiten zu belegen: viele Teleoconche zeigen einen breiten columellaren Kallus (4); das Fußende ist gewöhnlich differenziert (6), insbesondere bifid aufgespalten, und der meist bocksbeutelartige Eikapseltypus (7) ist von Bucciniden nicht bekannt.

An der Basis der Melongeninae könnte ein Taxon ähnlich wie *Pugilina* gestanden haben. Eine Reihe von Autapomorphien weisen die Melongeninae klar als Monophylum aus. In anatomischer Hinsicht fällt der sehr lange Nacken (12) auf, der

von anderen Neogastropoda nicht dokumentiert ist, jedoch von Ficiden (s.o.). Discoidale Eikapseln (11) grenzen die Melongeninen von allen anderen Bucciniden ab. In diesem Kontext erhält auch das Reduktionsmerkmal "Verlust der planktotrophen Larve" (10) Gewicht. Ausgehend von *Pugilina* werden die Teleoconche zunehmend hochmündig (8) und zeigen Stachel-skulptur (9). Melongeninae präferieren brackische Habitats (14) und erbeuten gewöhnlich Muscheln (13) (plesiomorph: vermivor).

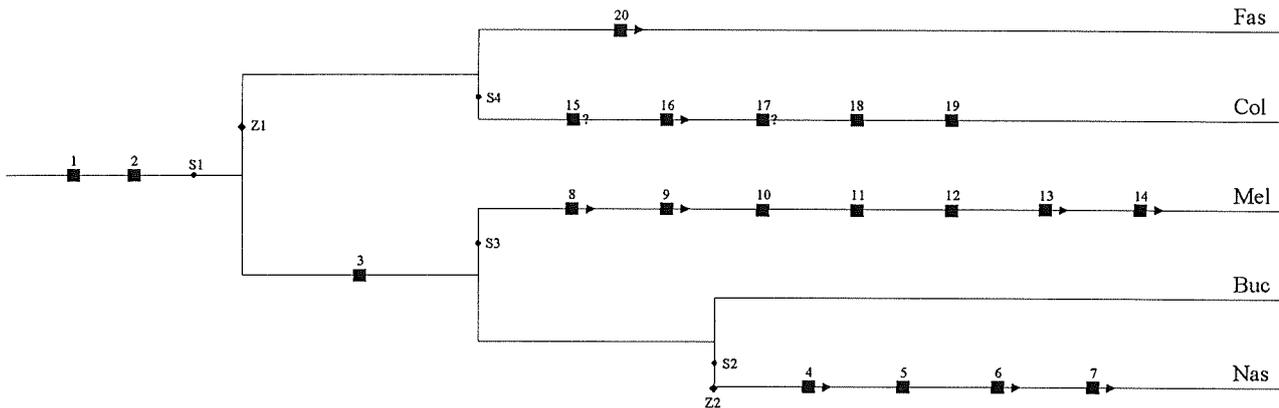


Abb. 148: Hypothese zur stammesgeschichtlichen Ableitung der Columbellidae und Nassariinae - Symbole und Abkürzungen: ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; S• = Stammlinienvertreter: S1• = *Latirus*, S2• = *Cominella*, S3• = *Pugilina*; S4• = *Pseudanachis*; Z♦ = Zeitmarke: Z1♦ = Senonium, Z2♦ = Eozän; Buc = Buccinidae, Col = Columbellidae, Fas = Fasciolariinae, Mel = Melongeninae, Nas = Nassariinae. Merkmale: 1■ = Radula triserial durch Verlust Marginalia, 2■ = pallialer Samengang geschlossen, 3■ = Radula: Lateralialia mit zwei Hauptdentikeln, 4■→ = breiter columellarer Kallus, 5■ = Radula: multicuspider, diademförmiger Zentralzahn, 6■→ = Differenzierung Fußende, 7■→ = Differenzierung Eikapseln, 8■→ = Teleoconch hochmündig, 9■→ = Teleoconch mit Stachel-skulptur, 10■ = Verlust planktotrophe Larve, 11■ = Eikapseln ± discoidal, 12■ = sehr langer Nacken, 13■→ = spezialisierte Muschelfresser, 14■→ = Habitat ± brackisch, 15■? = Teleoconch: Innenseite der Aperturaußenlippe dentikulat, 16■→ = Teleoconch: schmale Apertur mit Analbucht, 17■? = Teleoconch: Skulptur reduziert, 18■ = Radula: Reduzierung Zentralia und Umbau Lateralialia, 19■ = Velum planktotropher Larven asymmetrisch, 20■→ = Eikapseln ± gestielt.

Columbelliden zeigen in der Regel eine charakteristische Radula (18) mit reduziertem Zentralzahn und Lateralialia, die bei keinem anderen Schnecken-taxon in ähnlicher Weise geformt sind (siehe Tafelabbildungen). Die Lesrichtung der Evolution kann allerdings mit Hilfe der Gattung *Pseudanachis* erkannt werden, deren Lateralialia denen mancher Fasciolariinen ähneln. Auch der Teleoconch von *Pseudanachis* zeigt Bezüge zu den "Fasciolariinae", so daß der Ursprung der Columbelliden in dieser paraphyletischen bucciniden Gruppe vermutet wird. Der Teleoconch der Columbellidae ist gewöhnlich skulpturarm (17), zeigt oftmals eine schmale Apertur mit Analbucht (16), und die Innenseite der Aperturaußenlippe ist dentikulat (15) (auch bei einigen Bucciniden). Die planktotrophen Larven der Columbelliden schwimmen mit einem asymmetrischen Velum (19), was von anderen Neogastropoden nicht bekannt ist.

#### 6.1.6. Volutidae, Marginellidae und Olividae

Außengruppe sind alle anderen Neogastropoden. Volutiden und Olividen zeigen zwei Synapomorphien, die ihren gemeinsamen Ursprung dokumentieren: die Mantelhöhle ist nach rechts gedreht (1), so daß der Mantelrand in Längsrichtung (zwischen Kopf und Visceralmasse) des Tieres verläuft, und die Ovidukte enthalten eine sehr große Albumendüse (2).

Olividen evolvierten spätestens im Senon und sind durch eine Reihe von Autapomorphien als Monophylum gekennzeichnet: der Mantel zeigt einen posterioren Tentakel (5), welcher im Bereich der Gehäusesutur aufliegt. Der Fuß ist in propodiale und metapodiale Lappen differenziert und umhüllt weitgehend das Gehäuse (6), womit offensichtlich die starke Vergrößerung der Pedalganglien (7), die endobenthische Lebensweise (9) und die

oftmals glänzende Außenschale im Kontext einer reduzierten Teleoconchskulptur (4) korrelieren. Der olivide Teleoconch ist durch eine ausgedünnte Columellarschale (3) charakterisiert. Die Radula ist unter Verlust der Lateralia triserial geworden (8).

Ancillinae stehen der olividen Stammlinie sehr nah, sind jedoch durch den charakteristischen suturalen Kallus (20) ihrer Teleoconche zu definieren. Die Radiation, die zu dem Neuerwerb einer kanalisierten Teleoconchsutur (10) führte, fand spätestens im unteren Eozän statt und brachte drei evolutive Linien hervor. Olivinen ist eine lange und schmale Teleoconch-Apertur (11) und der Verlust des Operculums (12) gemeinsam. Olivellinen und *Canalispira* sind durch drei Synapomorphien als

Monophylum gekennzeichnet: der Teleoconch ist gewöhnlich sehr klein (13), der Kopf reduziert (15) (beide Merkmale indizieren Nanismus) und der Radulazentralzahn ist multicuspid (14). *Canalispira*, die gewöhnlich als Marginellide bzw. Cystiscide systematisiert wurde (siehe Coovert & Coovert, 1995), unterscheidet sich von der mit den Olivellinae gemeinsamen Stammlinie lediglich durch die uniseriale Radula (19). Olivellinae sind insbesondere hinsichtlich der Radula abgeleitet. Diese hat nur wenige Querreihen (17) und die Zentralzahnschneide ist gerade (18) (plesiomorph: deutlich konvex). Gehäuse-morphologisch ist die oftmals komplette Resorption der apikalen Columella (16) von phylogenetischer Bedeutung.

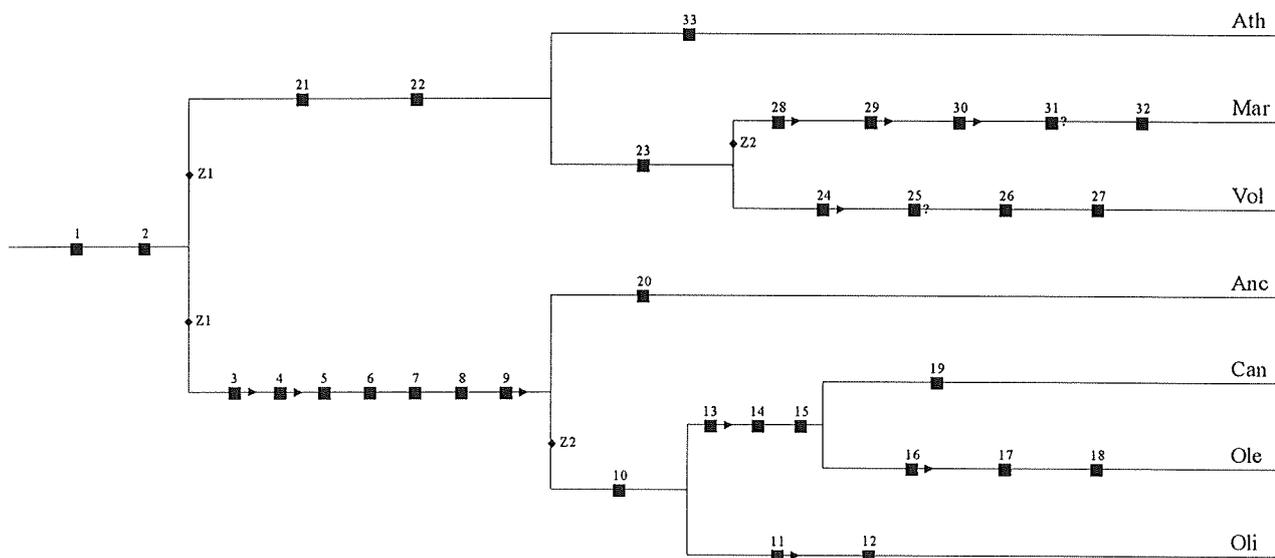


Abb.149: Hypothese zur systematischen Verknüpfung von Olividae und Volutidae sowie zur Ableitung der Marginellidae - *Symbole und Abkürzungen*: ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; Z♦ = Zeitmarke: Z1♦ = Senon, Z2♦ = Eozän; Anc = Ancillinae, Ath = Athletinae, Can = *Canalispira*, Mar = Marginellidae, Ole = Olivellinae, Oli = Olivinae. *Merkmale*: 1■ = Mantelhöhle nach rechts gedreht, 2■ = pallialer Ovidukt mit sehr großer Albumendrüse, 3■→ = Teleoconch: Columella ausgedünnt, 4■→ = Teleoconch: Reduzierung Skulptur und Erwerb glänzende Außenschale, 5■ = posteriorer Mantelrandtentakel, 6■ = differenzierter Fuß umhüllt Teleoconch, 7■ = Pedalganglien stark vergrößert, 8■ = Radula triserial durch Verlust Lateralia, 9■→ = Lebensweise endobenthisch, 10■ = Teleoconch-Sutur kanalisiert, 11■→ = Teleoconch-Apertur lang und schmal, 12■ = Verlust Operculum, 13■→ = Teleoconch sehr klein, 14■ = Radula: Zentralzahn multicuspid, 15■ = Kopf reduziert, 16■→ = Teleoconch: Columella apikal komplett weg gelöst, 17■ = Radula: Anzahl Querreihen verringert, 18■ = Radula: Zentralzahnschneide ± gerade, 19■ = Radula uniseriale, 20■ = Teleoconch mit suturalem Kallus, 21■ = Radula triserial durch Verlust Marginalia - Lateralia ± monocuspid, 22■ = Verlust planktotrophe Larve, 23■ = sehr lange, ± schlauchförmige Ösophagusdrüse mit mehr oder weniger ausgeprägtem terminalem Bulbus, 24■→ = Teleoconch sehr groß, 25■? = Radula uniseriale, 26■ = Fühler mit laterobasalen Lappen, 27■ = anteriorer Siphon mit zwei basalen Fortsätzen, 28■→ = Teleoconch convolut und sehr klein, 29■→ = Resorption Columella, 30■→ = Radula: Reduzierung Anzahl der Längsreihen von 3 auf 1 auf 0, 31■? = Mantel bedeckt Teleoconch-Außenschale, 32■ = Verlust Operculum, 33■ = Verlust Operculum.

Volutidae erweisen sich als Paraphylum. Die Abgrenzung der Athletinae erlaubt es vorerst, die verbleibenden Volutiden als Monophylum zu betrachten: "Volutidae" minus Athletinae gleich Volutidae. Athletinae, Volutidae und Marginellidae können lediglich über zwei gemeinsame Reduktionsmerkmale verknüpft werden: die Radula ist unter

Verlust der Marginalia triserial - die Lateralia sind ± monocuspid (21), und den Ontogenesen fehlt eine planktotrophe Larve (22). Athletinae unterscheiden sich von dieser gemeinsamen Stammlinie durch den Verlust des Operculums (33).

Volutidae und Marginellidae sind durch die Synapomorphie einer sehr langen, mehr oder weni-

ger schlauchförmigen Ösophagusdrüse charakterisiert, welche gewöhnlich einen terminalen Bulbus zeigt (23). Volutiden zeigen zwei klare Autapomorphien: die Fühlerbasen sind zu lateralen Kopflappen differenziert (26), und der Einströmsiphon ist durch zwei basale Fortsätze charakterisiert (27). Die Radula der Volutiden ist in der Regel uniserial (25). Rudimentäre Lateralialia sind jedoch von *Neptuneopsis* dokumentiert (Weaver & du Pont, 1970). Die Teleoconche der Volutiden sind bis auf wenige Ausnahmen groß bis extrem groß (24).

Marginelliden sind spätestens im Eozän evolviert und zeigen hinsichtlich des Teleoconchs den gegenläufigen Trend zu dem der Volutiden: bis auf wenige Ausnahmen sind die Gehäuse klein bis extrem klein (28). Viele marginellide Teleoconche

sind convolut und zeigen mehr oder weniger starke Resorption der columellaren Schale (29). Die Außenschale der Marginellidae wird gewöhnlich - zumindest teilweise - von Mantellappen bedeckt (31), eine Verhaltensweise, die allerdings auch von einigen Volutiden bekannt ist. Diese unklare Abgrenzung gilt ebenso für das Fehlen des Operculums (32). Graduell wird die Radula innerhalb der Marginellidae von triserial auf uniserial bis zum Totalverlust reduziert (30).

Pseudolivinae sind polyphyletisch und keines der Taxa läßt sich mit den Olividae oder den "Volutidae" gemeinsam systematisieren (vergl. Kantor, 1996).

### 6.1.7. Mitridae und Costellariidae

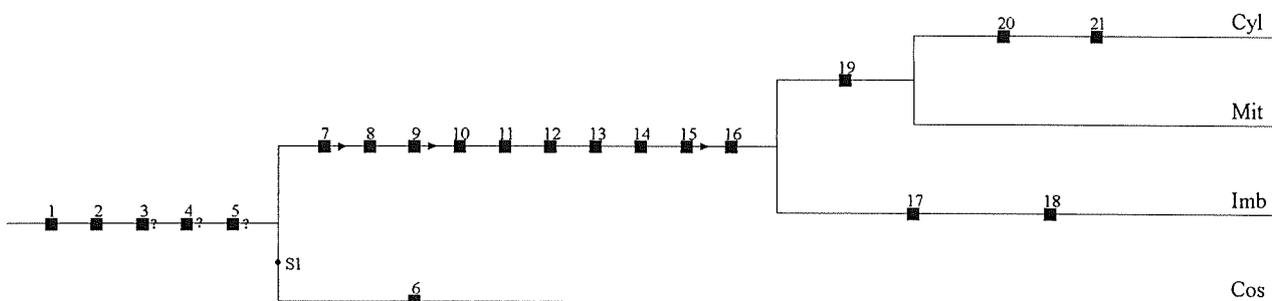


Abb. 150: Hypothese zur systematischen Verknüpfung von Costellariidae und Mitridae - *Symbole und Abkürzungen*: ■ = Apomorphie, ■? = Apomorphie unsicher, ■→ = Apomorphie graduell; S• = Stammlinienvertreter: S1• = *Pusia*; Cos = Costellariidae, Cyl = Cylindromitrinae, Imb = Imbricariinae, Mit = Mitrinae. *Merkmale*: 1■ = Larvalgehäuse mit Columellarfalten, 2■ = Beutefang mit Hilfe eines toxischen Speicheldrüsensekrets, 3■? = Verlust Operculum, 4■? = männlicher Gonodukt bis auf einen Prostataschlitz geschlossen, 5■? = Nervensystem ähnlich konzentriert, 6■ = Radula triserial durch Verlust Lateralialia, 7■→ = Teleoconch: Skulptur reduziert auf spirale Elemente, 8■ = Proboscissack reduziert, 9■→ = Proboscis verlängert, 10■ = Radula triserial durch Verlust Marginalia, 11■ = Leiblein-Ventil reduziert, 12■ = akzessorische Speicheldrüsen fehlen, 13■ = Ösophagusdrüse reduziert, 14■ = Mantel sehr dünn und transparent, 15■→ = Penis entspringt in deutlicher Entfernung zum Kopf, 16■ = Eikapseln abgeflacht olivenförmig, 17■ = Radula: Lateralialia mit dominantem Hauptdentikel - Oberkante buckelig, 18■ = Radula: Anzahl der Querreihen reduziert, 19■ = Epiproboscis, 20■ = Radula uniserial, 21■ = Buccalmasse klein.

Außengruppe sind alle anderen Neogastropoden. Mitridae und Costellariidae werden in der modernen Literatur gewöhnlich als nicht direkt miteinander verwandt angesehen (u.a. Kantor, 1996). Es kann hier jedoch gezeigt werden, daß die Taxa gemeinsame, neuerworbene Merkmale aufweisen: die Larvalgehäuse zeigen Columellarfalten (1), was von Gastropoden der Außengruppe nicht bekannt ist; sowohl Costellariidae als auch Mitridae benutzen ein toxisches Speicheldrüsensekret zum Beutefang (2). In Korrelation mit diesen klaren Synapomorphien erhalten auch weitere gemeinsame Merkmale Gewicht: der Samengang ist bis auf einen Prostataschlitz geschlossen (4); das Nervensystem ist ähnlich konzentriert (5) und das Opercu-

lum verlorengegangen (3). Diese drei Merkmale könnten allerdings bereits in der Stammgruppe verwirklicht worden sein. Die Costellariidae unterscheiden sich von der mit den Mitridae gemeinsamen Stammlinie durch die Radula. Diese wurde unter Verlust der Lateralialia triserial (6). Eine basale Costellariide wird durch *Pusia* repräsentiert.

Mitridae sind durch eine Serie von Autapomorphien (insbesondere Reduktionsmerkmale) als Monophylum gekennzeichnet. Der Nahrungstrakt zeigt folgende Veränderungen: die Proboscis ist verlängert (9); der Proboscissack (8), die Ösophagusdrüse (13) und das Leiblein-Ventil (11) sind reduziert; akzessorische Speicheldrüsen fehlen (12); die Radula ist unter Verlust der Marginalia triserial

geworden (10). Weitere anatomische Charakteristika sind der sehr dünne, transparente Mantel (14) und die Lage des Penis, der in deutlicher Entfernung zum Kopf entspringt (15) (plesiomorph: in der Nähe der rechten Fühlerbasis). Die Teleoconchskulptur der meisten mitriden Arten ist auf spirale Elemente reduziert (7). Die Form der Eikapseln ist mehr oder weniger olivenförmig (16) (plesiomorph: flach-kuppelförmig).

Autapomorphien der Imbricariinae repräsentieren Merkmale der Radula: die Anzahl der Querreihen ist reduziert (18) und die Lateralia sind durch ihre buckelige Oberkante und die Herausbildung eines deutlich dominanten Hauptdentikels (17) unverwechselbar. Mitrinae und Cylindromitri-nae zeigen die Synapomorphie "Epiproboscis" (19). Mitrinae können allerdings durch keine Autapomorphie definiert werden.

Cylindromitri-nae sind durch ihre uniseriale Radula (20) und eine kleine Buccalmasse (21) charakterisiert. Diese beiden Reduktionsmerkmale korrelieren offensichtlich.

## 6.2. Szenario der Evolution der "höheren" Caenogastropoda

Ziel dieses Kapitels ist die konsistente, übergeordnet systematische Verknüpfung der "höheren" Caenogastropoda, welche Schlußfolgerungen bzw. Interpretationen, u.a. zu Lesrichtungen der Evolution, Schlüsselinnovationen, Steuerungsmechanismen der Evolution, iterativer oder Parallelevolution und auch Phantombilder wichtiger Stammgruppen beinhaltet.

In die Synthese werden hier - um das komplette Spektrum höherer Taxa zu berücksichtigen - neben den oben (6.1.) vorgestellten systematischen Kompartimenten weitere evolutive Linien einbezogen, speziell Cancellarioidea und Volutomitridae. Das Ergebnis der phylogenetischen Analyse erfordert eine Revision der Klassifikation. Um die taxonomische Verwirrung gering zu halten, werden in der folgenden Diskussion zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte der "höheren" Caenogastropoda die bisher in dieser Arbeit vorgestellten "Schubladen" weiter verwendet. Der taxonomische Umbruch beginnt bzw. erfolgt mit der Abbildung 151, die bereits mit der in Kapitel 6.3. vorgestellten neuen Klassifikation konform geht.

Sind die "höheren" Caenogastropoda monophyletisch? Was könnte auf einen gemeinsamen Ursprung hinweisen? Welche evolutive Linie repräsentiert das Adelphotaxon? Außengruppe sind alle anderen Caenogastropoden.

Interessanterweise (aus der Sicht eines Paläontologen) sind es insbesondere schalenmorphologische Charakteristika, die es erlauben, eine Monophylie zu postulieren (Abb. 151, ■1). Larvalgehäuse zeigen folgendes Korrelationsschema: die Embryonalschale durchmißt (von apikal) deutlich über 0.1 mm (apomorph) und ist mit einem Wulst-Gruben-Netzwerk skulpturiert (plesiomorph). Embryonalgehäuse, die über 0.1 mm Durchmesser sind, sind auch bei einigen Risssoidea, Stromboidea und Triphoroidea verwirklicht (u.a. Bandel et al., 1997; eigene Daten). Bei den entsprechenden Arten tritt jedoch eine Tuberkelskulptur auf. Die Larvalschale der "höheren" Caenogastropoda ist mit Kästchen skulpturiert, und das mehr oder weniger globuläre Larvalgehäuse hat einen Durchmesser, der deutlich über 0.5 mm liegt. In der Größe darüberliegende Larvalgehäuse sind wiederum auch bei einigen Risssoidea, Stromboidea und Triphoroidea zu finden. Von entsprechenden Arten der Risssoidea und Stromboidea ist allerdings keine Kästchenskulptur bekannt. Innerhalb der Triphoroidea können die meist hohturm-förmigen Larvalgehäuse der Triphoridae Kästchenskulptur zeigen. Diese Schnecken sind jedoch innerhalb der Ptenoglossa abgeleitet, und basale Triphoroidea (Cerithiopsidae) tragen diese Ornamentierung nicht (u.a. Nützel, 1998; eigene Daten). Cerithiopsidae bilden Larvalgehäuse aus, welche starke Ähnlichkeit mit denen einiger "Turriden" (Conoidea) haben.

Den "höheren" Caenogastropoda ist weiterhin gemeinsam: die Evidenz eines Penis; Gelege, welche basal aus linsen- bis flach-kuppelförmigen Eikapseln bestehen; planktotrophe Larven, die ein quadrilobates Velum ausbilden; ein deutlich bipectinates, gewöhnlich großes Osphradium und der Besitz einer Proboscis. Ein Penis ist auch von Stromboideen und Risssoideen (eigene Daten), jedoch nicht von Triphoroideen (Nützel, 1998) dokumentiert. Stromboidea produzieren eigentümliche Gelege, welche am ehesten denen der Cerithioidea gleichen (siehe u.a. Bandel, 1976c; D'Asaro, 1970b, 1986b; Robertson, 1959; eigene Beobachtungen), aber auch eine basale Affinität zu den Laichbändern der Naticoidea zeigen. Quadrilobate Veli sind weder bei den Larven der Stromboidea (6-lobat) noch bei den Risssoidea und Triphoroidea (jeweils 2-lobat) ausgebildet, allerdings bei manchen Heteropoda (siehe 6.1.1.). Ein dem Typus der "höheren" Caenogastropoda entsprechendes Osphradium konnte weder aus der Literatur (vergl. z.B. Haszprunar, 1985) noch anhand eigener Untersuchungen bei Arten der Außengruppe diagnostiziert werden. Eine Proboscis ist auch bei Taxa der Außengruppe zu finden (u.a. Ankel, 1936; eigene Beobachtungen). Es handelt sich dort wohl ausschließlich um den akrembolischen Typus, welcher



Abb.151: Hypothese zur Stammesgeschichte der "höheren" Caenogastropoda. Die in Abb. 152 vorgestellte neue Klassifikation ist bereits berücksichtigt - *Symbole und Abkürzungen*: ■ = Summenzeichen für Apomorphien, die im Kontext der Abbildungen 144-150 definiert sind; ■1-11 = Summenzeichen für Apomorphien, die hier diskutiert werden (siehe Text); ■? = Summenzeichen für fragliche Apomorphien, die im Kontext der Abbildungen 144-150 und hier diskutiert werden; **Ath** = Athletidae, **Cal** = Calyptraeidea, **Can** = Cancellariidae, **Cos** = Costellariidae, **Cyp** = Cypraeoidea, **Fic** = Ficiidae, **Lam** = Lamellarioidea, **Lau** = Laubierinioidea, **Mar** = Marginellidae, **Mit** = Mitridae, **Oli** = Olividae, **Per** = Personidae, **RC** = Ranellidae und Cassidae, **Tha** = Thalassocynidae, **Tur** = Turbinelloidea, **Vol** = Volutidae, **Vom** = Volutomitridae; weitere Erläuterungen im Text.

allerdings, aufgrund seiner einfachen Konstruktion, durchaus mehrfach evolviert sein könnte.

Die mehr oder weniger räuberische Lebensweise der "höheren" Caenogastropoda setzt diese deutlich von den Detritus-fressenden Stromboidea und gewöhnlich mikrophagen Rissooidea ab (eigene Beobachtungen). Triphoroidea sind spezialisierte Schwammfresser (u.a. Nützel, 1998) und ihre enge Assoziation mit diesen Tieren erinnert an die vergleichbare Beziehung zwischen Lamellarioidea und Tunicaten (siehe Kapitel 3.3.).

Die Schwestergruppe der "höheren" Caenogastropoda scheint nicht mehr existent zu sein bzw. ist wohl ausgestorben. Einen Hinweis könnten hier die molekulargenetischen Daten liefern: bei der Analyse sowohl der 16S mtDNA- als auch der 18S rDNA-Sequenzen gruppiert sich *Rissoa parva* (Rissooidea) statistisch signifikant mit *Hipponix conicus* (Calyptraeidea). Es könnte also sein, daß aus dem diskutierten engeren systematischen Kreis die Rissooidea und zwar speziell die Rissoidae, den "höheren" Caenogastropoda am nächsten stehen. Rissooideen fehlen, im Gegensatz zu den meisten diesbezüglich untersuchten "höheren" Caenogastropoden, die Paraspermatozoa (Healy, 1988). Reduktionsmerkmale (isoliert betrachtet) sind jedoch naturgemäß von geringer systematischer Bedeutung, was durch den gleichen Merkmalszustand (keine Paraspermatozoa) bei den Naticoidea (Healy, 1988) Bestätigung findet.

Die stratigraphische Evidenz steht der Existenz einer gemeinsamen Stammelinie von "höheren" Caenogastropoda und Rissoidae nicht entgegen: sowohl Rissoidae als auch die potentielle "höhere" Caenogastropode *Maturifusus* treten im unteren bis mittleren Jura erstmals in Erscheinung (u.a. Gründel, 1998; vergl. 5.1.).

Eine gemeinsame Stammlinie der Lamellarioidea und Cypraeoidea mit den Naticoidea kann bisher nicht sicher postuliert werden. Aus stratigraphischer Sicht gibt es ebenfalls keine Indizien

für eine Monophylie, da zwischen dem ersten erdgeschichtlichen Auftreten der Naticoidea im Aptium und dem der Cypraeoidea im Santonium eine große zeitliche Lücke klafft.

Die Monophylie der Cypraeoidea und Lamellarioidea ist hingegen gut begründet (siehe Abb.144). Letzteres impliziert, daß die sogenannte "Echinospira-Larve" zweimal entstanden ist. Diese Hypothese wird dadurch unterstützt, daß die Pendants der Capulidae eine andere Funktionsmorphologie zeigen (siehe Kapitel 3.3. und 3.4.).

Die "höheren" Caenogastropoda oberhalb der Cypraeoidea, Lamellarioidea und Naticoidea sind durch die Synapomorphie "pleurembolische Proboscis" (Abb.151, ■2) als Monophylum gekennzeichnet (⇒ *Pleurembolica nov.* - siehe 6.3.). Im Vergleich zur akrembolischen Alternative ist die Funktionsmorphologie der pleurembolischen Proboscis komplexer, so daß die Wahrscheinlichkeit einer Homologie dieses Neuerwerbs relativ hoch ist.

Die systematische Stellung der Laubierinioidea bleibt unklar. Diese Schnecken zeigen sowohl Übereinstimmungen mit den Cassoidea als auch mit den Haloceratidae und Capulidae. Die Systematisierung mit den Cassoidea auf Basis der akzessorischen Speicheldrüsen ist in Abbildung 145 dargestellt. Alternativ wird hier (Abb.151) das Merkmal "Hermaphroditismus" als Synapomorphie der Laubierinioidea und Haloceratidae/Capulidae/Calyptraeidea in Betracht gezogen. Über diese Konstellation kann ergänzend die graduelle Apomorphie "asymmetrisches Osphradium" eingebracht werden.

Den "höheren" Caenogastropoda oberhalb der Laubierinioidea sind einige mäßig signifikante Charakteristika gemeinsam, die jedoch, als korrelierter Merkmalskomplex betrachtet (Abb.151, ■3) Gewicht erhalten: die pleurembolische Proboscis ist verlängert, was wahrscheinlich mit der sich ausprägenden Nahrungspräferenz für vermiforme Invertebraten in Zusammenhang steht; der anteriore Teleconch-Siphonalausguß ist deutlicher ausgeprägt; die phylogenetische Analyse der DNA-Sequenzen (siehe Kapitel 4) führt zu einer monophyletischen Gruppierung der Cassoidea, Ficoidea und Neogastropoda (⇒ *Vermivora nov.* - siehe 6.3.).

Der Einstieg in die vermivore Ernährung scheint eine Schlüsselinnovation innerhalb der "höheren" Caenogastropoda zu sein. Andere dominierende Ernährungsweisen können als sekundär abgeleitet betrachtet werden. Hierzu ein Beispiel: bei den Cassoidea sind die Personidae spezialisiert vermivor; Ranellidae zeigen ein breites Nahrungsspektrum, in dem vermiforme Beute eine signifikante Rolle spielt, und bei den Cassidae ist die entsprechende Nahrung ohne Bedeutung. Die Abnahme der

Nahrungspräferenz für vermiforme Beute korreliert mit einer Zunahme der Nahrungspräferenz für Echinodermen. Da die Beute (etwa Holothurien) gewöhnlich als Ganzes verschlungen wird, mußte mit der Größenzunahme der Beute eine Erweiterung bestimmter Konnektive des Nervenringes erfolgen (vergl. 6.1.2.). Die Umstellung der Ernährung auf größere Beute wird z.B. bei *Tonna* (Cassidae) auch durch die größere Gehäuseapertur reflektiert.

Die Verwandtschaft zwischen Ficoidea und Neogastropoda kann bisher fast ausschließlich auf Basis symplesiomorpher Merkmale diskutiert werden: Arten einer potentiellen gemeinsamen Stammgruppe zeigen eine verlängerte Proboscis; die Gänge der primären Speicheldrüsen führen nicht durch den Nervenring, akzessorische Speicheldrüsen fehlen; die Beute ist gewöhnlich vermiform; das Propodium ist gut ausgebildet; das Osphradium ("Witterung" der Beute) ist bipectinat und groß; der palliale männliche Gonodukt ist offen; Eikapseln sind flach-kuppelförmig; planktotrophe Larven entwickeln ein quadrilobates Velum; Larvalgehäuse tragen Kästchenskulptur; Teleoconche sind anterior zu einem deutlichen Siphonalausguß geformt. Ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Ficoidea und Neogastropoda soll hier dennoch, mit folgender Begründung, ernsthaft postuliert werden: eine Merkmalskombination "discoideale Eikapseln" und "stark verlängerter Nacken" tritt innerhalb der Gastropoda nur bei Ficidae und Buccinidae (Melongeninae) auf. Da die Bucciniden als basalste Neogastropoda angesehen werden (siehe Abbildung 151) kann diese signifikante Merkmalsübereinstimmung zwanglos als iterative Evolution und Synapomorphie im weiteren Sinne interpretiert werden.

Die Monophylie der Neogastropoda (Abb.151, ■4) kann mit dem Neuerwerb des Leiblein-Ventils begründet werden. Die Innovation "Leiblein-Ventil" wird von Kantor (1996) mit der Biologie der Cancellarioidea in Verbindung gesetzt. Deren suktorische Nahrungsaufnahme erforderte nach Kantor (1996) die posteriore Abgliederung einer "Gurgel" (= Leiblein Ventil) von der Buccalhöhle. Wie später noch genauer definiert wird, sind die Cancellarioidea (vergl. auch Kapitel 3.9.) eine hochspezialisierte Gruppe von Neogastropoden. Eine suktorische Nahrungsaufnahme kann unmöglich als basal für die Neogastropoda angesehen werden, d.h., daß die evolutive Herausbildung des Leiblein-Ventils mit dieser nicht in Verbindung steht. Alternativ wird hier vorgeschlagen, daß der Erwerb des Leiblein-Ventils, unabhängig von der Buccalhöhle, mit der Verlängerung des Ösophagus (der Proboscis entsprechend) korreliert: der sehr lange Nahrungskanal erhielt so eine zusätzliche Förderstation. Das Leiblein-Ventil der Cancellarioidea wurde sekundär zur Buccalhöhle verlagert, so

daß flüssige Nahrung besser aufgenommen werden kann. Die Synapomorphie "Leiblein-Ventil" scheint mit dem Verlust der Kieferelemente (fehlen allen Neogastropoda) einhergegangen zu sein.

Die gemeinsame Stammgruppe der Bucciniden und der Neogastropoda, die durch den Neuerwerb einer Analdrüse (Abb.151, ■5) charakterisiert sind, muß weiterhin mindestens fünf Radulalängsreihen aufweisen, da ein solcher Radulatypos an der Basis der Conoidea noch vorhanden ist (der sekundäre Neuerwerb von Radulalängsreihen wird für sehr unwahrscheinlich gehalten). Die Lateralien der Stammgruppenvertreter sind als ± kammförmig anzunehmen, ein Merkmal, das bei den "Fasciolarinae" (Buccinidae), "Drilliinae" ("Turridae") und Mitrinae (Mitridae) erhalten ist. Akzessorische Speicheldrüsen sind nicht vorhanden. Die Teleoconche zeigen vereinzelt schwach ausgeprägte Columellarfalten, d.h. die Potenz zur Ausbildung dieses Merkmals ist mehr oder weniger latent vorhanden, der Phänotyp wird aber vorerst nicht durch Columellarfalten charakterisiert.

Bucciniden lassen sich von dieser hypothetischen Stammgruppe lediglich mit Hilfe zweier schwacher Apomorphien abgrenzen: die Zahl der Radulalängsreihen ist auf 3 reduziert (unter Verlust der Marginalien) und der Samengang durchgehend geschlossen. Einige Arten (siehe 3.11.3.3.) der "Fasciolarinae" weisen noch Protoconche mit Kästchenskulptur auf, ein Merkmal, das innerhalb der Neogastropoda sonst weitgehend reduziert bzw. umgebaut ist.

Die Evidenz einer Analdrüse (Abb.151, ■5 ⇒ **Glandulifera nov.** - siehe 6.3.) wurde von Ponder (1973a) benutzt, einen direkten verwandtschaftlichen Bezug zu bestimmten Archaeogastropoda herzustellen, bei denen ebenfalls Analdrüsen ausgebildet sind. Andrews (1992) wies in einer histologischen Studie nach, daß eine Homologie der Drüsen sehr unwahrscheinlich ist. Es kann also widerspruchsfrei angenommen werden, daß den Neomesogastropoden und Neogastropoden gemeinsame Merkmale nicht analog entstanden sind.

Die Monophylie der Conoidea läßt sich mit dem Neuerwerb des Giftdrüsenkomplexes und den damit verbundenen weiteren anatomischen Umbauten des vorderen Nahrungstraktes einwandfrei begründen. In diesem Kontext ist auch der Verlust des Leiblein-Ventils zu betrachten. Schalenmorphologisch hat der Analsinus kontinuierlichen Charakter.

Ein gemeinsamer Ursprung von Ptychacrinae, Columbariinae, Harpidae und Muricidae ist kaum zu begründen. Die als Synapomorphie diskutierte (siehe 6.1.4.) triseriale Radula (unter Verlust der Lateralien) repräsentiert ein Reduktionsmerkmal, welches unabhängig auch in den Stammlinien der Olividae und Costellariidae evolvierte. Aufgrund

von Symplesiomorphien werden Ptychtractinae und Columbariinae vorerst in einem systematischen Kontext mit den Harpidae und Muricidae belassen.

Die verbleibenden Neogastropoden können über die deutlich ausgeprägten Columellarfalten ihrer Teleoconche (Abb.151, ■6) systematisch verknüpft werden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß diese phänotypische Ausprägung mehrfach evolvierte, da die Potenz hierzu offensichtlich bereits an der Basis der Neogastropoda vorhanden war.

Turbinelliden (im engeren Sinne; siehe 6.1.4.) könnten die Schwestergruppe der anderen Neogastropoden mit ausgeprägten Columellarfalten repräsentieren. Arten einer gemeinsamen Stammgruppe müßten u.a. folgende Symplesiomorphien zeigen: Analdrüse und Leiblein-Ventil vorhanden; Gänge primärer Speicheldrüsen führen nicht durch den Nervenring, akzessorische Speicheldrüsen fehlen; Radula mit mindestens fünf Längsreihen, von denen die Lateralia mehr oder weniger kammförmig sind; Propodium gut ausgebildet; Osphradium bipectinat und groß; pallialer männlicher Gonodukt offen; Eikapseln flach-kuppelförmig; planktotrophe Larven entwickeln quadrilobates Velum; Larvalgehäuse tragen außer suturalen Leisten keine dominante Skulptur; Teleoconche anterior zu einem deutlichen Siphonalausguß geformt.

Die graduelle Apomorphie einer zunehmend größeren Albumendrüse (Abb.151, ■7?) könnte "Volutiden", "Marginelliden", Olividen, Volutomitriden, Mitriden, Costellariiden und Cancellarioidea (?) von den Turbinelliden abgrenzen. Hier gilt es bessere Merkmale zu "finden". Der gemeinsame Ursprung von "Volutiden", "Marginelliden" und Olividen kann als ausreichend belegt gelten (siehe 6.1.6.). Relativ unklar (Abb.151, ■8?) sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der Volutomitridae und Cancellarioidea. Sie werden hier mehr oder weniger als verbleibender Rest zusammen mit dem Monophylum Costellariidae/Mitridae systematisiert. Einen schwachen Hinweis hierfür liefern lediglich die vergleichsweise ähnlichen Teleoconche. Volutomitridae zeigen Affinitäten zu den Volutiden, insbesondere der Radulazentralzahn entspricht weitgehend dem der Haliinae (vergl. 3.11.5.2.). Die Verdrehung der Mantelhöhle, Fühler mit laterobasalen Lappen und ein Siphon mit basalen Fortsätzen bei volutiden Arten belegen jedoch, daß keine direkte Verwandtschaft zu den Volutomitriden bestehen kann. Es handelt sich offensichtlich um iterative Evolution.

Die Potenz zur Verlängerung des Radulazentralzahns wird phänotypisch am deutlichsten bei den Cancellarioidea umgesetzt. Dieses Taxon ist durch eine Reihe von Autapomorphien gekennzeichnet: der mittlere Ösophagus ist nach vorne

verlagert, d.h. der anteriore Ösophagus ist reduziert, wodurch das Leiblein-Ventil der Buccalhöhle direkt ansitzt, und die relativ rudimentäre Ösophagusdrüse vor dem Nervenring liegt; die Radula ist uniserial, und die verbliebenen Zentralzähne sind extrem verlängert (nematogloss); die Nahrungsaufnahme ist weitgehend suktorisch (vergl. "Marginellidae"); Eikapseln sind gestielt (ähnlich auch von Bucciniden, Ranelliden und Calyptraeiden bekannt). Die affinen Teleoconche und der Verlust des Operculums rücken Cancellarioidea in die Nähe der Costellariidae. Unterstützt wird diese Hypothese durch die Dokumentation einer paleozänen Cancellariide (Abb.T17/11), die einen Protoconch mit starken morphologischen Anklängen zu denen der Costellariidae aufweist. Die frühontogenetischen Schalen rezenter Cancellarioidea sind hingegen weitgehend durch Reduzierung charakterisiert.

**Fazit:** Die "höheren" Caenogastropoda sind wahrscheinlich monophyletisch. Ihr Ursprung ist verschwommen und könnte in einer Linie liegen, die auch zu der Stammgruppe der Rissoidae führt. Neomesogastropoda sind paraphyletisch und stellen klar die Ausgangsbasis für die Evolution der wahrscheinlich monophyletischen Neogastropoda. Die Ponder'sche Hypothese, daß die Neogastropoda von "niederen" Caenogastropoda abstammen (Ponder, 1973a) kann als widerlegt gelten. Potentielle Schwestergruppe der Neogastropoda sind die Ficoidea unter Einbeziehung ihrer Stammlinie. Die Evolution der Neogastropoda ist insbesondere durch die vielfach unabhängige Reduzierung der Radula gekennzeichnet. Dem Speicheldrüsenkomplex wurde ein zu großes phylogenetisches Gewicht verliehen, der Frühontogenese und der Ökologie hingegen zu wenig Beachtung geschenkt (siehe u.a. Kantor, 1996).

Die phylogenetische Analyse zeigt die Existenz deutlicher systematischer Lücken auf, die sich aus neontologischer Sicht nur bedingt erklären lassen. Sicherlich wird eine intensive Bearbeitung, insbesondere von Tiefseeschnecken, an der einen oder anderen Stelle noch Fortschritte erzielen können, es zeichnet sich jedoch trivialerweise ab, daß bei vielen evolutiven Linien der "höheren" Caenogastropoda lediglich die spezialisierten Endglieder erfaßt werden können. Die basalen Abschnitte oder Schwestergruppen sind häufig ausgestorben, und ohne ihre Kenntnis sind die persistierenden evolutiven Linien phylogenetisch entwurzelt.

Die Möglichkeiten der molekularen Systematik sind bei weitem noch nicht ausreichend, die evidenten stammesgeschichtlichen Lücken zu überbrücken. Hier müssen methodisch neue Wege beschritten werden.

Im Anschluß an diese schwerpunktmäßig aktualistische Arbeit versprechen stratigraphisch und paläobiogeographisch ausgerichtete, detaillierte paläontologische Studien - die hier bereits begonnen wurden - vorerst den größten Fortschritt.

### 6.3. Eine neue Klassifikation der "höheren" Caenogastropoda

Eine phylogenetische Analyse der "höheren" Caenogastropoda insgesamt hat es bisher nicht gegeben, jedoch wurden sowohl Neomesogastropoda (Bandel & Riedel, 1994) als auch Neogastropoda (u.a. Kantor, 1996; Ponder, 1973a; Taylor & Morris, 1988) entsprechend betrachtet. Im Kontext der Abbildungen 144-151 ist die Grundlage einer neuen Klassifikation mehr oder weniger selbst erklärend.

Die Einführung höherer Taxa (insbesondere Unterordnungen) soll der systematischen Breite der "höheren" Caenogastropoda gerecht werden. Die Neogastropoda wie bisher lediglich in drei Überfamilien zu gliedern (Ponder & Warén, 1988), reicht als taxonomisches Gerüst nicht aus und spiegelt auch nicht die Evolution dieser Schnecken wider. Diese Einsicht überkam bereits Kantor (1996), der die Neogastropoda in fünf Unterordnungen differenzierte. Da die hier vorgestellte phylogenetische Analyse der von Kantor (1996) mehr oder weniger diametral entgegensteht, kann auch dessen Klassifikation nicht angewendet werden. So erhob Kantor (1996) z.B. die Olividae zur Unterordnung Olivellidoidei, während er die Volutiden in der Unterordnung Muricoidei systematisierte. Eine gemeinsame Stammlinie der Volutiden (im weiteren Sinne) und Olividen konnte hier widerspruchsfrei postuliert werden.

Die neue Klassifikation wird in Abbildung 152 vorgestellt und bedarf einiger Erläuterungen. Da die Taxonomie das Schubladensystem der Systematik repräsentiert, sollte hier der pragmatische Aspekt, daß Schubladen auch groß genug sein müssen, um darin sortieren zu können, ebenfalls berücksichtigt werden.

Das Monophylum "höhere" Caenogastropoda wird mit dem Namen Latrogastropoda belegt. Diese Überordnung untergliedert sich in die paraphyletische Ordnung Neomesogastropoda und die monophyletische Ordnung Neogastropoda. Es werden drei weitere übergeordnete Monophyla benannt (Definitionen in 6.2.), jedoch ohne taxonomisches Niveau belegt: Pleurembolica, Vermivora und Glandulifera (siehe Abb. 152).

Die Latrogastropoda werden in insgesamt neun Unterordnungen systematisiert. Die jeweiligen Stammlinien sind als Abschnitte dieser Unterordnungen anzusehen, an die bisher nicht erkannte Stammgruppen taxonomisch angekoppelt werden

können. Die Simrothina werden enger gefaßt und Naticoideen zu den Naticina gestellt. Die Trochelina müssen die Cassoidea abgeben, die als Cassina systematisiert werden.

Die phylogenetische Bedeutung der Cancellariidae war bisher stark überbewertet (eine von drei Neogastropoden-Überfamilien bei Ponder & Warén, 1988; eine von fünf Neogastropoden-Unterordnungen bei Kantor, 1996). Die Cancellariidae sind zwar eine hoch spezialisierte Gruppe, was aber keine Grundlage für ein hohes taxonomisches Niveau sein kann. Es gibt innerhalb der Latrogastropoda einige andere hoch spezialisierte Linien, z.B. Marseniopsinae (Lamellarioidea) oder Olivellinae (Volutoidea), aber niemand ist bisher auf die Idee gekommen, diese deswegen zwei oder drei taxonomische Niveaus höher einzustufen. Cancellariidae lassen sich zwanglos in den Volutina systematisieren und dort am besten unter den Mitroidea.

Abb.152: Eine neue Klassifikation der "höheren" Caenogastropoda; ▼▲ = taxonomische Grenzen bzw. Spannbreiten der Pleurembolica, Vermivora und Glandulifera.

**Latrogastropoda nov.****Neomesogastropoda BANDEL, 1991**

## Naticina nov.

**Naticoidea FORBES, 1838**

Naticidae FORBES, 1838

Poliniciidae GRAY, 1847

**Simrothina BANDEL & RIEDEL, 1994****Cypraeoidea RAFINESQUE, 1815**

Cypraeidae RAFINESQUE, 1815

Ovulidae FLEMING, 1822

**Lamellarioidea ORBIGNY, 1841**

Lamellariidae ORBIGNY, 1841

Triviidae TROSCHER, 1863

**Troschelina BANDEL & RIEDEL, 1994****Laubierinioidea WARÉN & BOUCHET, 1990**

Laubierinidae WARÉN &amp; BOUCHET, 1990

Pisanianuridae WARÉN &amp; BOUCHET, 1990

**Calyptraeoidea LAMARCK, 1809**

Calyptraeidae LAMARCK, 1809

Capulidae FLEMING, 1822

Haloceratidae WARÉN &amp; BOUCHET, 1991

Hipponicidae TROSCHER, 1861

## Cassina nov.

**Cassoidea LATREILLE, 1825**

Cassidae LATREILLE, 1825

Personidae GRAY, 1854

Ranellidae GRAY, 1854

## Ficina nov.

**Ficoidea MEEK, 1864**

Ficidae MEEK, 1864

Thalassocynidae RIEDEL, 1994

**Neogastropoda THIELE, 1929**

## Buccinina nov.

**Buccinoidea RAFINESQUE, 1815**

Buccinidae RAFINESQUE, 1815

Melongenidae GILL, 1871

Nassariidae IREDALE, 1916

**Columbelloidea SWAINSON, 1840**

Columbellidae SWAINSON, 1840

Fasciolaridae GRAY, 1853

## Turrina nov.

**Conoidea RAFINESQUE, 1815**

Conidae FLEMING, 1822

Terebridae MOERCH, 1852

"Turridae" SWAINSON, 1840

## Volutina nov.

**Mitroidea Swainson, 1831**

Cancellariidae GRAY, 1853

Costellariidae MACDONALD, 1860

Mitridae SWAINSON, 1831

Volutomitridae GRAY, 1854

**Turbinelloidea SWAINSON, 1835**

Turbinellidae SWAINSON, 1835

Vasidae H. &amp; A. ADAMS, 1853

**Volutoidea RAFINESQUE, 1815**

Athletidae PILSBRY &amp; OLSSON, 1954

"Marginellidae" FLEMING, 1828

Olividae LATREILLE, 1825

Volutidae RAFINESQUE, 1815

## Muricina nov.

**"Muricoidea" RAFINESQUE, 1825**

Columbariidae TOMLIN, 1928

Coralliophilidae CHENU, 1859

Harpidae BRONN, 1849

Muricidae RAFINESQUE, 1815

Ptychatractidae STIMPSON, 1865

▼ Pleurembolica nov.

▼ Vermivora nov.

▼ Glandulifera nov.



Überordnung

Ordnung

Unterordnung

Überfamilie

Familie

## 7. Literatur

- ABBOTT, R.T. 1959. The family Vasidae in the Indo-Pacific. – *Indo-Pacific Mollusca* 1(1): 15-32.
- ABBOTT, R.T. 1968. The helmet shells of the world (Cassidae). Part I. – *Indo-Pacific Mollusca*, 2(9): 7-202.
- ABBOTT, R.T. 1974. American Seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America (2<sup>nd</sup> edition). – New York (Van Nostrand Reinhold): 663 pp.
- ABBOTT, R.T. & DANCE, S.P. 1982. Compendium of seashells. A color guide to more than 4200 of the world's marine shells. – New York (E.P. Dutton Inc.): IX + 410 pp.
- ADAM, W. & GLIBERT, M. 1974. Contributions à la connaissance de *Nassarius semistriatus* (Brocchi, 1814) (Mollusca: Gastropoda). – *Bulletin Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 50(3): 1-78.
- ADAM, W. & KNUDSEN, J. 1955. Note sur quelques espèces de mollusques marins nouveau ou peu connus de l'Afrique occidentale. – *Bulletin Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 31(61): 1-25.
- ADDICOTT, W.O. 1965. Some western American Cenozoic gastropods of the genus *Nassarius*. – *Geological Survey Professional Paper* 503-B: 1-24.
- ALDRICH, T.H. 1886. Preliminary report on the Tertiary fossils of Alabama and Mississippi. – *Bulletin Geol. Survey Alabama* 1: 15-60.
- ALDRICH, T.H. 1895. New or little known Tertiary Mollusca from Alabama and Texas. – *Bulletins of American Paleontology* 1(2): 54-83.
- ALDRICH, T.H. 1911. New Eocene fossils from the southern gulf states. – *Bulletins of American Paleontology* 5(22): 1-24.
- ALDRICH, T.H. 1921. New Eocene species from Alabama. – *Bulletins of American Paleontology* 9(38): 1-32.
- ALVAREZ, L.W.; ALVAREZ, W.; ASARO, F. & MICHEL, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. – *Science* 208 (4448): 1095-1108.
- ALVAREZ, W.; KAUFFMAN, E.G.; SURLYK, F.; ALVAREZ, L.W.; SARO, F. & MICHEL, H.V. 1984. Impact theory of mass extinctions and the invertebrate fossil record. – *Science* 223 (4641): 1135-1141.
- AMAUDRUT, A. 1898. La partie antérieure du tube digestif et la torsio chez les Mollusques gastéropodes. – *Annales des Sciences naturelles, Zoologie* 7: 1-290.
- AMÍN, M.; LÉPEZ, I.; MARÍN, O. & DELPIN, M. 1984. Male reproductive system of *Chorus giganteus* (Lesson, 1829) (Muricidae: Prosobranchia): Anatomical and histological description. – *The Veliger* 26(4): 320-326.
- AMIO, M. 1955. On the egg masses and larvae of seven species of Naticidae (Gastropoda) from the coastal region of Japan. – *The Journal of the Shimonoseki College of Fisheries* 5(1): 137-158.
- AMIO, M. 1957. On the egg-capsules and larvae of *Tritia festivus* (Powys) and *Nassarius livescens* (Philippi). – *The Journal of the Shimonoseki College of Fisheries* 6(2): 123-132.
- AMIO, M. 1963. A comparative embryology of marine gastropods, with ecological considerations. – *The Journal of the Shimonoseki College of Fisheries* 12(2/3): 251-353.
- ANDERSON, D.T. 1965. Further observations on the life histories of littoral gastropods in New South Wales. – *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 90(3): 242-251.
- ANDERSON, F.M. 1958. Upper Cretaceous of the Pacific Coast. – *Geological Society of America, Memoir* 71: 378 pp.
- ANDERSON, H.J. 1964. Die miocäne Reinbek-Stufe in Nord- und Westdeutschland und ihre Mollusken-Fauna. – *Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf.* 14: 31-368.
- ANDREWS, E.B. 1991. The fine structure and function of the salivary glands of *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae). – *J. Moll. Stud.* 57(1): 111-126.
- ANDREWS, E.B. 1992. The fine structure and function of the anal gland of the muricid *Nucella lapillus* (Neogastropoda) (and a comparison with that of the trochid *Gibbula cineraria*). – *J. Moll. Stud.* 58: 297-313.
- ANDREWS, E.B.; ELPHICK, M.R. & THORNDYKE, M.C. 1991. Pharmacologically active constituents of the accessory salivary and hypobranchial glands of *Nucella lapillus*. – *J. Moll. Stud.* 57(1): 136-138.
- ANKEL, W.E. 1930. Nähreierbildung bei *Natica catena* (da Costa). – *Zool. Anz.* 89: 129-135.
- ANKEL, W.E. 1936. Prosobranchia. In: GRIMPE, G. & WAGLER, E. (eds.). *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, IX. – Leipzig (Akademische Verlagsgesellschaft): 240 pp.
- ARAKAWA, K.Y. 1965. A study on the radulae of the Japanese Muricidae (3). The genera *Drupa*, *Drupina*, *Drupella*, *Cronia*, *Morula*, *Morulina*, *Phrygiomurex*, *Cymia* and *Tenguelia* gen. nov. – *Venus* 24(2): 113-126.
- ARAKAWA, K.Y. & HAYASHI, S. 1972. On sexual dimorphism of fig shell, *Ficus subintermedia* (D'Orbigny). – *Venus* 31(2): 63-70.
- ARNAUD, P.M. 1978. Observations écologiques et biologiques sur le Volutidae antarctique *Harpovoluta charcoti* (Lamy, 1910) (Gastropoda Prosobranchia). – *Haliotis* 7: 44-46.
- ARNAUD, P.M. & VAN MOL, J.J. 1979. Anatomy, ecology and distribution of the Volutidae and Volutomitridae of the southern Indian Ocean. – *The Veliger* 22(1): 19-31.
- ARNAUD, P.M. & ZIBROWIUS, H. 1979. L'association *Pedicularia sicula* – *Errina aspera* en Méditerranée. – *Rapports et procès-verbaux des réunions, Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée* 25/26(4): 123-124.

- ARUA, I. & HOQUE, M. 1989a. Study of the shape of naticid and muricid borings in plan view in Eocene prey from southeastern Nigeria. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72: 357-362.
- ARUA, I. & HOQUE, M. 1989b. Fossil predaceous gastropod borings from Nigeria. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 175-183.
- ARUA, I. & HOQUE, M. 1989c. Predatory gastropod boreholes in an Eocene molluscan assemblage from Nigeria. – *Lethaia* 22: 49-59.
- ASHOURI, A.R. 1997. Juvenile gastropods from the Upper Devonian cephalopod beds and adjacent strata of central Iran. – *J. Sci. I. R. Iran* 8(1): 45-60.
- AUFFENBERG, K. & LEE, H.G. 1988. A new species of intertidal *Terebra* from Brazil. – *The Nautilus* 102: 154-158.
- AX, P. 1984. *Das Phylogenetische System*. – Stuttgart (Gustav Fischer Verlag): 349 S.
- AZUMA, M. 1961. Studies on the radulae of Japanese Naticidae (1). – *Venus* 21(2): 196-204.
- AZUMA, M. 1988. Systematic studies on the Recent Japanese family Ovulidae (Gastropoda) - XII. – *Venus* 47(4): 255-260.
- AZUMA, M. 1989. Systematic studies on the Recent Japanese family Ovulidae (Gastropoda) – XIV. Supplement (3): Description of a new species of the genus *Crenavolva* Cate, 1973. – *Venus* 48(3): 161-166.
- AZUMA, M. & CATE, C.N. 1971. Sixteen new species and one new genus of Japanese Ovulidae. – *The Veliger* 13(3): 261-268.
- BALL, A.D.; TAYLOR, J.D. & ANDREWS, E.B. 1997. development of the accessory salivary glands in *Nucella lapillus* (Neogastropoda: Muricoidea). – *J. Moll. Stud.* 63: 245-260.
- BANDEL, K. 1973. Notes on *Cypraea cinera* Gmelin and *Cyphoma gibbosum* (Linnaeus) from the Caribbean Sea, and description of their spawn. – *The Veliger* 15(4): 335-337.
- BANDEL, K. 1974. Spawning and development of some Columbelloidea from the Caribbean Sea of Colombia (South America). – *The Veliger* 16(3): 271-282.
- BANDEL, K. 1975a. Das Embryonalgehäuse mariner Prosobranchier der Region Banyuls-sur-Mer. – *Vie et Milieu A* 25(1): 83-118.
- BANDEL, K. 1975b. Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusca). – *Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz / Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse* 1975(1): 1-133.
- BANDEL, K. 1975c. Entwicklung der Schale im Lebenslauf zweier Gastropodenarten; *Buccinum undatum* und *Xancus angulatus* (Prosobranchier, Neogastropoda). – *Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz / Biomineralisation* 8: 67-91.
- BANDEL, K. 1976a. Morphologie der Gelege und ökologische Beobachtungen an Buccinaceen (Gastropoda) aus der südlichen Karibischen See. – *Bonner zoologische Beiträge* 27: 98-133.
- BANDEL, K. 1976b. Morphologie der Gelege und ökologische Beobachtungen an Muriciden (Gastropoda) aus der südlichen Karibischen See. – *Verhandlungen der Basler Naturforschenden Gesellschaft* 85: 1-32.
- BANDEL, K. 1976c. Die Gelege karibischer Vertreter aus den Überfamilien Strombacea, Naticacea und Tonnacea (Mesogastropoda) sowie Beobachtungen im Meer und Aquarium. – *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.* 8: 105-139.
- BANDEL, K. 1976d. Spawning, development and ecology of some higher Neogastropoda from the Caribbean Sea of Colombia. – *The Veliger* 19(2): 176-193.
- BANDEL, K. 1976e. Observations on spawn, embryonic development, and ecology of some Caribbean lower Mesogastropoda (Mollusca). – *The Veliger* 18(3): 249-271.
- BANDEL, K. 1977. Neogastropod radulae from Banyuls-sur-Mer. – *Vie et Milieu A* 27(2): 191-232.
- BANDEL, K. 1984. The radulae of Caribbean and other Mesogastropoda and Neogastropoda. – *Zoologische Verhandlungen* 214: 1-188.
- BANDEL, K. 1991a. Character of a microgastropod fauna from a carbonate sand of Cebu (Philippines). – *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Hamburg* 71: 441-485.
- BANDEL, K. 1991b. Ontogenetic changes reflected in the morphology of the molluscan shell. – *In: SCHMIDT-KITTLER, N. & VOGEL, K. (eds.): Constructional morphology and evolution*. – Heidelberg (Springer-Verlag): 211-230.
- BANDEL, K. 1992a. Über Caenogastropoda der Cassianer Schichten (Obertrias) der Dolomiten (Italien) und ihre taxonomische Bewertung. – *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Hamburg* 73: 37-97.
- BANDEL, K. 1992b. Die Evolution der Gastropoden aus biologischer und paläontologischer Sicht. – *Veröff. Übersee-Mus. Nat. Wiss.* 11: 17-25.
- BANDEL, K. 1993. Caenogastropoda during Mesozoic times. – *Scripta Geol., Spec. Issue* 2: 7-56.
- BANDEL, K. 1994. Comparison of Upper Triassic and lower Jurassic Gastropods from the Peruvian Andes (Pucará Group) and Alps (Cassian Formation). – *Palaeontographica A* 233: 127-160.
- BANDEL, K. 1997. Higher classification and pattern of evolution of the Gastropoda. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 201: 57-81.
- BANDEL, K. 1999. On the origin of the carnivorous gastropod group Naticoida (Mollusca) in the Cretaceous with description of some convergent but unrelated groups. – *in press*.
- BANDEL, K. & RIEDEL, F. 1994. Classification of fossil and Recent Calyptraeoida (Caenogastropoda) with a discussion on neomesogastropod phylogeny. – *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen E* 13: 329-367.

- BANDEL, K. & WEDLER, E. 1987. Hydroid, amphineuran and gastropod zonation in the littoral of the Caribbean Sea, Colombia. – *Senckenbergiana maritima* 19(1/2): 1-129.
- BANDEL, K.; RIEDEL, F. & TIEMANN, H. 1994. A special adaptation to planktonic life in larvae of the Cassoidea (= Tonnoidea) (Gastropoda). – *Marine Biology* 118: 101-108.
- BANDEL, K.; RIEDEL, F. & WEIKERT, H. 1997. Planktonic gastropod larvae from the Red Sea: a synopsis. – *Ophelia* 47: 151-202.
- BANDEL, K.; HAIN, S.; RIEDEL, F. & TIEMANN, H. 1993. *Limacosphaera*, an unusual mesogastropod (Lamellariidae) larva of the Weddell Sea (Antarctica). – *The Nautilus* 107(1): 1-8.
- BARASH, A. & DANIN, Z. 1977. Additions to the knowledge of Indo-Pacific Mollusca in the Mediterranean. – *Conchiglie* 13(5-6): 85-116.
- BARASH, A. & ZENIPER, Z. 1980. Egg masses of Mollusca from Mediterranean waters of Israel and notes on reproduction of the freshwater species *Theodoxus jordani* and *Melanoides tuberculata*. – *The Veliger* 22(4): 299-317.
- BARKATI, S. & AHMED, M. 1984. Egg masses and larvae of three species of *Cerithium* from the Arabian Sea. – *The Veliger* 26(4): 316-319.
- BARNARD, K.H. 1958. Contributions to the knowledge of South African marine Mollusca. Part I. Gastropoda: Prosobranchiata: Toxoglossa. – *Ann. S. Afr. Mus.* 44(4): 73-163.
- BARNARD, K.H. 1960. New species of South African marine gastropods. – *Journal of Conchology* 24(12): 438-442.
- BARNARD, K.H. 1963. Contributions to the knowledge of South African marine Mollusca. Part III. Gastropoda: Prosobranchiata: Taenioglossa. – *Ann. S. Afr. Mus.* 47(1): 1-199.
- BATALLER, J.R. 1949. Sinopsis de las especies nuevas del Cretácico de España. – *Anales de la Escuela de Peritos Agrícolas y de Especialidades Agropecuarias y de los Servicios Técnicos de Agricultura* 8: 1-148.
- BAUR, B. 1992. Cannibalism in gastropods. – *In*: ELGAR, M.A. & CRESPI, B.J. (eds.): *Cannibalism, Ecology and evolution among diverse taxa*: 102-127.
- BAYER, F.M. 1971. New and unusual mollusks collected by R/V John Elliott Pillsbury and R/V Gerda in the tropical western Atlantic. – *Bulletin of Marine Science* 21(1): 111-236.
- BEETS, C. 1981. Late Miocene Mollusca from Tapien Langsat and Gunung Batuta, Sungai Bungalun area, Kalimantan (E. Borneo). – *Scripta Geol.* 59: 13-28.
- BEETS, C. 1983. Miocene molluscs from Muara Kobun and Pulu Senumpah, Sangkulirang Bay, northern Kutai (East Borneo). – *Scripta Geol.* 67: 1-21.
- BEETS, C. 1984. Mollusca from Preangerian deposits of Mandul Island, northeastern Kalimantan Timur (East Borneo). – *Scripta Geol.* 74: 49-80.
- BEETS, C. 1986. Molluscan fauna of the Lower Gelingseh Beds s. str., Sangkulirang area, Kalimantan timur (East Borneo). – *Scripta Geol.* 82: 1-82.
- BEHRENS, D.W. 1980. The Lamellariidae of the north eastern Pacific. – *The Veliger* 22: 323-339.
- BERG, C.J. 1971. Egg capsule and early veliger of *Charonia tritonis* (Linnaeus). – *The Veliger* 13(3): 298.
- BERGH, R. 1853. Bidrag til en monographi af Marseniaderne, en Familie af de Gastraeopode Mollusker. En kritisk, zootomisk, zoologisk Undersøgelse. – *K. Dansk Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvidensk. Math. afd.* 5(3): 239-359.
- BERGH, R. 1886. Die Marseniaden, 1. – *In*: *Reisen im Archipel der Philippinen von Dr. C. Semper*, 2(2). – *Malacologische Untersuchungen, Suppl.* 3: 129-225.
- BERGH, R. 1901. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Harpa*. – *Zool. Jahrb. Abth. Anat. Ont. Thiere* 14: 609-626.
- BERNASCONI, M.P. & ROBBA, E. 1984. The Pliocene Turridae from western Liguria. I. Clavinae, Turrinae, Turriculinae, Crassispirinae, Borsoniinae, Clathruellinae. – *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 2(1): 257-358.
- BEU, A.G. 1969. The gastropod genus *Thalassocyon* Barnard, 1960. – *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 3(3): 445-452.
- BEU, A.G. 1978. New records and species of Cymatiidae (Gastropoda: Prosobranchia) from the Kermadec Islands, Norfolk Ridge and New Zealand. – *Journal of the Malacological Society of Australia* 4(1-2): 29-42.
- BEU, A.G. 1980. Australian gastropods of the family Bursidae. Part 1. The families of Tonnacea, the genera of Bursidae, and revision of species previously assigned to *Tutufa* Jousseume, 1881. – *Records of the Australian Museum* 33(5): 248-324.
- BEU, A.G. 1985. A classification and catalogue of living world Ranellidae (=Cymatiidae) and Bursidae. – *Conchologists of America Bulletin* 13(4): 56-66.
- BEU, A.G. 1986. Taxonomy of gastropods of the families Ranellidae (= Cymatiidae) and Bursidae. Part 2. Descriptions of 14 new modern Indo-West pacific species and subspecies, with revisions of related taxa. – *New Zealand Journal of Zoology* 13: 273-355.
- BEU, A.G. 1988a. Taxonomy of gastropods of the families Ranellidae (= Cymatiidae) and Bursidae. Part V. Early history of the families, with four new genera and recognition of the family Personidae. – *Saito Ho-on Special Publications (Prof. T. Kotaka Commemoration)*: 69-96.
- BEU, A.G. 1988b. Two rare and bizarre species of *Sassia* Bellardi, 1872 (Gastropoda: Ranellidae) in southern Australia, with a new species and notes on the development of *Sassia* (*Austrotriton*). – *Journal of the Malacological Society of Australia* 9: 1-9.

- BEU, A.G. & CERNOHORSKY, W.O. 1986. Taxonomy of gastropods of the families Ranellidae (= Cymatiidae) and Bursidae. Part I. Adoption of Ranellidae, and review of *Linatella* Gray, 1857. – New Zealand Journal of Zoology, 13: 241-266.
- BEU, A.G. & KAY, E.A. 1988. Taxonomy of the families Ranellidae (= Cymatiidae) and Bursidae. Part IV. The *Cymatium pileare* complex. – Journal of the Royal Society of New Zealand 18(2): 185-223.
- BEU, A.G. & KNUDSEN, J. 1987. Taxonomy of the families Ranellidae (= Cymatiidae) and Bursidae. Part III. A review of the trifold-ribbed species of *Cymatium* (*Turritriton*). – Journal of the Royal Society of New Zealand 17(1): 73-91.
- BEU, A.G. & MAXWELL, P.A. 1987. A revision of the fossil and living gastropods related to *Plesiotriton* Fischer, 1884 (Family Cancellariidae, subfamily Plesiotritoninae n. subfam.). – New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin 54: 1-140.
- BEU, A.G. & MAXWELL, P.A. 1990. Cenozoic Mollusca of New Zealand. – New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin 58: 1-518.
- BEYRICH, E. 1853. Die Conchylien des nord-deutschen Tertiärgebirges. – Zeitschrift d. Deutschen Geol. Ges. 5: 273-358.
- BEYRICH, E. 1854a. Die Conchylien des nord-deutschen Tertiärgebirges II. – Zeitschrift d. Deutschen Geol. Ges. 6: 408-500.
- BEYRICH, E. 1854b. Die Conchylien des nord-deutschen Tertiärgebirges III. – Zeitschrift d. Deutschen Geol. Ges. 6: 726-781.
- BINCKHORST, J.T. 1873. Monographie des Gastropodes et des Céphalopodes de la Craie supérieure du Limbourg. – Brussels-Leipzig: 83 pp.
- BIRKELUND, T. & HAKANSSON, E. 1982. The terminal Cretaceous extinction in boreal shelf seas - a multicausal event. – Geological Society of America, Special Paper 190: 373-384.
- BOBRETZKY, M. 1877. Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. – Arch. mikr. Anat. 13: 95-169.
- BOSCH, D.T.; DANCE, S.P.; MOOLENBEEK, R.G. & OLIVER, P.G. 1995. Seashells of eastern Arabia. – Dubai (Motivate Publishing): 296 pp.
- BOSLOUGH, M.B.; CHAEL, E.P.; TRUCANO, T.G.; CRAWFORD, D.A. & CAMPBELL, D.L. 1996. Axial focusing of impact energy in the Earth's interior: a possible link to flood basalts and hotspots. – In: RYDER, G.; FASTOVSKY, D. & GARTNER, S. (eds.): The Cretaceous-Tertiary event and other catastrophes in earth history. – Geol. Society of America, Special Paper 307: 541-550.
- BOUCHET, P. 1979. A new volute from the western Pacific. – The Veliger 22(1): 49-50.
- BOUCHET, P. 1981. Evolution of larval development in eastern Atlantic Terebridae (Gastropoda), Neogene to recent. – Malacologia 21(1-2): 363-369.
- BOUCHET, P. 1982. Les Terebridae (Mollusca, Gastropoda) de l'Atlantique Oriental. – Boll. Malacologico 18(9-12): 185-216.
- BOUCHET, P. 1989a. A review of poecilogony in gastropods. – J. Moll. Stud. 55: 67-78.
- BOUCHET, P. 1989b. A marginellid gastropod parasitizes sleeping fishes. – Bulletin of Marine Science 45(1): 76-84.
- BOUCHET, P. 1990a. [1989]. Systematics of *Plicoliva* with description of a new subfamily (Gastropoda: Volutoidea). – Arch. Moll. 120 (1/3): 1-10.
- BOUCHET, P. 1990b. Turrid genera and mode of development: The use and abuse of protoconch morphology. – Malacologia 32(1): 69-77.
- BOUCHET, P. & KILBURN, R.N. 1991 [1990]. A new genus of Ancillinae (Mollusca, Gastropoda, Olividae) from New Caledonia, with the description of two new species. – Bull. Mus. natn. Hist. nat. 12A(3-4): 531-539.
- BOUCHET, P. & POPPE, G. 1988. Deep water volutes from the New Caledonian region, with a discussion on biogeography. – Venus 47(1): 15-32.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1979. Planktotrophic larval development in deep-water gastropods. – Sarsia 64: 37-40.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1980. Revision of the northeast Atlantic bathyal and abyssal Turridae (Mollusca, Gastropoda). – Journal of Molluscan Studies, Supplement 8: 1-119.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1985. Revision of the northeast Atlantic bathyal and abyssal Neogastropoda excluding Turridae (Mollusca, Gastropoda). – Bollettino Malacologico, Supplemento 1: 122-296.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1986 [1985]. Mollusca Gastropoda: Taxonomical notes on tropical deep water Buccinidae with descriptions of new taxa. – Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. A, 133: 457-499.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1988. Transfer of *Exiloides* Grant & Gale, 1931 to Turbinellidae, with descriptions of three new species (Neogastropoda). – Venus 47(3): 172-184.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1993. Revision of the northeast Atlantic bathyal and abyssal Mesogastropoda. – Bollettino Malacologico, Supplemento 3: 577-840.
- BOUCHET, P. & WARÉN, A. 1994. Ontogenetic migration and dispersal of deep-sea gastropod larvae. – In: YOUNG, C.M. & ECKELBERGER, K.J. (eds.): Reproduction, larval biology, and recruitment of the deep sea benthos: 98-117, New York (Columbia University Press).
- BOUVIER, E.L. 1887. Système nerveux, morphologie générale et classification des gastéropodes prosobranches. – Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Paléontologie 3: 1-510.
- BRADNER, H. & DUSHANE, H. 1982. Optical and SEM Comparison of *Casmaria erinaceus* (Linnaeus, 1758) and *C. vibexmexicana* (Stearns, 1894). – The Veliger 24(4): 339-341.

- BRANDT, R.A.M. 1974. The non-marine aquatic Mollusca of Thailand. – Arch. Moll. 105: 1-423.
- BRATCHER, T. 1988. Six new species of Terebridae (Mollusca: Gastropoda) from Panama and the Indo-West Pacific. – The Veliger 30(4): 412-416.
- BRATCHER, T. & CERNOHORSKY, W.O. 1982. Six new species of Indo-Pacific Terebridae (Gastropoda). – The Nautilus 96(2): 61-66.
- BRATCHER, T. & CERNOHORSKY, W.O. 1987. Living Terebras of the world. – American Malacologists, Florida, 236 pp.
- BRENCHLEY, G.A. 1987. Herbivory in juvenile *Ilyanassa obsoleta* (Neogastropoda). – The Veliger 30(2): 167-172.
- BROCK, F. 1936. Suche, Aufnahme und enzymatische Spaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L. – Stuttgart (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung): 136 pp.
- BRÖSAMLEN, R. 1909. Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden des schwäbischen Jura. – Palaeontographica 56: 177-321.
- BROWN, A.C. 1985. Egg capsules and young of *Bullia tenuis* (Nassariidae). – J. Moll. Stud. 51: 100.
- BROWN, S.C. 1969. The structure and function of the digestive system of the mud snail *Nassarius obsoletus* (Say). – Malacologia 9(2): 447-500.
- BRUYNSEELS, J.K. 1975. Genus *Cymbium* Röding, 1798. – Gloria-Maris: 36 pp.
- BUCK, L. 1991. Observations of *Cancellaria cooperi* Gabb, 1865, parasitizing two species of invertebrates. – Festivus 23: 69-70.
- BURGESS, C.M. 1985. Cowries of the world. – Cape Town (Gordon Verhoef Seacomber Publications): 289 pp.
- BURKENROAD, M.D. 1931. Notes on the Louisiana conch, *Thais haemastoma* Linn., and its relation to the oyster, *Ostrea virginica*. – Ecology 12(4): 656-664.
- CADÉE, M.C. & JANSSEN, A.W. 1994. A taxonomic revision of NW European Oligocene and Miocene Fascioliidae traditionally included in the genus *Streptochetus* (Mollusca, Gastropoda). – Contributions to Tertiary and Quaternary Geology 31(2-4): 31-107.
- CAMERON, B. 1967. Oldest carnivorous gastropod borings, found in Trentonian (middle Ordovician) brachiopods. – Journal of Paleontology 41(1): 147-150.
- CAMPBELL, B. 1961. Colubrariidae (Gastropoda) of tropical west America, with a new species. – Nautilus 74(4): 136-142.
- CARRIKER, M.R. 1969. Excavation of boreholes by the gastropod, *Urosalpinx*: An analysis by light and scanning electron microscopy. – Am. Zoologist 9: 917-933.
- CARRIKER, M.R. 1978. Ultrastructure analysis of dissolution of shell of the bivalve *Mytilus edulis* by the accessory boring organ of the gastropod *Urosalpinx cinerea*. – Marine Biology 48: 105-134.
- CARRIKER, M.R. 1981. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis. – Malacologia 20(2): 403-422.
- CARRIKER, M.R. & VAN ZANDT, D. 1972. Predatory behavior of a shell-boring muricid gastropod. – In: WINN, H.E. & OLLA, B.L. (eds.): Behavior of marine animals, Vol.1: 157-244, New York (Plenum Publishing Corporation).
- CASS, P.H. 1967. Some aspects of the biology of the gastropod mollusc genus *Hipponix* on Oahu, Hawaii. – Master of Science Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- CATHER, J.N. 1973. Ovoviviparity in *Nassarius albus* (Gastropoda, Prosobranchia). – Journal de Conchyliologie 110(3): 83-86.
- CERNOHORSKY, W.O. 1964. The Conidae of Fiji. – The Veliger 7(2): 61-94.
- CERNOHORSKY, W.O. 1965. The Mitridae of Fiji. – The Veliger 8(2): 70-160.
- CERNOHORSKY, W.O. 1966a. The radula, egg capsules and young of *Murex (Chicoreus) torrefactus* Sowerby (Mollusca: Gastropoda). – The Veliger 8(4): 231-233.
- CERNOHORSKY, W.O. 1966b. A study of mitrid radulae and a tentative generic arrangement of the family Mitridae (Mollusca: Gastropoda). – The Veliger 9(2): 101-126.
- CERNOHORSKY, W.O. 1967a. The Ovulidae, Pediculariidae and Triviidae of Fiji. – The Veliger 10(4): 353-374.
- CERNOHORSKY, W.O. 1967b. The Bursidae, Cymatiidae and Colubrariidae of Fiji. – The Veliger 9(3): 310-329.
- CERNOHORSKY, W.O. 1967c. The Muricidae of Fiji – Part I. Subfamilies Muricinae and Tritonaliinae. – The Veliger 10: 111-132.
- CERNOHORSKY, W.O. 1968. Observations on *Hipponix conicus* (Schumacher, 1817). – The Veliger 10(3): 275-280.
- CERNOHORSKY, W.O. 1969. The Muricidae of Fiji – Part II. Subfamily Thaidinae. – The Veliger 11: 293-315.
- CERNOHORSKY, W.O. 1970. Systematics of the families Mitridae and Volutomitridae (Mollusca: Gastropoda). – Bull. Auckland Inst. Mus. 8: 1-190.
- CERNOHORSKY, W.O. 1971a. Indo-Pacific Pisaninae (Mollusca: Gastropoda) and related buccinid genera. – Rec. Auckland Inst. Mus. 8: 137-167.
- CERNOHORSKY, W.O. 1971b. The family Naticidae (Mollusca: Gastropoda) in the Fiji Islands. – Rec. Auckland Inst. Mus. 8: 169-208.
- CERNOHORSKY, W.O. 1971c. Marine shells of the Pacific – Sydney (Pacific Publications): 248 pp.
- CERNOHORSKY, W.O. 1972. Marine shells of the Pacific – Volume II. – Sydney (Pacific Publications): 411 pp.
- CERNOHORSKY, W.O. 1973. Description of new West Australian Mitridae and Vexillidae (Mollusca: Gastropoda). – Rec. Auckland Inst. Mus. 10: 133-142.

- CERNOHORSKY, W.O. 1975. The taxonomy of some Indo-Pacific Mollusca. Part 3. With descriptions of new taxa and remarks on an Ecuadorian fossil species of Turridae. – *Rec. Auckland Inst. Mus.* 12: 213-234.
- CERNOHORSKY, W.O. 1976a. The Mitridae of the world. Part 1. The subfamily Mitrinae. – *Indo-Pacific Mollusca* 3(17): 273-528.
- CERNOHORSKY, W.O. 1978. The taxonomy of Caribbean – Atlantic Costellariidae (Mollusca: Gastropoda). – *Rec. Auckland Inst. Mus.* 15: 87-109.
- CERNOHORSKY, W.O. 1980. Revision of the Australian and New Zealand Tertiary and Recent temperate species of the family Costellariidae. – *Rec. Auckland Inst. Mus.* 16: 109-169.
- CERNOHORSKY, W.O. 1991. The Mitridae of the world. Part 2. The subfamily Mitrinae concluded and subfamilies Imbricariinae and Cylin-dromitriinae. – *Monographs of Marine Mollusca* 4: 1-164.
- CERNOHORSKY, O.W. & JENNINGS, A. 1966. The Terebridae of Fiji (Mollusca: Gastropoda). – *The Veliger* 9(1): 37-67.
- CHATFIELD, J.E. & SMYTHE, K.R. 1982. Living specimens of *Fusinus (Sinistralia) gallagheri* Smythe & Chatfield 1981 from Masirah, Oman. – *Journal of Conchology* 31(2): 95-99.
- CHAVAN, A. 1946. L'évolution des faunes marines de mollusques dans le Nord-Ouest de l'Europe de la fin du Crétacé à celle de l'Eocène. – *Bulletin de la Société Géologique de France, notes et mémoires, séries 5*, 16: 193-212.
- CHÉTAIL, M.; DERER, M. & FOURNIÉ, J. 1982. L'épithélium de l'organe de perforation de *Thais lapillus* L. (Mollusca, Prosobranchia): un épithélium transporteur d'ions. – *Malacologica* 22(1-2): 305-311.
- CHIDAMBARAM, K. & UNNY, M. 1947. Certain observations on the development of the sacred chank, *Xancus pyrum* (Linn.). – *Proceedings of the Zoological Society London* 117: 528-532.
- CHIPPERFIELD, P.N.J. 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. – *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 30: 49-71.
- CLARK, B.L. & DURHAM, J.W. 1946. Eocene faunas from the Department of Bolivar, Colombia. – *Geol. Soc. Amer. Mem.* 16: 1-126.
- CLARK, B.L. & WOODFORD, A.O. 1927. The geology and paleontology of the type section of the Meganos Formation (Lower Middle Eocene) of California. – *Bulletin of the Department of Geological Sciences, California* 17(2): 63-142.
- CLARK, W.B. & MARTIN, G.C. 1901. The Eocene deposits of Maryland. – *Maryland Geological Survey, Systematic Geology and Paleontology* 1: 19-331.
- CLENCH, W.J. 1947. The genera *Purpura* and *Thais* in the Western Atlantic. – *Johnsonia* 2(23): 61-75.
- CLENCH, W.J. 1959. The genus *Sconsia* in the Western Atlantic. – *Johnsonia*, 3(39): 329-330.
- CLENCH, W.J. & ABBOTT, R.T. 1943. The genera *Cypraecassis*, *Morum*, *Sconsia*, and *Dalium* in the Western Atlantic. – *Johnsonia* 9: 1-8.
- CLENCH, W.J. & PÉREZ FARFANTE, I. 1945. The genus *Murex* in the Western Atlantic. – *Johnsonia* 17: 1-58.
- CLENCH, W.J. & TURNER, R.D. 1956. The family Melongenidae in the Western Atlantic. – *Johnsonia* 3(35): 161-188.
- CLENCH, W.J. & TURNER, R.D. 1957. The family Cymatiidae in the Western Atlantic. – *Johnsonia*, 3(36): 189-244.
- CLENCH, W.J. & TURNER, R.D. 1964. The subfamilies Volutinae, Zidoninae, Odontocymbiolinae and Calliotectinae in the Western Atlantic. – *Johnsonia* 4(43): 129-180.
- CLENCH, W.J. & TURNER, R.D. 1970. The family Volutidae in the Western Atlantic. – *Johnsonia* 4(48): 369-372.
- COAN, E. 1965. A proposed reclassification of the family Marginellidae (Mollusca: Gastropoda). – *The Veliger* 7(3): 184-194.
- COAN, E. & ROTH, B. 1966. The West American Marginellidae. – *The Veliger* 8: 276-299.
- COATES, A.G.; JACKSON, J.B.C.; COLLINS, L.S.; CRONIN, T.M.; DOWSETT, H.J.; BYBELL, L.M.; JUNG, P. & OBANDO, J.A. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. – *Geological Society of America Bulletin* 104: 814-828.
- COE, W.R. 1949. Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. – *Journal of Morphology* 84(1): 383-399.
- COLE, H. & HANCOCK, D.A. 1956. Progress in oyster research in Britain 1949-54, with special reference to the control of pests and diseases. – *Rapports du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 140: 24-29.
- COLLIGNON, M. 1951. Le Crétacé supérieur d'Antonie. Couches de passage du Crétacé au Tertiaire. – *Annales Géologiques du Service des Mines* 19: 75-125.
- COLMAN, J.G.; TYLER, P.A. & GAGE, J.D. 1986. Larval development of deep-sea gastropods (Prosobranchia: Neogastropoda) from the Rockall Trough. – *J. mar. biol. Ass. U.K.* 66: 951-965.
- COLMAN, P. 1987. A strange Ficid new to the Australian Fauna. – *Australian Shell News* 59/60.
- CONTI, M.A. & MONARI, S. 1986. A Middle Jurassic bivalve and gastropod fauna from Umbria (Central Italy). – *Geologica Romana* 23: 175-216.
- CONTI, M.A. & MONARI, S. 1991. Bivalve and gastropod fauna from the Liassic Ammonitico Rosso facies in the Bilecik Area (Western Pontides, Turkey). – *Geologica Romana* 27: 245-301.
- CONTI, M.A. & SZÁBO, J. 1987. Comparison of Bajocian gastropod faunas from the Bakony Mts. (Hungary) and Umbria (Italy). – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 79: 43-59.

- CONTI, M.A. & SZÁBO, J. 1989. A revision of the Jurassic gastropod fauna from Cape San Vigilio (S-Alps, Italy) published by M. Vacek (1886). – *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* 14: 29-40.
- COOKE, A.H. 1919. The radula in *Thais*, *Iopas* and the allied genera. – *Proc. Malac. Soc. London* 13: 91-110.
- COOVERT, G.A. & COOVERT, H.K. 1995. Revision of the supraspecific classification of marginelliform gastropods. – *The Nautilus* 109(2-3): 43-110.
- COSEL, R. VON 1982. Ergebnisse deutsch-portugiesischer Sammelreisen auf den Kapverdischen Inseln (República de Cabo Verde). – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 52: 15-25.
- COSSIGNANI, V. & PASSAMONTI, M. 1991. Cypraeidae – systematic catalogue, synonyms and values. – *Mostra Mondiale Malacologia, Cupra Marittima, Italy*: 135 pp.
- COSSMANN, M. 1906. Appendice No. 4 au catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. – *Annales de la Société Royale zoologique et malacologique de Belgique* 41: 186-286.
- COSSMANN, M. 1913. Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. – *Société Royale zoologique et malacologique de Belgique* 5: 1-224.
- COSSMANN, M. 1921. Essais de paléoconchologie comparée. 12. – Paris (Selbstverlag): 349 pp.
- COSSMANN, M. & PEYROT, A. 1923. Conchologie Néogénique de l'Aquitaine. – *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux* 75: 69-144, 191-318.
- COSTA, F.H.A. 1994. On the *Conus jaspideus* complex of the western Atlantic (Gastropoda: Conidae). – *The Veliger* 37(2): 204-213.
- COTTON, B.C. 1945. Southern Australian Gastropoda. Part I. Streptoneura. – *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 69(1): 150-171.
- COTTREAU, J. 1922. Paléontologie de Madagascar. X. – Fossiles Crétacés de la Côte Orientale. – *Annales de Paléontologie* 11: 111-192.
- COURTILLOT, V.; JAEGER, J.-J.; YANG, Z.; FÉRAUD, G. & HOFMANN, C. 1996. The influence of continental flood basalts on mass extinctions: Where do we stand? – In: RYDER, G.; FASTOVSKY, D. & GARTNER, S. (eds.): *The Cretaceous-Tertiary event and other catastrophes in earth history*. – *Geological Society of America Special Paper* 307: 513-525.
- COWAN, I.McT. 1965. The egg capsule and young of the gastropod *Pyrulofusus harpa* (Mörch) (Neptuneidae). – *The Veliger* 8(1): 1-2.
- COWIE, J.W. & BASSETT, M.G. 1989. Global stratigraphic chart with geochronometric and magnetostratigraphic calibration. – *Supplement to Episodes* 12(2).
- CRAME, J.A.; LOMAS, S.A.; PIRRIE, D. & LUTHER, A. 1996. Late Cretaceous extinction patterns in Antarctica. – *Journal of the Geological Society* 153: 503-506.
- CROVO, M.E. 1974. Further notes and corrections concerning the spawn of Florida *Cyphoma* (Ovulidae). – *The Nautilus* 88(2): 53-55.
- CROZIER, M.A. 1966. New species and records of Mollusca from off Three Kings Islands, New Zealand. – *Transactions of the Royal Society of New Zealand, Zoology* 8(5): 39-49.
- CURTIS, L.A. & HURD, L.E. 1981a. Nutrient procurement strategy of a deposit-feeding estuarine neogastropod, *Ilyanassa obsoleta*. – *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13: 277-285.
- CURTIS, L.A. & HURD, L.E. 1981b. Crystalline style cycling in *Ilyanassa obsoleta* (Say) (Mollusca: Neogastropoda). Further studies. – *The Veliger* 24(2): 91-96.
- DALL, W.H. 1908. Reports on the dredgings operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California. XIV. – *The Mollusca and Brachiopoda*. – *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 43(6): 205-487.
- DALL, W.H. 1909. The Miocene of Astoria and Coos Bay, Oregon. – *U.S. Geol. Surv., Prof. Paper* 59: 278 pp.
- DALTON, L.V. 1908. Notes on the geology of Burma. – *The Quarterly Journal of the Geological Society of London* 64: 604-644.
- DANCE, P. 1972. Abnormal sinistrality in marine gastropod shells. – *Conchiglia* 4(2): 13-14.
- DARRAGH, T.A. 1969. A revision of the family Columbariidae (Mollusca: Gastropoda). – *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 83(1): 63-119.
- DARRAGH, T.A. 1971. Revision of the Australian Tertiary Volutidae (Mollusca: Gastropoda). The subfamily Athletinae. – *Journal of the Malacological Society of Australia* 2(2): 163-185.
- DARRAGH, T.A. 1987. Columbariinae (Gastropoda: Turbinellidae) from Queensland, Australia. – *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 9(4): 127-134.
- DARRAGH, T.A. 1988. A revision of the Tertiary Volutidae (Mollusca: Gastropoda) of southeastern Australia. – *Memoirs of the Museum of Victoria* 49(2): 195-307.
- D'ASARO, C.N. 1966. The egg capsules, embryogenesis, and early organogenesis of a common oyster predator, *Thais haemastoma floridae* (Gastropoda: Prosobranchia). – *Bulletin of Marine Sciences* 16: 884-914.
- D'ASARO, C.N. 1969. The comparative embryogenesis and early organogenesis of *Bursa corrugata* Perry and *Distorsio clathrata* Lamarck (Gastropoda: Prosobranchia). – *Malacologia* 9(2): 349-389.
- D'ASARO, C.N. 1970a. Egg capsules of some prosobranchs from the Pacific Coast of Panama. – *The Veliger* 13(1): 37-43.
- D'ASARO, C.N. 1970b. Egg capsules of prosobranch mollusks from south Florida and the Bahamas and notes on spawning in the laboratory. – *Bulletin of Marine Science* 20(2): 414-440.

- D'ASARO, C.N. 1986a. Laboratory spawning, egg membranes, and egg capsules of 14 small marine prosobranchs from Florida and Bimini, Bahamas. – *Amer. Malac. Bull.* 4(2): 185-199.
- D'ASARO, C.N. 1986b. Egg capsules of eleven marine prosobranchs from northwest Florida. – *Bulletin of Marine Science* 39(1): 76-91.
- D'ASARO, C.N. 1988. Micromorphology of neogastropod egg capsules. – *The Nautilus* 102(4): 134-148.
- D'ASARO, C.N. 1991. Gunnar Thorson's worldwide collection of prosobranch egg capsules: Muricidae. – *Ophelia* 35(1): 1-101.
- D'ASARO, C.N. 1993. Gunnar Thorson's worldwide collection of prosobranch egg capsules: Nassariidae. – *Ophelia* 38(3): 149-215.
- D'ATTILIO, A. & HERTZ, C.M. 1988. An illustrated catalogue of the family Typhidae Cossmann, 1903. – *Festivus*, suppl. 20: 73 pp.
- DAWYDOFF, C. 1940. Quelques véligères géantes de prosobranches, provenant de la Mer de Chine. – *Bulletin de Biologie de la France et de la Belgique* 74: 497-508.
- DAY, J.A. 1969. Feeding of the cymatiid gastropod, *Argobuccinum argus*, in relation to the structure of the proboscis and secretions of the proboscis gland. – *Am. Zoologist* 9: 909-916.
- DEDEKIND, A. 1898. Ein Beitrag zur Purpurkunde. – Berlin (Mayer & Müller): 364 pp.
- DEGNER, E. 1933. Ein Laichklumpen von *Buccinum terrae-novae* Beck. – *Archiv für Molluskenkunde* 65: 142-145.
- DELAUNOIS, N. & SHERIDAN, R. 1989. Contribution à l'étude de la biologie des Turridae des côtes européennes: *Mangelia nebula* (Montagu). – *Cah. Biol. Mar.* 30: 347-359.
- DEL CARMEN PERRILLIAT, M. 1972. Monografía de los moluscos del Mioceno medio de Santa Rosa, Veracruz, Mexico. – *Paleontologia Mexicana* 32: 130 pp.
- DELL, R.K. 1953. A Recent species of *Galeodea* (Mollusca, Gastropoda) in New Zealand. – *Rec. Dom. Mus.* 2: 51-53.
- DELL, R.K. 1956. Some new off-shore Mollusca from New Zealand. – *Rec. Dom. Mus.* 3(1): 27-59.
- DELL, R.K. 1967. Some Mollusca from deep water to the North of New Zealand, collected by the Tui, 1962. – *Rec. Domin. Mus.* 5(25): 305-315.
- DELL, R.K. 1972. A new genus of Antarctic buccinid gastropod. – *Rec. Dom. Mus.* 8(7): 115-119.
- DELL, R.K. 1990. Antarctic Mollusca. – *The Royal Society of New Zealand, Bull.* 27: 1-311.
- DELL, R.K. & DANCE, S.P. 1962. The molluscan genus *Ranella* and the distribution of *Ranella olearium* (Linnaeus). – *Proc. Malac. Soc. Lond.* 35: 159-166.
- DELPLANQUE, A.; POINTIER, J.P. & KERMARREC, A. 1974. *Lyría (Enaeta) archeri* (Angas, 1865) (Gastropoda: Volutidae). Some observations on the living animal in Guadalupe, French West Indies. – *The Veliger* 17(4): 331-333.
- DE MAHIEU, G.C.; PENCHASZADEH, P.E. & CASAL, A.B. 1974. Algunos aspectos de las variaciones de proteínas y aminoácidos libres totales del líquido intracapsular en relación al desarrollo embrionario en *Adelomelon brasiliana* (Lamarck, 1811) (Gastropoda, Prosobranchia, Volutidae). – *Cahiers de Biologie Marine* 15: 215-227.
- DEY, A.K. 1961. The Miocene Mollusca from Quilon, Kerala (India). – *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica* 36: 1-129, 10 pls.
- DIEHL, M. 1956. Die Raubschnecke *Velutina velutina*, der Feind und Bruteinmieter der Ascidie *Styela coriacea*. – *Kieler Meeresforschung* 12: 180-185.
- DI NATALE, A. & MANGANO, A. 1985. *Pedicularia sicula* Swainson, 1840, in the strait of Messina: a preliminary report. – *Rapports et procès-verbaux des réunions, Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Méditerranée* 29(5): 343-344.
- DISALVO, L. 1988. Observations on the larval and post-metamorphic life of *Concholepas concholepas* (Bruguière, 1789) in laboratory culture. – *The Veliger* 30(4): 358-368.
- DOCKERY, D.T. 1993. The streptoneuran gastropods, exclusive of the Stenoglossa, of the Coffee Sand (Campanian) of northeastern Mississippi. – *Office of Geology, Jackson, MS, Bull.* 129: 1-191.
- DOLIN, C. & DOLIN, L. 1983. Révision des Triviacea et Cypraeacea (Mollusca, Prosobranchiata) eocènes récoltés dans les localités de Gan (tuilerie et Acot) et Bosdarros (Pyrénées Atlantiques, France). – *Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol.* 20(1): 5-48.
- DOLIN, L. 1991. *Cypraedia (Eucypraedia) multicarinata* (Dall, 1890); a late Eocene Ovulidae from Florida, Mississippi, Colombia, and Peru. – *Mississippi Geology* 12((3-4): 28-31.
- DUDGEON, D. & MORTON, B. 1980. The coral associated Mollusca of Tolo Harbour and Channel, Hong Kong. – *In: MORTON, B.S. & TSENG, C.K. (eds.): The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China. – Proceedings of the First International Marine Biological Workshop: 627-650.*
- DULLO, W.-CHR.; HAY, W.W.; TRÖGER, K.-A.; VOIGT, S.; HÖFLING, R. & FRANK, G. 1996. Paleooceanography of the Cretaceous Tethys. – *In: REITNER, J.; NEUWEILER, F. & GUNKEL, F. (eds.): Global and regional controls on biogenic sedimentation. II. Cretaceous Sedimentation. – Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie Sb 3: 147-150.*
- EALLES, N.B. 1923. Mollusca. Part V. - Anatomy of Gastropoda (except the Nudibranchia). – *British Museum (Natural History), Zool.* 7: 1-46.
- EAMES, F.E. 1957. Eocene Mollusca from Nigeria: a revision. – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geolog. series* 3(2): 29-70.
- EDMUNDS, J. & EDMUNDS, M. 1973. Preliminary report on the Mollusca of the benthic communities of Tema, Ghana. – *Malacologia* 14: 371-376.

- EDWARDS, A.L. & HUMPHREY, C.M. 1981. An electrophoretic and morphological survey of *Busyccon* occurring in Wassaw Sound, Georgia. – *The Nautilus* 95(3): 144-150.
- EDWARDS, C. 1972. *Ficus communis* egg capsules. – *Miami Malacological Society Quarterly* 5(4): 41-42.
- EDWARDS, D.C. 1968. Reproduction of *Olivella biplicata*. – *The Veliger* 10: 297-303.
- EMERSON, W.K. 1990. New records for Western Pacific *Morum* (Gastropoda: Harpidae) with biogeographic implications. – *The Veliger* 33(2): 145-154.
- EMERSON, W.K. & CERNOHORSKY, W.O. 1973. The genus *Drupa* in the Indo-Pacific. – *Indo-Pacific Mollusca* 3(13): 1-40.
- EMERSON, W.K. & OLD, W.E. 1963. Remarks on *Cassidaria (Casmaria) vibexmexicana*. – *The Nautilus* 76(4): 143-145.
- EMERSON, W.K. & SAGE, W.E. III. 1988. A new species of *Vasum* (Gastropoda: Turbinellidae) from off Somalia. – *The Nautilus* 102(1): 36-39.
- ERLANGER, R. VON 1893. Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung einiger mariner Prosobranchier II. Über einige abnorme Erscheinungen in der Entwicklung der *Cassidaria echinophora*. – *Zoologischer Anzeiger*, 16(409): 1-6.
- EYSTER, L.S. 1995. Conjoined twins, triplets, and quadruplets in the gastropod *Crepidula fornicata*. – *Invertebrate Biology* 114(4): 307-323.
- FÄNGE, R. & LIDMAN, U. 1976. Secretion of sulfuric acid in *Cassidaria echinophora* Lamarck (Mollusca: Mesogastropoda, marine carnivorous snail). – *Comparative Biochemistry and Physiology* 53A: 101-103.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. – *Evolution* 39: 783-791.
- FERNANDES, F. & ROLÁN, E. 1991. The Marginellidae (Mollusca, Gastropoda) of Principe Island (Republica de São Tomé e Príncipe). – *Journal of Conchology* 34(2): 85-90.
- FERNANDES, F.; ROLÁN, E. & OTERO-SCHMITT, J. 1995. The genus *Crassispira* (Gastropoda, Turridae) in West Africa. – *Journal of Conchology* 35(4): 283-301.
- FIORONI, P. 1965a. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen *Nassa*-Arten. – *Revue Suisse de Zoologie* 72: 543-568.
- FIORONI, P. 1965b. Zur embryonalen Entwicklung von *Philbertia* (Gastropoda, Prosobranchia, Conidae). – *Verhandl. Naturf. Ges. Basel* 76(2): 207-219.
- FIORONI, P. 1966. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). – *Revue suisse de Zoologie*, 73: 621-876.
- FIORONI, P. & MEISTER, G. 1976. Zur embryonalen Entwicklung von *Lamellaria perspicua* L. (Gastropoda, Prosobranchia, Mesogastropoda, Lamellariacea). – *Cahiers de Biologie Marine* 17: 323-336.
- FIORONI, P. & PORTMANN, A. 1968. Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von *Fusus* (Gastropoda, Prosobranchia). – *Revue Suisse de Zoologie* 75(46): 833-882.
- FISCHER, P. 1883. Diagnoses d'espèces nouvelles de mollusques recueillis dans le cours de l'expédition scientifique du Talisman (1883). – *Journal de Conchyliologie*, 31: 391-394.
- FISCHER, P. 1887. Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. – Paris (F. Savy): 1369 pp.
- FISCHER, P.-H. 1940. Observations sur la ponte de quelques muricidés. – *Bull. Soc. Zool. Fr.* 65: 205-211.
- FLEURE, H.J. 1912. The anatomy of *Melo indicus*, Gmelin. – *Rec. Indian Mus.* 7: 405-414.
- FRETTER, V. 1944. The genital ducts of some British stenoglossan prosobranchs. – *Journal of the Marine Biological Association* 25: 173-211.
- FRETTER, V. 1946. The pedal sucker and anal gland of some British Stenoglossa. – *Proc. Malac. Soc. London* 27(3): 126-130.
- FRETTER, V. 1947. The genital ducts of *Theodoxus*, *Lamellaria* and *Trivia*, and a discussion on their evolution in the prosobranchs. – *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 26: 312-351.
- FRETTER, V. 1951. Some observations on the British cypraeids. – *Proc. Malac. Soc. London* 29: 14-20.
- FRETTER, V. 1976. The anatomy and feeding of the volutacean prosobranch *Volvarina taeniolata* Mörch. – *J. Moll. Stud.* 42: 327-336.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. 1962. British prosobranch molluscs - their functional anatomy and ecology. – London (The Ray Society): 1-755.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. 1981. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part VI - Cerithiacea, Strombacea, Hipponicacea, Calyptraeacea, Lamellariacea, Cypraeacea, Naticacea, Tonnacea, Heteropoda. – *Journal of Molluscan Studies*, Supplement 9: 78 pp.
- FRETTER, V. & PILKINGTON, M.C. 1970. Prosobranchia. Veliger larvae of Taenioglossa and Stenoglossa. – *Fich. Ident. Zoopl.* 129-132: 3-26.
- FRIELE, H. 1903. Mollusken der ersten Nordmeeresfahrt des Fischereidampfers "Michael Sars" 1900, unter der Leitung von Herrn Dr. Johan Hjort. – *Bergens Museums Aarbog* 1902(3): 1-19.
- FRIELE, H. & GRIEG, J.A. 1901. Mollusca III. – *The Norwegian North-Atlantic Expedition, Zoology* 7: 131 pp.
- FRÝDA, J. 1998. Classification and Phylogeny of Devonian gastropods. – *Dissertation Universität Hamburg*: 187 pp.
- FÜRSICH, F.T. & JABLONSKI, D. 1984. Late Triassic naticid drillholes: Carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate. – *Science* 224: 78-80.

- FUKUYAMA, A. & NYBAKKEN, J. 1983. Specialized feeding in mitrid gastropods: Evidence from a temperate species, *Mitra idae* Melvill. – *The Veliger* 26(2): 96-100.
- GALLARDO, C.S. 1977. Two modes of development in the morphospecies *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) from Southern Chile. – *Marine Biology* 39(3): 241-251.
- GARDNER, J. 1933. The Midway Group of Texas. – *Bulletin Texas University* 3301: 403p.
- GARDNER, J. 1948. Mollusca from the Miocene and Lower Pliocene of Virginia and North Carolina. Part 2. Scaphopoda and Gastropoda. – U.S. Geological Survey Professional Paper 199-B: 179-310.
- GARRARD, T.A. 1975. A revision of Australian Cancellariidae (Gastropoda: Mollusca). – *Records of the Australian Museum* 30: 1-62.
- GARVIE, C.L. 1991. Two new species of Muricinae from the Cretaceous and Paleocene of the Gulf Coastal Plain, with comments on the genus *Odontopolys* Gabb, 1860. – *Tulane Stud. Geol. Paleont.* 24(4): 87-92.
- GEARY, D.H.; ALLMON, W.D. & REAKA-KUDLA, M. 1991. Stomatopod predation on fossil gastropods from the Plio-Pleistocene of Florida. – *Journal of Paleontology* 65(3): 355-360.
- GEINITZ, H.B. 1874. Das Elbthalgebirge in Sachsen. Erster Theil. Der untere Quader. VII. Gasteropoden. – *Palaeontographica* 20: 239-276.
- GHISELIN, M.T. & WILSON, B.R. 1966. On the anatomy, natural history, and reproduction of *Cyphoma*, a marine prosobranch gastropod. – *Bulletin of Marine Science* 16(1): 132-141.
- GIBSON-SMITH, J. 1973. The genus *Voluta* (Mollusca: Gastropoda) in Venezuela, with description of two new species. – *Geos* 20: 65-73.
- GIBSON-SMITH, J. & GIBSON-SMITH, W. 1983. Neogene melongenid gastropods from the Paraguana Peninsula, Venezuela. – *Eclogae geol. Helv.* 76(3): 719-728.
- GIESE, K. 1978. Zur Embryonalentwicklung von *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia, Stenoglossa [Neogastropoda], Buccinacea). – *Zool. Jb. Anat. Bd.* 100: 65-117.
- GIESE, M. 1915. Der Genitalapparat von *Calyptraea sinensis* Linn., *Crepidula unguiformis* Lam. und *Capulus hungaricus* Lam. – *Z. wiss. Zool.* 114: 169-231.
- GIGLIOLI, M.E.C. 1955. The egg masses of Naticidae (Gastropoda). – *J. Fish. Res. Bd. Canada* 12(2): 287-327.
- GILI, C. 1992. *Nassarius martinelli* n. sp. (Neogastropoda: Nassariidae) del Plioceno del Mediterráneo Occidental. – *Revista Española de Paleontología* 7(2): 167-173.
- GILI, C. 1994. *Nassarius cossmanni* (Depontailleur, 1878) du Plaisancien de Biot synonyme de l'espèce actuelle *Nassarius elatus* (Gould 1845) (Gastropoda: Nassariidae). – *Cossmanniana* 3(1): 1-8.
- GILI, C. & MARTINELL, J. 1990a[1989]. Stratigraphical and geographical distribution of *Nassarius catulloi* (BELLARDI, 1982) (Neogastropoda; Nassariidae) in the Mediterranean Neogene. – *Boll. Malacologico* 25(9-12): 273-280.
- GILI, C. & MARTINELL, J. 1990b. Aportación al conocimiento del subgénero *Sphaeronassa* (Locard) (Gastropoda, Neogastropoda) del Plioceno del Mediterráneo y del Atlántico adyacente. – *Revista Española de Paleontología* 5: 19-33.
- GILI, C. & MARTINELL, J. 1993. The distribution of Pliocene Nassariidae (Mollusca, Gastropoda) from the western Mediterranean: palaeoecological and historical considerations. – *Contr. Tert. Quatern. Geol.* 30(1-2): 29-39.
- GIVENS, C.R. 1989. First record of the Tethyan genus *Volutilithes* (Gastropoda: Volutidae) in the Paleogene of the Gulf Coastal Plain, with a discussion of Tethyan molluscan assemblages in the Gulf Coastal Plain and Florida. – *J. Paleont.* 63(6): 852-856.
- GIVENS, C.R. 1991. Old world Tethyan occurrences of *Lyrischapa* (Gastropoda; Volutidae) and biogeographic implications. – *Journal of Paleontology* 65(4): 661-670.
- GIVENS, C.R. & GARVIE, C.L. 1994. *Strepsidura ficus* (GABB) of HARRIS (1895), Eocene of Texas: a volutid gastropod species distinct from *Whitneya ficus* GABB, 1864, Eocene of California. – *Journal of Paleontology* 68(2): 274-278.
- GLIBERT, M. 1957. Pélécytopodes et Gastropodes du Rupélien supérieur et du Chattien de la Belgique. – *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelles de Belgique* 137: 1-98.
- GLIBERT, M. 1959. Gastropodes du Diestien, du Scaldisien et du Merxemien de la Belgique. 3<sup>me</sup> note. – *Bulletin Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 35(10): 1-27.
- GLIBERT, M. 1973. Revision des Gastropoda du Danien et du Montien de la Belgique. I. Les Gastropoda du Calcaire de Mons. – *Mémoire Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 173: 1-16.
- GOFAS, S. 1990. [1989]. *Scaevatula* n. gen., a sinistral clavatuline turrid from West Africa (Gastropoda: Turridae). – *Arch. Moll.* 120 (1/3): 11-22.
- GOFAS, S. & FERNANDES, F. 1988. The marginellids of São Tomé, West Africa. – *Journal of Conchology* 33(1): 1-30.
- GOFAS, S. & FERNANDES, F. 1992. The Marginellidae of Angola: the genus *Volvarina*. – *Journal of Conchology* 34(4): 187-198.
- GOFAS, S. & FERNANDES, F. 1994. The Marginellidae of Angola: the genus *Marginella*. – *Journal of Conchology* 35(2): 103-119.
- GOHAR, H.A.F. & EISAWY, A.M. 1967. The egg-masses and development of five rachiglossan prosobranchs (from the Red Sea). – *Publ. Mar. Biol. Sta. Al-Ghardaqa* 14: 215-268.
- GOHAR, H.A.F. & SOLIMAN, G.N. 1963. On the biology of three coralliophilids boring in living corals. – *Publ. Mar. Biol. Sta. Al-Ghardaqa* 12: 99-126.

- GOLIKOV, A.N. & SIRENKO, B.I. 1988. The naticid gastropods in the boreal waters of the western Pacific and arctic oceans. – *Malacological Review* 21: 1-41.
- GOLLASCH, S. 1996. Untersuchungen des Artenreichtums durch den internationalen Schiffsverkehr unter besonderer Berücksichtigung nichtheimischer Arten. – Hamburg (Verlag Dr. Krovaë): 210 pp.
- GOSLINER, T.M. 1987. Further studies on the morphology of the Triviidae (Gastropoda: Prosobranchia) with emphasis on species from southern Africa. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 90: 207-254.
- GOSLINER, T.M. & LILTVED, W.R. 1982. Comparative morphology of three South African Triviidae (Gastropoda: Prosobranchia) with the description of a new species. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 74: 111-132.
- GOSLINER, T.M. & LILTVED, W.R. 1985. Aspects of the morphology of the endemic South African Cypraeidae with a discussion of the evolution of the Cypraeacea and Lamellariacea. – *Annals of the South African Museum* 96(4): 67-122.
- GOSLINER, T.M. & LILTVED, W.R. 1987. Further studies on the morphology of the Triviidae (Gastropoda: Prosobranchia) with emphasis on species from southern Africa. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 90: 207-254.
- GOSLINER, T.M.; BEHRENS, D.W. & WILLIAMS, G.C. 1996. Coral reef animals of the Indo-Pacific. – Monterey (Sea Challengers Publication): 1-314.
- GOWLETT-HOLMES, K.L. & HOLMES, N.J.C. 1989. Rediscovery of *Primovula (P.) heleneae* Cate and description of a new species of *Crenavolva* from South Australia (Mollusca: Gastropoda: Ovulidae). – *Transactions of the Royal Society of S. Aust.* 113(4): 205-214.
- GRAHAM, A. 1941. The oesophagus of the stenoglossan prosobranchs. – *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 61B: 1-23.
- GRAHAM, A. 1954. The anatomy of the prosobranch *Trichotropis borealis* Broderip & Sowerby, and the systematic position of the Capulidae. – *J. Mar. biol. Ass. U.K.* 33: 129-144.
- GRAHAM, A. 1966. The fore-gut of some marginellid and cancellariid prosobranchs. – *Studies of Tropical Oceanography* 4: 134-151.
- GRAHAM, A. 1988. Molluscs: prosobranch and pyramidellid gastropods. – In: KERMAK, D.M. & BARNES, R.S.K. (eds.). *Synopsis British Fauna*, n.s.: 662 pp.
- GRANGE, K.R. 1974. The feeding of *Tonna cerevisina*. – *Poirieria*, 7: 57-61.
- GREENE, J.L. & KOHN, A.J. 1989. Functional morphology of the *Conus proboscis* (Mollusca: Gastropoda). – *J. Zool., Lond.* 219: 487-493.
- GREIFENEDER, D. & BLÖCHER, M. 1985. Eine neue *Oliva*-Art von den Philippinen. – *Arch. Moll.* 116(1/3): 81-87.
- GRIFFIN, M. & HÜNICKEN, M.A. 1994. Late Cretaceous-Early Tertiary gastropods from southwestern Patagonia, Argentina. – *J. Paleont.* 68(2): 257-274.
- GRIFFITHS, R.J. 1962. A review of the Cypraeidae genus *Notocypraea*. – *Mem. Nat. Mus. Melbourne* 25: 211-231.
- GROVES, L.T. 1992. California Cowries (Cypraeacea): past and present, with notes on recent tropical eastern Pacific species. – *The Festivus* 24: 101-107.
- GRÜNDEL, J. 1977. Gastropoden aus dem Dogger. V. Juvenile Exemplare. – *Z. geol. Wiss.* 5: 187-201.
- GRÜNDEL, J. 1997a. Die Gastropodenfauna des Rupels von Amsdorf (westlich Halle). – *Palaeontographica A* 243(1-6): 1-36.
- GRÜNDEL, J. 1997b. Zur Kenntnis einiger Gastropoden-Gattungen aus dem französischen Jura und allgemeine Bemerkungen zur Gastropodenfauna aus dem Dogger Mittel- und Westeuropas. – *Berliner geowiss. Abh. E* 25: 69-129.
- GRÜNDEL, J. 1998. Archaeo- und Caenogastropoda aus dem Dogger Deutschlands und Nordpolens. – *Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B* 260: 1-39.
- GURALNICK, R. & MAINTENON, M.J. DE 1997. Formation and homology of radular teeth: a case study using columbellid gastropods (Neogastropoda: Columbellidae). – *J. Moll. Stud.* 63: 65-77.
- HABE, T. 1953. Studies in the eggs and larvae of the Japanese gastropods (4). – *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 3: 161-167.
- HABE, T. 1955. Notes on *Pedicularia (Pediculariona) stylasteris* Hedley var. – *Venus* 18(3): 157-160.
- HABE, T. 1968. Shells of the Western Pacific in color. – Osaka (Hoikusha Publishing): 233 pp.
- HABE, T. 1979. The Western Pacific columbariid species. – *Venus* 38(1): 1-4.
- HAIN, S.G. 1989. Beiträge zur Biologie der beschalten Mollusken (Kl. Gastropoda und Bivalvia) des Weddellmeeres, Antarktis. – Dissertation, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Bremerhaven, 298 pp.
- HALLAM, A. 1994. An outline of Phanerozoic biogeography. – *Oxford Biogeography Series* 10: 246 pp.
- HALLER, B. 1888. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italienische Korvette "Vettor Pisani". I. Rhachiglossen. – *Morphologisches Jahrbuch* 14: 54-169.
- HALLER, B. 1890. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italienische Korvette "Vettor Pisani". II. *Cypraea testudinaria* L. – *Morphologisches Jahrbuch* 16: 259-299.
- HALLER, B. 1892. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italienische Korvette "Vettor Pisani". III. Naticiden und Calyptraeiden. – *Morphologisches Jahrbuch* 18: 451-543.

- HALLER, B. 1893. Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italienische Korvette "Vettor Pisani". IV. Die longicommissuraten Neotaeioglossen – Morphologisches Jahrbuch 19: 553-591.
- HANCOCK, D.A. 1956. The structure of the capsule and the hatching process in *Urosalpinx cinerea* (Say). – Proc. Zool. Soc. London 127: 565-571.
- HANCOCK, D.A. 1960. The ecology of the molluscan enemies of the edible mollusc. – Proc. Malac. Soc. London 34: 123-143.
- HANSEN, T.A. 1988. Early Tertiary radiation of marine molluscs and the long-term effects of the Cretaceous – Tertiary extinction. – Paleobiology 14(1): 37-51.
- HANSEN, T. 1992. The patterns and causes of molluscan extinction across the Eocene/Oligocene boundary. – In: PROTHERO, D.R. & BERGGREN, W.A. (eds.): Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. – Princeton University Press: 568 pp.
- HANSEN, T.A.; FARRELL, B.R. & UPSHAW, B. 1993. The first 2 million years after the Cretaceous-Tertiary boundary in east Texas: rate and paleoecology of the molluscan recovery. – Paleobiology 19(2): 251-265.
- HAQ, B.U.; HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. – Science 235: 1156-1167.
- HAQ, B.U.; HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. – In: WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S.; KENSALL, C.G.S.C.; POSAMENTIER, H.W.; ROSS, C.A. & VAN WAGONER, J.C. (eds.): Sea-level changes – an integrated approach. – Soc. Econom. Palaeont. Mineral., Spec. Publ. 42: 71-108.
- HARASEWYCH, M.G. 1983a. A new species of *Columbarium* (Gastropoda: Muricacea) from off eastern Australia. – The Nautilus 97(1): 28-29.
- HARASEWYCH, M.G. 1983b. A review of the Columbariinae (Gastropoda: Turbinellidae) of the western Atlantic with notes on the anatomy and systematic relationships of the subfamily. – Nemouria 27: 1-42.
- HARASEWYCH, M.G. 1984. Comparative anatomy of four primitive muricacean gastropods: Implications for trophonic phylogeny. – American Malacological Bulletin 3(1): 11-26.
- HARASEWYCH, M.G. 1986. The Columbariinae (Gastropoda: Turbinellidae) of the eastern Indian Ocean. – J. Malac. Soc. Aust. 7(3-4): 155-170.
- HARASEWYCH, M.G. 1987a. *Tractolira germonae*, a new abyssal Antarctic volute. – The Nautilus 101(1): 3-8.
- HARASEWYCH, M.G. 1987b. A revision of the genus *Benthovoluta* with notes on the evolution of the subfamily Ptychactractinae (Prosobranchia: Turbinellidae). – The Nautilus 101(4): 166-181.
- HARASEWYCH, M.G. 1990a. Ovophagy in *Anachis avara* (Say, 1822) (Gastropoda: Columbellidae). – The Nautilus 104(2): 76.
- HARASEWYCH, M.G. 1990b. Studies on bathyal and abyssal Buccinidae (Gastropoda: Neogastropoda): 1. *Metula fusiformis* Clench and Aguayo, 1941. – The Nautilus 104(4): 120-129.
- HARASEWYCH, M.G. & KANTOR, Y.I. 1991. Rediscovery of *Marginellona gigas* (Martens, 1904), with notes on the anatomy and systematic position of the subfamily Marginelloninae (Gastropoda: Marginellidae). – Nemouria 37: 1-19.
- HARASEWYCH, M.G. & PETIT, R.E. 1982. Notes on the morphology of *Cancellaria reticulata* (Gastropoda: Cancellariidae). – The Nautilus 96(3): 104-113.
- HARASEWYCH, M.G. & PETIT, R.E. 1984. Notes on the morphology of *Olssonella smithii* (Gastropoda: Cancellariidae). – The Nautilus 98(1): 37-44.
- HARASEWYCH, M.G. & PETIT, R.E. 1986. Notes on the morphology of *Admete viridula* (Gastropoda: Cancellariidae). – The Nautilus 100(3): 85-91.
- HARASEWYCH, M.G. & PETIT, R.E. 1989. The nomenclatural status and phylogenetic affinities of *Syrinx aruanus* Linné, 1758 (Prosobranchia: Turbinellidae). – The Nautilus 103(2): 83-84.
- HARASEWYCH, M.G. & TILLIER, S. 1994. Molecular techniques and molluscan phylogeny. – The Nautilus, Suppl. 2, 108: 174 pp.
- HARASEWYCH, M.G.; PETIT, R.E. & VERHECKEN, A. 1992. Two new species of Cancellariidae (Gastropoda: Neogastropoda) from Brazil. – The Nautilus 106(2): 43-49.
- HARASEWYCH, M.G.; ADAMKEWICZ, S.L.; BLAKE, J.; SAUDEK, D.; SPRIGGS, T. & BULT, C.J. 1997. Neogastropod phylogeny: A molecular perspective. – J. Moll. Stud. 63: 327-351.
- HARBISON, A. 1945. Upper Cretaceous mollusks of the lower Ripley Formation near Dumas, Mississippi. – Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 97: 75-92.
- HARRIS, G.D. & VANWINKLE PALMER, K. 1947. The Mollusca of the Jackson Eocene of the Mississippi embayment (Sabine River to the Alabama River). – Bulls. Amer. Paleontology 30(117): 563 pp.
- HARRIS, S.A.; DA SILVA, F.M.; BOLTON, J.J. & BROWN, A.C. 1986. Algal gardens and herbivory in a scavenging sandy-beach nassariid whelk. – Malacologia 27(2): 299-305.
- HASZPRUNAR, G. 1985. The fine morphology of the osphradial sense organs of the Mollusca. I. Gastropoda, Prosobranchia. – Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 307: 457-496.
- HASZPRUNAR, G. 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. – J. Moll. Stud. 54: 367-441.
- HAYES, T. 1983. The influence of diet on local distributions of *Cypraea*. – Pacif. Sci. 37: 27-36.

- HEALY, J.M. 1988. Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda. – *Malacological Review Supplement 4*: 251-266.
- HELLER, P.L.; ANDERSON, D.L. & ANGEVINE, C.L. 1996. Is the middle Cretaceous pulse of rapid sea-floor spreading real or necessary? – *Geology* 24(6): 491-494.
- HENNIG, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin (Deutscher Zentralverlag): 370 pp.
- HENNIG, W. 1966. Phylogenetic systematics. – Urbana (University of Illinois Press): 263 pp.
- HICKEY, L.J. 1981. Land plant evidence compatible with gradual, not catastrophic, change at the end of the Cretaceous. – *Nature* 292: 529-531.
- HILLIS, D.M. & HUELSENBECK, J.P. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. – *J. Hered.* 83: 189-195.
- HINTON, A.G. 1972. Shells of New Guinea and the Central Indo-Pacific. – Milton (The Jacaranda Press): 94 pp.
- HIRASE, S. 1927. *Sacculus okai*, a new parasitic gastropod. – *Annot. Zool. Japon.* 11: 115-124.
- HIRASE, S. 1928. Eiablage von *Rapana thomasi* Crosse. – *Archiv für Molluskenkunde* 60: 173-178.
- HIRASE, Y. 1917. Terebridae of the Japanese Empire. – *Hirase Conch. Mus. Kyoto*: 50 pp.
- HIRSCH, G.C. 1915. Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden (*Murex*, *Natica*, *Pterotrachea*, *Pleurobranchaea*, *Tritonium*). 1. Teil. Makroskopischer Bau, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Sekretion. – *Zool. Jb. (Zool. Physiol.)* 35: 357-504.
- HOAGLAND, K.E. 1977. Systematic review of fossil and recent *Crepidula* and discussion of evolution of the Calyptraeidae. – *Malacologia* 16(2): 353-420.
- HOAGLAND, K.E. 1986. Patterns of encapsulation and brooding in the Calyptraeidae (Prosobranchia: Mesogastropoda). – *American Malacological Bulletin* 4(2): 173-183.
- HOAGLAND, K.E. & ROBERTSON, R. 1988. An assessment of poecilogony in marine invertebrates: Phenomenon or fantasy? – *Biol. Bull.* 174: 109-125.
- HOLZAPFEL, E. 1888. Die Mollusken der Aachener Kreide. – *Palaeontographica* 34: 29-180.
- HOUART, R. 1981. *Chicoreus (Chicomurex) turschi*, a new Muricidae from New Guinea. – *The Nautilus* 95(4): 186-188.
- HOUART, R. 1991. The southeastern Brazilian Muricidae collected by R.V. Marion-Dufresne in 1987, with the description of three new species. – *The Nautilus* 105(1): 26-37.
- HOUART, R. 1994. Illustrated Catalogue of Recent Species of Muricidae named since 1971. – Wiesbaden (Verlag Christa Hemmen): 179 pp.
- HOUBRICK, R.S. 1986. Transfer of *Quadrasia* from the Planaxidae to the Buccinidae (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia). – *Proc. Biol. Soc. Wash.* 99(2): 359-362.
- HOUBRICK, J.R. & FRETTER, V. 1969. Some aspects of the functional anatomy and biology of *Cymatium* and *Bursa*. – *Proc. Malac. Soc. London* 38: 415-429.
- HOUSTON, R.S. 1971. Reproductive biology of *Thais emarginata* (Deshayes, 1839) and *Thais canaliculata* (Duclos, 1832). – *The Veliger* 13(4): 348-350.
- HOUSTON, R.S. 1976. The structure and function of neogastropod reproductive systems: with special reference to *Columbella fuscata* Sowerby, 1832. – *The Veliger* 19(1): 27-46.
- HOUSTON, R.S. & HATFIELD, E.B. 1981. The reproductive system of the Western Atlantic *Anachis avara* (Gastropoda: Columbellidae). – *The Nautilus* 95(3): 136-139.
- HsÜ, K.J. 1980. Terrestrial catastrophe caused by cometary impact at the end of Cretaceous. – *Nature* 285: 201-203.
- HUGHES, R.N. 1985. Predatory behavior of *Natica unifasciata* feeding intertidally on gastropods. – *J. Moll. Stud.* 51: 331-335.
- HUGHES, R.N. 1986. Anatomy of the foregut of *Morum* Röding, 1798 (Gastropoda: Tonnacea) and the taxonomic misplacement of the genus. – *The Veliger* 29(1): 91-100.
- HUGHES, R.N. 1990. Larval development of *Morum oniscus* (L.) (Gastropoda: Harpidae). – *J. Moll. Stud.* 56: 1-8.
- HUGHES, R.N. & EMERSON, W.K. 1987. Anatomical and taxonomic characteristics of *Harpa* and *Morum* (Neogastropoda: Harpidae). – *The Veliger* 29(4): 349-358.
- HUGHES, R.N. & HUGHES, H.P.I. 1981. Morphological and behavioural aspects of feeding in the Cassidae (Tonnacea, Mesogastropoda). – *Malacologia* 20(2): 385-402.
- HUGHES, R.N. & HUGHES, H.P.I. 1987. Spawning and hatching of *Cypraecassis testiculus* Linnaeus, 1758 (Tonnacea: Cassidae). – *The Veliger* 29(3): 256-259.
- HUMFREY, M. 1975. Sea shells of the West Indies. – London (Collins): 351 pp.
- INGRAM, W.M. 1947. Fossil and recent Cypraeidae of the western regions of the Americas. – *Bulletins of American Paleontology* 31(120): 5-82.
- IWASAKI, Y. 1970. The Shiobara-type molluscan fauna. – *Journal of the Faculty of Science, sec. II* 17(3): 351-444.
- JACKSON, J.B.C. & JUNG, P. 1992. Molluscan diversification and extinction on opposite sides of the Isthmus of Panama. – *The Paleontological Society Special Publication* 6: 144.
- JAMES, M.J. 1980. Comparative morphology of radular teeth in *Conus*: Observations with scanning electron microscopy. – *J. Moll. Stud.* 46: 116-128.
- JANSSSEN, A.W. 1972. Die Molluskenfauna der Twistringer Schichten (Miocän) von Norddeutschland. – *Scripta Geologica* 10: 1-95.
- JANSSSEN, A.W. 1983. An account of the Cancellariidae (Gastropoda) of Winterswyk-Miste (Miocene, Hemmerian), The Netherlands. – *Scripta Geologica* 68: 1-39.

- JANSSEN, A.W. 1984. Mollusken uit het Mioceen van Winterswyk-Miste. – Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Uitgave nr. 36, 451 pp.
- JANSSEN, R. 1978. Die Scaphopoden und Gastropoden des Kasseler Meeressandes von Glimmerode (Niederhessen). – Geol. Jb. A 41: 3-195.
- JANSSEN, R. 1979. Die Mollusken des Oberoligozäns (Chattium) im Nordsee-Becken. 2. Neogastropoda, Euthyneura, Cephalopoda. – Archiv für Molluskenkunde 109(4/6): 277-376.
- JAYABAL, R.; ZHILAGA, R.D. & KALYANI, M. 1987. Food brooding in *Bullia vittata* (Linnaeus). – J. Moll. Stud. 53(1): 116.
- JUNG, P. 1977. Two rare gastropod genera from the Pliocene of Venezuela. – Eclogae geol. Helv. 70(3): 845-854.
- JUNG, P. & PETIT, R.E. 1990. Neogene paleontology in the northern Dominican Republic. 10. The family Cancellariidae (Mollusca: Gastropoda). – Bulletins of American Paleontology 98(334): 87-144.
- KAICHER, S.D. 1972. A second ovoviviparous *Nassarius*. – The Nautilus 85(4): 126-128.
- KANG, P.A. 1976. Study on the radula of Korean marine gastropods. – Bull. Korean Fish. Soc. 9(1): 25-34.
- KANTOR, Y.I. 1985. Feeding and some features of functional morphology of the molluscs of the subfamily Volutopsiinae (Gastropoda, Pectinibranchia). – Zool. Zh. 64: 1640-1647 (in Russian).
- KANTOR, Y.I. 1988. On the anatomy of Pseudomelatominiae (Gastropoda, Toxoglossa, Turridae) with notes on functional morphology and phylogeny of the subfamily. – APEX 3(1): 1-19.
- KANTOR, Y.I. 1991. On the morphology and relationships of some oliviform gastropods. – Ruthenica 1: 17-52.
- KANTOR, Y.I. 1996. Phylogeny and relationships of Neogastropoda. – In: TAYLOR, J. (ed.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca. – Oxford University Press: 221-230.
- KANTOR, Y.I. & SYSOEV, A.V. 1991a. Sexual dimorphism in the apertural notch of a new species of *Gemmula* (Gastropoda: Turridae). – J. Moll. Stud. 57(2): 205-209.
- KANTOR, Y.I. & SYSOEV, A.V. 1991b. Mollusks of the genus *Antiplanes* (Gastropoda: Turridae) of the northwestern Pacific Ocean. – The Nautilus 105(4): 119-146.
- KANTOR, Y.I. & TAYLOR, J.D. 1991. Evolution of the toxoglossan feeding mechanism: new information on the use of the radula. – Journal of Molluscan Studies 57: 129-134.
- KANTOR, Y.I. & TAYLOR, J.D. 1994. The foregut anatomy of *Strictispira paxillus* (Reeve, 1845) (Conoidea: Strictispiridae). – J. Moll. Stud. 60: 343-346.
- KASE, T. 1984. Early Cretaceous marine and brackish-water Gastropoda from Japan. – National Science Museum, Tokyo, 262 pp.
- KASE, T. 1990. Late Cretaceous gastropods from the Izumi Group of Southwest Japan. – Journal of Paleontology 64(4): 563-578.
- KASE, T. 1998. Anatomy and biology of a living fossil, *Globularia fluctuata* (Sowerby) (Gastropoda: Ampullospiridae): implications for naticid predation history. – In: BIELER, R. & MIKELSEN, P.M. (eds.): Abstracts, World Congress of Malacology, Washington D.C. – Chicago (Unitas Malacologica): 172.
- KASINATHAN, R.; GOVIDAN, K. & NATARAJAN, R. 1974. Notes on the spawning and hatching of three species of marine gastropods. – Malacological Review 7: 133-135.
- KAY, E.A. 1960. The functional morphology of *Cypraea caputserpentis* L. and an interpretation of the relationship among the Cypraeacea. – Int. Revue ges. Hydrobiol. 45(2): 175-196.
- KAY, E.A. 1963. Anatomical notes on *Cypraea aurantium* Gmelin and other cowries and an examination of the subgenus *Lyncina* TROSCHEL. – J. malac. Soc. Australia 7: 47-61.
- KAY, E.A. 1979. Hawaiian Marine Shells. – Bernice P. Bishop Museum Special Publication 64(4): 1-653.
- KAY, E.A. 1990. Turrid faunas of Pacific islands. – Malacologia 32(1): 79-87.
- KAY, E.A. 1996. Evolutionary radiations in the Cypraeidae. – In: TAYLOR, J. (ed.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca. – Oxford (University Press): 211-220.
- KEEN, A.M. 1971. Sea shells of tropical west America. – Stanford (University Press): 1064 pp.
- KELLER, G.; BARRERA, E.; SCHMITZ, B. & MATTSON, E. 1993. Gradual mass extinction, species survivorship, and long-term environmental changes across the Cretaceous-Tertiary boundary in high latitudes. – Geological Society of America Bulletin 105: 979-997.
- KELLOGG, M.G. & LINDBERG, D.R. 1976. Notes on the spawning and larval development of *Mitra idae* Melvill (Gastropoda: Mitridae). – The Veliger 18(2): 166-167.
- KEMPER, E. 1987. Das Klima der Kreidezeit. – Geol. Jb. A 96: 5-185.
- KENSLEY, B. 1973. Sea-shells of southern Africa. Gastropods. – Cape Town (Maskew Miller): 236 pp.
- KENT, B.W. 1981. Feeding and food preferences of the muricid gastropod *Ceratostoma foliatum*. – The Nautilus 95(1): 38-42.
- KENT, B.W. 1983. Natural history observations on the busyconine whelks *Busycon contrarium* (Conrad) and *Busycotypus spiratum* (Lamarck). – J. Moll. Stud. 49: 37-42.
- KILBURN, R.N. 1970. Taxonomic notes on South African marine Mollusca, I. – Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.) 8(4): 39-48.
- KILBURN, R.N. 1975. Description of two new species of *Amalda* (Gastropoda: Olividae: Ancillinae) from the south-western Indian Ocean, with a note on *Amalda similis* (Sowerby, 1859). – The Veliger 17(3): 229-232.

- KILBURN, R.N. 1976. A revision of the Naticidae of Southern Africa and Moçambique (Mollusca). – *Ann. Natal Mus.* 22(3): 829-884.
- KILBURN, R.N. 1983. Turridae (Mollusca: Gastropoda) of southern Africa and Mozambique. Part 1. Subfamily Turrinae. – *Ann. Natal Mus.* 25: 549-585.
- KILBURN, R.N. 1985. Turridae (Mollusca: Gastropoda) of southern Africa and Mozambique. Part 2. Subfamily Clavatulinae. – *Ann. Natal Mus.* 26: 417-470.
- KILBURN, R.N. 1986. Turridae (Mollusca: Gastropoda) of southern Africa and Mozambique. Part 3. Subfamily Borsoniinae. – *Ann. Natal Mus.* 27: 633-720.
- KILBURN, R.N. 1988. Turridae (Mollusca: Gastropoda) of southern Africa and Mozambique. Part 4. Subfamilies Drilliinae, Crassispirinae and Strictispirinae. – *Ann. Natal Mus.* 29: 167-320.
- KILBURN, R.N. 1993. Rediscovery of *Turbinella thersites* Reeve, 1847, with notes on its taxonomic position (Gastropoda: Fasciolaridae). – *The Nautilus* 107(1): 24-28.
- KILBURN, R.N. 1994. Turridae (s.l.) (Mollusca: Gastropoda) of southern Africa and Mozambique. Part 7. Subfamily Crassispirinae, section 2. – *Ann. Natal Mus.* 35: 177-228.
- KILBURN, R.N. & RIPPEY, E. 1982. Sea shells of southern Africa. – Johannesburg (MacMillan): 249 pp.
- KILIAS, R. 1962. Tonnidae. – *In: Das Tierreich*, 77. – Berlin (Walter de Gruyter): 1-63.
- KIRA, T. 1965. Shells of the western Pacific in colour, vol. I. – Osaka (Hoikusha): 224 pp.
- KLEINSTEUBER, H. 1913. Die Anatomie von *Trochita*, *Calyptraea*, und *Janacus*. Fauna Chilensis. – *Zoologische Jahrbücher suppl.* 8(4): 385-476.
- KNUDSEN, J. 1950. Egg capsules and development of some marine prosobranchs from tropical West Africa. – *Atlantide Report* 1: 85-130.
- KNUDSEN, J. 1956. Marine prosobranchs of tropical West Africa (Stenoglossa). – *Atlantide Rep.* 4: 9-110.
- KNUDSEN, J. 1973. *Guivillea alabastrina* (Watson, 1882), an abyssal volutid (Gastropoda: Mollusca). – *Galathea Report* 12: 127-131.
- KNUDSEN, J. 1980. *Cantharus (Pollia) vermeuleni* n.sp. (Mollusca, Prosobranchia, Buccinidae) from West Africa. – *Beaufortia* 30(2): 11-15.
- KNUDSEN, J. 1991. Observations on *Hipponix australis* (Lamarck, 1819) (Mollusca, Gastropoda) from Albany area, Western Australia. – *In: Wells, F.E.; Walker, D.I. & Lethbridge, R. (eds.): The marine flora and fauna of Albany, Western Australia.* – Perth, Western Australian Museum, Proc. Third International Marine Biological Workshop (1990/1991), vol. 2: 641-660.
- KOHN, A.J. 1959. Ecological notes on *Conus* (Mollusca: Gastropoda) in the Trincomalee region of Ceylon. – *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 13*, vol. 2: 309-320.
- KOHN, A.J. 1961. Studies on spawning behavior, egg masses, and larval development in the gastropod genus *Conus*. Part I. – Observations on nine species in Hawaii. – *Pacific Science* 15(2): 163-179.
- KOHN, A.J. 1963. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, I. The species described by Linnaeus, 1758-1767. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 44: 740-768.
- KOHN, A.J. 1964. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, II. The species described by Solander, Chemnitz, Born, and Lightfoot between 1766 and 1786. – *Zool. J. Linn. Soc. Lon.* 45: 151-167.
- KOHN, A.J. 1966. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, III. The species described by Gmelin and Blumenbach in 1791. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 46: 73-102.
- KOHN, A.J. 1968. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, IV. The species described by Hwass, Bruguière and Olivi in 1792. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 47: 431-503.
- KOHN, A.J. 1970. Food habits of the gastropod *Mitra litterata* Lamarck: relation to trophic structure of the intertidal marine bench community in Hawaii. – *Pacific Science* 24(4): 483-486.
- KOHN, A.J. 1972. Radula tooth structure of the gastropod *Conus imperialis* elucidated by scanning electron microscopy. – *Science* 176: 49-51.
- KOHN, A.J. 1975. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, V. The species described by Salis, Marschlin and Röding, 1793-1798. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 57: 185-227.
- KOHN, A.J. 1978. The Conidae (Mollusca: Gastropoda) of India. – *Journal of Natural History* 12: 295-335.
- KOHN, A.J. 1981. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, VI. The species described 1801-1810. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 71(3): 279-341.
- KOHN, A.J. 1983. Feeding biology of gastropods. – *In: WILBUR, K.M. (ed.). The Mollusca*, 5: 1-63.
- KOHN, A.J. 1986. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, VII. The species described 1810-1820. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 86: 1-41.
- KOHN, A.J. 1988. Type specimens and identity of the described species of *Conus*, VIII. The species described 1821-1830. – *Zool. J. Linn. Soc. London* 93: 19-70.
- KOHN, A.J. 1990. Tempo and mode of evolution in Conidae. – *Malacologia* 32(1): 55-67.
- KOHN, A.J. 1992. A chronological taxonomy of *Conus*, 1758-1840. – Washington (Smithsonian Inst. Press).
- KOHN, A.J. & PERRON, F.E. 1994. Life history and biogeography, patterns in *Conus*. – Oxford (University Press): 106 pp.

- KOHN, A.J. & ROBERTSON, R. 1966. The Conidae (Gastropoda) of the Maldive and Chagos Archipelagoes. – J. Mar. Biol. Ass. India 8(2): 273-277.
- KOLLMANN, H.A. & PEEL, J.S. 1983. Paleocene gastropods from Nûgssuaq, West Greenland. – Grønlands Geologiske Undersøgelse Bull. 146: 5-112.
- KONINCK, L.-G. DE 1883. Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. Quatrième partie. Gastéropodes (suite et fin). – Annales du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique 8: 240 pp., 54 pls.
- KOOL, S.P. 1987. Significance of radular characters in reconstruction of thaidid phylogeny (Neogastropoda: Muricacea). – The Nautilus 101(3): 117-132.
- KOOL, S.P. 1988. Aspects of the anatomy of *Plicopurpura patula* (Prosobranchia: Muricoidae: Thaidinae), new combination, with emphasis on the reproductive system. – Malacologia 29(2): 373-382.
- KOOL, S.P. 1993. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda: Muricidae). – Malacologia 35(2): 155-259.
- KOSUGE, S. 1970. Gross anatomy of *Harpeola kurodai* Kawamura (Gastropoda, Mollusca). – Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo 13(2): 129-134.
- KOSUGE, S. 1985. Descriptions of new species of the genera *Calliostoma* and *Lyrta*. – Bull. Inst. Malac. Tokyo 2(1): 4.
- KOSUGE, S. 1986. Description of a new species of ecto-parasitic snail on fish (Gastropoda, Olivacea). – Bull. Inst. Malac. Tokyo 2(5): 77-78.
- KOSUGE, S. 1988a. Report on the family Turridae collected along the north-western coast of Australia (Gastropoda) (2). – Bull. Inst. Malac. Tokyo 2(6): 101-107.
- KOSUGE, S. 1988b. Report on the family Turridae collected along the north-western coast of Australia (Gastropoda) (3). – Bull. Inst. Malac. Tokyo 2(7): 118-123.
- KOSUGE, S. 1992. Report on the family Turridae collected along the north-western coast of Australia (Gastropoda) (4). – Bull. Inst. Malac. Tokyo 2(9): 149-155.
- KOSUGE, S. & SUZUKI, M. 1969. *Conus gloriamaris* CHEMNITZ, 1777 newly obtained from the Philippines. – Venus 28(2): 115-118.
- KOZLOFF, E. 1996. Marine invertebrates of the Pacific Northwest. – Seattle and London (University of Washington Press), 539 pp.
- KROHN, A. 1853. Ueber einen neuen, mit Wimpersegeln versehenen Gastropoden. – Arch. Naturgesch. 19: 223-229.
- KUMAR, S.; TAMURA, K. & NEI, M. 1993. MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Version 1.0. – Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania.
- KURODA, T. 1931. Two new species of Volutacea. – Venus 3(1): 45-49.
- KURODA, T. & HABE, T. 1950. Volutidae in Japan. – Illustrated Catalogue of Japanese Shells 1(5): 31-38.
- KUSTER-WENDENBURG, E. 1973. Die Gastropoden aus dem Meeressand (Rupelium) des Mainzer Tertiärbeckens. – Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch. 67: 1-170.
- KÜTTLER, A. 1913. Die Anatomie von *Oliva peruana* Lamarck. – Zool. Jahrbücher, Suppl. 13, Fauna Chilensis 4: 477-544.
- LACAZE-DUTHIERS, H. DE 1861. Un été d'observations en Corse et a Minorque ou recherches d'anatomie et physiologie zoologiques sur les invertébrés des Ports d'Ajaccio, Bonifacio et Mahon. Première série. – Paris (Victor Masson et fils).
- LACAZE-DUTHIERS, H. DE 1901. Le système nerveux du Cabochon *Capulus hungaricus*. – Archs Zool. exp. gén. (3)9: 43-79.
- LADD, H.S. 1977. Cenozoic fossil mollusks from western Pacific islands; gastropods (Eratoidae through Harpidae). – U.S. Geological Survey Professional Paper 533: 1-84.
- LADD, H.S. 1982. Cenozoic fossil mollusks from western Pacific islands; gastropods (Eulimidae and Volutidae through Terebridae). – U.S. Geological Survey Professional Paper 1171: 1-100.
- LAI, K.Y. 1990. The family Cassidae of Taiwan. – Bulletin of Malacology of the Republic of China, 15: 23-34.
- LAMBERT, G. 1980. Predation by the prosobranch mollusk *Lamellaria diegoensis* on *Cystodytes lobatus*, a colonial ascidian. – The Veliger 22: 340-344.
- LAMY, E. 1928. La ponte chez les gastéropodes prosobranches. – Journal de Conchyliologie 26: 25-52, 80-126, 161-214.
- LARSON, R.L. & KINCAID, C. 1996. Onset of mid-Cretaceous volcanism by elevation of the 670 km thermal boundary layer. – Geology 24(6): 551-554.
- LASERON, C.F. 1957. A new classification of the Australian Marginellidae (Mollusca) with a review of the species from the Solanderian and Dampierian zoogeographical provinces. – Austr. J. Mar. Freshw. Res. 8: 274-311.
- LATIGAN, M.J. 1976. Some aspects of the breeding biology of *Charonia lampas pustulata* (Euthyme, 1889) and *Mayena australasia gemmifera* (Euthyme, 1889) under aquarium conditions. (Gastropoda: Prosobranchiata). – Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) 11(3): 47-55.
- LAURSEN, D. 1981. Taxonomy and distribution of teleplanic prosobranch larvae in the North Atlantic. – Dana-Report 89: 1-44.
- LAWS, H.M. 1971. Reproductive biology and shell site preference in *Hipponix conicus* (Schumacher). – The Veliger 13(2): 115-121.
- LEAL, J.H. & BOUCHET, P. 1989. New deep-water Volutidae from off southeastern Brazil (Mollusca: Gastropoda). – The Nautilus 103(1): 1-12.
- LEAL, J.H. & BOUCHET, P. 1991. Distribution patterns and dispersal of prosobranch gastropods along a seamount chain in the Atlantic Ocean. – J. mar. biol. Ass. U.K. 71: 11-25.

- LEAL, J.H. & MOORE, D.R. 1993. *Thala esperanza*, a new Costellariidae (Mollusca: Gastropoda) from northern Puerto Rico. – *The Nautilus* 107(2): 58-62.
- LEBLANC, R.J. 1937. Systematic descriptions of Lower Eocene Scaphopoda and Gastropoda of Louisiana. – *Louisiana Geological Survey Bulletin* 23: 79-208.
- LEBOUR, M.V. 1931a. The larval stages of *Nassarius reticulatus* and *Nassarius incrassatus*. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 17: 797-807.
- LEBOUR, M.V. 1931b. The larval stages of *Trivia europeae*. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 17: 819-831.
- LEBOUR, M.V. 1932. The larval stages of *Simnia patula*. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 18: 107-115.
- LEBOUR, M.V. 1933a. The British species of *Trivia*: *T. arctica* and *T. monacha*. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 18: 477-484.
- LEBOUR, M.V. 1933b. The larval stages of *Erato voluta* (Montagu). – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 18: 485-490.
- LEBOUR, M.V. 1933c. The eggs and larvae of *Philbertia gracilis*. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 18: 507-510.
- LEBOUR, M.V. 1934. The eggs and larvae stages of some British Turridae. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 19: 541-554.
- LEBOUR, M.V. 1935. The echinospira larvae of Plymouth. – *Proc. Zool. Soc. London*: 163-174.
- LEBOUR, M.V. 1936. Notes on the eggs and larvae of some Plymouth prosobranchs. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 20: 547-565.
- LEBOUR, M.V. 1937. The eggs and larvae of the British prosobranchs with special reference to those living in the plankton. – *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 22: 105-166.
- LEBOUR, M.V. 1945. The eggs and larvae of some prosobranchs from Bermuda. – *Proceedings of the Zoological Society London* 114(4): 462-489.
- LEWIS, H. 1972. Notes on the genus *Distorsio* (Cymatiidae) with descriptions of new species. – *The Nautilus* 86(2-4): 27-50.
- LILTVED, W.R. 1986. Six new species of *Trivia* from southern Africa (Gastropoda: Triviidae). – *The Veliger* 29(1): 114-122.
- LILTVED, W.R. 1989. Cowries and their relatives of southern Africa. – *Gordon Verhoef* (Seacomber Publications).
- LIM, C.F. 1969. Identification of the feeding types in the genus *Conus* Linnaeus. – *The Veliger* 12: 160-164.
- LINNÉ, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae*, 10<sup>th</sup> ed., 1. – Stockholm.
- LINSE, A. & BRANDT, A. 1998. Distribution of epibenthic Mollusca on a transect through the Beagle Channel (Southern Chile). – *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 78: 875-889.
- LITTLEWOOD, D.T.J. 1989. Predation on cultivated *Crassostrea rhizophorae* (Guilding) by the gastropod *Cymatium pileare* (Linnaeus). – *Journal of Molluscan Studies* 55: 125-127.
- LOCH, I. 1982. A hardy cymatiid again. – *Australian Shell News* 37/38: 2.
- LONG, D.C. 1981. Late Eocene and Early Oligocene Turridae (Gastropoda: Prosobranchiata) of the Brown's Creek and Glen Aire Clays, Victoria, Australia. – *Memoirs of the National Museum Victoria* 42: 15-55.
- LÓPEZ, A.; MONTOYA, M. & LÓPEZ, J. 1988. A review of the genus *Agaronia* (Olividae) in the Panamic Province and the description of two new species from Nicaragua. – *The Veliger* 30(3): 295-304.
- LOZOUET, P. 1987. Les gastéropodes prosobranches de l'Oligocène supérieur du Bassin de l'Adour (systématique, paléoenvironnements, paléoclimatologie, paléobiogéographie). – Ph.D. thesis, University Dijon: 475 pp.
- MACINTOSH, R.A. 1986. Egg capsule and young of the gastropod *Beringius (Neoberingius) frielei* (Dall) (Neptuneidae). – *The Veliger* 28(4): 426-428.
- MACNEIL, F.S. & DOCKERY, D.T. 1984. Lower Oligocene Gastropoda, Scaphopoda, and Cephalopoda of the Vicksburg Group in Mississippi. – *Mississippi Department of Natural Resources, Bureau of Geology Bulletin* 124: 1-415
- MAEDA, T. 1988. The structure of osphradium of three subfamilies in Naticidae with reference to their morphology and ecology. – *Venus* 47(2): 121-126.
- MAES, V.O. 1966. Sexual dimorphism in the radula of the muricid genus *Nassa*. – *The Nautilus* 79(3): 73-80.
- MAES, V.O. 1967. The littoral marine mollusks of Cocos-Keeling Islands (Indian Ocean). – *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 119(4): 93-217.
- MAES, V.O. 1983. Observations on the systematics and biology of a turrid gastropod assemblage in the British Virgin Islands. – *Bulletin of marine Science* 33(2): 305-335.
- MAES, V.O. & RAEHLE, D. 1975. Systematics and biology of *Thala floridana* (Gastropoda: Vexillidae). – *Malacologia* 15(1): 43-67.
- MAIN, K.L. 1982. The early development of two ovulid snails, *Simnia aequalis* and *Simnia barbarendis*. – *The Veliger* 24(3): 252-258.
- MARCHE-MARCHAD, I. 1968. Remarques sur le développement chez les *Cymba* (prosobranches Volutidés) et l'hypothèse de leur origine sud-américaine. – *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire A* 30: 1028-1037.
- MARCUS, E. 1959. Lamellariacea und Opisthobranchia. – *Lunds Universitets Årsskrift. N.F. Avd. 2.*, 55(9): 1-133.

- MARCUS, E. & MARCUS, E. 1959. On the reproduction of *Olivella*. – Bol. Fac. Filosofia, Ciências e Letras, Univ. São Paulo 232 (Zool. 23): 189-196.
- MARCUS, E. & MARCUS, E. 1960. On *Hastula cinerea*. – Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. Univ. S. Paulo (Zoologia) 23: 25-66.
- MARCUS, E. & MARCUS, E. 1962. Studies on Columbelloidea. – Bol. Fac. Filos. Ciênc. São Paulo, (Zool.) 24: 335-384.
- MARCUS, E. & MARCUS, E. 1968. On the prosobranchs *Ancilla dimidiata* and *Marginella fraterculus*. – Proc. Malac. Soc. Lond. 38: 55-69.
- MARINCOVICH, L. 1977. Caenozoic Naticidae (Mollusca: Gastropoda) of the Northeastern Pacific. – Bulletin of American Paleontology 70: 169-494.
- MARLIÈRE, R. 1939. La transgression albienne et cénomaniennne dans le Hainaut (études paléontologiques et stratigraphiques). – Mémoires du Musée royal d'histoire naturelles de Belgique 89: 1-440.
- MARSH, H. 1971. Observations on the food and feeding of some vermivorous *Conus* on the Great Barrier Reef. – The Veliger 14(1): 45-53.
- MARSH, I.J. & RIPPINGALE, O.H. 1964. Cone shells of the world. 2<sup>nd</sup> ed. – Milton (The Jacaranda Press).
- MARSHALL, B.A. 1981. New records of Conidae (Mollusca: Gastropoda) from the New Zealand region. – New Zealand Journal of Zoology 8: 493-501.
- MARSHALL, B.A. 1992. A revision of the recent species of *Eudolium* Dall, 1889 (Gastropoda: Tonnoidea). – The Nautilus 106(1): 24-38.
- MARTINELL, J. 1978. Volutacea del Plioceno del Empordà (Girona). – Acta Geológica Hispánica 2(13): 61-69.
- MARTINELL, J. 1979. Estudio de los Muricidae del Plioceno del Empordà (Catalunya, España). Descriptiva y sistemática. – Acta geológica Hispánica 14: 375-384.
- MARTINELL, J. 1982a. Estudio de los Conacea (Neogastropoda, Gastropoda) del Plioceno de l'Empordà (Catalunya). Descriptiva y sistemática. – Iberus 2: 95-119.
- MARTINELL, J. 1982b. Estudio de los Buccinacea (Neogastropoda, Gastropoda) del Plioceno del Empordà (Catalunya). Descriptiva y sistemática. – Bull. Inst. Cat. Hist. Nat. 48 (Sec. Geol. 3): 61-90.
- MARTOJA, M. 1964. Contribution a l'étude de l'appareil digestif et de la digestion chez les gastéropodes carnivores de la famille des nassaridés (Prosobranches sténoglosses). – La Cellule 64(3): 237-334.
- MASSIN, C. 1982. Contribution to the knowledge of two boring gastropods with an annotated list of the genera *Magilus* Montfort, 1810 and *Leptoconchus* Rüppell, 1835 (1). – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Biol. 53(17): 1-28.
- MASSIN, C. 1983. Note on the genus *Leptoconchus* Rüppell, 1835 (Mollusca, Gastropoda, Coralliophilidae) with the description of two new species, *Leptoconchus vangoethemi* sp.n. and *Leptoconchus cyphastreae* sp.n., from Papua New Guinea (1). – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Biol. 55(1): 1-15.
- MASSIN, C. 1987. *Reliquiaecava*, a new genus of Coralliophilidae (Mollusca, Gastropoda). – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Biol. 57: 79-90.
- MASSIN, C. 1990. Biologie et écologie de *Leptoconchus peronii* (Lamarck, 1818) (Gastropoda, Coralliophilidae) récolté en Papouasie Nouvelle-Guinée, avec une redescription de l'espèce. – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Biol. 60: 23-33.
- MCLEAN, D.M. 1985. Deccan traps mantle degassing in the terminal Cretaceous marine extinctions. – Cretaceous Research 6: 235-259.
- MCLEAN, J.H. 1971. A revised classification of the family Turridae, with the proposal of new subfamilies, genera, and subgenera from the eastern Pacific. – The Veliger 14(1): 114-130.
- MCLEAN, J.H. & POORMAN, R. 1971. New species of tropical eastern Pacific Turridae. – The Veliger 14(1): 89-113.
- MEINKOTH, N.A. 1995. National Audubon Society field guide to North American seashore creatures. – New York (Alfred A. Knopf): 813 pp.
- MELVILL, J.C. & STANDEN, R. 1901. The Mollusca of the Persian Gulf, Gulf of Oman and Arabian Seas as evidenced mainly through the collections of Mr. F.W. Townsend, 1893-1900, with description of new species. Part 1. Cephalopoda, Gastropoda and Scaphopoda. – Proc. Zool. Soc. London: 327-460.
- MERLE, D. 1989. Révision des Muricidae du Cuisien de Gan et de Bos d'Arros (Bassin d'Aquitaine, France). – Bull. Mus. natn. Hist. nat. (4.Ser.) 11(3): 145-185.
- MIENIS, H.K. 1976. On the identity of *Rapana pontica* Nordsieck, 1969. – Soosiana 4: 39-43.
- MIGLAVS, I.J.; SNELI, J.-A. & WARÉN, A. 1993. Brood protection of *Oenopota* (Gastropoda: Turridae) eggs by the shrimp *Sclerocrangon boreas* (Phipps). – J. Moll. Stud. 59: 363-365.
- MILLARD, V. 1996. Classification of Mollusca. – South Africa (Printed by V. Millard): 544 pp.
- MILLER, B.A. 1970. Studies on the biology of Indo-Pacific Terebridae. – Ph.D. Thesis. University of New Hampshire. Durham: 213 pp.
- MILLER, B.A. 1971. Feeding mechanisms of the family Terebridae. – Reports of the American Malacological Union, AMU Pacific Division 1970: 72-74.
- MILLER, B.A. 1975. The biology of *Terebra gouldi* Deshayes, 1859, and a discussion of life history similarities among other terebrids of similar proboscis type. – Pacific Science 29(3): 227-241.
- MILLER, B.A. 1979. The biology of *Hastula inconstans* (Hinds, 1844) and a discussion of life history similarities among other hastulas of similar proboscis type. – Pacific Science 33(3): 289-306.

- MILLER, J.A. 1989. The toxoglossan proboscis: Structure and function. – *J. Moll. Stud.* 55: 167-181.
- MILLS, P. 1977. Radular tooth structure in three species of Terebridae. – *The Veliger* 19: 259-265.
- MOORE, D.R. 1956. Observations of predation on echinoderms by three species of Cassididae. – *The Nautilus*, 69(3): 73-76.
- MOORE, E.A. & SANDER, F. 1978. Spawning and early life history of *Murex pomum* Gmelin, 1791. – *The Veliger* 20(3): 251-259.
- MOORE, E.J. 1963. Miocene marine mollusks from the Astoria Formation in Oregon. – U.S. Geological Survey Professional Paper 419: 1-109.
- MOORE, H.B. 1938. The biology of *Purpura lapillus*. Part II. Growth. Part III. Life history and relation to environmental factors. – *Jour. Mar. Biol. Assoc.* 23: 57-74.
- MORRISON, J.P.E. 1968. Four American *Hastula* species. – *Texas Conchologist* 4: 67-70.
- MORTON, B. 1986a. Prey preference and capture by *Hemifusus ternatanus* (Gastropoda: Melongenidae). – *Malacological Review* 19: 107-110.
- MORTON, B. 1986b. The diet and prey capture mechanism of *Melo melo* (Prosobranchia: Volutidae). – *J. Moll. Stud.* 52: 156-160.
- MORTON, B. 1986c. Reproduction, juvenile growth, consumption and the effects of starvation upon the South China Sea whelk *Hemifusus tuba* (Gmelin) (Prosobranchia: Melongenidae). – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 102: 257-280.
- MORTON, B. 1990. Prey capture, preference and consumption by *Linatella caudata* (Gastropoda: Tonnoidea: Ranellidae) in Hong Kong. – *Journal of Molluscan Studies* 56: 477-486.
- MORTON, B. 1991. Aspects of predation by *Tonna zonatum* (Prosobranchia: Tonnoidea) feeding on holothurians in Hong Kong. – *Journal of Molluscan Studies* 57: 11-19.
- MORTON, B. & CHAN, K. 1997. First report of shell boring predation by a member of the Nassariidae (Gastropoda). – *J. Moll. Stud.* 63: 476-478.
- MOTHS, H. & PIEHL, A. 1988. Mollusken aus dem tertiären Glimmerton (Langenfeldium, Miozän) von Lüneburg-Kaltenmoor. – *Jb. Naturw. Verein Fstm. Lbg.* 38: 243-275.
- MOTTA, A.J. DA 1991. A systematic classification of the gastropod family Conidae at the generic level. – Rome.
- MOYER, J.T.; EMERSON, W.K. & ROSS, M. 1982. Massive destruction of scleractinian corals by the muricid gastropod *Drupella*, in Japan and the Philippines. – *The Nautilus* 96(2): 69-82.
- MURRAY, F.V. 1963. Some observations on the egg capsules and embryos of *Torvamurex territus* (REEVE, 1845). – *Journal of the Malacological Society of Australia* 7: 21-25.
- MYERS, B. & D'ATTILIO, A. 1981. The morphology and distribution of *Ocenebra grippi* (Muricidae: Ocenebrinae). – *The Nautilus* 95(3): 124-127.
- NAIRN, A.E.M.; RICOU, L.-E.; VRIELYNCK, B. & DERCOURT, J. 1996. The Tethys Ocean. – *The Ocean Basins and Margins* 8: 530 pp.
- NATARAJAN, A.V. 1957. Studies on the egg masses and larval development of some prosobranchs from the Gulf of Mannar and the Palk Bay. – *Proc. Ind. Acad. Sci.* 46B: 170-228.
- NESBITT, E.C. & PITT, W. 1986. *Nassarius* (Gastropoda: Neogastropoda) from the Galápagos Islands. – *The Veliger* 28(3): 294-301.
- NEVESSKAYA, L.A. & SOLOVYOV, A.N. 1981. Development and change of molluscs at the Mesozoic-Cenozoic boundary. – *New Zealand Geological Survey Report PAL 117*: 1-185.
- NEWELL, P.F. & BROWN, A.C. 1977. The fine structure of the osphradium of *Bulla digitalis* Meuschen (Gastropoda, Prosobranchia) – *Malacologia* 16(1): 197-205.
- NÜSKE, H. 1973. Cytologische Untersuchungen an der Säuredrüse der Meeresschnecke *Cassidaria echinophora*. – *Cytobiologie*, 7(2): 164-180.
- NÜTZEL, A. 1998. Über die Stammesgeschichte der Ptenoglossa (Gastropoda). – *Berliner geowiss. Abh. E* 26: 1-229.
- NYBAKKEN, J. 1979. Population characteristics and food resource utilization of *Conus* in the Sea of Cortez and West Mexico. – *Journal of Molluscan Studies* 45: 82-97.
- NYBAKKEN, J. 1990. Ontogenetic change in the *Conus radula*, its form, distribution among the radula types, and significance in systematics and ecology. – *Malacologia* 32(1): 35-54.
- OFFICER, C.B. & DRAKE, C.L. 1985. Terminal Cretaceous environmental events. – *Science* 227(4691): 1161-1167.
- OHDRNER, N. 1913. Northern and Arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. VI. Prosobranchia. 2 Semiprobo-scidifera. – *Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar* 50(5): 1-89.
- OHDRNER, N.H. 1914. Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien. – *Zool. Anz.* 44: 156-170.
- OLIVER, P.G. 1982. A new species of cancellariid gastropod from Antarctica with a description of the radula. – *British Antarctic Survey Bulletin* 57: 15-20.
- OLIVERA, A.M.; ZINSMEISTER, W.J. & PARMA, S.G. 1994. *Peonza*: new gastropod genus from the middle Tertiary of Patagonia and Chile. – *J. Paleont.* 68(2): 279-286.
- OLSSON, A.A. 1930. Contributions to the Tertiary paleontology of northern Peru: Part 3, Eocene Mollusca. – *Bulletins of American Paleontology* 17(62): 97-264.
- OLSSON, A.A. 1931. Contributions to the Paleontology of northern Peru: Part 4, the Peruvian Oligocene. – *Bull. Amer. Paleont.* 63: 97-218.
- OLSSON, A.A. 1956. Studies on the genus *Olivella*. – *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia* 108: 155-225.

- OLSSON, A.A. 1970. The cancellariid radula and its interpretation. – *Palaeontographica Americana* 7(43): 19-27.
- OLSSON, A.A. & CROVO, L.E. 1968. Observations on aquarium specimens of *Oliva sayana* Ravenel. – *The Veliger* 11(1): 31-32.
- ORBIGNY, A. D' 1850-1860. Paléontologie française, terrains jurassique. II. Gastéropodes. – Paris (Masson): 621 S.
- ORR, V. 1962. The drilling habit of *Capulus danieli* (Crosse) (Mollusca: Gastropoda). – *The Veliger* 5(2): 63-67.
- ÖRSTED, A.S. 1850. Foreløbig Underretning om Dyret af en Art af Slægten. *Pyrula Lamk.* 1801. (Ficula Swains. 1835.). – Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening: 9-14.
- OSTERGAARD, J.M. 1950. Spawning and development of some Hawaiian marine gastropods. – *Pacific Science* 4(2): 75-115.
- O'SULLIVAN, J.B.; MCCONNAUGHEY, R.R. & HUBER, M.E. 1987. A blood-sucking snail: the Cooper's nutmeg, *Cancellaria cooperi* Gabb, parasitizes the California electric ray *Torpedo californica* Ayres. – *Biological Bulletin* 172: 362-366.
- OSWALD, A. 1893. Der Rüsselapparat der Prosobranchier. – *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften* 28: 119-162.
- OZAWA, T.; TANAKA, T. & TOMIDA, S. 1998. Pliocene to Early Pleistocene warm water molluscan fauna from the Kakegawa group, central Japan. – Nagoya University Furukawa Museum Special Report No. 7: 1-205.
- PAGE, S. 1902. On the anatomy and relationships of *Voluta musica* Linn.; with notes upon certain other supposed members of the Volutidae. – *Proc. Malacol. Soc. London* 5: 21-31.
- PAINE, R.T. 1962. Ecological diversification in the genus *Busycon*. – *Evolution* 16: 515-523.
- PAINE, R.T. 1963. Feeding rate of a predaceous gastropod, *Pleuroploca gigantea*. – *Ecology* 44(2): 402-403.
- PALMER, A.R.; GAYRON, S.D. & WOODRUFF, D.S. 1990. Reproductive, morphological, and genetic evidence for two cryptic species of northeastern Pacific *Nucella*. – *The Veliger* 33(4): 325-338.
- PALMER, K.V.W. & BRANN, D.C. 1966. Catalogue of the Paleocene and Eocene Mollusca of the southern and eastern United States. Part II. Gastropoda. – *Bull. Amer. Paleontology* 48(218): 471-1057.
- PANIKKAR, N.K. & TAMPPI, P.R.S. 1949. The egg mass of a doliid gastropod mollusc from Krusadai Island. – *Journal of the Bombay Natural History Society* 48(3): 608-610, 1 pl.
- PAWLIK, J.R.; O'SULLIVAN, J.B. & HARASEWYCH, M.G. 1988. The egg capsules, embryos, and larvae of *Cancellaria cooperi* (Gastropoda: Cancellariidae). – *The Nautilus* 102(2): 47-53.
- PEARCE, J.B. 1966. On *Loria trevelliiana* (Turton) (Gastropoda: Turridae). – *Ophelia* 3: 81-91.
- PEARCE, J.B. & THORSON, G. 1967. The feeding and reproductive biology of the Red Whelk, *Neptunea antiqua* (L.). (Gastropoda, Prosobranchia). – *Ophelia* 4: 277-314.
- PEILE, A.J. 1922. The radulae of some Mitridae. – *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 15: 93-94.
- PEILE, A.J. 1936. Radula notes.-II. 8. *Mitra Lamarck, 1799.* – *Proc. Malac. Soc. Lond.* 22: 181-186.
- PEILE, A.J. 1937. Radula notes.-III. 17. *Nassa sertum* (Bruguière). – *Proc. Malac. Soc. Lond.* 22: 365-367.
- PEILE, A.J. 1939. Radula notes. 8. – *Proc. Malac. Soc. Lond.* 23: 348-355.
- PELSENEER, P. 1911. Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. – *Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sci.* (2), 3: 1-167.
- PELSENEER, P. 1926. Notes d'embryologie malacologique. Ponte et développement de *Cypraea europaea*, *Triforis perversa* et *Lucina lactea*. – *Bull. Biol.* 1: 88-112.
- PENCHASZADEH, P.E. 1973. Nuevas observaciones sobre la reproducción de *Buccinanops gradatum* (Deshayes, 1844) (Gastropoda, Prosobranchiata, Dorsaninae). – *Physis A* 32(84): 15-18.
- PENCHASZADEH, P.E. 1976. Reproducción de gastropodos prosobranquios del Atlántico sur-occidental. El género *Trophon*. – *Physis A* 35(90): 69-76.
- PENCHASZADEH, P.E. 1982. Reproductive aspects of *Polystira barretti* (Guppy, 1866) (Gastropoda, Turridae) from Golfo Triste, Venezuela. – *The Veliger* 25(2): 160-162.
- PENCHASZADEH, P.E. 1984. Observations on the spawn of three species of *Conus* from the Golfo Triste, Venezuela.
- PENCHASZADEH, P.E. 1985. Direct development in *Crucibulum mareense* Weisbord, 1962 (Gastropoda: Calyptraeidae) from Golfo Triste, Venezuela. – *J. Moll. Stud.* 50(3): 237-238.
- PENCHASZADEH, P.E. & DE MAHIEU, G.G. 1976. Reproducción de gasteropodos prosobranquios del Atlántico suroccidental. Volutidae. – *Physis (A)* 91: 145-153.
- PENCHASZADEH, P.E. & RINCON, A. 1996. Egg capsules and development of *Prunum prunum* (Gmelin, 1791) (Prosobranchia: Marginellidae) from the Venezuelan Caribbean. – *The Veliger* 39(1): 83-86.
- PERRON, F. 1981. Larval biology of six species of the genus *Conus* (Gastropoda: Toxoglossa) in Hawaii, USA. – *Mar. Biol.* 61: 215-220.
- PERRON, F. 1982. Inter- and intraspecific patterns of reproductive effort in four species of cone shells (*Conus* spp.). – *Mar. Biol.* 68: 161-167.
- PERRON, F.E. & KOHN, A.J. 1985. Larval dispersal and geographic distribution in coral reef gastropods of the genus *Conus*. – *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, Vol. 4:* 95-100.
- PETERSON, C.H. & BLACK, R. 1995. Drilling by buccinid gastropods of the genus *Cominella* in Australia. – *The Veliger* 38(1): 37-42.

- PETHÖ, J. 1906. Die Kreide-(Hypersenon-) Fauna der Peterwardeiner (Pétervárader) Gebirges (Fruska Gora). – *Palaeontographica* 52: 57-331.
- PETIT, G. & RISBEC, J. 1929. Sur la ponte de quelques gastéropodes prosobranches. – *Bull. de la Soc. zool. de France* 54: 564-570.
- PETIT, R.E. & HARASEWYCH, M.G. 1986. New Philippine Cancellariidae (Gastropoda: Cancellariacea), with notes on the fine structure and function of the nematoglossan radula. – *The Veliger* 28(4): 436-443.
- PETIT, R.E. & HARASEWYCH, M.G. 1990. Catalogue of the superfamily Cancellarioidea Forbes and Hanley, 1851 (Gastropoda: Prosobranchia). – *The Nautilus*, Supplement 1: 1-69.
- PETIT DE LA SAUSSAYE, S. 1851. Description de coquilles nouvelles. – *Journal de Conchyliologie* 2: 365-368.
- PETUCH, E.J. 1979. Twelve new Indo-Pacific gastropods. – *Nemouria*, Occ. Pap. Delaware Mus. Natur. Hist. 23: 1-21.
- PETUCH, E.J. & HARASEWYCH, M.G. 1980. *Distorsio kurzi*, a new cymatiid gastropod from the central Philippines. – *The Nautilus* 94(1): 6-7.
- PETUCH, E.J. & SARGENT, D.M. 1986. Atlas of the living Olive Shells of the world. – The Coastal Education & Research Foundation, Florida, 253 pp.
- PILKINGTON, M.C. 1974. The eggs and hatching stages of some New Zealand prosobranch molluscs. – *Journal of the Royal Society of New Zealand* 4(4): 411-431.
- PILKINGTON, M.C. 1976. Descriptions of veliger larvae of monotocardian gastropods occurring in Otago plankton hauls. – *J. Moll. Stud.* 42: 337-360.
- PILSBRY, H.A. & OLSSON, A.A. 1954. Systems of the Volutidae. – *Bulletins of American Paleontology* 35(152): 273-307.
- PONDER, W.F. 1968. Anatomical notes on two species of the Colubrariidae (Mollusca, Prosobranchia). – *Trans. Roy. Soc. N.Z., Zool.* 10(24): 217-223.
- PONDER, W.F. 1970. The morphology of *Alcithoe arabica* (Gastropoda: Volutidae). – *Malacological Review* 3: 127-165.
- PONDER, W.F. 1972a. The morphology of some mitriform gastropods with special reference to their alimentary and reproductive systems (Neogastropoda). – *Malacologia* 11(2): 295-342.
- PONDER, W.F. 1972b. Notes on some Australian genera and species of the family Muricidae (Neogastropoda). – *J. Malac. Soc. Aust.* 2(3): 215-248.
- PONDER, W.F. 1972c. Notes on some Australian species and genera of the family Buccinidae (Neogastropoda). – *J. Malac. Soc. Aust.* 2(3): 249-265.
- PONDER, W.F. 1973a. The origin and evolution of the Neogastropoda. – *Malacologia* 12(2): 295-338.
- PONDER, W.F. 1973b. A review of the Australian species of *Penion* Fischer (Neogastropoda: Buccinidae). – *J. Malac. Soc. Aust.* 2(4): 401-428.
- PONDER, W.F. 1984. A new species of Galeodea (Cassidae, Gastropoda) from Queensland, Australia. – *Journal of the Malacological Society of Australia*, 6(1-2): 91-97.
- PONDER, W.F. & LINDBERG, D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 83-265.
- PONDER, W.F. & VOKES, E.H. 1988. Revision of the Indo-West Pacific fossil and Recent species of *Murex* s.s. and *Haustellum* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae), A. – *Records of the Australian Museum*, suppl. 8: 166 pp.
- PONDER, W.F. & WARÉN, A. 1988. Classification of the Caenogastropoda and Heterostropha - a list of the family-group names and higher taxa. – *Malacological Review*, Suppl. 4: 288-326.
- POORMAN, L.H. 1981a. New species of *Fusinus* (Gastropoda: Fascioliariidae) from the tropical eastern Pacific. – *The Veliger* 23(4): 339-344.
- POORMAN, L.H. 1981b. Comments on two misunderstood fusinids (Gastropoda: Fascioliariidae) from the tropical eastern Pacific. – *The Veliger* 23(4): 345-347.
- POORMAN, L.H. 1983. New molluscan species (Gastropoda: Neogastropoda) from the tropical eastern Pacific. – *The Veliger* 26(1): 5-9.
- POPENOE, W.P. & SAUL, L.R. 1987. Evolution and classification of the Late Cretaceous - Early Tertiary gastropod *Perissitys*. – *Contributions in Science* 380: 1-37.
- POPENOE, W.P.; SAUL, L.R. & SUSUKI, T. 1987. Gyrodiform gastropods from the Pacific coast Cretaceous and Paleocene. – *J. Paleont.* 61(1): 70-100.
- POPPE, G.T. & GOTO, Y. 1992. Volutes. – *Mostra Mondiale Malacologia (L'Informatore Piceno)*: 348 pp.
- PORTMAN, A. 1925. Der Einfluß der Nöhreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 3: 526-541.
- PORTMAN, A. 1930. Die Entstehung der Nöhreier bei *Purpura lapillus* durch atypische Befruchtung. – *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie* 12: 167-178.
- PORTMAN, A. 1931. Die atypische Spermatogenese bei *Buccinum undatum* L. und *Purpura lapillus* L. – *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, Bd. 12: 313-326.
- POWELL, A.W.B. 1964. The family Turridae in the Indo-Pacific. Part 1. The subfamily Turrinae. – *Indo-Pacific Mollusca* 1(5): 227-345.
- POWELL, A.W.B. 1966. The molluscan families Speightiidae and Turridae. An evaluation of the valid taxa, both Recent and fossil, with lists of the characteristic species. – *Bull. Auck. Inst. Mus.* 5: 1-184.

- POWELL, A.W.B. 1967. Part 1a. The family Turridae in the Indo-Pacific. The subfamily Turrinae concluded. – *Indo-Pac. Moll.* 1: 409-444.
- POWELL, A.W.B. 1969. The family Turridae in the Indo-Pacific. Part II. The subfamily Turriculinae. – *Indo-Pacific Mollusca* 2(10): 215-415.
- POWELL, A.W.B. 1979. New Zealand Mollusca. Marine, land and freshwater shells. – Auckland (Collins): 500 pp.
- PROTHERO, D.R. 1989. Stepwise extinctions and climatic decline during the Later Eocene and Oligocene. – In: DONOVAN, S.K. (ed.): *Mass extinctions: Processes and evidence*, 217-234 – London (Belhaven Press).
- QUENSTEDT, F.A. 1852. *Handbuch der Petrefaktenkunde*. – Tübingen (Laupp): 792 pp.
- QUENSTEDT, F.A. 1858. *Der Jura*. – Tübingen (Laupp): 842 pp.
- QUENSTEDT, F.A. 1881-1884. *Petrefaktenkunde Deutschlands. Erste Abteilung, Band 7: Gastropoden*. – Leipzig (Fues): 867 pp.
- QUINN, J.F. 1980. A new genus and subspecies of Oocorythidae (Gastropoda: Tonnacea) from the western Atlantic. – *The Nautilus*, 94(4): 149-158.
- QUINN, J.F. 1981. A new genus of Turbinellidae (Gastropoda: Prosobranchia), with the description of a new species from the Caribbean Sea. – *The Nautilus* 95(2): 72-77.
- QUINN, J.F. 1983. A revision of the Seguenziacea Verrill, 1884. I. Summary and evaluation of the superfamily. – *Proceedings of the Biological Society of Washington* 96(4): 725-757.
- QUINN, J.F. 1989. Pleioptygmatidae, a new family of mitriform gastropods (Prosobranchia: Neogastropoda). – *The Nautilus* 103(1): 13-19.
- RADWIN, G.E. & CHAMBERLAIN, J.L. 1973. Patterns of larval development in stenoglossan gastropods. – *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 17(9): 107-118.
- RADWIN, G.E. & D'ATTILIO, A. 1976. *Murex shells of the world*. – Stanford (University Press): 284 pp.
- RADWIN, G.E. & WELLS, H.W. 1968. Comparative radular morphology and feeding habits of muricid gastropods from the Gulf of Mexico. – *Bull. mar. Science* 18: 72-85.
- RAEIHLE, D. 1969. Egg cases of *Nitidella ocellata* Gmelin and an *Anachis*. – *Annual Report for 1969, Amer. Mal. Union*, 25-26.
- RASMUSSEN, L.B. 1956. The marine Upper Miocene of South Jutland and its molluscan fauna. – *Danmarks Geologiske Undersøgelse II Rk. No. 81*: 1-166.
- RAVN, J.P.J. 1907. *Molluskfaunaen i Jyllands Tertiæraflejninger*. – *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter* 3: 215-385.
- RAVN, J.P.J. 1933. Études sur les pélicypodes et gastropodes Daniens du Calcaire de Faxe. – *Mémoires de l'Académie des Sciences et des Lettres de Danemark, Copenhague* 5(2): 1-71.
- RAY, H.C. 1950. Cowries (Mollusca, Gastropoda: Family Cypraeidae). – *Journal Bombay Natural Hist. Society* 49: 663-669.
- REHDER, H.A. 1967. A new genus and two new species in the families Volutidae and Turbinellidae (Mollusca: Gastropoda) from the western Pacific. – *Pacific Science* 21(2): 182-187.
- REHDER, H.A. 1973. The family Harpidae of the world. – *Indo-Pacific Mollusca* 3(16): 207-274.
- REID, R.G.B. & FRIESEN, J.A. 1980. The digestive system of the moon snail *Polinices lewisii* (Gould, 1847) with emphasis on the role of the oesophageal gland. – *The Veliger* 23(1): 25-34.
- RENDALL, R. 1936. *Simnia patula* (Pennant) in Orkney. – *Journal of Conchology* 20: 283-285.
- RENNIE, J.V.L. 1929. Cretaceous fossils from Angola (Lamellibranchia and Gastropoda). – *Annals of the South African Museum* 28: 1-54.
- RENNIE, J.V.L. 1930. New Lamellibranchia and Gastropoda from the Upper Cretaceous of Pondoland (with an appendix on some species from the Cretaceous of Zululand). – *Annals of the South African Museum* 29: 159-260.
- REYNELL, A. 1905. Some account of the anatomy of *Cassidaria rugosa* (Linn.). – *Proc. Malac. Soc. Lond.* 6(5): 292-299.
- REYNELL, A. 1906. *Cassidaria rugosa*. – *Proc. Malac. Soc. Lond.* 7: 67.
- RICHTER, G. 1961. Gebrauch und Abnutzung der Radula bei der Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata*. – *Natur und Volk* 91(5): 181-187.
- RICHTER, G. 1973a. Zur Stammesgeschichte pelagischer Gastropoden. – *Natur u. Museum* 103(8): 265-275.
- RICHTER, G. 1973b. Field and laboratory observations on the diurnal vertical migration of marine gastropod larvae. – *Netherlands Journal of Sea Research* 7: 126-134.
- RICHTER, G. 1984. Die Gehäuseentwicklung bei den Larven der Cymatiden (Prosobranchia: Tonnacea). – *Archiv für Molluskenskunde* 115(1/3): 125-141.
- RICHTER, G. 1987. Celluloseverdauung bei Gastropodenlarven aus dem tropischen Atlantik. – *Natur und Museum* 117(5): 150-159.
- RICHTER, G. & THORSON, G. 1975. Pelagische Prosobranchier-Larven des Golfes von Neapel. – *Ophelia* 13: 109-163.
- RIEDEL, F. 1992. A re-evaluation of the ontogeny of *Cabestana spengleri* (Perry, 1811) (Gastropoda: Tonnoidea: Ranellidae). – *The Veliger* 35(2): 117-121.
- RIEDEL, F. 1994. Recognition of the superfamily Ficoidea Meek, 1864 and definition of the Thalassocynidae fam. nov. (Gastropoda). – *Zool. Jb. Syst.* 121(4): 457-474.
- RIEDEL, F. 1995. An outline of cassoidean phylogeny (Mollusca, Gastropoda). – *Contr. Tert. Quatern. Geol.* 32(4): 97-132.
- RIEDEL, F. 1996. Comments on "A new twist on the Garstang torsion hypothesis" by L.W. Buss. – *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie, Monatshefte* 1996(2): 114-127.

- RIEDEL, L. 1932. Die Oberkreide vom Mungofluß in Kamerun und ihre Fauna. – Beiträge zur geologischen Erforschung der deutschen Schutzgebiete Heft 16: 1-154.
- RIEDL, R. 1983. Fauna und Flora des Mittelmeeres. – Hamburg (Paul Parey), 836 pp.
- RIESE, K. 1931. Phylogenetische Beobachtungen über das Nervensystem von *Cypraea moneta* auf Grund seiner Morphologie und Histologie. – Jena Zschr. Naturw. 69: 361-486.
- RIOS, E. 1975. Brazilian marine mollusks iconography. – Fundacao Universidade Rio Grande: 331 pp.
- RIOS, E. 1985. Seashells of Brazil. – Rio Grande: 328 pp.
- RISBEC, J. 1931. Notes sur la reproduction de quelques prosobranches néo-calédoniens. – Ann. Inst. Océanographique 10(2): 23-33.
- RISBEC, J. 1932. Notes sur la ponte et le développement de mollusques gastéropodes de Nouvelle-Calédonie. – Bull. Soc. Zool. France 57: 358-374.
- RISBEC, J. 1936. Biologie et ponte de mollusques gastéropodes Néo-Calédoniens. – Bull. Soc. Zool. France 60: 387-417.
- RISBEC, J. 1937. Les irrégularités et les anomalies du développement embryonnaire chez *Murex erinaceus* L. et chez *Purpura lapillus* L. – Bull. Lab. marit. Dinard 17: 25-38.
- RISBEC, J. 1942. Recherches anatomiques sur les Prosobranches de Nouvelle-Calédonie, 3. – Ann. Sci. Nat. Zool. (11)4: 57-64.
- RISBEC, J. 1954. Sur l'anatomie des Columbelles (Gastéropodes Prosobranches). – Bull. Soc. Zool. France 79(2-3): 127-134.
- RISBEC, J. 1955. Considérations sur l'anatomie comparée et la classification des gastéropodes prosobranches. – Journal de Conchyliologie 95: 45-82.
- ROBERTSON, R. 1959. Observations on the spawn and veligers of Conchs (*Strombus*) in the Bahamas. – Proc. Malac. Soc. Lond. 33(4): 164-170.
- ROBERTSON, R. 1971. Scanning electron microscopy of planktonic larval marine gastropod shells. – The Veliger 14(1): 1-12.
- ROBERTSON, R. 1980. *Epitonium millecostatum* and *Coralliophila clathrata*: Two prosobranch gastropods symbiotic with Indo-Pacific *Palythoa* (Coelenterata: Zoanthidae). – Pacific Science 34(1): 1-17.
- RÖCKEL, D.; KORN, W. & KOHN, A.J. 1995. Manual of the living Conidae. – Wiesbaden (Verlag Christa Hemmen), 517 pp.
- RÖGL, F. & STEININGER, F.F. 1983. Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. – Ann. Naturhist. Mus. Wien 85/A: 135-163.
- ROKOP, E.J. 1972. Notes on abyssal gastropods of the Eastern Pacific, with descriptions of three new species. – The Veliger 15(1): 15-17.
- ROLÁN, E. 1985. Aportaciones al conocimiento de los *Conus* de Cabo Verde por las observaciones realizados en acuario. – Thalassas 3: 37-56.
- ROMAN, F. & MAZERAN, P. 1920 [1913]. Monographie paléontologique de la faune du Turonien du Bassin d'Uchaux et de ses dépendances. – Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon 12: 1-133.
- ROSENBERG, G. & PETIT, R.E. 1987. Ryckholt's *Mélanges Paléontologiques*, 1851-1862, with a new name for *Tudicula* H. & A. Adams, non Ryckholt. – Proc. of the Academy of Nat. Sci. Philadelphia 139: 53-64.
- ROTH, B. & COAN, E. 1971. Marginellidae (Mollusca: Neogastropoda) from the Galápagos Islands and Cocos Island. – Proceedings of the California Academy of Science, ser. 4, 37(23): 575-584.
- RUDMAN, W.B. 1969. Observations on *Pervicacia tristis* (Deshayes, 1859) and a comparison with other toxoglossan gastropods. – The Veliger 12: 53-64.
- SABELLI, B. & TOMMASINI, S. 1982a. Osservazioni sul genere *Muricopsis* nel Mediterraneo. – Boll. Malacologico 18(1-4): 71-80.
- SABELLI, B. & TOMMASINI, S. 1982b. Osservazioni sulla radula e sulla protoconca di *Bolinus brandaris* (L., 1758) e *Phyllonotus trunculus* (L., 1758). – Boll. Malacologico 18(9-12): 291-300.
- SAITOU, N. & NEI, M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. – Mol. Biol. Evol. 4: 406-425.
- SAKURAI, K. 1957. On a new species of Xancidae, *Ceratoxancus elongatus* (Gastropoda). – Venus 19: 161-163.
- SALVAT, B. 1970. Études quantitatives (comptages et biomasses) sur les mollusques récifaux de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu-Polynésie). – Cah. Pacif. 14: 1-58.
- SARS, M. 1859. Bidrag til en Skildring af den arctiske Molluskfauna ved Norges nordlige Kyst. – Forhandlinger i Videnskabselskabet i Kristiania (1858): 34-87.
- SAUL, L.R. 1988a. Latest Cretaceous and Early Tertiary Tudicidae and Melongenidae (Gastropoda) from the Pacific slope of North America. – J. Paleont. 62(6): 880-889.
- SAUL, L.R. 1988b. New Late Cretaceous and Early Tertiary Perissityidae (Gastropoda) from the Pacific slope of North America. – Contributions in Science 400: 1-25.
- SAUL, L.R. 1996. Three new Turonian muricacean gastropods from the Santa Ana Mountains, southern California. – The Veliger 39(2): 125-135.
- SCHELTEMA, A.H. 1968. Redescriptions of *Anachis avara* (Say) and *Anachis translirata* (Ravenel) with notes on some related species (Prosobranchia, Columbelloidea). – Breviora 304: 1-19.

- SHELTEMA, R.S. 1966. Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. – *Deep-Sea Research* 13: 83-95.
- SHELTEMA, R.S. 1971. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. – Fourth European Marine Biology Symposium, ed. D.J. Crisp, 7-28.
- SHELTEMA, R.S. 1972. Eastward and westward across the tropical Atlantic Ocean of larvae belonging to the genus *Bursa* (Prosobranchia, Mesogastropoda, Bursidae). – *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 57(6): 863-873.
- SHELTEMA, R.S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: An eclectic overview and summary of problems. – *Bull. Mar. Sci.* 39(2): 290-322.
- SHELTEMA, R.S. & SHELTEMA, A.H. 1965. Pelagic larvae of New England intertidal gastropods. – *Hydrobiologia* 25: 321-329.
- SCHERPMAN, M.M. 1909. The Prosobranchia of the Siboga Expedition. Part II. Taenioglossa and Ptenoglossa. – *Siboga Expeditie* 49b: 107-231.
- SCHILDER, F.A. 1927. Revision der Cypraeacea (Moll. Gastr.). – *Archiv Naturgeschichte* 91A (10): 1-171.
- SCHILDER, F.A. 1930. The Gisortidae of the world. – *Proc. Malac. Soc. London* 19: 118-137.
- SCHILDER, F.A. 1934. Revision of the Tertiary Cypraeacea of Australia and Tasmania. – *Proc. Malac. Soc. London* 21: 325-355.
- SCHILDER, F.A. 1936. Anatomical characters of the Cypraeacea which confirm the conchological classification. – *Proc. Malac. Soc. London* 22: 75-112.
- SCHILDER, F.A. 1939. Die Genera der Cypraeacea. – *Archiv für Molluskenkunde* 71(5/6): 165-201.
- SCHILDER, F.A. & SCHILDER, M. 1961. Zur Kenntnis der Cypraeidae. 3. Länge und Reihenzahl der Radula. – *Arch. Moll.* 90(1/3): 33-42.
- SCHILDER, F.A. & SCHILDER, M. 1963. Statistical studies on cowrie radulae. – *The Veliger* 5(3): 106-111.
- SCHILDER, F.A. & SCHILDER, M. 1966. Dimorphism and monstrosities in cowrie radulae. – *The Veliger* 8(4): 215-221.
- SCHILDER, M. & SCHILDER, F.A. 1971. A catalogue and bibliography of Triviacea and Cypraeacea. – *Memoirs Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 2<sup>nd</sup> Ser. 85: 1-246.
- SCHLANGER, S.O.; JENKYN, H.C. & PREMOLI-SILVA, I. 1981. Volcanism and vertical tectonics in the Pacific basin related to global Cretaceous transgressions. – *Earth and Planetary Science Letters* 52: 435-449.
- SCHÖNLEIN, K. 1898. Über Säuresecretion bei Schnecken. – *Zeitschrift der Biologie* 36: 523-548.
- SCHREMP, L. & RICHMOND, R. 1983. The cancellariid radula. – *The Western Society of Malacologists Annual Report* 15: 16-17.
- SCHRÖDER, M. 1995. Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen. – *Palaeontographica A* 238:1-95.
- SCHULTZ, M.C. 1983. A correlated light and electron microscopic study of the structure and secretory activity of the accessory salivary glands of the marine gastropods, *Conus flavidus* and *C. vexillum* (Neogastropoda, Conacea). – *Journal of Morphology* 176: 89-111.
- SCOTESE, C.R.; GAHAGAN, L.M. & LARSEN, R.L. 1988. Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. – *Tectonophysics* 155: 27-48.
- SHARMAN, M. 1956. Note on *Capulus ungaricus* (L.). – *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 35: 445-450.
- SHAW, H.O.N. 1909. Notes on the genera *Cypraea* and *Trivia*. – *Proc. Malac. Soc. London* 8: 288-313.
- SHERIDAN, R. & VAN MOL, J.-J. & BOUILLON, J. 1973. Étude morphologique du tube digestif de quelques Turridae (Mollusca - Gastropoda - Prosobranchia - Toxoglossa) de la région de Roscoff. – *Cahiers de Biologie Marine* 14: 159-188.
- SHIMEK, R.L. 1975. The morphology of the buccal apparatus of *Oenopota levidensis* (Gastropoda: Turridae). – *Z. Morph. Tiere* 80: 59-96.
- SHIMEK, R.L. 1977. Resource utilization and natural history of some Northeastern Pacific Turridae. – Ph.D. Dissertation, Dept. of Zoology, University of Washington, Seattle.
- SHIMEK, R.L. 1983a. Biology of the northeastern Pacific Turridae. I. *Ophiodermella*. – *Malacologia* 23(2): 281-312.
- SHIMEK, R.L. 1983b. The biology of the northeastern Pacific Turridae. II. *Oenopota*. – *J. Moll. Stud.* : 146-163.
- SHIMEK, R.L. 1983c. The biology of the northeastern Pacific Turridae. III. The habitat and diet of *Kurtziella plumbea* (Hinds, 1943). – *The Veliger* 26(1): 10-17.
- SHIMEK, R.L. 1984a. The biology of the northeastern Pacific Turridae. IV. Shell morphology and sexual dimorphism in *Aforia circinata* (Dall, 1873). – *The Veliger* 26(4): 258-263.
- SHIMEK, R.L. 1984b. The diet of Alaskan *Neptunaea*. – *The Veliger* 26(4): 274-281.
- SHIMEK, R.L. & KOHN, A.J. 1981. Functional morphology and evolution of the toxoglossan radula. – *Malacologia* 20: 423-438.
- SHUTO, T. 1983. New turrid taxa from the Australian waters. – *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, Ser. D, Geol. 25(1): 1-26.
- SIGNOR, P.W., III 1985. The role of shell geometry as a deterrent to predation in terebrid gastropods. – *The Veliger* 28(2): 179-185.
- SIMONE, L.R.L. DE. 1995. Anatomical study on *Tonna galea* (Linné, 1758) and *Tonna maculosa* (Dillwyn, 1817) (Mesogastropoda, Tonnoidea, Tonnidae) from Brazilian region. – *Malacologia* 37(1): 23-32.
- SIMROTH, H. 1895. Die Gastropoden der Plankton-Expedition. – *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung* 2: 1-206.

- SIMROTH, H. 1896-1907. Gastropoda prosobranchia. – *In*: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, 3: Mollusca, 1056 pp.
- SITNIKOVA, T. & STAROBOGATOV, Y.I. 1982. Content and systematic status of the group Architaenioglossa (Gastropoda, Pectinibranchia). – *Zoologicheskii Zhurnal* 61: 831-842 (in russisch).
- SMITH, B. 1906. Phylogeny of the races of *Volutilithes petrosus*. – *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 1906: 52-77.
- SMITH, B. 1907. A contribution to the morphology of *Pyrula*. – *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 59: 208-219.
- SMITH, B.J.; BLACK, J.H. & SHEPHERD, S.A. 1989. Molluscan egg masses. – *In*: SHEPHERD, S.A. & THOMAS, I.M. (eds.): *Marine invertebrates of Southern Australia*, part 2: 841-891.
- SMITH, B.S. 1980. The estuarine mud snail, *Nassarius obsoletus*: Abnormalities in the reproductive system. – *J. Moll. Stud.* 46: 247-256.
- SMITH, E.H. 1968. [1967]. The proboscis and oesophagus of some British turrids. – *Trans. Roy. Soc. Edin.* 67(1): 1-22.
- SOEMODIHARDJO, S. 1972. Further notes on the radula of Cypraeidae (Gastropoda) from Indonesian waters. – *Treubia* 28(1): 21-30.
- SOHL, N.F. 1960. Archaeogastropoda, Mesogastropoda, and stratigraphy of the Ripley, Owl Creek, and Prairie Bluff Formations. – *U.S. Geological Survey Professional Paper* 331-A: 1-151, 18 pls.
- SOHL, N.F. 1964a. Neogastropoda, Opisthobranchia and Basommatophora from the Ripley, Owl Creek, and Prairie Bluff Formations. – *U.S. Geological Survey Professional Paper* 331-B: 153-344, 34 pls.
- SOHL, N.F. 1964b. Gastropods from the Coffee Sand (Upper Cretaceous) of Mississippi. – *U.S. Geological Survey Professional Paper* 331-C: 345-394, 5 pls.
- SOLIMAN, G.N. 1969. Ecological aspects of some coral-boring gastropods and bivalves of the north-western Red Sea. – *American Zoologist* 9: 887-894.
- SOLIMAN, G.N. 1987. A scheme for classifying gastropod egg masses with special reference to those from the northwestern Red Sea. – *Journal of Molluscan Studies* 53: 1-12.
- SOLIMAN, G.N. 1991. A comparative review of the spawning, development and metamorphosis of prosobranch and opisthobranch gastropods with special reference to those from the northwestern Red Sea. – *Malacologia* 32(2): 257-271.
- SÖLLER, R. & RIEDEL, F. 1999. The evolution of higher caenogastropods: a molecular test (eingereicht).
- SORGENFREI, T. 1958a. Molluscan assemblages from the marine Middle Miocene of South Jutland and their environments. Vol. I. – *Danmarks Geologiske Undersøgelse* 2. Ser. 79: 1-335.
- SORGENFREI, T. 1958b. Molluscan assemblages from the marine Middle Miocene of South Jutland and their environments. Vol. II. – *Danmarks Geologiske Undersøgelse* 2. Ser. 79: 356-503.
- SPEYER, O. 1862. Die Conchylien der Casseler Tertiär-Bildungen. I. *Conus*, *Ancillaria*, *Cypraea*, *Erato*, *Ringicula*, *Voluta*, *Mitra*, *Terebra*, *Buccinum*, *Oniscia*, *Cassis*. – *Palaeontographica* 9: 91-141.
- SPEYER, O. 1863. Die Conchylien der Casseler Tertiär-Bildungen. II. *Cassis*, *Cassidaria*, *Aporrhais*, *Tritonium*, *Murex*, *Tiphys*, *Pyrula*, *Fusus*. – *Palaeontographica* 9: 153-198.
- SPEYER, O. 1866. Die ober-oligocänen Tertiärgelände und deren Fauna im Fürstenthum Lippe-Detmold. – *Palaeontographica* 16: 1-52.
- SPEYER, O. 1867. Die Conchylien der Casseler Tertiär-Bildungen. III. *Cancellaria*, *Pleurotoma*, *Borsonia* und *Cerithium*. – *Palaeontographica* 16: 175-218.
- SPRINGSTEEN, F.J. & LEOBRERA, F.M. 1986. Shells of the Philippines. – *Manila, Carfel Seashell Museum (Kyodo Printing Co.)*, 377 pp.
- SQUIRES, R.L. & ADVOCATE, D.M. 1986. New early Eocene mollusks from the Orocopia Mountains, southern California. – *J. Paleont.* 60(4): 851-864.
- SQUIRES, R.L.; GOEDERT, J.L.; BENHAM, S.R. & GROVES, L.T. 1996. Protoconch of the rare ovulid gastropod *Cypraeogemmula warnerae* Effinger, 1938, from the Eocene of western Washington. – *The Veliger* 39(2): 136-141.
- STEPHENSON, L.W. 1952. Larger invertebrate fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas. – *U.S. Geological Survey Professional Paper* 242: 1-226, 52 pls.
- STEYN, D.G. & LUSSI, M. 1998. Marine shells of South Africa. – *Hartbeespoort (Ekogilde Publishers)*: 264 pp.
- STÖCKMANN-BOSBACH, R. 1988. Early stages of the encapsulated development of *Nucella lapillus* (Linnaeus) (Gastropoda, Muricidae). – *J. Moll. Stud.* 54: 181-196.
- STOLICZKA, F. 1867. The Gastropoda of the Cretaceous Rocks of southern India. – *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica* V. 1-4: 1-203.
- STRAUSZ, L. 1966. Die Miozän-mediterranen Gastropoden Ungarns. – *Budapest (Akadémiai Kiadó)*: 693 pp.
- STREBEL, H. 1908. Die Gastropoden. – *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903. Band 6, Lieferung 1*: 1-111.
- STUARDO, J. & VILLARROEL, M. 1975. On some living and fossil volutes referred to *Miomelon* Dall, 1907 and *Proscaphella* von Ihering, 1907. – *The Veliger* 17(2): 139-155.
- STUPAKOFF, I. 1986. Observations on the feeding behavior of the gastropod *Pleuroploca princeps* (Fascioliidae) in the Galapagos Islands. – *The Nautilus* 100 (3): 92-95.

- SUMMERHAYES, C.P. & THORPE, S.A. 1996. Oceanography. An illustrated guide. – Southampton (Manson Publishing): 352 pp.
- ŠVAGROVSKÝ, J. 1982. Gastropoda, Prosobranchia Teil II: Neogastropoda des oberen Badenien von Borský Mikuláš (NO-Teil des Wiener Beckens) und ihre stratigraphische Bedeutung. – *Geologica Carpathica* 33(4): 383-461.
- SYSOEV, A.V. & KANTOR, Y.I. 1987. Deep-sea gastropods of the genus *Aforia* (Turridae) of the Pacific: Species composition, systematics, and functional morphology of the digestive system. – *The Veliger* 30(2): 105-126.
- SZÁBO, J. 1983. Lower and Middle Jurassic gastropods from the Bakony Mountains (Hungary). Part V. Supplement to Archaeogastropoda, Caenogastropoda. – *Ann. hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* 75: 27-46.
- TAKI, I. 1972. On a new species of *Lamellaria* (*L. utinomii*, n. sp.) from Shirahama, Wakayama Prefecture, Japan (Moll., Gastropoda). – *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 21(1): 1-12.
- TALMADGE, R. 1972. "Pinky." – *Of Sea and Shore* 3(4): 189-200.
- TAMURA, K. & NEI, M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. – *Mol. Biol. Evol.* 10: 512-526.
- TAN, K.S. & SIGURDSSON, J.B. 1996. New species of *Thais* (Neogastropoda, Muricidae) from Singapore, with a re-description of *Thais javanica* (Philippi, 1848). – *J. Moll. Stud.* 62: 517-535.
- TANAKA, Y. 1980. Spawning and development of the cowry, *Cypraea (Ponda) vitellus* Linnaeus. – *Venus* 39(2): 117-122.
- TAYLOR, D.W. & SOHL, N.F. 1962. An outline of gastropod classification. – *Malacologia* 1(1): 7-32.
- TAYLOR, J.B. 1975. Planktonic prosobranch veligers of Kanehoe Bay. – Doctoral Thesis, University of Hawaii, Honolulu.
- TAYLOR, J.D. 1978. Habitats and diet of predatory gastropods at Addu Atoll, Maldives. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 31: 83-103.
- TAYLOR, J.D. 1980. Diets of sublittoral predatory gastropods of Hong Kong. – *In*: MORTON, B.S. & TSENG, C.K. (eds.): *The marine flora and fauna of Hong Kong and southern China*, 907-920. – Hong Kong (University Press).
- TAYLOR, J.D. 1984a. A partial food web involving predatory gastropods on a Pacific fringing reef. – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74: 273-290.
- TAYLOR, J.D. 1984b. The diet of Indo-Pacific *Vasum* (Gastropoda: Vasidae). – *Journal of Conchology* 31(6): 375-382.
- TAYLOR, J.D. 1986. Diets of sand-living predatory gastropods at Piti Bay, Guam. – *Asian Marine Biology* 3: 47-58.
- TAYLOR, J.D. 1990. The anatomy of the foregut and relationships in the Terebridae. – *Malacologia* 32(1): 19-34.
- TAYLOR, J.D. & MILLER, J.A. 1989. The morphology of the osphradium in relation to feeding habits in meso- and neogastropods. – *J. Moll. Stud.* 55: 227-237.
- TAYLOR, J.D. & MORRIS, N.J. 1988. Relationships of Neogastropoda. – *Malacological Review, Supplement 4*: 167-179.
- TAYLOR, J.D. & REID, D. 1984. The abundance and trophic classification of molluscs upon coral reefs in the Sudanese Red Sea. – *J. Nat. Hist.* 18: 175-209.
- TAYLOR, J.D.; CLEEVELY, R.J. & MORRIS, N.J. 1983. Predatory gastropods and their activities in the Blackdown Greensand (Albian) of England. – *Palaeontology* 26: 521-553.
- TAYLOR, J.D.; KANTOR, Y.I. & SYSOEV, A.V. 1993. Foregut anatomy, feeding mechanisms, relationship and classification of the Conoidea (= Toxoglossa) (Gastropoda). – *Bulletin of the Natural History Museum London (Zoology)* 59(2): 125-170.
- TAYLOR, J.D.; MORRIS, N. & TAYLOR, C. 1980. Food specialization and the evolution of predatory Prosobranch Gastropods. – *Palaeontology* 23: 375-409.
- TEMBROCK, M.L. 1963. Muriciden aus dem Mittel- und Oberoligozän und den Vierlandschichten des Nordseebeckens. – *Paläont. Abh.* 1(4): 299-351.
- TERLAU, H. 1996. Wie Schnecken Fische fangen. – *Forschung* 4/96: 14-16.
- THIELE, J. 1929. *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Erster Band. Erster Teil.* – Gustav Fischer Verlag, Jena, 376 pp.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. 1967. Description de quelques véligères planctoniques de Gastéropodes. – *Vie et Milieu* 18(2A): 303-315.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. 1969. Caractéristiques morphologiques des véligères planctoniques de Gastéropodes de la région de Banyuls-sur-Mer. – *Vie et Milieu (B)* 20: 333-366.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. 1972. Microstructures de coquilles larvaires de prosobranches au microscope électronique à Balayage. – *Arch. Zool. exp. gén.* 113: 553-546.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. 1973. Heteropoda. – *Oceanog. Mar. Biol. Ann. Rev.* 11: 237-261.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. 1974. Anatomie interne de véligères planctoniques de Prosobranches Mésogastropodes au stade proche de la métamorphose. – *Thalassia Jugoslavia* 10(1/2): 379-399.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. 1980. Identification of some planktonic prosobranch larvae present off Beaufort, North Carolina. – *Veliger* 23(1): 1-9.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. & BABIO, C.R. 1975. Etude des protoconques de quelques Prosobranches de la région de Roscoff. – *Cahiers de Biologie Marine* 16: 135-148.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C. & SCHELTEMA, R.S. 1982. Planktonic larvae of New England gastropods. V. *Bittium alternatum*, *Triphora nigrocincta*, *Cerithiopsis emersoni*, *Lunatia heros* and *Crepidula plana*. – *Malacologia* 23(1): 37-46.

- THOMPSON, T.E. 1960. Defensive acid-secretion in marine slugs and snails. - *The new scientist* 8: 414-416.
- THOMPSON, T.E. 1961. Acid-secretion in British cowries. - *Proc. Malac. Soc. Lond.* 34: 210-211.
- THOMPSON, T.E. 1973. Protective resemblances in British *Lamellaria*. - *Journal of Conchology* 28: 75-78.
- THORSON, G. 1935. Studies on the egg-capsules and development of arctic marine prosobranchs. - *Meddelelser om Grønland* 100(5): 5-71.
- THORSON, G. 1936. The larval development, growth, and metabolism of arctic marine bottom invertebrates. - *Meddelelser om Grønland* 100(6): 1-155.
- THORSON, G. 1940a. Studies on egg masses and larval development of Gastropoda from the Iranian Gulf. - *Danish scientific investigations in Iran* 2: 159-238.
- THORSON, G. 1940b. Notes on the egg-capsules of some North-Atlantic prosobranchs of the genus *Troschelia*, *Chrysodomus*, *Volutopsis*, *Sipho* and *Trophon*. - *Vidensk. Medd. Dansk. naturhist. Foren.* 104: 251-265.
- THORSON, G. 1942. Lidt om havsneglenes forplantning. - *Dyr i Natur og Museum* 1941: 11-23.
- THORSON, G. 1944. The Zoology of East Greenland: Marine Gastropoda Prosobranchiata. - *Meddelelser om Grønland* 121(13): 1-181.
- THORSON, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. - *Meddelelser fra Kommissionen for danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Serie Plankton* 4(1): 1-518.
- THORSON, G. 1965. A neotenous dwarf-form of *Capulus ungaricus* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) commensalistic on *Turritella communis* Risso. - *Ophelia* 2(1): 175-210.
- TIPPETT, T.L. 1983. A new sinistral turrid from Brazil (Gastropoda: Turridae). - *The Nautilus* 97(4): 135-138.
- TIPPETT, D.L. 1995. Taxonomic notes on the western Atlantic Turridae (Gastropoda: Conoidea). - *The Nautilus* 109(4): 127-138.
- TODD, C.D.; LAVERACK, M.S. & BOXSHALL, G.A. 1996. *Coastal Marine Zooplankton*. - Cambridge University Press, 106 pp.
- TRAUB, F. 1979. Weitere Paleozän-Gastropoden aus den Helvetikum des Haunsberges nördlich von Salzburg. - *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.* 19: 93-123.
- TRÖNDLE, J. & HOUART, R. 1992. Les Muricidae de Polynésie Française. - *Apex* 7(3-4): 67-149.
- TROSCHEL, F.H. 1854. Über den Speichel von *Dolium galea* Lam. - *Journal der praktischen Chemie* 63: 170-179.
- TROSCHEL, F.H. 1856-1863. *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification*. Erster Band. - Berlin (Nicolaische Verlagsbuchhandlung): 252 pp.
- TROSCHEL, F.H. 1865. *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification*. 2(1). - Berlin (Nicolaische Verlagsbuchhandlung): 48 pp.
- TRUEMAN, E.R. 1968. The mechanism of burrowing of some naticid gastropods in comparison with that of other molluscs. - *J. Exp. Biol.* 48: 663-678.
- TUCKER, J.K. & MCLEAN, J.H. 1993. The rediscovery, morphology, and identity of *Conus emersoni* Hanna, 1963. - *The Nautilus* 107(1): 29-32.
- TURNER, R.D. 1948. The family Tonnidæ in the western Atlantic. - *Johnsonia*, 2(2): 165-192.
- TURNER, S.J. 1992. The egg capsules and early life history of the corallivorous gastropod *Drupella cornus* (Röding, 1798). - *The Veliger* 35(1): 16-25.
- VAUGHT, K.C. 1989. A classification of the living Mollusca. - *American Malacologist*, Florida, 189 pp.
- VAYSSIÈRE, A. 1901. Etude Zoologique et anatomique de la *Mitra zonata* Marrayatt. - *J. Conch.* 49(2): 77-95.
- VAYSSIÈRE, A. 1923. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques de la famille des Cypræidés. - *Annales du Musée d'Histoire naturelles de Marseille, Zoologie* 18: 1-120.
- VEATCH, A.C. 1906. Geology and underground water resources of northern Louisiana and southern Arkansas. - *U.S. Geological Survey Professional Paper* 46: 1-422.
- VERA-PELÁEZ, J.L.; MUÑIZ-SOLÍS, R.; LOZANO FRANCISCO, M.C.; MARTINELL, J.; DOMÈNECH, R. & GUERRA-MERCHÁN, A. 1995. Cancellariidae Gray, 1853 del Plioceno de la provincia de Málaga, España. - *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 4: 133-179.
- VERGNEAU-SAUBADE, A.-M. 1968. Quelques especes nouvelles de mollusques de l'Oligocène Aquitain. - *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine* 4: 196-209.
- VERMEIJ, G.J. & PETUCH, E.J. 1986. Differential extinction in tropical American molluscs: Endemism, architecture, and the Panama land bridge. - *Malacologia* 27(1): 29-41.
- VERMEIJ, G.J.; ZIPSER, E. & DUDLEY, E.C. 1980. Predation in time and space: peeling and drilling in terebrid gastropods. - *Paleobiology* 6: 352-364.
- VESTERGAARD, K. 1935. Über den Laich und die Larven von *Scalaria communis* (Lam.), *Nassarius pygmaeus* (Lam.) und *Bela turricola* (Mont.). - *Zool. Anz.* 109: 217-222.
- VINCENT, É. 1930a. Mollusques des Couches à Cyrènes (Paléocène du Limbourg). - *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelles de Belgique* 43: 1-43.
- VINCENT, É. 1930b. Études sur les Mollusques montiens du Poudingue et du Tuffeau de Ciplu. - *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelles de Belgique* 46: 1-115.
- VOKES, E.H. 1978. Muricidae (Mollusca: Gastropoda) from the eastern coast of Africa. - *Annals of the Natal Museum* 23(2): 375-418.

- VOKES, E.H. 1984. The genus *Harpa* (Mollusca: Gastropoda) in the New World. – *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 18(2): 53-60.
- VOKES, E.H. 1990. Cenozoic Muricidae of the western Atlantic region. Part VIII - *Murex* s.s., *Haustellum*, *Chicoreus*, and *Hexaplex*; additions and corrections. – *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 23(1-3): 1-96.
- VOKES, E.H. 1992. Cenozoic Muricidae of the western Atlantic region. Part IX - *Pterynotus*, *Poirieria*, *Aspella*, *Dermomurex*, *Calotrophon*, *Acantholabia*, and *Affiliosa*; additions and corrections. – *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 25(1-3): 1-108.
- VOKES, E.H. 1994. Cenozoic Muricidae of the western Atlantic region. Part X - The subfamily Muricopsinae. – *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 26(2-4): 49-160.
- VOKES, E.H. 1997. Notes on the fauna of the Chipola Formation – XLIII additions to the molluscan fauna since 1947. – *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 30(3): 211-216.
- VREDENBURG, E.W. 1919. Observations on the shells of the family Doliidae. – *Memoirs of the Indian Museum*, 7: 145-190.
- WADE, B. 1926. The fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. – U.S. Geological Survey Professional Paper 137: 1-272.
- WALLS, J.G. 1979. Cone shells. A synopsis of the living Conidae. – Neptune City (T.F.H. Publications).
- WALSH, P.S.; METZGER, D.A. & HIGUCHI, R. 1991. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. – *Bio Techniques* 10: 506-513.
- WARD, P. 1995a. The K/T trial. – *Paleobiology* 21(3): 245-247.
- WARD, P.D. 1995b. After the fall: Lessons and directions from the K/T debate. – *Palaios* 10: 530-538.
- WARÉN, A. 1989. New and little known Mollusca from Iceland. – *Sarsia* 74: 1-28.
- WARÉN, A. 1991. New and little known Mollusca from Iceland and Scandinavia. – *Sarsia* 76: 53-124.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. 1990. Laubierinidae and Pisanianurinae (Ranellidae), two new deep-sea taxa of the Tonnoidea (Gastropoda: Prosobranchia). – *The Veliger* 33(1): 56-102.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. 1991. Systematic position and revision of *Haloceras* Dall, 1889 (Mollusca: Gastropoda: Haloceratidae fam. nov.). – *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (A)* 150: 11-161.
- WARÉN, A.; ARNAUD, P.M. & CANTERA, J.R. 1986. Descriptions of two new gastropods of the Trichotropidae from Kerguelen and Crozet Island (South Indian Ocean). – *The Veliger* 29: 157-165.
- WARMKE, G.L. 1960. Seven Puerto Rico cones: notes and radulae. – *The Nautilus* 73: 116-124.
- WEAVER, C.S. & DU PONT, J.E. 1970. The living volutes, a monograph of the Recent Volutidae of the world. – Delaware Museum of Natural History, 375 pp.
- WEBER, H. 1927. Der Darm von *Dolium galea* L. Eine vergleichend anatomische Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der Tritonium-Arten. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 8: 663-804.
- WELLENS, W. 1991. *Coricella hybyae* sp. n. a new *Lamellaria* species (Gastropoda: Prosobranchia) from the Republic of the Maldives. – *Journal of Conchology* 34(2): 73-80.
- WELLS, F.E. 1989. A revision of Australian *Teramachia*. – *J. Malac. Soc. Aust.* 10: 13-24.
- WELLS, F.E. 1990. Comparative zoogeography of marine mollusks from northern Australia, New Guinea, and Indonesia. – *The Veliger* 33(2): 140-144.
- WELLS, F.E. 1991. A new species of *Splendrillia*, with comments on two other species of the genus (Gastropoda: Turridae). – *J. Malac. Soc. Aust.* 12: 63-67.
- WELLS, F.E. & LALLI, C.M. 1977. Reproduction and brood protection in the Caribbean gastropods *Coralliophila abbreviata* and *C. caribaea*. – *J. Moll. Stud.* 43: 79-87.
- WELLS, F.E.; BRYCE, C.W.; HANSEN, G. & CLARK, J. 1990. Christmas Shells: The marine molluscs of Christmas Island (Indian Ocean). – Christmas Island Natural History Association, 99 pp.
- WELLS, H.W. 1958. Predation of pelecypods and gastropods by *Fasciolaria hunteria* (Perry). – *Bull. mar. Sci. Gulf and Caribbean* 8(2): 152-165.
- WENZ, W. 1938-1944. Gastropoda, 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. In: SCHINDEWOLF, O.H. (ed). *Handbuch der Paläozoologie*, Bd. 6. – Berlin (Gebrüder Bornträger): 1639 pp.
- WERNER, B. 1952. Ausbildungsstufen der Filtrationsmechanismen bei filtrierenden Prosobranchiern. – *Verh. dtsh. zool. Ges., Zool. Anz. Suppl.* 17: 529-546.
- WERNER, B. 1953. Über den Nahrungserwerb der Calyptraeidae (Gastropoda Prosobranchia). – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 4: 260-315.
- WERNER, B. 1955. Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda: Prosobranchia). – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 5(2): 169-217.
- WEST, D.L. 1978. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) I. Male genital system. – *The Veliger* 20(3): 266-273.
- WEST, D.L. 1979. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* - III. (Prosobranchia: Buccinidae). Female genital system. – *The Veliger* 21(4): 432-438.
- WHITE, C.A. 1889. On invertebrate fossils from the Pacific Coast. – United States Geological Survey, Bulletin 51, 102 pp.

- WILCKENS, O. 1910. Die Anneliden, Bivalven und Gastropoden der antarktischen Kreideformation. – Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903, 3(12): 1-132.
- WILLMANN, R. 1985. Die Art in Raum und Zeit. – Berlin (Verlag Paul Parey): 207 pp.
- WILMSEN, M. 1997. Das Oberalb und Cenoman im Nordkantabrischen Becken (Provinz Kantabrien, Nordspanien): Faziesentwicklung, Bio- und Sequenzstratigraphie. – Berliner geowiss. Abh. E 23: 1-167.
- WILSON, B.R. 1969. Use of the propodium as a swimming organ in an ancillid (Gastropoda: Olividae). – The Veliger 11(4): 340-342.
- WILSON, B.R. 1985. Direct development in southern Australian cowries (Gastropoda: Cypraeidae). – Aust. J. mar. Freshw. Res. 36: 267-280.
- WILSON, B.R. 1993. Australian marine shells. Prosobranch gastropods. Part I. – Kallaroo (Odyssey Publishing): 408 pp.
- WILSON, B.R. 1994. Australian marine shells. Prosobranch gastropods. Part II (Neogastropods). – Kallaroo (Odyssey Publishing): 370 pp.
- WILSON, B.R. & GILLET, K. 1971. Australian shells. – Sydney (A.H. & A.W. REED): 168 pp.
- WILSON, B.R. & McCOMB, J.A. 1967. The genus *Cypraea* (Subgenus *Zoila* Jousseaume). – Indo-Pacific Mollusca 1(8): 457-468.
- WILSON, E. 1887. British Liassic Gasteropoda. – Geol. Mag., Dec. 3(4): 194-202, 258-262.
- WINNEPENINCKX, B.; STEINER, G.; BACKELJAU, T. & DE WACHTER, R. 1998. Details of gastropod phylogeny inferred from 18S rRNA sequences. – Molecular Phylogenetics and Evolution 9(1): 55-63.
- WINNER, B.E. 1985. A field guide to molluscan spawn. Volume I. – North Palm Beach, USA, 139 pp.
- WINNER, B.E. 1992. A field guide to molluscan spawn. Volume II. – North Palm Beach, USA, 94 pp.
- WONDRACK, G. 1974. Laichverhalten und Gelegebildung bei *Murex trunculus* L. (Gastropoda: Prosobranchia). – Archiv für Molluskenkunde 104: 115-120.
- WOODRING, W.P. 1959. Geology and paleontology of canal zone and adjoining parts of Panama. – U.S. Geological Survey Professional Paper 306-B: 147-239.
- WOODWARD, M.F. 1900. Note on the anatomy of *Voluta ancilla* (Sol.), *Netuneopsis gilchristi* (Sby.) and *Volutilithes abyssicola* (Ad. & Rve.). – Proc. Malacol. Soc. London 4: 117-125.
- WORK, R.C. 1969. Systematics, ecology, and distribution of the mollusks of Los Roques, Venezuela. – Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean 19(3): 614-711.
- WRIGLEY, A. 1935. English Eocene and Oligocene Cancellariidae. – Proc. Malac. Soc. Lond. 21: 356-381.
- WU, S.-K. 1965. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Morula granulata*. – Malacologia 3(2): 211-233.
- WU, S.-K. 1968. On some radulae of the muricid gastropods. – Venus 27(3): 89-94.
- YOCHELSON, E.L.; DOCKERY, D. & WOLF, H. 1983. Predation on sub-Holocene Scaphopod mollusks from Southern Louisiana. – U.S. Geological Survey Professional Paper 1282: 1-13.
- YOKOYAMA, M. 1916. Fossils from the Miura Peninsula and its immediate north. – Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo 39: 1-193, 20.
- YONGE, C.M. 1938. Evolution of ciliary feeding in the Prosobranchia, with an account of feeding in *Capulus ungaricus*. – Jour. Mar. Biol. Assoc. U.K. 22: 453-468.
- YONGE, C.M. 1953. Observations on *Hipponix antiquatus* (Linnaeus). – Proceedings of the California Academy of Sciences, 4<sup>th</sup> ser. 28: 1-24.
- YONGE, C.M. 1960. Further observations on *Hipponix antiquatus* with notes on North Pacific pulmonate limpets. – Proc. California Academy of Sciences, 4. Ser. 31(5): 111-119.
- YONGE, C.M. 1962. On the biology of the mesogastropod *Trichotropis cancellata* Hinds, a benthic indicator species. – Biol. Bull. 122(1): 160-181.
- YOO, E.K. 1988. Early Carboniferous Mollusca from Gundy, Upper Hunter, New South Wales. – Records of the Australian Museum 40(4): 233-264.
- YOO, E.K. 1994. Early Carboniferous Mollusca from the Tamworth Belt, New South Wales, Australia. – Records of the Australian Museum 46: 63-120.
- ZEHRA, I. & PERVEEN, R. 1991. Egg capsule structure and larval development of *Conus biliosus* (Röding, 1798) and *C. coronatus* Gmelin, 1791, from Pakistan. – J. Moll. Stud. 57: 239-248.
- ZEKELI, L.F. 1852. Die Gasteropoden der Gosaugebilde in den nordöstlichen Alpen. – Abhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt, 1 Bd., 2 Abt., Nr. 2: 1-124.
- ZIEGELMEIER, E. 1954. Beobachtungen über den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lunatia nitida* Donovan (Gastropoda, Prosobranchia). – Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 5(1): 1-33.
- ZIEGELMEIER, E. 1961. Zur Fortpflanzungsbiologie der Naticiden (Gastropoda, Prosobranchia). – Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 8(1): 94-118.
- ZINSMEISTER, W.J. 1977. First occurrence of *Volutocorbis* Dall in the Tertiary of Western North America and a review of the subgenus *Retipirula* Dall (Mollusca: Gastropoda). – J. Paleont. 51(1): 177-180.
- ZINSMEISTER, W.J. 1983. New late Paleocene molluscs from the Simi Hills, Ventura County, California. – J. Paleont. 57(6): 1282-1303.

## Appendix 1: Taxonomische Liste der erwähnten Arten und Gattungen

- Acanthina* FISCHER DE WALDHEIM, 1807  
*Acanthotrophon* HERTLEIN & STRONG, 1951  
*Adelomelon* DALL, 1906  
*Adelomelon becki* (BRODERIP, 1836)  
*Admete* KRÖYER IN MÖLLER, 1842  
*Admete viridula* (FABRICIUS, 1780)  
*Aforia* DALL, 1889  
*Aforia abyssalis* SYSOEV & KANTOR, 1987  
*Afrivoluta* TOMLIN, 1947  
*Agaronia* GRAY, 1839  
*Agatrix* PETIT, 1967  
*Akibumia* KURODA & HABE in KURODA, 1958  
*Akibumia flexibilis* KURODA & HABE, 1959  
*Akibumia orientalis* (SCHEPMAN, 1909)  
*Akibumia shepmani* (HABE, 1962)  
*Alcithoe* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Aliceia* DAUTZENBERG & FISCHER, 1897  
*Alocospira* COSSMANN, 1899  
*Alocospira marginata* (LAMARCK, 1811)  
*Amalda* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Amauropsis* MÖRCH, 1857  
*Amauropsis brassiculina* (LOCARD, 1897)  
*Amauropsis islandica* (GMELIN, 1791)  
*Amauropsis sphaeroides* (JEFFREYS, 1877)  
*Amoria* GRAY, 1855  
*Amoria grayi* LADBROOK, 1953  
*Amoria undulata* (LAMARCK, 1804)  
*Amphissa* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Amphissa acutecostata* (PHILIPPI, 1844)  
*Ampulla* RÖDING, 1798  
*Amuletum* STEPHENSON, 1941  
*Anachis* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Anachis avara* (SAY, 1822)  
*Anarctoneptunea* DELL, 1972  
*Anarctoneptunea aurora* (HEDLEY, 1916)  
*Ancilla* LAMARCK, 1799  
*Ancilla longispira* (STREBEL, 1908)  
*Ancillista* IREDALE, 1936  
*Ancillista muscae* (PILSBRY, 1926)  
*Angularia* KOKEN, 1892  
*Antiplanes* DALL, 1902  
*Aoteatilia* POWELL, 1939  
*Aoteatilia substriata* (SUTER, 1899)  
*Apixystus* IREDALE, 1929  
*Apixystus stimuleus* (HEDLEY, 1907)  
*Arctomelon* DALL, 1915  
*Argobuccinum* HERRMANNSEN, 1846  
*Argobuccinum pustulosum* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Aspella* MÖRCH, 1877  
*Athleta* CONRAD, 1853  
*Athleta rarispina* (LAMARCK, 1811)  
*Attiliosa* EMERSON, 1968  
*Austrodillia* HEDLEY, 1918  
*Austroginella* LASERON, 1957  
*Austroginella muscaria* (LAMARCK, 1822)  
*Austroginella tasmanica* (TENISON WOODS, 1876)  
*Austroharpa* FINLAY, 1931  
*Austromitra* FINLAY, 1927  
*Austromitra capense* (REEVE, 1845)  
*Austromitra rubiginosa* (HUTTON, 1873)  
*Babelomurex* COEN, 1922  
*Babylonia* SCHLÜTER, 1838  
*Babylonia zeylanica* (BRUGUIÈRE, 1789)  
*Balanetta* JOUSSEAUME, 1875  
*Bathybela* KOBELT, 1905  
*Bedevea* IREDALE, 1924  
*Bela* GRAY, 1847  
*Belomitra* FISCHER, 1882  
*Belomitra pacifica* (DALL, 1908)  
*Benthobia* DALL, 1889  
*Benthobia tryoni* DALL, 1889  
*Benthomangelia* THIELE, 1925  
*Benthovoluta* KURODA & HABE, 1950  
*Benthovoluta claydoni* HARASEWYCH, 1987  
*Beretra* STEPHENSON, 1941  
*Beringion* HABE & ITO, 1965  
*Beringius* DALL, 1886  
*Beringius frielei* (DALL, 1895)  
*Bizetiella* RADWIN & D'ATTILIO, 1972  
*Bolinus* PUSCH, 1837  
*Borsonia* BELLARDI, 1839  
*Buccinum* LINNÉ, 1758  
*Buccinum undatum* LINNÉ, 1758  
*Bufonaria* SCHUMACHER, 1817  
*Bufonaria rana* (LINNÉ, 1758)  
*Bulbus* BROWN, 1839  
*Bullata* JOUSSEAUME, 1875  
*Bullia* GRAY in GRIFFITH & PIDGEON, 1834  
*Bullia digitalis* (DILLWYN, 1817)  
*Bullia tenuis* (REEVE, 1846)  
*Bursa* RÖDING, 1798  
*Bursa condita* (GMELIN, 1791)  
*Bursa corrugata* (PERRY, 1811)  
*Bursa ranelloides* (REEVE, 1844)  
*Bursa tuberosissima* (REEVE, 1844)  
*Busycon* RÖDING, 1798  
*Busycon canaliculatum* (LINNÉ, 1758)  
*Busycon coarctatum* (SOWERBY, 1825)  
*Busycon contrarium* (CONRAD, 1840)  
*Cabestana* RÖDING, 1798  
*Cabestana cutacea* (LINNÉ, 1768)  
*Cabestana spengleri* PERRY, 1811  
*Caledoniella* SOUVERBIE, 1869  
*Caledoniella montrouzieri* SOUVERBIE, 1869  
*Callioconcha* LUS, 1978  
*Callioconcha knudseni* BOUCHET & WARÉN, 1986  
*Callipara* GRAY, 1847  
*Calotrophon* HERTLEIN & STRONG, 1951  
*Calpurnus* MONTFORT, 1810  
*Calpurnus verrucosus* (LINNÉ, 1758)  
*Calyptoconcha* BOUCHET & WARÉN, 1993  
*Calyptoconcha pellucida* (VERRILL, 1880)  
*Calyptraea* LAMARCK, 1799  
*Calyptraea chinensis* (LINNÉ, 1758)  
*Calyptraea novaezelandiae* LESSON, 1830  
*Calyptraea pellucida* REEVE, 1859  
*Calyptraea tenuis* (GRAY, 1867)

- Calyptraea terranovae* PEILE, 1924  
*Calyptraea trochiformes* (BORN, 1778)  
*Cancellaria* LAMARCK, 1799  
*Cancellaria boucheti* PETIT & HARASEWYCH, 1986  
*Cancellaria cancellata* (LINNÉ, 1767)  
*Cancellaria cooperi* GABB, 1865  
*Cancellaria crawfordiana* (DALL, 1891)  
*Cancellaria granosa* SOWERBY, 1832  
*Cancellaria orbigny* BRIART & CORNET, 1868  
*Cancilla* SWAINSON, 1840  
*Cancilla filaris* (LINNÉ, 1771)  
*Cantharus* RÖDING, 1798  
*Cantharus fumosus* (DILLWYN, 1817)  
*Cantharus iostomus* GRAY in GRIFFITH & PIDGEON, 1834  
*Capulacmaea* SARS, 1859  
*Capulus* MONTFORT, 1810  
*Capulus badius* DUNKER, 1881  
*Capulus bicarinatus* (PEASE, 1860)  
*Capulus danieli* (CROSSE, 1858)  
*Capulus devexus* MAY, 1916  
*Capulus simplex* LOCARD, 1898  
*Capulus subcompressus* PELSENEER, 1903  
*Capulus ungaricus* (LINNÉ, 1758)  
*Carinapex* DALL, 1924  
*Carota* STEPHENSON, 1952  
*Casmaria* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Casmaria atlantica* CLENCH, 1944  
*Casmaria erinacea* (LINNÉ, 1758)  
*Casmaria ponderosa* (GMELIN, 1791)  
*Cassis* SCOPOLI, 1777  
*Cassis nana* (TENISON WOODS, 1879)  
*Cassis cornuta* (LINNÉ, 1758)  
*Ceratostoma* HERRMANNSEN, 1846  
*Ceratoxancus* KURODA, 1952  
*Ceritoturris* DALL, 1924  
*Cernina* GRAY, 1842  
*Charitodoron* TOMLIN, 1932  
*Charitodoron thalia* TOMLIN, 1932  
*Charonia* GISTL, 1848  
*Charonia lampas* (LINNÉ, 1758)  
*Charonia tritonis* (LINNÉ, 1758)  
*Cheilea* MODEER, 1793  
*Cheilea equestris* (LINNÉ, 1758)  
*Cheilea flindersi* COTTON, 1935  
*Chicoreus* MONTFORT, 1810  
*Chicoreus brevifrons* (LAMARCK, 1822)  
*Chicoreus bundharmai* HOUART, 1992  
*Chicoreus capucinus* (LAMARCK, 1822)  
*Chicoreus ramosus* (LINNÉ, 1758)  
*Chicoreus torrefactus* (SOWERBY, 1841)  
*Chlanidota* MARTENS, 1878  
*Clathurella* CARPENTER, 1857  
*Clavatula* LAMARCK, 1801  
*Clavilithes* SWAINSON, 1840  
*Clavilithes parisiensis* (MAYER, 1877)  
*Clavus* MONTFORT, 1810  
*Clea* ADAMS & ADAMS, 1855  
*Clionella* GRAY, 1847  
*Closia* GRAY, 1857  
*Cochlespira* CONRAD, 1865  
*Cochlespira orientis* (Melvill, 1904)  
*Colombellina* ORBIGNY, 1842  
*Colombellina cancellata* DOCKERY, 1993  
*Colubraria* SCHUMACHER, 1817  
*Columbarium* MARTENS, 1881  
*Columbarium harrisae* HARASEWYCH, 1983  
*Columbarium spiralis* (ADAMS, 1856)  
*Columbella* LAMARCK, 1799  
*Columbella fuscata* SOWERBY, 1832  
*Columbella mercatoria* (LINNÉ, 1758)  
*Columbellaria* ROLLE, 1861  
*Columbellaria corallina* (QUENSTEDT, 1952)  
*Columbellopsis* BUCQUOY, DAUTZENBERG & DOLLFUSS, 1882  
*Colus* RÖDING, 1798  
*Colus holboelli* (MÖLLER, 1842)  
*Comarmondia* MONTEROSATO, 1884  
*Comarmondia gracilis* (MONTAGU, 1803)  
*Cominella* GRAY, 1850  
*Cominella nassoides* (REEVE, 1846)  
*Concholepas* KLEIN in BRUGUIÈRE, 1792  
*Concholepas concholepas* (BRUGUIÈRE, 1789)  
*Conomitra* CONRAD, 1865  
*Conorbis* SWAINSON, 1840  
*Conorbis coromandelicus* SMITH, 1894  
*Conus* LINNÉ, 1758  
*Conus abbreviatus* REEVE, 1844  
*Conus bandanus* HWASS, 1792  
*Conus biraghii* (RAYBAUDI MASSILIA, 1992)  
*Conus californicus* HINDS, 1844  
*Conus chaldaeus* (RÖDING, 1798)  
*Conus cumingii* REEVE, 1848  
*Conus cuneolus* REEVE, 1843  
*Conus ermineus* BORN, 1778  
*Conus excelsus* SOWERBY III, 1908  
*Conus figulinus* LINNÉ, 1758  
*Conus geographus* LINNÉ, 1758  
*Conus howelli* IREDALE, 1929  
*Conus jaspideus* GMELIN, 1791  
*Conus korni* G. RAYBAUDI MASSILIA, 1993  
*Conus leopardus* (RÖDING, 1798)  
*Conus lividus* HWASS, 1792  
*Conus melvilli* SOWERBY, 1879  
*Conus mus* HWASS, 1792  
*Conus pulcher* ADAMS, 1854  
*Conus pusio* SOWERBY, 1834  
*Conus serranegrae* ROLÁN, 1990  
*Conus striatus* LINNÉ, 1758  
*Conus tessulatus* BORN, 1778  
*Conus textile* LINNÉ, 1758  
*Conus ventricosus* (RÖDING, 1798)  
*Conus vexillum* GMELIN, 1791  
*Conus victoriae* REEVE, 1843  
*Conus virgo* LINNÉ, 1758  
*Coralliophila* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Corinnaeturris* BOUCHET & WARÉN, 1980  
*Costaria* GOLIKOV, 1977  
*Costaria crosnieri* BOUCHET & WARÉN, 1986  
*Costellaria* SWAINSON, 1840  
*Costellaria amanda* (REEVE, 1845)  
*Costellaria ebenus* (LAMARCK, 1811)

- Costellaria exasperata* (GMELIN, 1791)  
*Costellaria granosa* (GMELIN, 1791)  
*Costellaria hendersoni* (DALL, 1927)  
*Crassiclava* MCLEAN, 1971  
*Crassispira* SWAINSON, 1840  
*Crepidula* LAMARCK, 1799  
*Crepidula acuelata* (GMELIN, 1791)  
*Crepidula adunca* SOWERBY, 1825  
*Crepidula fecunda* GALLARDO, 1977  
*Crepidula fornicata* (LINNÉ, 1758)  
*Crepidula glauca* SAY, 1822  
*Crepidula gravispinosa* Kuroda & Habe, 1950  
*Crepidula monoxylo* (LESSON, 1830)  
*Crepidula onyx* SOWERBY, 1824  
*Crepidula plana* SAY, 1822  
*Crucibulum* SCHUMACHER, 1817  
*Crucibulum auriculum* (GMELIN, 1791)  
*Crucibulum spinosum* (SOWERBY, 1824)  
*Cryptospira* HINDS, 1844  
*Cryptospira elegans* (GMELIN, 1791)  
*Cupidoliva* IREDALE, 1924  
*Cupidoliva nymphe* ADAMS & ANGAS, 1864  
*Cymatium* RÖDING, 1798  
*Cymatium caudatum* (GMELIN, 1791)  
*Cymatium muricinum* (RÖDING, 1798)  
*Cymatium nicobarium* (RÖDING, 1798)  
*Cymatium parthenopeum* (SALIS, 1793)  
*Cymatium pileare* (LINNÉ, 1758)  
*Cymatium sinense* (REEVE, 1844)  
*Cymbiola* SWAINSON, 1831  
*Cymbiola imperialis* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Cymbiola pulchra* (SOWERBY, 1825)  
*Cymbiola rutila* (BRODERIP, 1826)  
*Cymbiola vespertilio* (LINNÉ, 1758)  
*Cymbium* RÖDING, 1798  
*Cymbium marmoratum* LINK, 1807  
*Cymbium pepo* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Cymia* MÖRCH, 1860  
*Cyomesus* QUINN, 1981  
*Cyphoma* RÖDING, 1798  
*Cypraea* LINNÉ, 1758  
*Cypraea annula* LINNÉ, 1758  
*Cypraea arabica* LINNÉ, 1758  
*Cypraea capricornica* LORENZ, 1989  
*Cypraea caputserpentis* LINNÉ, 1758  
*Cypraea cervus* LINNÉ, 1771  
*Cypraea childreni* GRAY, 1825  
*Cypraea cinerea* GMELIN, 1791  
*Cypraea cruickshanki* KILBURN, 1972  
*Cypraea erosa* LINNÉ, 1758  
*Cypraea erronea* LINNÉ, 1758  
*Cypraea fusciorubra* SHAW, 1909  
*Cypraea hesitata* IREDALE, 1916  
*Cypraea iutsui* (SHIKAMA, 1974)  
*Cypraea lynx* LINNÉ, 1758  
*Cypraea maculifera* SCHILDER, 1932  
*Cypraea minoridens* MELVILL, 1901  
*Cypraea moneta* LINNÉ, 1758  
*Cypraea staphylaea* LINNÉ, 1758  
*Cypraea teulerei* CAZENAVETTE, 1845  
*Cypraea tigris* LINNÉ, 1758  
*Cypraea vitella* LINNÉ, 1758  
*Cypraea venusta* SOWERBY, 1846  
*Cypraeacassis* STUTCHBURY, 1837  
*Cypraeacassis rufa* (LINNÉ, 1758)  
*Cypraeacassis testiculus* (LINNÉ, 1758)  
*Cypraedia* SWAINSON, 1840  
*Cypraeogemmula* VREDENBURG, 1920  
*Cypraeogemmula warnerae* EFFINGER, 1938  
*Cystiscus* STIMPSON, 1865  
*Cystiscus angasi* (CROSSE, 1870)  
*Cytharella* MONTEROSATO, 1875  
*Cytharella coarctata* (FORBES, 1840)  
*Dalium* DALL, 1889  
*Daphnella* HINDS, 1844  
*Daphnella cancellata* (CARPENTER, 1864)  
*Dentimargo* COSSMANN, 1899  
*Dentimargo cairoma* (BROOKES, 1924)  
*Dermomurex* MONTEROSATO, 1890  
*Dermomurex pauperculus* (ADAMS, 1850)  
*Dicathais* IREDALE, 1936  
*Dicathais orbita* (GMELIN, 1791)  
*Diminovula* IREDALE, 1930  
*Diminovula aurantiomacula* CATE & AZUMA, 1973  
*Distorsio* RÖDING, 1798  
*Distorsio anus* (LINNÉ, 1758)  
*Distorsio clathrata* (LAMARCK, 1816)  
*Distorsio habe* LEWIS, 1972  
*Distorsio perdistorta* FULTON, 1938  
*Distorsionella* BEU, 1978  
*Distorsionella beui* sp. nov.  
*Distorsionella lewisi* BEU, 1978  
*Drillia* GRAY, 1838  
*Drillia burnupi* (SOWERBY, 1897)  
*Drillia cycdia* (BARTSCH, 1943)  
*Drillia nodifera* (Pease, 1860)  
*Drilliola* COSSMANN, 1903  
*Drilliola crispata* (CRISTOFORI & JAN, 1832)  
*Drupa* RÖDING, 1798  
*Drupa grossularia* RÖDING, 1798  
*Drupa lobata* (BLAINVILLE, 1832)  
*Drupa mora* RÖDING, 1798  
*Drupa ricina* (LINNÉ, 1758)  
*Drupella* THIELE, 1925  
*Drupella corna* (RÖDING, 1798)  
*Duplicaria* DALL, 1908  
*Duplicaria duplicata* (LINNÉ, 1758)  
*Duplicaria gouldi* (DESHAYES, 1857)  
*Enaeta* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Engina* GRAY, 1839  
*Engina incarnata* (DESHAYES, 1834)  
*Engina zonalis* (LAMARCK, 1822)  
*Entomoliva* BOUCHET & KILBURN, 1991  
*Eocithara* FISCHER, 1883  
*Eoharpa* STEPHENSON, 1955  
*Eosurcula* CASEY, 1904  
*Eovolva* SCHILDER, 1932  
*Erato* RISSO, 1826  
*Erato maugeriae* GRAY, 1832  
*Erato voluta* (MONTAGU, 1803)

- Eratotrivia* SACCO, 1894  
*Eratotrivia platystoma* (EDWARDS, 1854)  
*Eucithara* FISCHER, 1883  
*Eucithara marginelloides* (REEVE, 1846)  
*Eudolium* DALL, 1889  
*Eupleura* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Euplica* DALL, 1889  
*Euplica varians* (SOWERBY, 1832)  
*Euthriofusus* COSSMANN, 1901  
*Euthriofusus distinctissimus* BAYAN, 1870  
*Exilioidea* GRANT & GALE, 1931  
*Extra* JOUSSEAUME, 1894  
*Falsilunatia* POWELL, 1951  
*Falsitromina* DELL, 1990  
*Famelica* BOUCHET & WARÉN, 1980  
*Farvatia* JOUSSEAUME, 1880  
*Fasciolaria* LAMARCK, 1799  
*Fasciolaria thersites* (REEVE, 1847)  
*Fasciolaria tulipa* (LINNÉ, 1758)  
*Festilyria* PILSBRY & OLSSON, 1954  
*Ficopsis* CONRAD, 1866  
*Ficopsis juvenis* (WHITFIELD)(SHIMER & SHROCK, 1944)  
*Ficus* RÖDING, 1798  
*Ficus eospila* (PÉRON, 1807)  
*Ficus howelli* CLENCH & FARFANTE, 1940  
*Ficus subintermedia* (ORBIGNY, 1852)  
*Ficus variegata* RÖDING, 1798  
*Forreria* JOUSSEAUME, 1880  
*Forreria belcheri* (HINDS, 1844)  
*Fulgoraria* SCHUMACHER, 1817  
*Fulgurofusus* GRABAU, 1904  
*Fusiaphera* HABE, 1961  
*Fusimilis* STEPHENSON, 1941  
*Fusimitra* CONRAD, 1855  
*Fusinus* RAFINESQUE, 1815  
*Fusinus anni* SNYDER, 1986  
*Fusinus syracusanus* (LINNÉ, 1758)  
*Fusitriton* COSSMANN, 1903  
*Fusitriton magellanicus* (RÖDING, 1798)  
*Fusus* HELBLING, 1779  
*Galeodea* LINK, 1807  
*Galeodea echinophora* (LINNÉ, 1758)  
*Galeodea triganceae* DELL, 1953  
*Gemmula* WEINKAUFF, 1875  
*Gergovia* COSSMANN, 1899  
*Gergovia haswelli* GARRARD, 1975  
*Gibberula* SWAINSON, 1840  
*Gisortia* JOUSSEAUME, 1884  
*Glabella* SWAINSON, 1840  
*Globovula* CATE, 1973  
*Globovula margarita* (Sowerby, 1828)  
*Granulina* JOUSSEAUME, 1888  
*Guivillea* WATSON, 1886  
*Gymnobela* VERRILL, 1884  
*Gyrineum* LINK, 1807  
*Gyrineum gyrinum* (LINNÉ, 1758)  
*Gyrineum natator* (RÖDING, 1798)  
*Gyrineum pusillum* (BRODERIP, 1832)  
*Gyrodex* CONRAD, 1860  
*Hainotis* gen. nov.  
*Hainotis sharonae* (WILLET, 1939)  
*Haloceras* DALL, 1889  
*Haloceras carinata* (JEFFREYS, 1883)  
*Haloceras japonica* OKUTANI, 1964  
*Haloceras mediocostata* (DAUTZENBERG & FISCHER, 1896)  
*Haloceras phaeocephala* WARÉN & BOUCHET, 1991  
*Haloceras tricarinata* (JEFFREYS, 1885)  
*Harpa* RÖDING, 1798  
*Harpa amouretta* RÖDING, 1798  
*Harpa major* RÖDING, 1798  
*Harpa ventricosa* LAMARCK, 1816  
*Harpovoluta* THIELE, 1912  
*Harpovoluta charcofi* LAMY, 1910  
*Harpulina* DALL, 1906  
*Hastula* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Hastula hastata* (GMELIN, 1791)  
*Hastula hectica* (LINNÉ, 1758)  
*Hastula rufopunctata* (SMITH, 1877)  
*Hastula strigilata* (LINNÉ, 1758)  
*Haustellum* SCHUMACHER, 1817  
*Haustrum* PERRY, 1811  
*Hemiconus* COSSMANN, 1889  
*Hemifusus* SWAINSON, 1840  
*Hexaplex* PERRY, 1811  
*Hexaplex princeps* (BRODERIP, 1833)  
*Hipponix* DEFRANCE, 1819  
*Hipponix antiquatus* (LINNÉ, 1758)  
*Hipponix australis* (LAMARCK, 1819)  
*Hipponix benthophilus* (DALL, 1889)  
*Hipponix conicus* (SCHUMACHER, 1817)  
*Hipponix lissus* (SMITH, 1894)  
*Hipponix pilosus* (DESHAYES, 1832)  
*Hipponix ticaonicus* (SOWERBY, 1847)  
*Homalocantha* MÖRCH, 1852  
*Homalocantha anatomica* (PERRY, 1811)  
*Hyalina* SCHUMACHER, 1817  
*Hyalorisia* DALL, 1889  
*Hydroginella* LAŞERON, 1957  
*Hydroginella caledonica* (JOUSSEAUME, 1876)  
*Icuncula* IREDALE, 1924  
*Icuncula torcularis* (TENISON WOODS, 1878)  
*Ilyanassa* STIMPSON, 1865  
*Ilyanassa obsoleta* (SAY, 1822)  
*Imbricaria* SCHUMACHER, 1817  
*Imbricaria conularis* (LAMARCK, 1811)  
*Imbricaria olivaeformis* (SWAINSON, 1821)  
*Impages* SMITH, 1873  
*Impages cinereus* (BORN, 1778)  
*Impages inconstans* (HINDS, 1844)  
*Inquisitor* HEDLEY, 1918  
*Iphinopsis* DALL, 1924  
*Iphinopsis fuscoapicata* BOUCHET & WARÉN, 1985  
*Iredalina* FINLAY, 1926  
*Irenosyrinx* DALL, 1908  
*Irenosyrinx hypomela* (DALL, 1889)  
*Jaton* PUSCH, 1837  
*Johnstrupia* RAVN, 1933  
*Johnstrupia faxensis* RAVN, 1933  
*Kermia* OLIVER, 1915  
*Krebsia* MÖRCH, 1877

- Kryptos* JEFFREYS in DAUTZENBERG & FISCHER, 1896  
*Kryptos koehleri* (LOCARD, 1896)  
*Kurtzia* BARTSCH, 1944  
*Kurtziella* DALL, 1918  
*Lamellaria* MONTAGU, 1815  
*Lamellaria latens* (MÜLLER, 1776)  
*Lamellaria nigra* (BLAINVILLE, 1824)  
*Lamellaria perspicua* (LINNÉ, 1758)  
*Lamelliopsis* VAYSSIÈRE, 1906  
*Lataxiena* JOUSSEAUME, 1883  
*Latiaxis* SWAINSON, 1840  
*Latiromitra* LOCARD, 1897  
*Latiromitra cryptodon* (FISCHER, 1882)  
*Latirus* MONTFORT, 1810  
*Latirus nodatus* (GMELIN, 1791)  
*Latirus polygonus* (GMELIN, 1791)  
*Latirus staminatus* GARRARD, 1966  
*Laubierina* WARÉN & BOUCHET, 1990  
*Laubierina peregrinator* WARÉN & BOUCHET, 1990  
*Lepsiella* IREDALE, 1912  
*Lepsiella vinosa* (LAMARCK, 1822)  
*Leptoconchus* RÜPPELL, 1834  
*Leptonotis* CONRAD, 1866  
*Leucosyrinx* DALL, 1889  
*Leucozonia* GRAY, 181847  
*Levifusus* CONRAD, 1865  
*Lienardia* JOUSSEAUME, 1884  
*Lienardia planilabra* (REEVE, 1846)  
*Liomesus* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Lippistes* MONTFORT, 1810  
*Littorina* FÉRUSSAC, 1822  
*Littorina littorea* (LINNÉ, 1758)  
*Livonia* GRAY, 1855  
*Livonia mammilla* (SOWERBY, 1844)  
*Lophiotoma* CASEY, 1904  
*Lophiotoma acuta* (PERRY, 1811)  
*Lophiotoma polytropa* (HELBLING, 1779)  
*Lorabela* POWELL, 1951  
*Lunatia* GRAY, 1847  
*Lunatia alderi* (FORBES, 1838)  
*Lunatia catena* (DA COSTA, 1778)  
*Lunatia pallida* (BRODERIP & SOWERBY, 1829)  
*Lusitanops* NORDSIECK, 1968  
*Lyrja* GRAY, 1847  
*Lyrja harpula* (LAMARCK, 1803)  
*Lyrja mikoi* KOSUGE, 1985  
*Lyrischapa* ALDRICH, 1911  
*Maculotriton* DALL, 1904  
*Magilus* MONTFORT, 1810  
*Malea* VALENCIENNES, 1883  
*Manaria* SMITH, 1906  
*Manaria fusiformes* (CLENCH & AGUAYO, 1941)  
*Mancinella* LINK, 1807  
*Mancinella alouina* (RÖDING, 1798)  
*Mangelia* RISSO, 1826  
*Mangelia powisiana* (DAUTZENBERG, 1887)  
*Marginella* LAMARCK, 1799  
*Marginella apicina* MENKE, 1828  
*Marginellona* MARTENS, 1903  
*Marginellopsis* BAVAY, 1911  
*Marginellopsis marondei* sp. nov.  
*Marsenina* GRAY, 1850  
*Marsenina micromphala* BERGH, 1853  
*Marsenina prodita* (LOVÉN, 1846)  
*Marsenina rhombica* (DALL, 1871)  
*Marseniopsis* BERGH, 1886  
*Marseniopsis conica* (SMITH, 1902)  
*Marseniopsis mollis* (SMITH, 1902)  
*Maturifusus* SZÁBO, 1983  
*Maxwellia* BAILY, 1950  
*Melapium* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Melo* BRODERIP in SOWERBY, 1826  
*Melo amphora* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Melo broderipi* (GRIFFITH & PIDGEON, 1834)  
*Melo melo* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Melongena* SCHUMACHER, 1817  
*Melongena corona* (GMELIN, 1791)  
*Melongena melongena* (LINNÉ, 1758)  
*Met euthria* THIELE, 1912  
*Metula* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Metula codecussata* (PEZANT, 1910)  
*Metzgeria* NORMAN, 1879  
*Metzgeria alba* (JEFFREYS in WYVILLE-THOMSON, 1873)  
*Microdaphne* MCLEAN, 1971  
*Microdaphne trichodes* (DALL, 1919)  
*Microvoluta* ANGAS, 1877  
*Microvoluta garrardi* CERNOHORSKY, 1975  
*Microvoluta marginata* (HUTTON, 1885)  
*Minicymbiola* KLAPPENBACH, 1979  
*Miomelon* DALL, 1907  
*Mitra* LAMARCK, 1798  
*Mitra cardinalis* (GMELIN, 1791)  
*Mitra idae* MELVILL, 1893  
*Mitra mitra* (LINNÉ, 1758)  
*Mitra paupercula* (LINNÉ, 1758)  
*Mitra tabanula* LAMARCK, 1811  
*Mitra turgida* REEVE, 1845  
*Mitra typha* REEVE, 1845  
*Mitrella* RISSO, 1826  
*Mitrella argus* ORBIGNY, 1842  
*Mitrella lunata* (SAY, 1826)  
*Mitrella nitidulina* (LOCARD, 1897)  
*Mitridomus* SOHL, 1963  
*Mohnia* FRIELE, 1879  
*Mohnia abyssorum* (FISCHER, 1883)  
*Morula* SCHUMACHER, 1817  
*Morula granulata* (DUCLOS, 1832)  
*Morum* RÖDING, 1798  
*Morum kurzi* PETUCH, 1979  
*Morum oniscus* (LINNÉ, 1767)  
*Morum ponderosum* (HANLEY, 1858)  
*Morum tuberculosum* (REEVE, 1842)  
*Murex* LINNÉ, 1758  
*Murex trapa* RÖDING, 1798  
*Murex tribulus* LINNÉ, 1758  
*Murexiella* CLENCH & PÉREZ FARFANTE, 1945  
*Murexsul* IREDALE, 1915  
*Muricopsis* BUCQUOY, DAUTZENBERG & DOLLFUS, 1882  
*Mysticoncha* ALLEN, 1936  
*Nannodiella* DALL, 1919

- Nanomelon* LEAL & BOUCHET, 1989  
*Nanomelon viperinus* LEAL & BOUCHET, 1989  
*Nassa* RODING, 1798  
*Nassarius* DUMÉRIL, 1806  
*Nassarius albus* (SAY, 1826)  
*Nassarius babylonicus* (WATSON, 1882)  
*Nassarius coronatus* (BRUGUIÈRE, 1789)  
*Nassarius festivus* (POWYS, 1835)  
*Nassarius fossatus* (GOULD, 1850)  
*Nassarius incrassatus* (STRÖM, 1768)  
*Nassarius himeroessa* (MELVILL & STANDEN, 1903)  
*Nassarius muelleri* (MALTZAN, 1884)  
*Nassarius particeps* (HEDLEY, 1915)  
*Nassarius pygmaeus* (LAMARCK, 1822)  
*Nassarius reticulatus* (LINNÉ, 1758)  
*Nassarius siquijorensis* (ADAMS, 1851)  
*Natica* SCOPOLI, 1777  
*Natica fasciata* (RÖDING, 1798)  
*Natica groenlandica* (MÖLLER, 1842)  
*Natica janthostomoides* KURODA & HABE, 1949  
*Natica lineata* (RÖDING, 1798)  
*Natica livida* PFEIFFER, 1840  
*Natica tigrina* (RÖDING, 1798)  
*Neoberingius* HABE & ITO, 1965  
*Neobuccinum* SMITH, 1879  
*Neoconcha* SMITH, 1907  
*Neoconcha angulifera* WARÈN, ARNAUD & CANTERA, 1986  
*Neoconcha vestita* SMITH, 1907  
*Neojanacus* SUTER, 1907  
*Neojanacus boucheti* sp. nov.  
*Neojanacus perplexus* SUTER, 1907  
*Neopleurotomoides* SHUTO, 1971  
*Neothais* IREDALE, 1912  
*Neptunea* RÖDING, 1798  
*Neptuneopsis* SOWERBY, 1898  
*Neptuneopsis gilchristi* SOWERBY, 1898  
*Nerita* LINNÉ, 1758  
*Nerita albicilla* LINNÉ, 1758  
*Neverita* RISSO, 1826  
*Neverita josephinia* RISSO, 1826  
*Niotha* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Nitidella* SWAINSON, 1840  
*Nitidella laevigata* (LINNÉ, 1758)  
*Nucella* RÖDING, 1798  
*Nucella lapilla* (LINNÉ, 1758)  
*Ocenebra* GRAY, 1847  
*Ocenebra erinacea* (LINNÉ, 1758)  
*Ocenebra grippi* (DALL, 1911)  
*Odontocymbiola* CLENCH & TURNER, 1964  
*Odontocymbiola americana* (REEVE, 1856)  
*Odontocymbiola simulatrix* LEAL & BOUCHET, 1989  
*Oenopota* MÖRCH, 1852  
*Oenopota levidensis* (CARPENTER, 1864)  
*Oliva* BRUGUIÈRE, 1789  
*Oliva duclosi* REEVE, 1850  
*Oliva porphyria* (LINNÉ, 1758)  
*Oliva reticularis* LAMARCK, 1810  
*Oliva sayana* RAVENEL, 1834  
*Oliva sericea* (RÖDING, 1798)  
*Olivella* SWAINSON, 1831  
*Olivella acteocina* OLSSON, 1956  
*Olivella baetica* CARPENTER, 1864  
*Olivella dealbata* (REEVE, 1850)  
*Olssonella* PETIT, 1970  
*Olssonella minima* (REEVE, 1856)  
*Onchidiopsis* BERGH, 1853  
*Onkospira* ZITTEL, 1873  
*Oocorys* FISCHER, 1883  
*Oocorys sulcata* FISCHER, 1883  
*Ophiodermella* BARTSCH, 1944  
*Ovula* BRUGUIÈRE, 1789  
*Ovula ovum* (LINNÉ, 1758)  
*Palaeocypraea* SCHILDER, 1928  
*Palaeocypraea spirata* (SCHLOTHEIM)  
*Pareuthria* STREBEL, 1905  
*Peculator* IREDALE, 1924  
*Peculator hedleyi* (MURDOCH, 1905)  
*Pedicularia* SWAINSON, 1840  
*Pedicularia californica* NEWCOMB, 1864  
*Pedicularia sicula* SWAINSON, 1840  
*Penion* FISCHER, 1884  
*Penion maximus* (TRYON, 1881)  
*Peonza* OLIVERA 1994  
*Peristernia* MÖRCH, 1852  
*Peristernia australiensis* (REEVE, 1847)  
*Peristernia ustulata* (REEVE, 1847)  
*Persicula* SCHUMACHER, 1817  
*Persicula persicula* (LINNÉ, 1758)  
*Pervicacia* IREDALE, 1924  
*Phalium* LINK, 1807  
*Philbertia* MONTEROSATO, 1884  
*Phos* MONTFORT, 1810  
*Phos textum* (GMELIN, 1791)  
*Phyllocoma* TAPPARONE-CANEFRÌ, 1881  
*Phyllonotus* SWAINSON, 1833  
*Phyllonotus trunculus* (LINNÉ, 1758)  
*Phymorhynchus* DALL, 1908  
*Pilsbryspira* BARTSCH, 1950  
*Pilsbryspira albocincta* (ADAMS, 1845)  
*Pilsbryspira nymphe* (PILSBRY & LOWE, 1932)  
*Pisania* BIVONA, 1832  
*Pisania striata* (GMELIN, 1791)  
*Pisania unicolor* (ANGAS, 1876)  
*Pisanianura* ROVERETO, 1899  
*Pisanianura breviaxe* (KURODA & HABE, 1961)  
*Pisanianura grimaldii* (DAUTZENBERG, 1889)  
*Pleioptygma* CONRAD, 1863  
*Pleioptygma helenae* (RADWIN & BIBBEY, 1972)  
*Plesiocystiscus* COOVERT & COOVERT, 1995  
*Plesiocystiscus jewetti* (CARPENTER, 1857)  
*Plesiotriton* FISCHER, 1884  
*Plesiotriton cretaceus* SOHL, 1960  
*Plesiotriton vivus* HABE & OKUTANI, 1981  
*Pleuroploca* FISCHER, 1884  
*Pleuroploca gigantea* (KIENER, 1840)  
*Pleuroploca salmo* (WOOD, 1828)  
*Pleurotomella* VERRILL, 1872  
*Pleurotomoides* BRONN, 1831  
*Plicifusus* DALL, 1902

- Plicoliva* PETUCH, 1979  
*Plicopurpura* COSSMANN, 1903  
*Plicopurpura patula* (LINNÉ, 1758)  
*Poirieria* JOUSSEAUME, 1880  
*Poirieria cretacea* GARVIE, 1991  
*Poirieria dyscritus* (COSSMANN, 1889)  
*Poirieria harrisi* VOKES, 1970  
*Poiriera septemcostata* (ROUAULT, 1850)  
*Polinices* MONTFORT, 1810  
*Polinices mammillus* (LINNÉ, 1758)  
*Polinices melanostomus* (GMELIN, 1791)  
*Polinices mellosus* HEDLEY, 1926  
*Polystira* WOODRING, 1928  
*Primovula* THIELE, 1925  
*Primovula heleneae* CATE, 1973  
*Probuccinum* THIELE, 1912  
*Prosimnia* SCHILDER, 1927  
*Prosimnia semperi* (WEINKAUFF, 1881)  
*Prosipho* THIELE, 1912  
*Proterato* SCHILDER, 1927  
*Proterato sulcifera* (SOWERBY, 1832)  
*Protoginella* LASERON, 1957  
*Provanna* DALL, 1918  
*Prunum* HERRMANNSEN, 1852  
*Prunum prunum* (GMELIN, 1791)  
*Prunum terverianum* (PETIT, 1851)  
*Pseudanachis* THIELE, 1924  
*Pseudanachis duclosianus* (SOWERBY, 1844)  
*Pseudoliva* SWAINSON, 1840  
*Pseudoliva crassa* (GMELIN, 1791)  
*Pseudomelatoma* DALL, 1918  
*Pseudomelatoma penicillata* (CARPENTER, 1864)  
*Pseudosacculus* HIRASE, 1928  
*Pseudosacculus okai* (HIRASE, 1927)  
*Pseudosimnia* SCHILDER, 1927  
*Pseudosimnia carnea* (POIRET, 1789)  
*Pseudotorellia* WARÉN, 1989  
*Pteropurpura* JOUSSEAUME, 1880  
*Pterygia* RÖDING, 1798  
*Pterygia crenulata* (GMELIN, 1791)  
*Pterynotus* SWAINSON, 1833  
*Pterynotus contabulatus* (LAMARCK, 1804)  
*Pterynotus matthewsensis* (ALDRICH, 1886)  
*Ptychostoma* LAUBE, 1868  
*Ptychosyrinx* THIELE, 1925  
*Ptychosyrinx bisinuata* (MARTENS, 1901)  
*Pugilina* SCHUMACHER, 1817  
*Pugilina tuba* (GMELIN, 1791)  
*Pugnus* HEDLEY, 1896  
*Purpura* BRUGUIÈRE, 1789  
*Pusia* SWAINSON, 1840  
*Pusia aethiopica* (JICKELI, 1874)  
*Pusia patula* (REEVE, 1845)  
*Pusia sykesi* (MELVILL, 1925)  
*Pyrene* RÖDING, 1798  
*Pyrene deshayesi* (CROSSE, 1859)  
*Pyrene scripta* (LAMARCK, 1822)  
*Pyrgocythara* WOODRING, 1928  
*Quadrasia* CROSSE, 1886  
*Quadrasia hidalgoi* CROSSE, 1886  
*Quoyula* IREDALE, 1912  
*Ranella* LAMARCK, 1816  
*Ranella australasia* (PERRY, 1811)  
*Rapa* BRUGUIÈRE, 1792  
*Rapana* SCHUMACHER, 1817  
*Rapana venosa* (VALENCIENNES, 1846)  
*Raphitoma* BELLARDI, 1848  
*Raphitoma purpurea* MONTAGU, 1803  
*Reishia* KURODA & HABE, 1971  
*Reishia bronni* (DUNKER, 1860)  
*Rissoa* FREMINVILLE in DESMAREST, 1814  
*Rissoa parva* (DA COSTA, 1778)  
*Rivomarginella* BRANDT, 1968  
*Sargana* STEPHENSON, 1923  
*Sassia* BELLARDI, 1872  
*Sassia bassi* (ANGAS, 1869)  
*Sassia parkinsonia* (PERRY, 1811)  
*Sassia ponderi* BEU, 1987  
*Sassia subdistorta* (LAMARCK, 1822)  
*Scabricola* SWAINSON, 1840  
*Scabricola fissurata* (LAMARCK, 1811)  
*Scaevatula* GOFAS, 1990  
*Scaphella* SWAINSON, 1832  
*Sconsia* GRAY, 1847  
*Searisia* HARMER, 1915  
*Semicassis* MÖRCH, 1852  
*Semicassis labiata* (PERRY, 1811)  
*Semicassis semigranosa* (LAMARCK, 1822)  
*Serrata* JOUSSEAUME, 1875  
*Simnia* RISSO, 1826  
*Simnia acicularia* (LAMARCK, 1810)  
*Simnia barbarensis* (SCHILDER, 1941)  
*Simnia patula* (PENNANT, 1777)  
*Sinistralia* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Sinistralia gallagheri* SMYTHE & CHATFIELD, 1981  
*Sinum* RÖDING, 1798  
*Sinum perspectivum* (SAY, 1831)  
*Siphonochelus* JOUSSEAUME, 1880  
*Siratus* JOUSSEAUME, 1880  
*Solatia* JOUSSEAUME, 1887  
*Solatia piscatoria* (Gmelin, 17919)  
*Solenosteira* DALL, 1890  
*Spirotropis* SARS, 1878  
*Splendrillia* HEDLEY, 1922  
*Splendrillia culexensis* (NOWELL-USTICKE, 1969)  
*Stigmaulax* MÖRCH, 1852  
*Stigmaulax sulcatus* (BORN, 1778)  
*Stramonita* SCHUMACHER, 1817  
*Stramonita haemastoma* (LINNÉ, 1767)  
*Strepsidura* SWAINSON, 1840  
*Streptodictyon* TEMBROCK, 1961  
*Strictispira* MCLEAN, 1971  
*Strictispira paxillus* (REEVE, 1845)  
*Strombina* MÖRCH, 1852  
*Strombina fusinoidea* DALL, 1916  
*Surculina* DALL, 1908  
*Surculina blanda* (DALL, 1908)  
*Symmetrocapulus* DAQUÉ, 1933  
*Syrinx* RÖDING, 1798  
*Syrinx aruanus* (LINNÉ, 1758)

- Tacita* LUS, 1971  
*Taphon* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Taranis* JEFFREYS, 1870  
*Taranis borealis* BOUCHET & WARÉN, 1980  
*Taranis malmi* (DALL, 1889)  
*Taranis moerchi* (MALM, 1861)  
*Tateshia* KOSUGE, 1986  
*Tateshia yadai* KOSUGE, 1986  
*Teramachia* KURODA, 1931  
*Terebellum* RÖDING, 1798  
*Terebra* BRUGUIÈRE, 1789  
*Terebra amoena* DESHAYES, 1859  
*Terebra commaculata* (GMELIN, 1791)  
*Terebra crenulata* (LINNÉ, 1758)  
*Terebra fuscocincta* SMITH, 1877  
*Terebra maculata* (LINNÉ, 1758)  
*Terebra nassoides* HINDS, 1844  
*Terebra nassula* DALL, 1889  
*Terebra patagonica* ORBIGNY, 1839  
*Terebra protexta* (CONRAD, 1846)  
*Terebra taurina* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Terebra triseriata* GRAY, 1834  
*Terebra tristis* DESHAYES, 1859  
*Terebra walkeri* SMITH, 1899  
*Terenolla* IREDALE, 1929  
*Teretia* MONTEROSATO, 1890  
*Ternivoluta* MARTENS, 1897  
*Thais* RÖDING, 1798  
*Thais clavigera* (KÜSTER, 1860)  
*Thala* ADAMS & ADAMS 1853  
*Thala esperanza* LEAL & MOORE, 1993  
*Thala floridana* (DALL, 1883)  
*Thala gratiosa* (REEVE, 1845)  
*Thalassocyon* BARNARD, 1960  
*Thalassocyon bonus* BARNARD, 1960  
*Thalassocyon tui* DELL, 1967  
*Thalassocyon wareni* sp. nov.  
*Thalassoplanes* DALL, 1908  
*Thalassoplanes moerchi* (DALL, 1908)  
*Thatcheria* ANGAS, 1877  
*Theta* CLARKE, 1959  
*Theta vayssierei* (DAUTZENBERG, 1925)  
*Thylacus* CONRAD, 1860  
*Tonna* BRÜNNICH, 1772  
*Tonna allium* (DILLWYN, 1817)  
*Tonna galea* (LINNÉ, 1758)  
*Torellia* JEFFREYS, 1867  
*Torellia delicata* (PHILIPPI, 1844)  
*Torellia didyma* BOUCHET & WARÉN, 1993  
*Torellia vestita* JEFFREYS, 1867  
*Trachypollia* WOODRING, 1928  
*Tractolira* DALL, 1896  
*Trichoconcha* SMITH, 1907  
*Trichoconcha mirabilis* SMITH, 1907  
*Trichosirius* FINLAY, 1927  
*Trichosirius inornatus* (HUTTON, 1873)  
*Trichotropis* BRODERIP & SOWERBY, 1829  
*Trichotropis bicarinata* (SOWERBY, 1825)  
*Trichotropis borealis* BRODERIP & SOWERBY, 1829  
*Trichotropis cancellata* (HINDS, 1843)  
*Trichotropis conica* MÖLLER, 1842  
*Trichotropis crassicostrata* MELVILL, 1912  
*Trichotropis pulcherrima* MELVILL & STANDEN, 1903  
*Trigonostoma* BLAINVILLE, 1825  
*Tripterotyphis* PILSBRY & LOWE, 1932  
*Tritonoharpa* DALL, 1908  
*Tritonoharpa lanceolata* (MENKE, 1828)  
*Tritonoharpa leali* HARASEWYCH, PETIT & VERHECKEN, 1992  
*Trivia* BRODERIP, 1837  
*Trivia aperta* (SWAINSON, 1822)  
*Trivia arctica* (PULTENEY, 1799)  
*Trivia exigua* (GRAY, 1831)  
*Trivia monacha* (DA COSTA, 1778)  
*Trivia ovulata* (LAMARCK, 1810)  
*Trivia pellucidula* (REEVE, 1846)  
*Trivia splendidissima* (TOMLIN & SCHILDER, 1934)  
*Trophon* MONTFORT, 1810  
*Trophon abyssorus* VERRILL, 1885  
*Trophon echinatus* (KIENER, 1840)  
*Trophon geversianus* (PALLAS, 1774)  
*Trophon longstaffi* SMITH, 1907  
*Trophonopsis* BUCQUOY & DAUTZENBERG, 1882  
*Tudicla* RÖDING, 1798  
*Tudicla spirillus* (LINNÉ, 1767)  
*Tudivasum* ROSENBERG & PETIT, 1987  
*Turbinella* LAMARCK, 1799  
*Turbinella angulata* (LIGHTFOOT, 1786)  
*Turbinella pyrum* (LINNÉ, 1758)  
*Turricula* SCHUMACHER, 1817  
*Turridrupa* HEDLEY, 1922  
*Turris* RÖDING, 1798  
*Turris babylonia* (LINNÉ, 1758)  
*Turris cingulifera* (LAMARCK, 1822)  
*Turris crispa* (LAMARCK, 1816)  
*Turrisipho* DAUTZENBERG & FISCHER, 1912  
*Turrisipho lachesis* (MÖRCH, 1869)  
*Turritella* LAMARCK, 1799  
*Tutufa* JOUSSEAUME, 1881  
*Tutufa rubeta* (LINNÉ, 1758)  
*Typhis* MONTFORT, 1810  
*Typhlosyrinx* THIELE, 1925  
*Typhlosyrinx vepallida* (MARTENS, 1902)  
*Unedogemmula* MACNEIL, 1960  
*Uromitra* BELLARDI, 1887  
*Urosalpinx* STIMPSON, 1865  
*Uxia* JOUSSEAUME, 1887  
*Uxia costulata* (LAMARCK, 1803)  
*Vasum* RÖDING, 1798  
*Vasum muricatum* (BORN, 1778)  
*Vasum truncatum* (SOWERBY, 1892)  
*Vasum turbinellum* (LINNÉ, 1758)  
*Velutina* FLEMING, 1822  
*Velutina plicatilis* (MÜLLER, 1776)  
*Velutina prolongata* CARPENTER, 1865  
*Velutina velutina* (MÜLLER, 1776)  
*Velutina undata* (BROWN, 1839)  
*Veprecula* MELVILL, 1917  
*Vexilla* SWAINSON, 1840  
*Vexilla taeniata* (POWYS & SOWERBY, 1835)

*Vexilla vexilla* (GMELIN, 1791)  
*Vexillum* RÖDING, 1798  
*Vexillum plicarium* (LINNÉ, 1758)  
*Vexillum taeniatum* (LAMARCK, 1811)  
*Vexillum vulpeculum* (LINNÉ, 1758)  
*Vicetia* FABIANI, 1905  
*Vitularia* SWAINSON, 1840  
*Vitularia miliaris* (GMELIN, 1791)  
*Vitularia salebrosa* (KING & BRODERIP, 1832)  
*Volema* RÖDING, 1798  
*Volema paradisiaca* (MARTINI, 1777)  
*Voluta* LINNÉ, 1758  
*Voluta musica* LINNÉ, 1758  
*Voluta virescens* LIGHTFOOT, 1786  
*Volutifusus* CONRAD, 1863  
*Volutiithes* SWAINSON, 1829  
*Volutiithes muricinus* (LAMARCK, 1802)  
*Volutoconus* CROSSE, 1871  
*Volutocorbis* DALL, 1890  
*Volutocorbis abyssicola* (ADAMS & REEVE, 1848)  
*Volutocorbis limopsis* (CONRAD, 1860)  
*Volutomitra* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Volutomitra curta* (STREBEL, 1908)  
*Volutomitra fragillima* (WATSON, 1882)  
*Volutomitra persephone* BAYER, 1971  
*Volutomorpha* GABB, 1877  
*Volutopsius* MÖRCH, 1857  
*Volutopsius norwegicus* (GMELIN, 1791)  
*Volutospina* NEWTON, 1906  
*Volvarina* HINDS, 1844  
*Volvarina avena* (KIENER, 1834)  
*Volvarina insulana* GOFAS & FERNANDES, 1988  
*Volvarina taeniolata* MÖRCH, 1869  
*Waimatea* FINLAY, 1927  
*Waimatea obscura* (HUTTON, 1873)  
*Xanthodaphne* POWELL, 1942  
*Xenuroturris* IREDALE, 1929  
*Xymene* IREDALE, 1915  
*Xymene convexus* (SUTER, 1909)  
*Xymenopsis* POWELL, 1951  
*Zafra* ADAMS, 1860  
*Zafra phaula* (MELVILL & STANDEN, 1901)  
*Zafra selasphora* (MELVILL & STANDEN, 1901)  
*Zeatrophon* FINLAY, 1927  
*Zelippistes* FINLAY, 1927  
*Zelippistes benhami* (SUTER, 1902)  
*Zemira* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Zidona* ADAMS & ADAMS, 1853  
*Zidona dufresnei* (DONOVAN, 1823)  
*Zittelia* GEMMELARO, 1870  
*Zonulispira* BARTSCH, 1950  
*Zygoceras* WARÉN & BOUCHET, 1991

**Appendix 2: Herkunft des zitierten bearbeiteten Materials**

<b>Taxon</b>	<b>Sammlungslokalität Stratigraphie/legit</b>	<b>Abbildung</b>
<i>Akibumia orientalis</i>	Japan Rezent/AM	T9/4
<i>Anachis</i> sp.1	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T15/7,8
<i>Anachis</i> sp.2	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T15/9,10
<i>Anachis</i> aff. sp.2	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T15/11
<i>Ancilla</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T16/2,3
<i>Ancilla</i> sp.	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/9
<i>Ancilla</i> sp.	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	143
<i>Babylonia zeylanica</i>	Indien, Coromandel Coast, Porto Novo Rezent/Moorthy	T4/12-14; T15/1; 102
<i>Bursa tuberosissima</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	T2/10,11; 54
<i>Busycon canaliculatum</i>	USA, Florida Rezent/Karabanov	106
<i>Calpurnus verrucosus</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	keine
<i>Calyptraea chinensis</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T8/14
<i>Calyptraea novaezelandiae</i>	Neuseeland, Otago Rezent/Riedel	T2/1,2; T8/13; 36
<i>Calyptraea tenuis</i>	Neuseeland, Otago Rezent/Riedel	T8/11,12
<i>Cancellaria</i> sp.	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/12
Cancellariidae cf. <i>Agatrix</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/11
<i>Cancilla</i> ? sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T16/19
<i>Cancilla flaris</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	127
<i>Cantharus fumosus</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T5/6,7
<i>Capulus ungaricus</i>	Frankreich, Banyuls-sur-Mer Rezent/Bandel	T1/13-15
<i>Casmaria erinacea</i>	Philippinen, Cebu Island, Bogo Rezent/Riedel	T2/12; T9/11; 63
<i>Cassis cornuta</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	keine
<i>Cassis nana</i>	Australien, Queensland Rezent/AM	64
<i>Clavilithes parisiensis</i>	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.645	T20/13,14
<i>Clavilithes parisiensis</i>	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	T20/15
<i>Cochlespira orientis</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T11/1,2
<i>Columbella mercatoria</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	keine
<i>Cominella nassoides</i>	Neuseeland, Otago Rezent/Riedel	T4/15-17

<i>Conomitra</i> sp.	Frankreich, Fercourt Lutetium/NNM	T21/18,19
<i>Conorbis</i> sp.	Frankreich, Fleury Lutetium/NNM - 75/19	T19/10
<i>Conorbis</i> sp.	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.714	T19/8,9,11,12
<i>Conus</i> sp.1	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T9/14; T10/1
<i>Conus</i> cf. sp.1	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T10/2,3
<i>Conus</i> sp.2	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T10/4-6
<i>Conus</i> sp.3	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T10/7
<i>Conus striatus</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T3/1,2; 76
<i>Coralliophila</i> s.l. sp.1	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T13/14,15
<i>Coralliophila</i> s.l. sp.2	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T7/1; T13/16
<i>Costellaria</i> aff. <i>amanda</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T17/2,3
<i>Costellaria exasperata</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T17/4
<i>Crassispira</i> sp.	Frankreich, Fercourt Lutetium/NNM	T18/14
<i>Cymbiola imperialis</i>	Philippinen, Sulusee Rezent/Riedel	keine
<i>Cymbiola pulchra</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	keine
<i>Cymbiola rutila</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	keine
<i>Cymbiola vespertilio</i>	Philippinen, Cebu Island, Bogo Rezent/Riedel	113
<i>Cymbiola vespertilio</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	T5/16,17; T16/1;
<i>Cypraea annula</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	keine
<i>Cypraea arabica</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	keine
<i>Cypraea caputserpentis</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	7
<i>Cypraea erosa</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	keine
<i>Cypraea erronea</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T7/14
<i>Cypraea lynx</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T7/15
<i>Cypraea moneta</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	keine
<i>Cypraea vitella</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T8/1,2
<i>Cypraea vitella</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	T1/10; 7, 11, 12
<i>Cytharella coarctata</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T11/3,4
<i>Daphnella</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T11/5,6
<i>Dentimargo</i> sp.	Frankreich, Grignon Lutetium/NNM - RGM 50.049	143

<i>Drilliola</i> aff. <i>crispata</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T11/8-10
<i>Drilliola</i> sp.	Vereinigtes Königreich, Alum Bay Bartonium/NNM	T19/1,2
<i>Drupa</i> aff. <i>lobata</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T14/1
<i>Drupa mora</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T3/10-12; 90
<i>Drupa ricina</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T3/13,14; 90
<i>Engina</i> aff. <i>incarnata</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	T15/2
<i>Engina zonalis</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T5/5
<i>Eosurcula</i> sp.	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	T18/15
<i>Erato</i> sp.	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T8/6,7
<i>Eucitharia marginelloides</i>	Philippinen, Cebu Island, Sambongan Rezent/Riedel	T11/7
<i>Euplica</i> cf. <i>varians</i>	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T15/18,19
<i>Euthriofusus distinctissimus</i>	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	T20/16,17
<i>Fasciolaria tulipa</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T4/6-9 100
<i>Ficopsis juvenis</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/9
<i>Ficus variegata</i>	Indien, Coromandel Coast, Porto Novo Rezent/Moorthy	T2/13-15; T9/12; 67
<i>Fusiaphera</i> sp.	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T18/11
<i>Fusinus</i> sp.	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T20/11,12
<i>Galeodea triganceae</i>	Neuseeland, Taiaeroa Head Rezent/Penniket	64
<i>Gemmula</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T11/11,12
<i>Gemmula</i> sp.	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T18/16
<i>Gemmula</i> s.l. sp.	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/14,15
<i>Gibberula</i> sp.	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T16/13,14
<i>Gyrineum gyrinum</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T2/6-9; T9/7; 53
<i>Gyrineum</i> cf. <i>pusillum</i>	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T9/8,9
<i>Hainotis sharonae</i>	USA, California, Morro Bay Rezent/Hain?	25d, 28b
<i>Hastula hastata</i>	Bahamas, Eleuthera, Palmetto Ostküste Rezent/Riedel	T10/10,11
<i>Hastula rufopunctata</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T10/12
<i>Hastula strigilata</i>	Philippinen, Cebu Island, Bogo Rezent/Riedel	T10/13

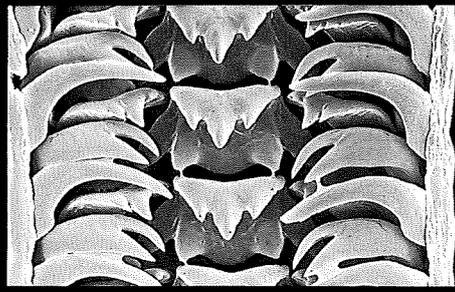
<i>Hemiconus</i> sp.	Frankreich, Fercourt Lutetium/NNM	T19/13-15
<i>Hipponix conicus</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T2/3-5; T9/1,2; 39
<i>Hipponix conicus</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T9/3
<i>Imbricaria conularis</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T6/10-12
<i>Imbricaria olivaeformis</i>	Pilippinen, Cebu Island, Sambongan Rezent/Riedel	T6/9; 129
<i>Kurtzia</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T11/13,14
<i>Kurtziella</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T11/15,16
<i>Lamellaria nigra</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T8/9
<i>Lataxiena</i> sp.	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T14/2,3
<i>Latirus polygonus</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	T4/3-5; 103
<i>Lienardia</i> cf. <i>planilabra</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T12/1,2; 86
<i>Lienardia</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T12/3,4
<i>Linatella succincta</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T9/1
<i>Lophiotoma acuta</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T12/5,6 84
<i>Lophiotoma polytropa</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	keine
<i>Lunatia alderi</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	keine
<i>Lyria harpula</i>	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.674	T21/6-8
<i>Lyria</i> sp.	Frankreich, Grignon Lutetium/NNM	T21/3,4
<i>Maculotriton</i> sp.	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	T14/7
<i>Mancinella alouina</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T3/9
“Mangeliinae“ sp.	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T19/3-4
<i>Marginellopsis marondei</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T16/9-11
<i>Melo broderipi</i>	Philippinen, Sulusee Rezent/Riedel	keine
<i>Melongena melongena</i>	Isla de Margarita, Laguna de la Restinga Rezent/Riedel	T4/10,11; 101
<i>Metula codecussata</i>	Frankreich, Grignon Lutetium/NNM	T21/1,2
<i>Microdaphne</i> aff. <i>trichodes</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T12/7-9
<i>Microdaphne</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T12/10,11
<i>Mitra cardinalis</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T6/6-8 128
<i>Mitra mitra</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	125, 126
<i>Mitra</i> cf. <i>tabanula</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T16/17,18

<i>Mitra cf. turgida</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T16/15,16
<i>Mitrella</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T15/17
<i>Murex tribulus</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	T3/3,4; T14,8; 91
Muricidae aff. <i>Lataxiena</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T14/4-6
Muricidae sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T13/17
<i>Nassarius babylonicus</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T15/3,4
<i>Nassarius coronatus</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T5/10,11; 104
<i>Nassarius incrassatus</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T14/15,16
<i>Nassarius pygmaeus</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T15/5
<i>Nassarius reticulatus</i>	Rezent - Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T5/8,9; T6/13,14; T14/17
<i>Natica fasciata</i>	Philippinen, Cebu Island, Sabongan Rezent/Riedel	T1/1,2; T7/4; 5
<i>Natica</i> sp.	Philippinen, Cebu Island, Sabongan Rezent/Riedel	T1/3; T7/5;
<i>Natica</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T7/1
Naticidae sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T7/2
<i>Neverita</i> sp.	Indien, Coromandel Coast, Porto Novo Rezent/Moorthy	T1/4-5; T7/8
<i>Nucella lapilla</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T3/5,6; T14/9
<i>Ocenebra erinacea</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T3/7,8
Ocenebrinae sp.	Frankreich, Fercourt Lutetium/NNM	T20/9,10
<i>Oliva cf. duclosi</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	T16/8
<i>Oliva reticularis</i>	Bahamas, Eleuthera, Whale Point Westküste Rezent/Riedel	keine
<i>Oliva sericea</i>	Indonesien, Bali, Nordküste Rezent/Riedel	T6/1,2; 117
<i>Olivella acteocina</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T16/4,5
<i>Olivella dealbata</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T6/3-5; T16/6,7
<i>Olivella</i> sp.1	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.671	T21/13,14
<i>Olivella</i> sp.2	Frankreich, Le Bois Lutetium/NNM - St. 50137	T21/15
Ovulidae sp.	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/7,8
<i>Phos textum</i>	Philippinen, Cebu Island, Sambongan Rezent/Riedel	T5/1,2; T15/6; 105
<i>Pisania</i> sp.	Australien, Queensland, Lizard Rezent/Riedel	T5/3,4
Plesiotritoniinae sp.	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T18/10
<i>Pleurotomella</i> sp.	Frankreich, Chateaurouge Lutetium/NNM	T18/17,18

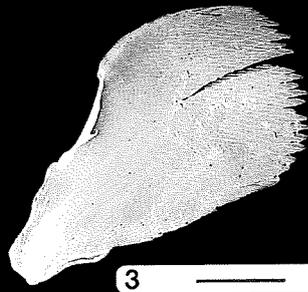
<i>Pleurotomella</i> sp.	Frankreich, Fercourt Lutetium/NNM	T19/7
<i>Pleurotomella</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T12/12,13
<i>Pleurotomoides</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T12/14-16
<i>Poiriera dyscritus</i>	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	T20/1,2
<i>Poiriera harrisi</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/3,4
<i>Poiriera</i> cf. <i>septemcostata</i>	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T19/16,17
<i>Polinices melanostomus</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T7/6,7
<i>Polinices mellosus</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T1/6-9; T7/9; 6
<i>Polinices</i> sp.	Philippinen, Cebu Island, Sambongan Rezent/Riedel	T7/10,11
<i>Proterato sulcifera</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T8/3
<i>Pterynotus contabulatus</i>	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.633	T20/8
<i>Pterynotus matthewsensis</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/5,6
<i>Pusia</i> cf. <i>sykesi</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T17/5
<i>Pyrene deshayesi</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	T5/15; T15/16; 109
<i>Pyrene scripta</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T5/12-14
<i>Pyrene</i> sp.	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	T15/15
Ranellidae aff. <i>Sassia</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T9/5,6
<i>Sargana</i> sp.	USA, Mississippi, Ripley Formation Maastrichtium/Bandel und Dockery	T17/6
<i>Siphonochelus</i> sp.	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T20/6,7
<i>Solatia</i> cf. <i>piscatoria</i>	Ghana, Accra Rezent/ZMH	T9/13; 71
<i>Stigmaulax sulcatus</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T7/12,13
<i>Taranis</i> sp.1	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T13/1-3
<i>Taranis</i> sp.2	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T13/4-6
<i>Terebra crenulata</i>	Philippinen, Cebu Island, Bogo Rezent/Riedel	T10/14-16
<i>Terebra crenulata</i>	Philippinen, Cebu Island, Argao Rezent/Riedel	80
<i>Terebra</i> cf. <i>protecta</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T10/17
<i>Terebra</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1987 Rezent/Bandel und Weikert	T10/8,9
Terebridae ?	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/16
<i>Thalassocyon tui</i>	Australien, Victoria Rezent/MV - F8/849	keine
<i>Tonna</i> aff. <i>cepa</i>	Australien, Queensland, Heron Island Rezent/Riedel	T9/10

<i>Trichosirius</i> sp.	Neuseeland Rezent/NMNZ	keine
<i>Trivia arctica</i>	Frankreich, Bretagne, Roscoff Rezent/Riedel	T1/11,12; T8/4,5
<i>Trophonopsis</i> sp.	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T14/10
<i>Turbinella angulata</i>	Bahamas, Eleuthera, Alabaster Bay Rezent/Riedel	T3/15,16 94
Turbinellidae cf. <i>Columbarium</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/7
Turridae aff. <i>Clavatula</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/13
Turridae aff. <i>Fasciolarinae</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T17/17,18
Turridae cf. <i>Drilliola</i>	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/1
Turridae gen. aff. <i>Spirotropis</i>	Frankreich, Gan ?Ypresium-Lutetium/NNM	T19/5
Turridae sp.	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/2
<i>Turris</i> aff. <i>cingulifera</i>	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T13/13
<i>Turris</i> sp.	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	T19/6
<i>Typhis</i> sp.	Frankreich, St. Gobain Ypresium/NNM	T20/3-5
<i>Unedogemmula</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T13/7,8
<i>Uromitra</i> sp.	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.694	T21/16,17
<i>Uxia costulata</i>	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.696	T18/12
<i>Uxia</i> sp.	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM - RGM 220.698	T18/13
<i>Vasum turbinellum</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T4/1,2; 95
<i>Vepracula</i> sp.	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T13/9,10
<i>Vepracula</i> sp.	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T13/11,12
<i>Vexillum vulpeculum</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	134, 136
<i>Vitularia miliaris</i>	Australien, Queensland, Lizard Island Rezent/Riedel	T14/11,12
<i>Volutilithes</i> sp.	Frankreich, Fercourt Lutetium/NNM	T21/5
<i>Volutocorbis</i> sp.	USA, Alabama, Matthews Landing Paleozän/Bandel und Dockery	T18/8
<i>Volutocorbis</i> sp.	Frankreich, Daméry Lutetium/NNM	T21/9-12
<i>Volvarina</i> sp.	Südafrika, Natal Rezent/Herbert	T16/12
<i>Xymene convexus</i>	Neuseeland, Otago Rezent/Riedel	T14/13,14
<i>Zafra</i> cf. <i>selasphora</i>	Rotes Meer, Meteorfahrt 1993 Rezent/von Rützen	T15/12-14
<i>Zelippistes benhami</i>	Neuseeland Rezent/NMNZ	T8/10

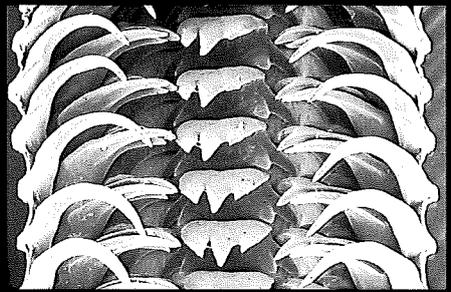
AM = Australian Museum; MV = Museum of Victoria, Australien; NMZM = National Museum of New Zealand; NNM = Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden, Niederlande; ZMH = Zoologisches Museum in Hamburg. Herkunftsangaben zu Tieren aus denen DNA extrahiert wurde sind in Kapitel 4 zusammengestellt.



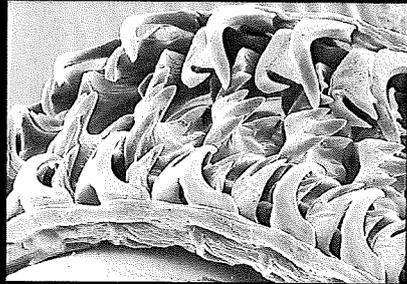
1



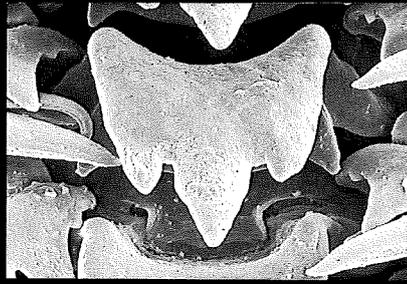
3



4



2



6



5



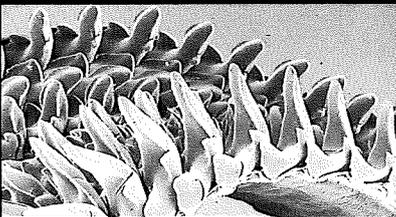
7



8



9



10



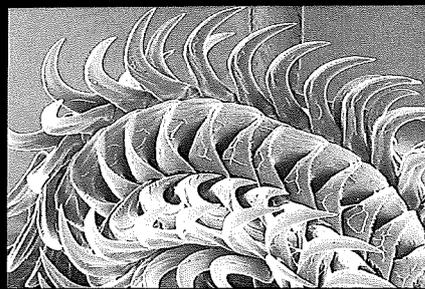
11



12



13



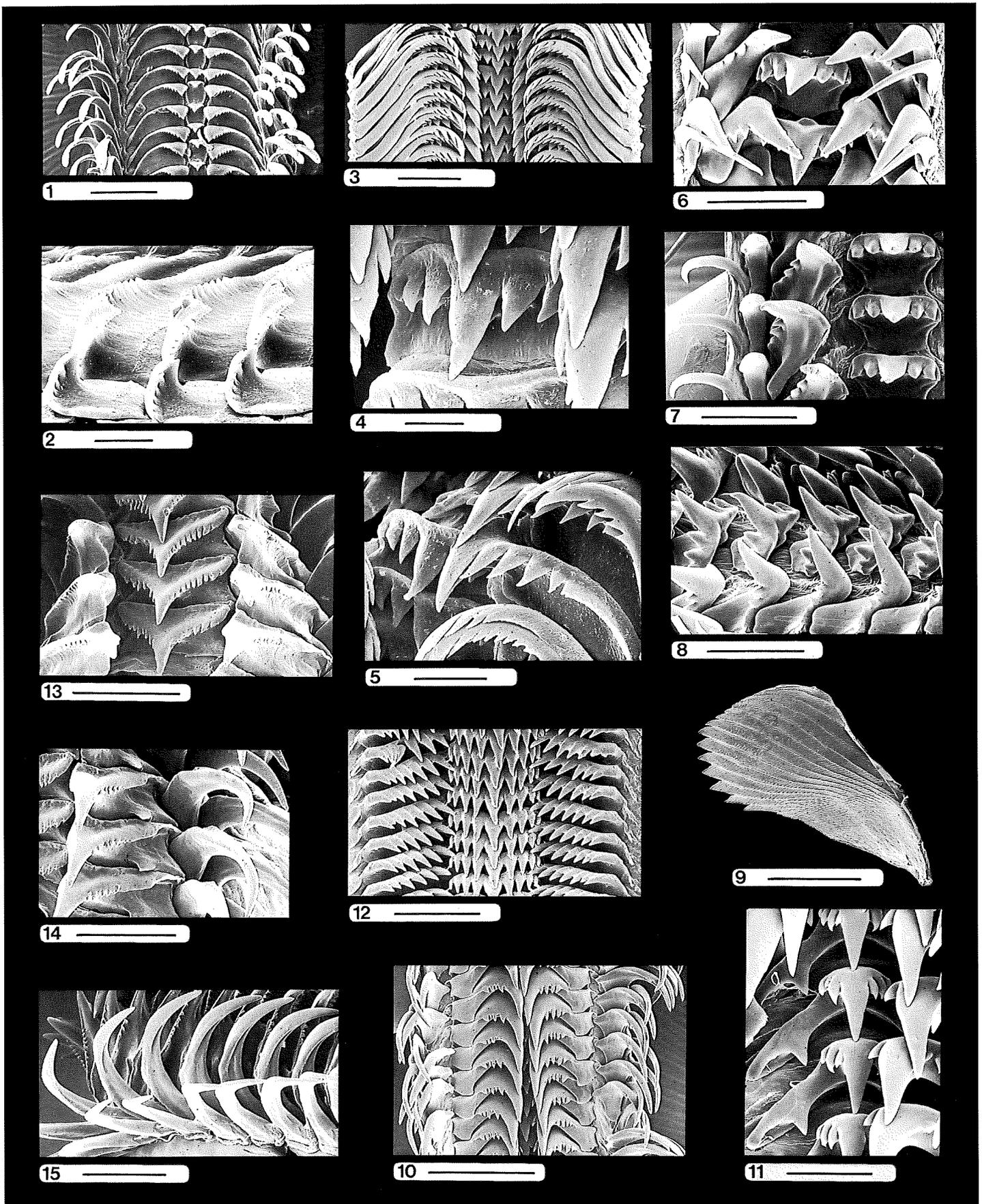
14



15

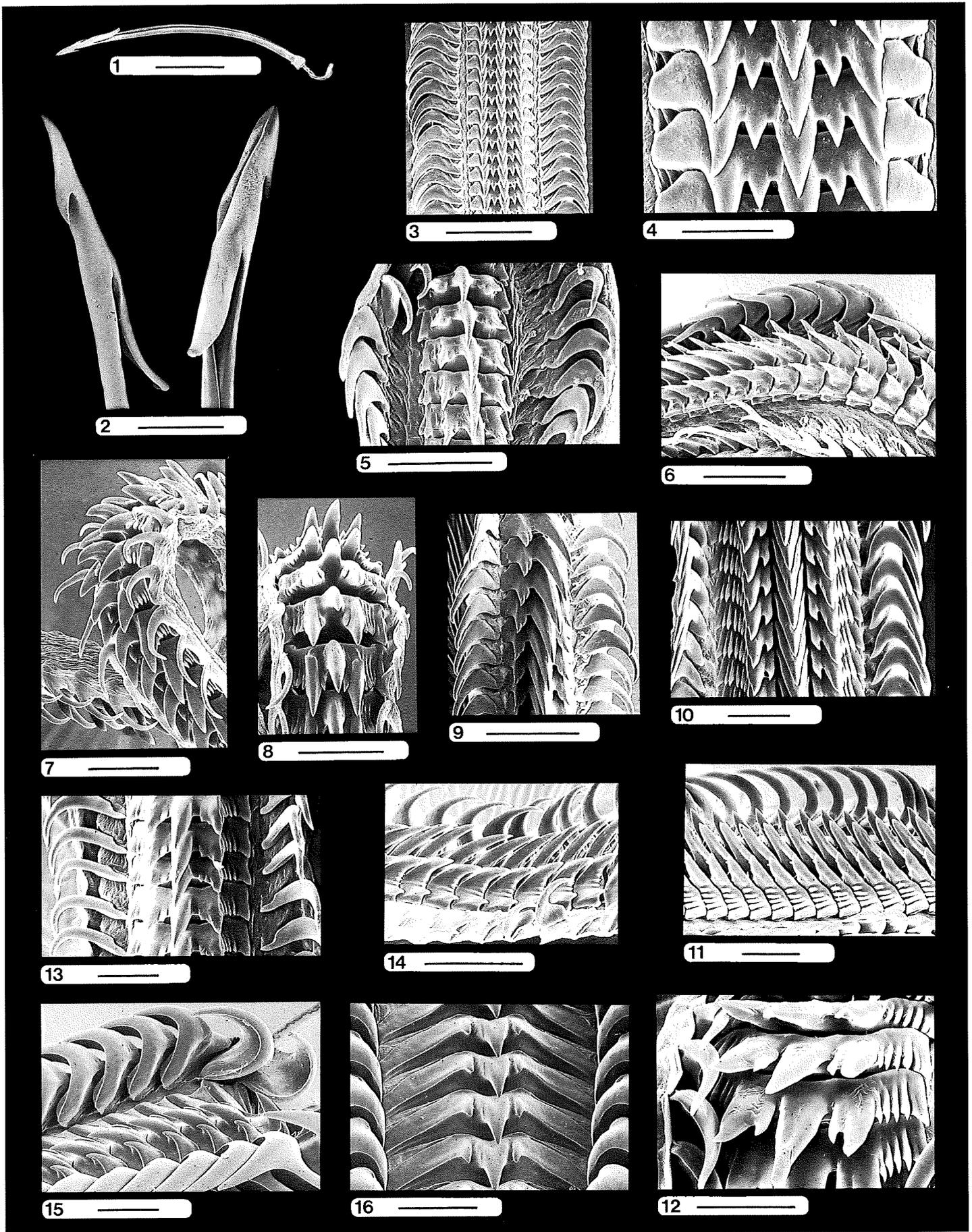
Tafel 1 - Radulazähne von Naticidae, Cypraeidae, Triviidae und Capulidae

1-2: *Natica fasciata*; 3: Kieferelement von *Natica* sp.; 4-5: *Neverita* sp.; 6-9: *Polinices mellosus*; 10: *Cypraea vitella*; 11-12: *Trivia arctica*; 13-15: *Capulus ungaricus*. Maßstabslinien: 3, 10, 14  $\cong$  200  $\mu$ m; 4, 7, 12  $\cong$  100  $\mu$ m; 1, 2, 5, 6, 8, 9, 11, 13, 15  $\cong$  50  $\mu$ m.



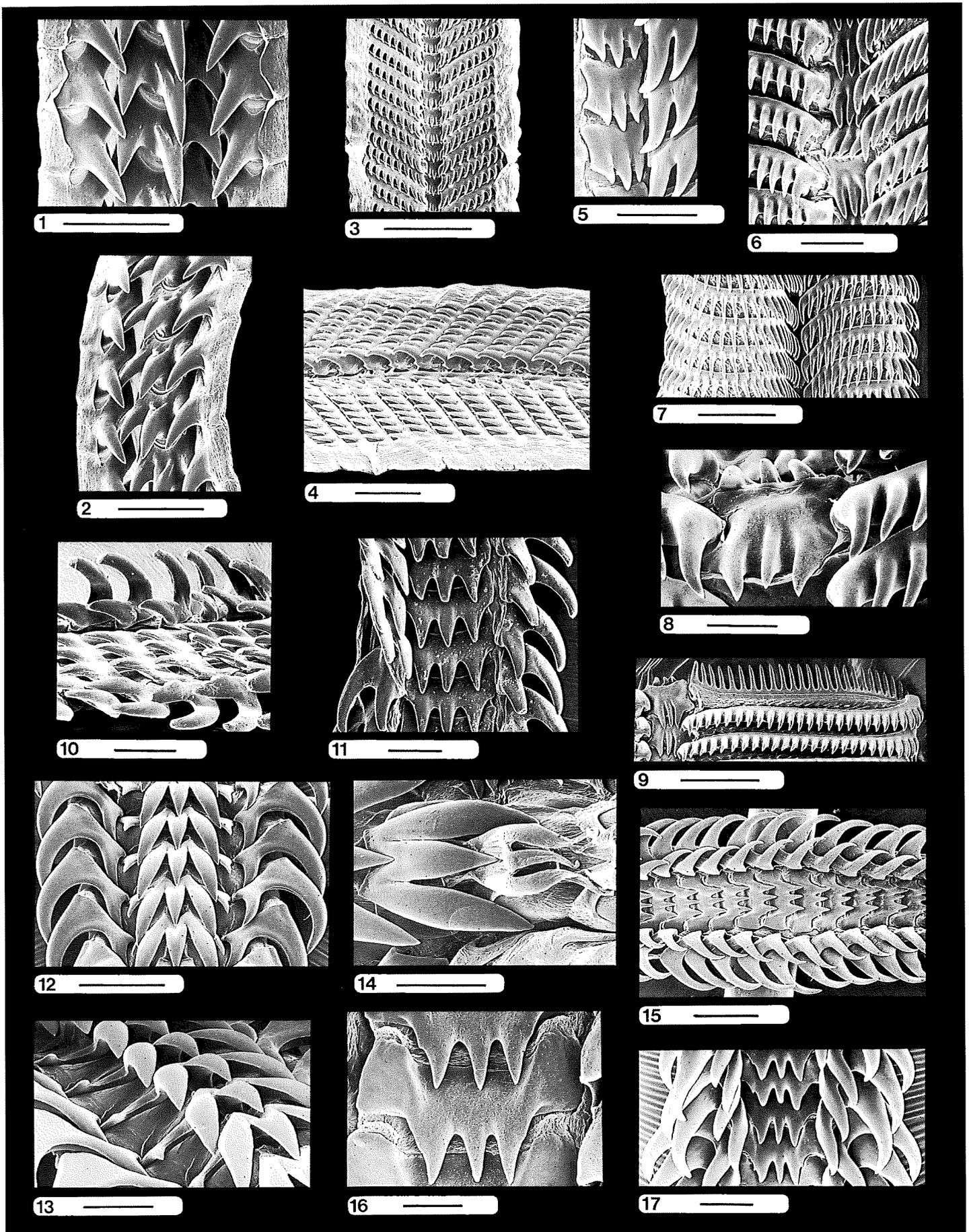
Tafel 2 - Radulazähne von Calyptraeidae, Hipponicidae, Ranellidae, Cassidae und Ficidae

1-2: *Calyptrea novaezelandiae*; 3-5: *Hipponix conicus*; 6-9: *Gyrineum gyrinum*, Radula und Kieferelement; 10-11: *Bursa tuberosissima*; 12: *Casmaria erinacea*; 13-15: *Ficus variegata*. Maßstabslinien: 9  $\cong$  0.5 mm; 10, 13-15  $\cong$  200  $\mu$ m; 1, 6-8, 12  $\cong$  100  $\mu$ m; 3, 11  $\cong$  50  $\mu$ m; 2, 5  $\cong$  20  $\mu$ m; 4  $\cong$  10  $\mu$ m.



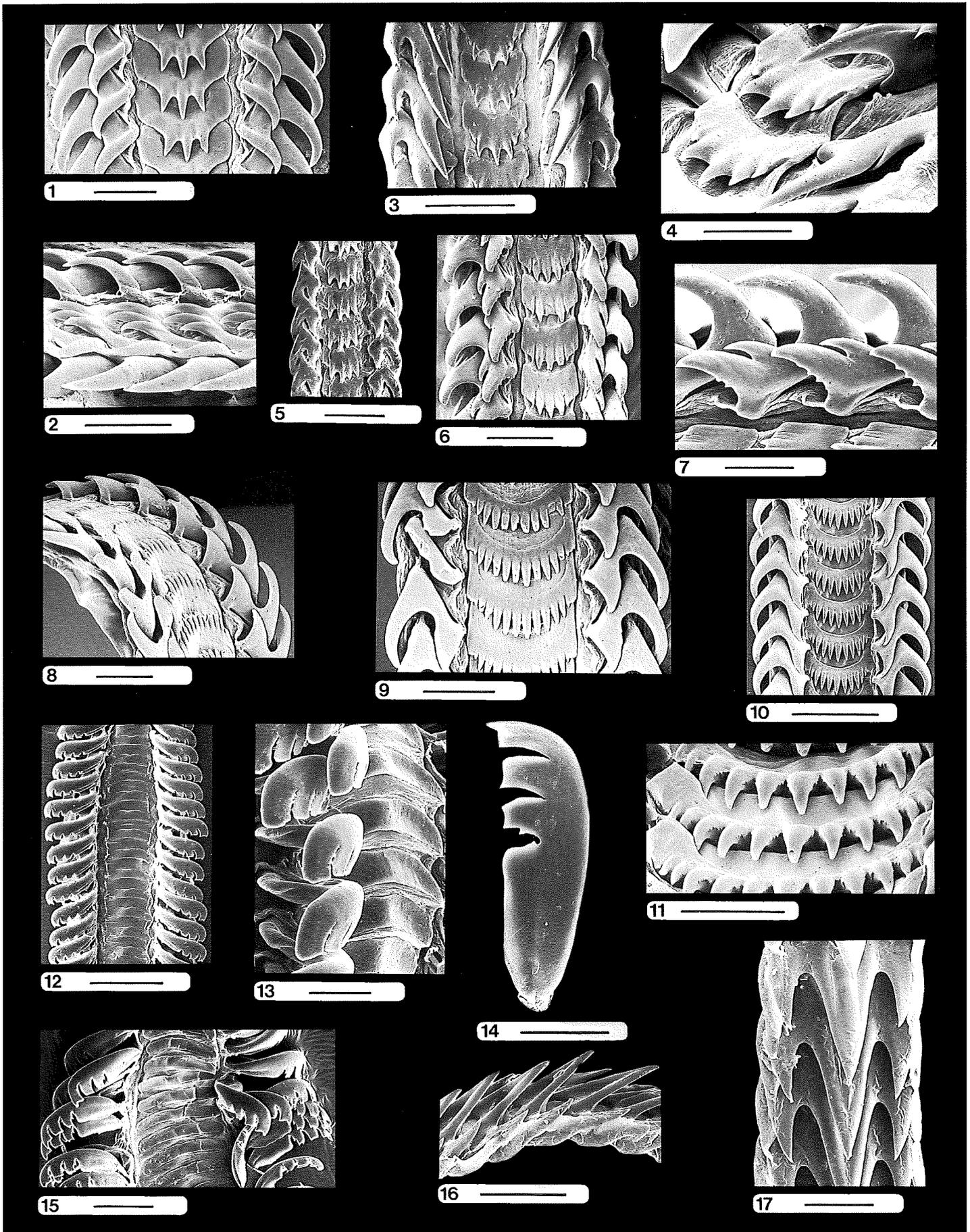
**Tafel 3 - Radulazähne von Conidae, Muricidae und Turbinellidae**

1-2: *Conus striatus*; 3-4: *Murex tribulus*; 5-6: *Nucella lapilla*; 7-8: *Ocenebra erinacea*; 9: *Mancinella alouina*; 10-12: *Drupa mora*; 13-14: *Drupa ricina*; 15-16: *Turbinella angulata*. Maßstabslinien: 1  $\cong$  2 mm; 2  $\cong$  0.5 mm; 3, 9, 15, 16  $\cong$  200  $\mu$ m; 5, 6, 14  $\cong$  100  $\mu$ m; 4, 7, 8, 10-13  $\cong$  50  $\mu$ m.



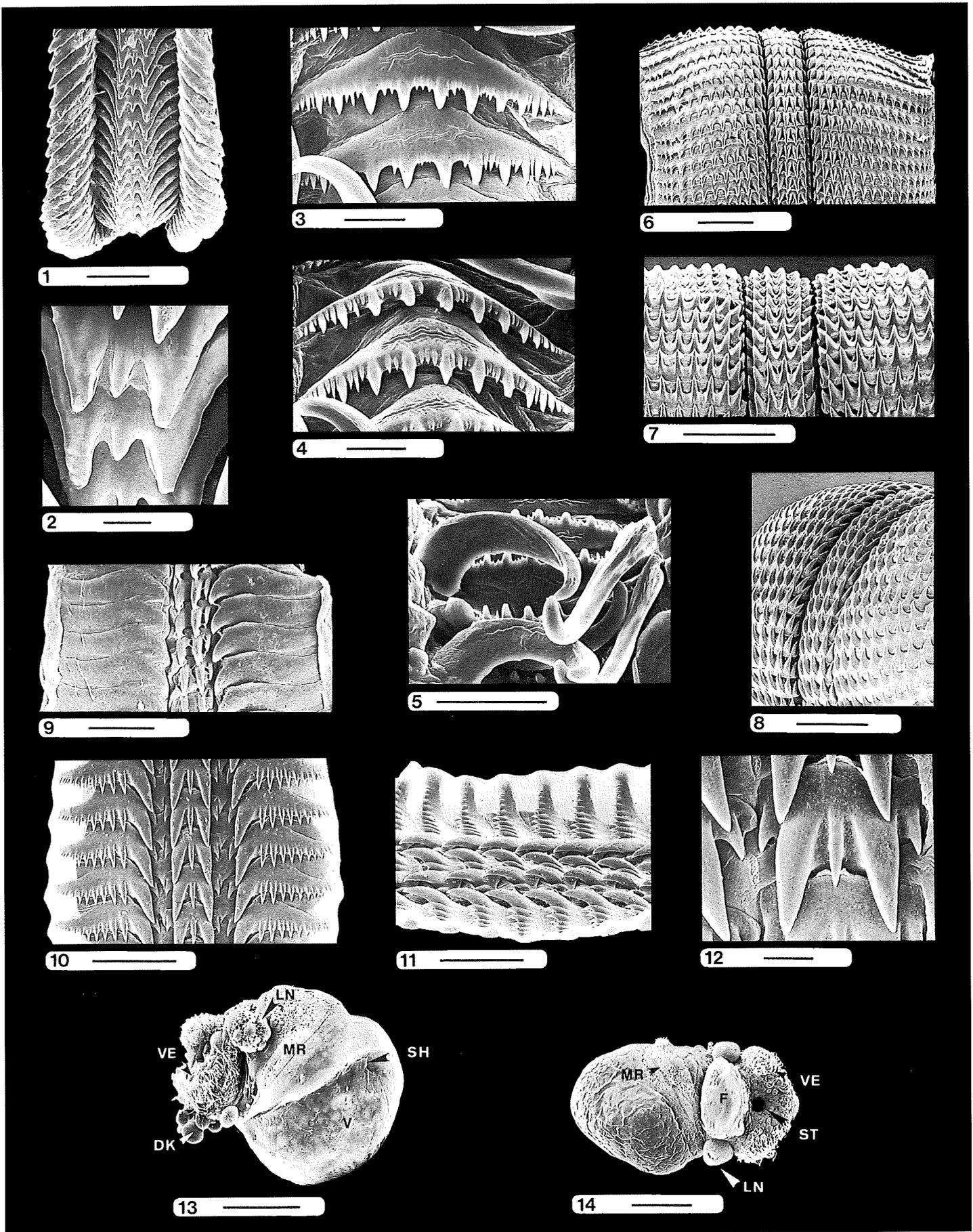
Tafel 4 - Radulazähne von Turbinellidae und Buccinidae

1-2: *Vasum turbinellum*; 3-5: *Latirus polygonus*; 6-9: *Fasciolaria tulipa*; 10-11: *Melongena melongena*; 12-14: *Babylonia zeylanica*; 15-17: *Cominella nassoides*. Maßstabslinien: 3, 7, 9, 12, 15  $\cong$  200  $\mu$ m; 1, 2, 4, 6, 10, 11, 13, 14, 17  $\cong$  100  $\mu$ m; 5, 8, 16  $\cong$  50  $\mu$ m.



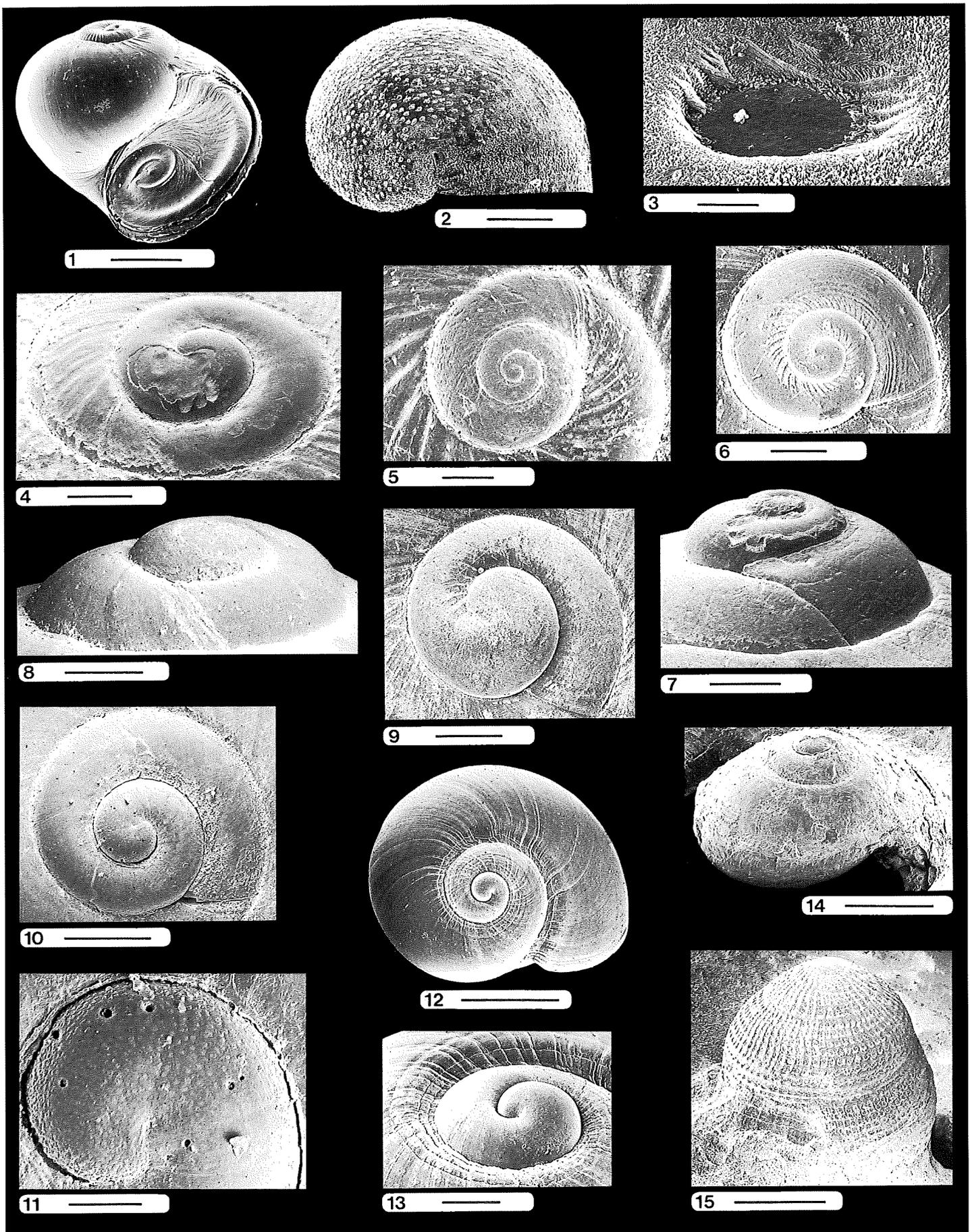
Tafel 5 - Radulazähne von Buccinidae, Columbellidae und Volutidae

1-2: *Phos textum*; 3-4: *Pisania* sp.; 5: *Engina zonalis*; 6-7: *Cantharus fumosus*; 8-9: *Nassarius reticulatus*; 10-11: *Nassarius coronatus*; 12-14: *Pyrene scripta*; 15: *Pyrene deshayesi*; 16-17: *Cymbiola vespertilio*. Maßstabslinien: 10, 12, 16  $\cong$  200  $\mu$ m; 3, 6, 8, 9, 15, 17  $\cong$  100  $\mu$ m; 1, 2, 4, 5, 7, 11, 13, 14  $\cong$  50  $\mu$ m.



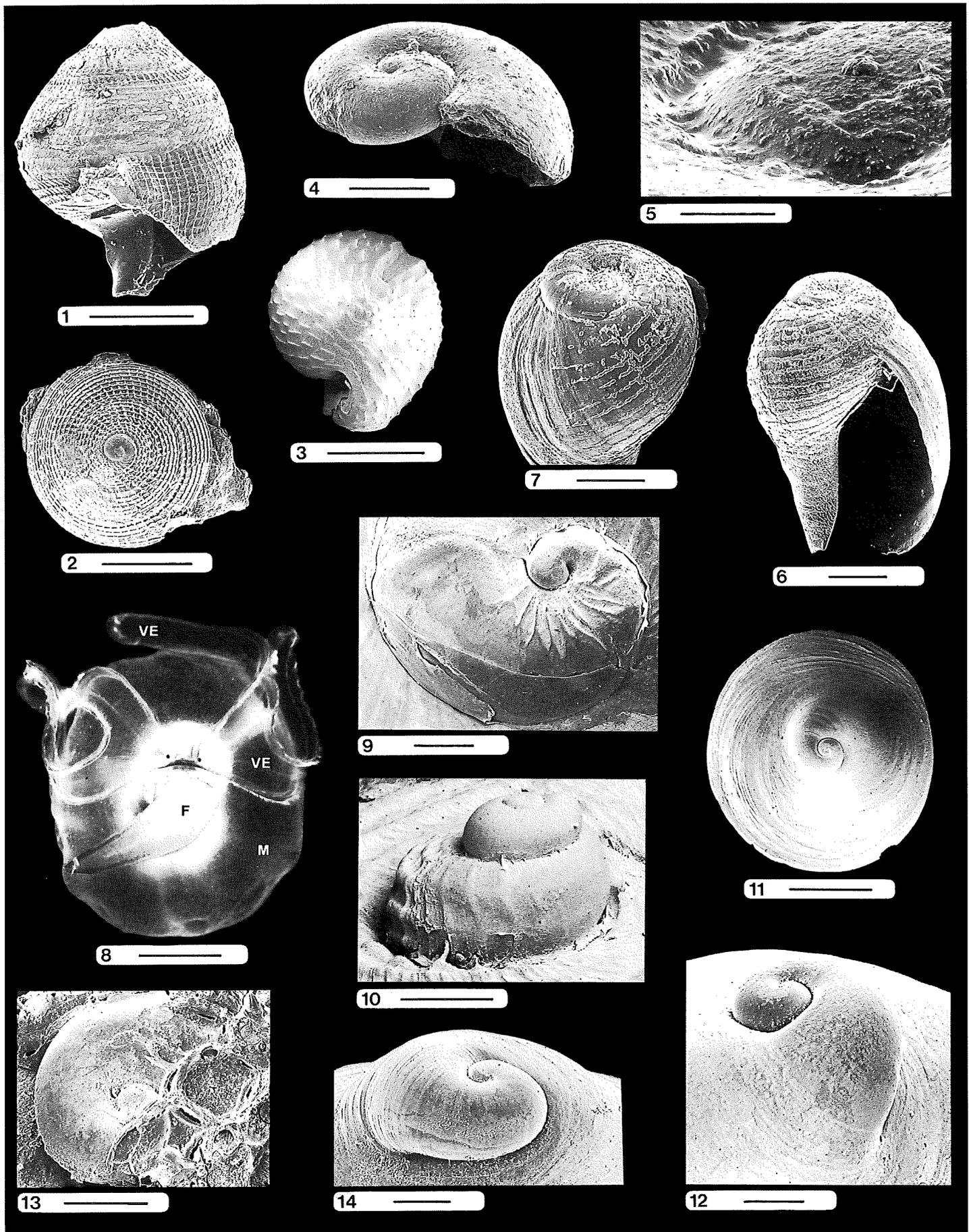
Tafel 6 - Radulazähne von Olividae und Mitridae; Embryonen von *Nassarius reticulatus*

1-2: *Oliva sericea*; 3-5: *Olivella dealbata*; 6-8: *Mitra cardinalis*; 9: *Imbricaria olivaeformis*; 10-12: *Imbricaria conularis*; 13: Intrakapsulärer Veliger von *Nassarius reticulatus*, der begonnen hat mit den Velarzilien artifiziiell erzeugte Nährreier einzustrudeln - DK = Dotterkugeln, LN = Larvale Niere, MR = Mantelrand, SH = (organische) Schale, V = Visceralmasse, VE = Velum; 14: Normal entwickelter intrakapsulärer Veliger von *N. reticulatus* in ventraler Ansicht - F = Fuß, ST = Stomodeum. Maßstabslinien: 6-8  $\cong$  200  $\mu$ m; 1, 10, 11  $\cong$  100  $\mu$ m; 5, 9, 13, 14  $\cong$  50  $\mu$ m; 2-4, 12  $\cong$  20  $\mu$ m.



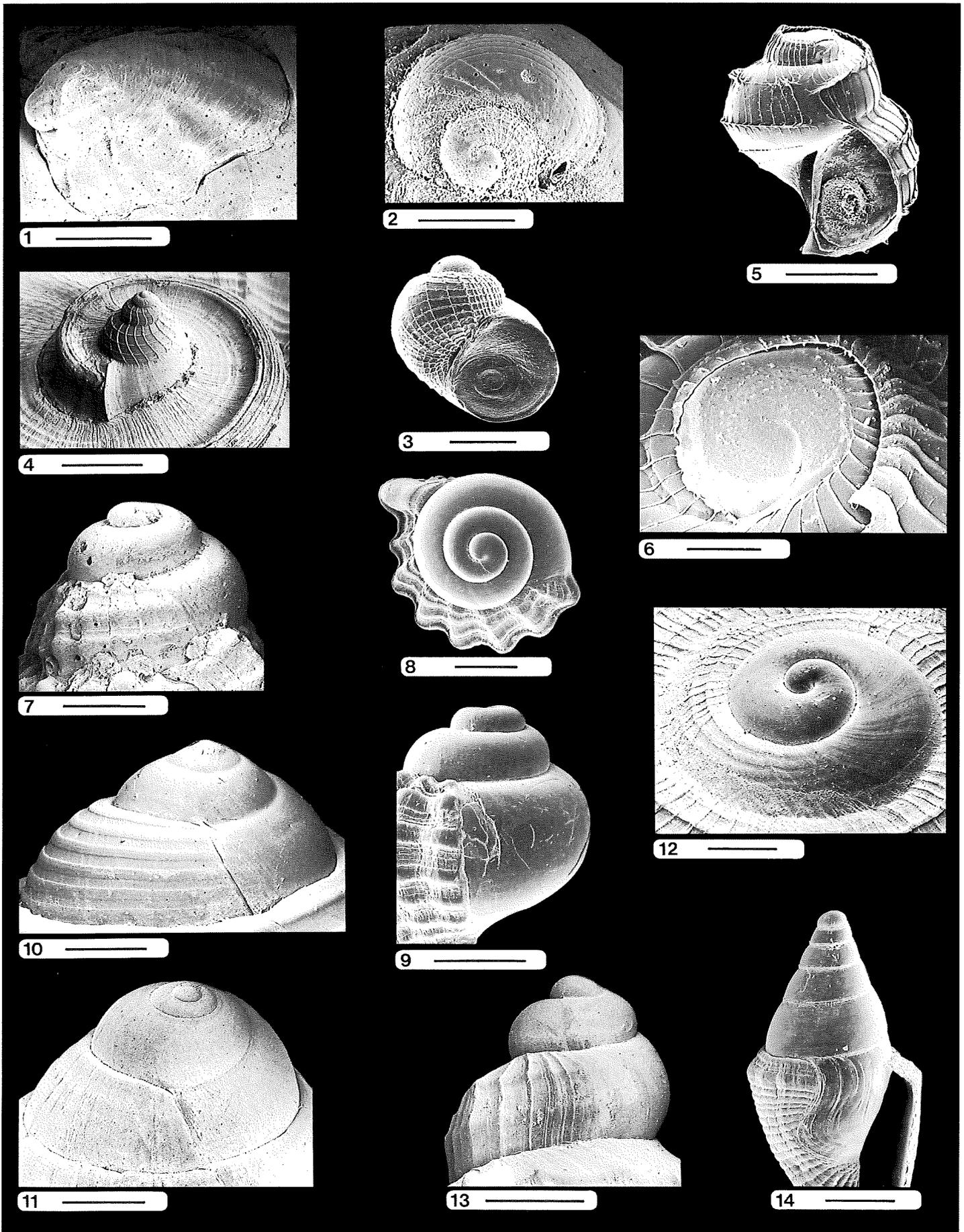
**Tafel 7 - Frühontogenetische Schalen rezenter Naticoidea und Cypraeoidea**

1: Larvalgehäuse einer *Natica*, das bereits dem Adultus ähnliche Gehäusemorphologie und ein verkalktes Operculum zeigt; 2: Naticide Embryonalgehäuse können mit kräftigen Tuberkelreihen skulpturiert sein; 3: Veligergehäuse einer Muricide (siehe Tafel 13) mit nicht vollendetem Bohrloch, welches wahrscheinlich von einer Naticiden-Larve stammt; 4: Protoconch von *Natica fasciata*; 5: Protoconch von *Natica* sp.; 6: Protoconch von *Polinices melanostomus* an Juvenilgehäuse; 7: Protoconch von *P. melanostomus* an Adultgehäuse; charakteristische Skulptur korrodiert; 8: Protoconch von *Neverita* sp.; 9: Protoconch von *Polinices mellosus*; 10: Protoconch von *Polinices* sp.; 11: Dito - Embryonalschale; 12: Juvenilgehäuse von *Stigmaulax sulcatus* in Aufsicht; 13: Protoconch von *S. sulcatus*; 14: Mechanisch freigelegter Protoconch von *Cypraea errones*; 15: Dito von *Cypraea lynx*. Maßstabslinien: 12  $\cong$  1 mm; 14, 15  $\cong$  0.4 mm; 1, 4-10  $\cong$  200  $\mu$ m; 2, 11  $\cong$  50  $\mu$ m; 3  $\cong$  10  $\mu$ m.

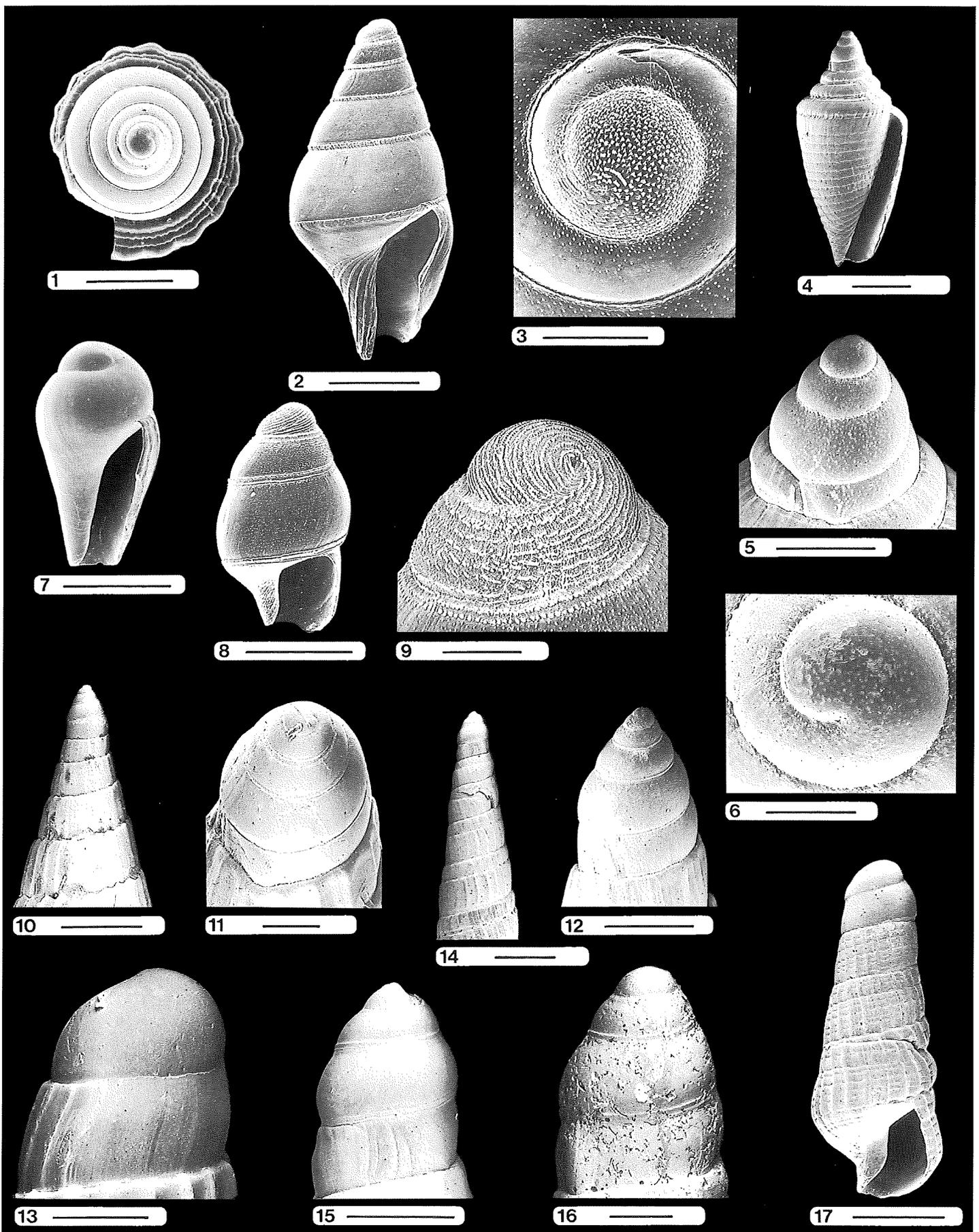


**Tafel 8 - Früh- und spätontogenetische Schalen rezenter Cypraeoidea, Lamellarioidea, Capuloidea und Calyptraeidea**

1: Mechanisch freigelegter Protoconch von *Cypraea vitella*; 2: Dito - anderes Exemplar in Aufsicht; 3: Teleoconch von *Proterato sulcifera* von apikal: Mikroskulptur und dorsale Furche sind sekundäre Produkte außen anliegender Mantellappen; 4: Mechanisch freigelegte Anfangswindungen von *Trivia arctica*; 5: Dito - Ausschnitt der initialen Schale mit sekundär verfüllter Suture; 6: Frühjuveniles Gehäuse von *Erato* sp. mit charakteristischer Spiralskulptur; 7: Dito - Übergang Protoconch zu Teleoconch; 8: Frei schwimmende Pseudo-Echinospiral larve von *Marseniopsis* cf. *mollis* (aus Bandel et al., 1993); F = Fuß, M = Mantel, VE = Velum; 9: Protoconch von *Lamellaria nigra* mit charakteristischen Spiralisierungsfalten; 10: Protoconch von *Zelippistes benhami*; 11: Juvenilgehäuse von *Calyptraea tenuis* in Aufsicht; 12: Dito - Vergrößerung Protoconch; 13: Teilweise mit Bryozoen überwachsener Protoconch von *Calyptraea novaezelandiae*; dessen große Initialwindung eine nicht-planktotrophe Frühontogenese anzeigt; 14: Protoconch von *Calyptraea chinensis*. Maßstabslinien: 8  $\cong$  2 mm; 3, 11  $\cong$  1 mm; 1, 2, 10, 13  $\cong$  0.4 mm; 4, 6, 7, 9, 12, 14  $\cong$  200  $\mu$ m; 5  $\cong$  20  $\mu$ m.

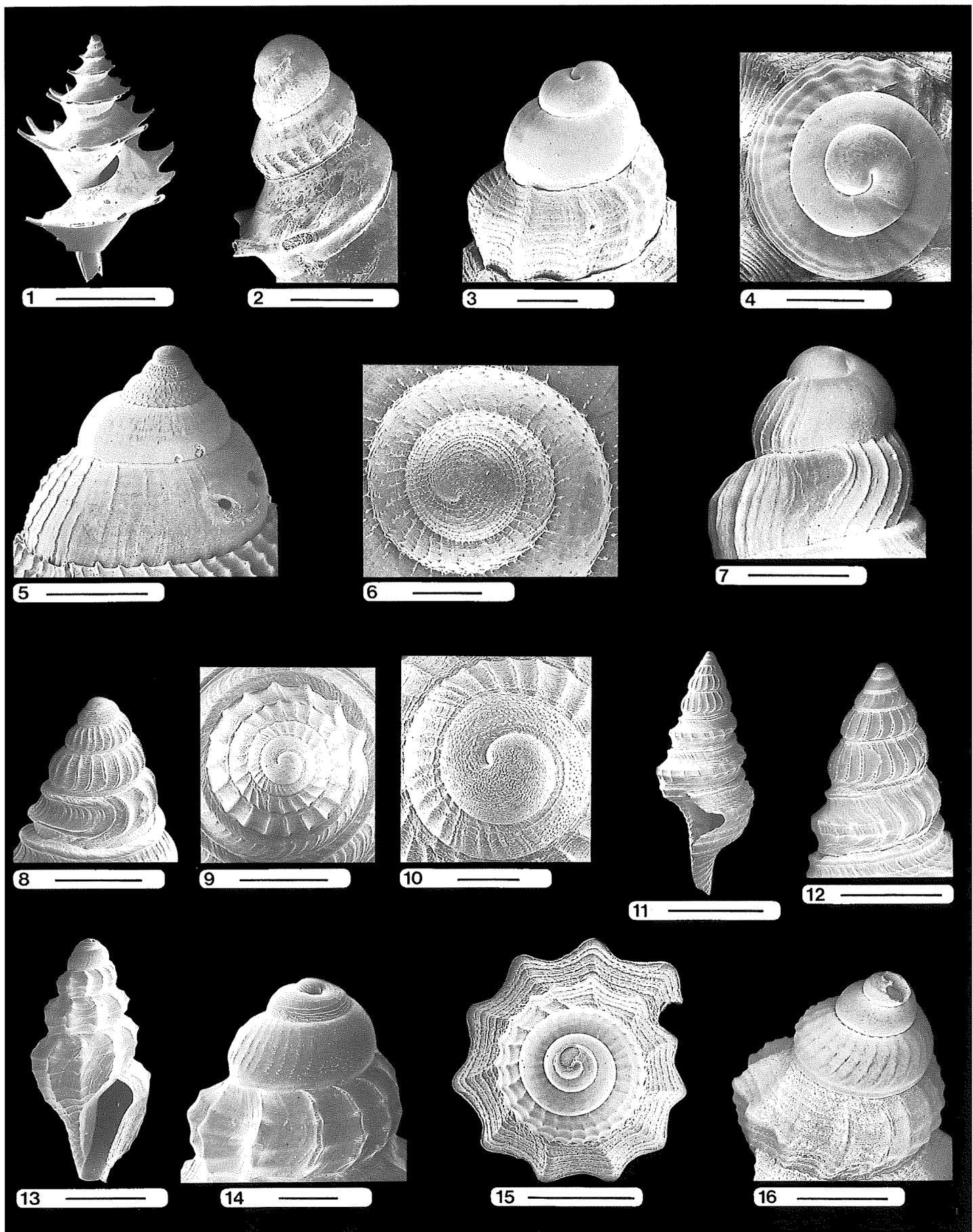


Tafel 9 - Frühontogenetische Schalen rezenter Calyptraeidea, Laubierinioidea, Cassoidea, Ficoidea und Cancellarioidea  
 1: Juveniler *Hipponix conicus*, der sich in die Schale der Wirtsschnecke *Linatella succincta* eingezt hat; 2: Dito - Vergrößerung Protoconch;  
 3: *H. conicus* - Gehäuse einer frei schwimmenden Larve aus dem Roten Meer; 4: Apex von *Akibumia orientalis*; 5: Larvalgehäuse von ?  
*Sassia* sp. (Ranellidae), welches periostracale Auflagerungen zeigt wie sie ähnlich bei Personidae auftreten; 6: Dito - Ausschnitt der initialen  
 Windung; 7: Protoconch von *Gyrineum gyrinum*; 8: Protoconch von *Gyrineum* cf. *pusillum* in Aufsicht; 9: Dito - anderes Gehäuse in lateraler  
 Sicht; 10: Protoconch von *Tonna* aff. *cepa* - Skulptur der Kalkschale ist mit dickem Periostracum überdeckt; 11: Protoconch von *Casmaria*  
*erinacea*; 12: Initiale Windungen von *Ficus variegata*; 13: Protoconch von *Solatia* cf. *piscatoria*; 14: Protoconch von *Conus* sp.1 aus dem  
 Westindik. Maßstabslinien: 4  $\cong$  2 mm; 1, 10  $\cong$  1 mm; 5, 7-9, 11-14  $\cong$  0.5 mm; 2, 3  $\cong$  200  $\mu$ m; 6  $\cong$  100  $\mu$ m.



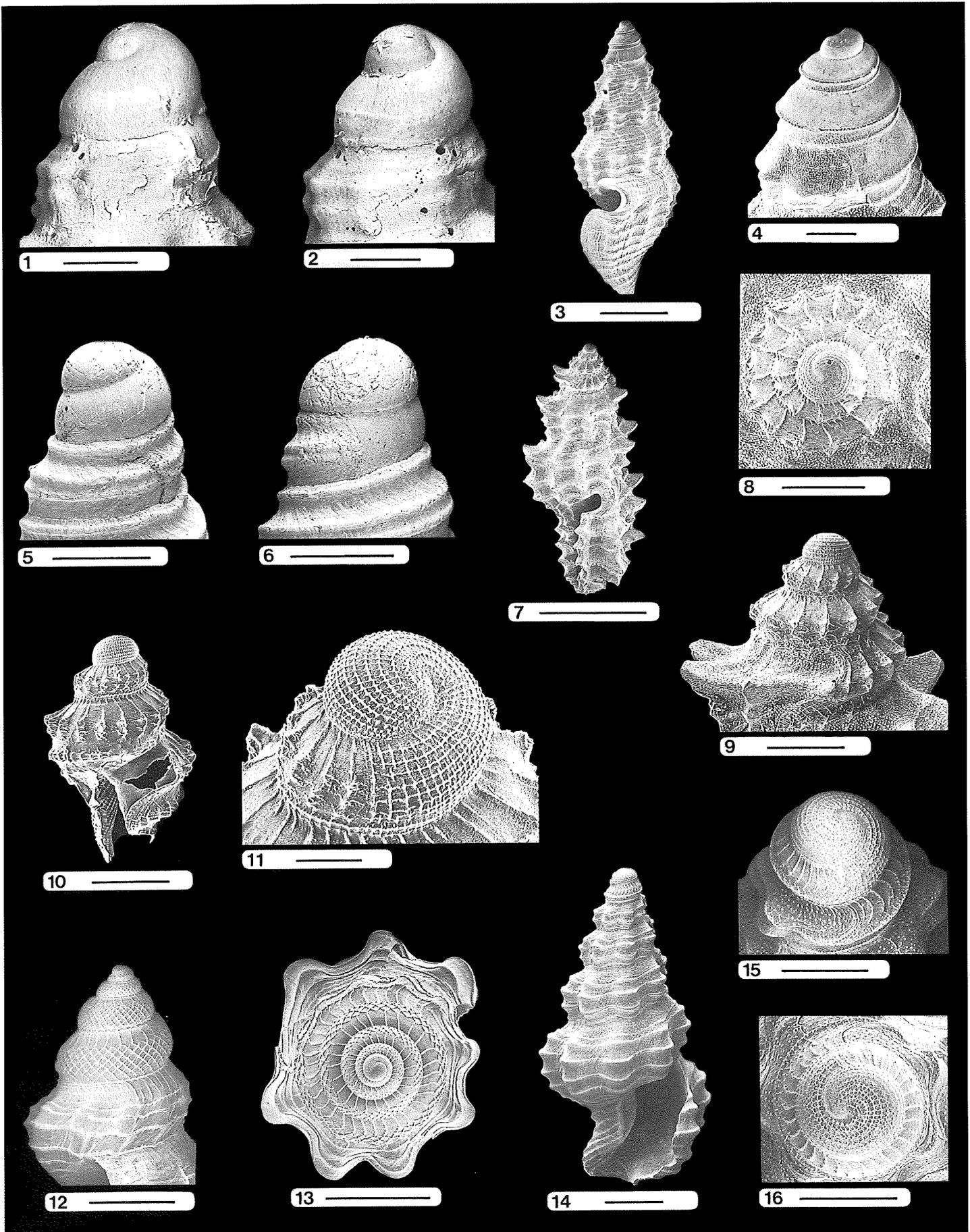
Tafel 10 - Frühontogenetische Schalen rezenter Conidae und Terebridae

1: Protoconch von *Conus* sp.1 aus dem Westindik in Aufsicht; 2: Larvalgehäuse aus dem Roten Meer, das im Detail mit dem Protoconch von *Conus* sp.1 übereinstimmt; 3: Dito - mit Tuberkeln besetzte Embryonalschale und Bruchstelle aufgrund einer räuberischen Attacke; 4: Juvenile *Conus* sp.2 aus dem Roten Meer mit intaktem Apex; 5: Dito - Vergrößerung Protoconch; 6: Dito - Embryonalschale besteht aus einer Windung; 7: Frühjuvenile *Conus* sp.3 aus dem West-Indik mit paucispiralem Protoconch; 8: *Terebra* sp. - Veligergehäuse aus dem Roten Meer, das die charakteristische Abnahme des Windungsdurchmessers der letzten Larvalwindung zeigt; 9: Dito - Tuberkelspiralreihen der Embryonalschale; 10: Apikale Windungen von *Hastula hastata*; 11: Dito - Vergrößerung Protoconch; 12: Protoconch von *Hastula rufopunctata*; 13: Paucispiraler Protoconch von *Hastula strigilata*; 14: Apikale Windungen von *Terebra crenulata*; 15: Dito - Vergrößerung Protoconch; 16: Dito - anderes Gehäuse mit intakter Embryonalschale und Blick auf subterminalen Axialwulst; 17: Juvenilgehäuse von *Terebra* cf. *protecta* mit paucispiralem Protoconch. Maßstablinien: 4, 7, 10, 14, 17  $\cong$  1 mm; 1, 12  $\cong$  0.5 mm; 2, 5, 8, 15  $\cong$  0.4 mm; 11, 13, 16  $\cong$  200  $\mu$ m; 3, 6, 9  $\cong$  100  $\mu$ m.



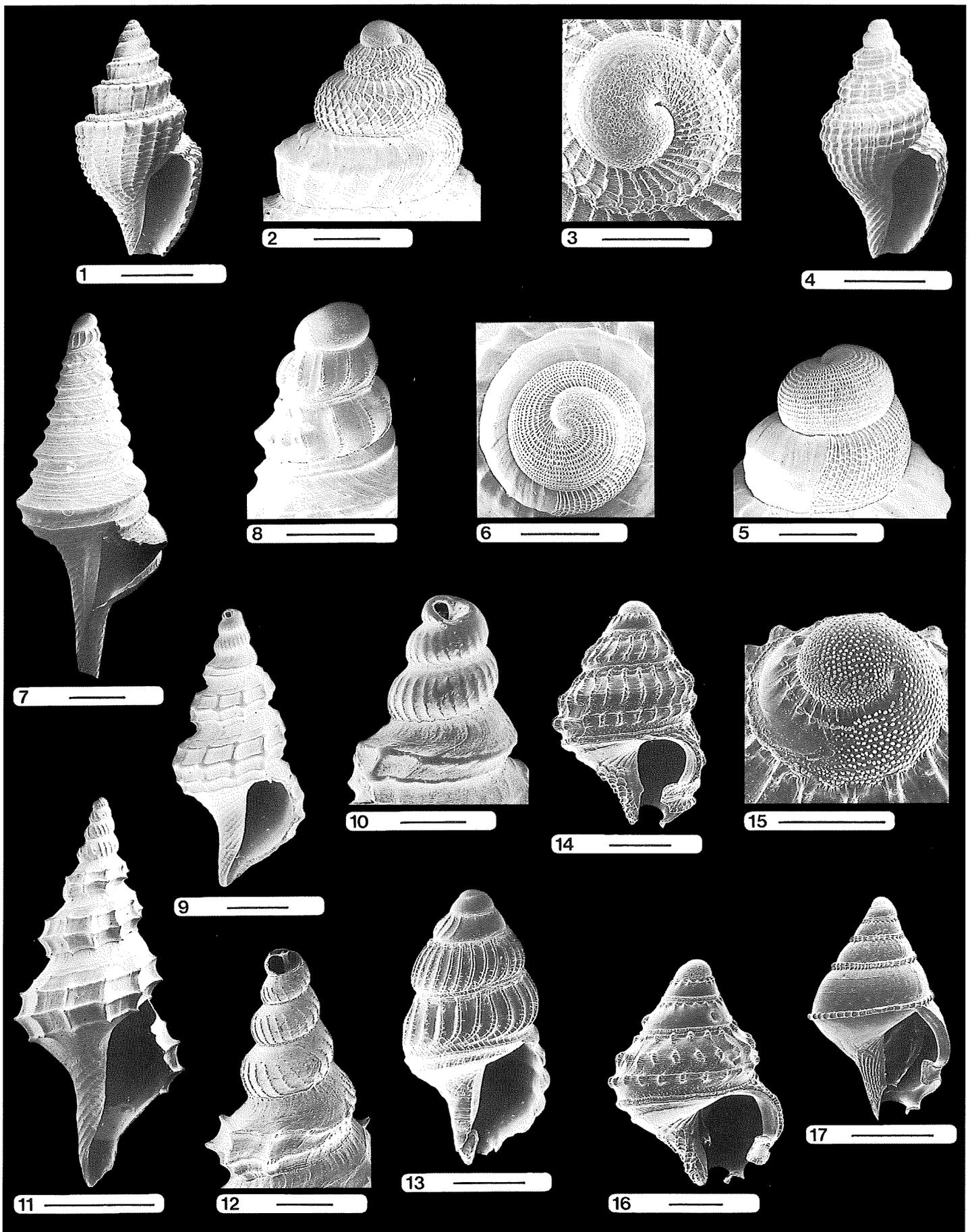
**Tafel 11 - Frühontogenetische Schalen rezenter Turridae**

1: Juvenilgehäuse von *Cochlespira orientis* mit tiefem suturalem Sinus; 2: Dito - Protoconch; 3: Protoconch von *Cytharella coarctata*; 4: Dito - in Aufsicht; 5: Protoconch von *Daphnella* sp.; 6: Dito - Skulpturenentwicklung der initialen Windungen; 7: Protoconch von *Eucitharia marginelloides*; 8: Protoconch von *Drilliola* aff. *crispata*; 9: Dito - in Aufsicht; 10: Dito - Vergrößerung Embryonalschale und Transition zu Larvalwindungen; 11: Juvenilgehäuse von *Gemmula* sp. mit peripherem Sinus; 12: Dito - Protoconch; 13: Juvenilgehäuse von *Kurtzia* sp. mit suturaler Einbuchtung; 14: Dito - Protoconch; 15: Juvenilgehäuse von *Kurtziella* sp. in apikaler Sicht; 16: Dito - Protoconch. Maßstabslinien: 1, 11  $\cong$  2 mm; 12, 13  $\cong$  1 mm; 8, 15  $\cong$  0.5 mm; 5, 9, 16  $\cong$  0.4 mm; 2-4, 7, 14  $\cong$  200  $\mu$ m; 6, 10  $\cong$  100  $\mu$ m.



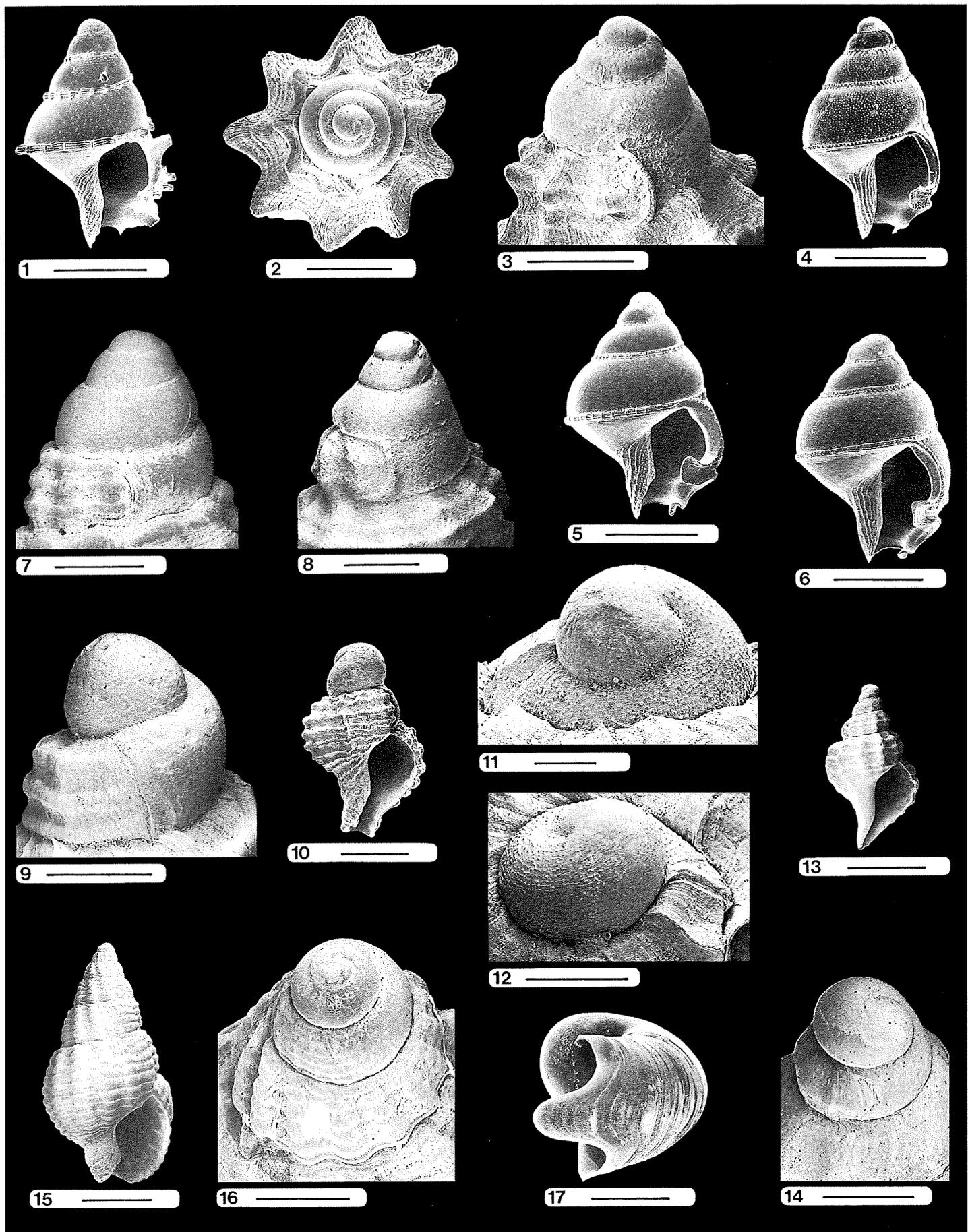
**Tafel 12 - Früh- und spätontogenetische Schalen rezenter Turridae**

1: Protoconch von *Lienardia* cf. *planilabra*; 2: Dito; 3: Jugendgehäuse von *Lienardia* sp. mit subsuturalem Sinus; 4: Dito - Protoconch; 5: Protoconch von *Lophiotoma acuta*; 6: Dito; 7: Teleoconch von *Microdaphne* aff. *trichodes* mit suturalem Sinus; 8: Dito - Protoconch; 9: Dito; 10: *Microdaphne* sp. - Gehäuse eines frisch metamorphisierten Tieres; 11: Dito - Embryonalwindung und Transition zu Larvalwindungen; 12: Protoconch von *Pleurotomella* sp.; 13: Jugendgehäuse von *Pleurotomella* sp. in Aufsicht; 14: Jugendgehäuse von *Pleurotomelloides* sp. mit suturalem Sinus; 15: Dito - Protoconch; 16: Dito. Maßstabslinien: 3, 7  $\cong$  1 mm; 5, 6, 12-14  $\cong$  0.5 mm; 1, 2, 4, 8-10, 15, 16  $\cong$  200  $\mu$ m; 11  $\cong$  90  $\mu$ m.



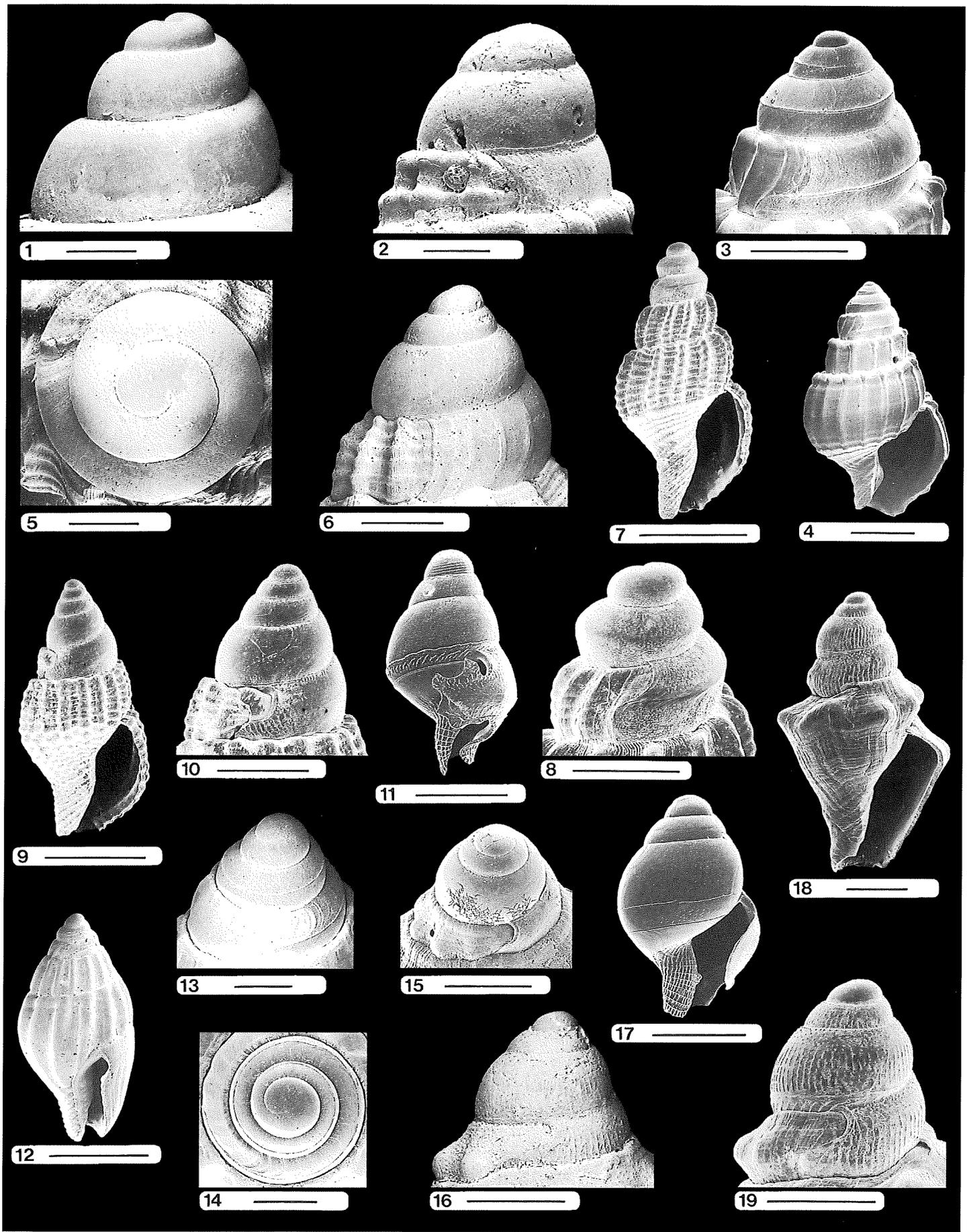
**Tafel 13 - Früh- und spätontogenetische Schalen rezenter Turridae und Muricidae**

1: Teleoconch von *Taranis* sp.1; 2: Protoconch von *Taranis* sp.1; 3: Dito - Embryonalschale und Transition zu Larvalwindungen; 4: Teleoconch von *Taranis* sp.2; 5: Protoconch von *Taranis* sp.2; 6: Dito; 7: Juvenilgehäuse von *Unedogemmula* sp.; 8: Dito - Protoconch; 9: Juvenilgehäuse von *Veprecula* sp. aus dem Südwest-Indik mit flachem suturalem Sinus; 10: Dito - Protoconch; 11: Juvenilgehäuse von *Veprecula* sp. aus dem Roten Meer mit tiefem suturalem Sinus; 12: Dito - Protoconch; 13: Frühjuveniles Gehäuse von *Turris* aff. *cingulifera*, welches noch größtenteils aus dem Protoconch besteht; 14: Larvalgehäuse der *Coralliophila*-Verwandtschaft sind kräftig skulpturiert; 15: Dito - Skulpturierung der Embryonalwindung; 16: Larvalgehäuse der *Coralliophila*-Verwandtschaft mit subapikalem Bohrloch, das wahrscheinlich von einer Naticidenlarve stammt; 17: Veligergehäuse einer Muricidae, das die maximale Anzahl von Larvalwindungen innerhalb der Familie demonstriert. Maßstabslinien: 1, 4, 7, 11  $\cong$  1 mm; 8, 9, 13, 17  $\cong$  0.5 mm; 2, 5, 6, 10, 12, 14, 16  $\cong$  200  $\mu$ m; 3, 15  $\cong$  100  $\mu$ m.



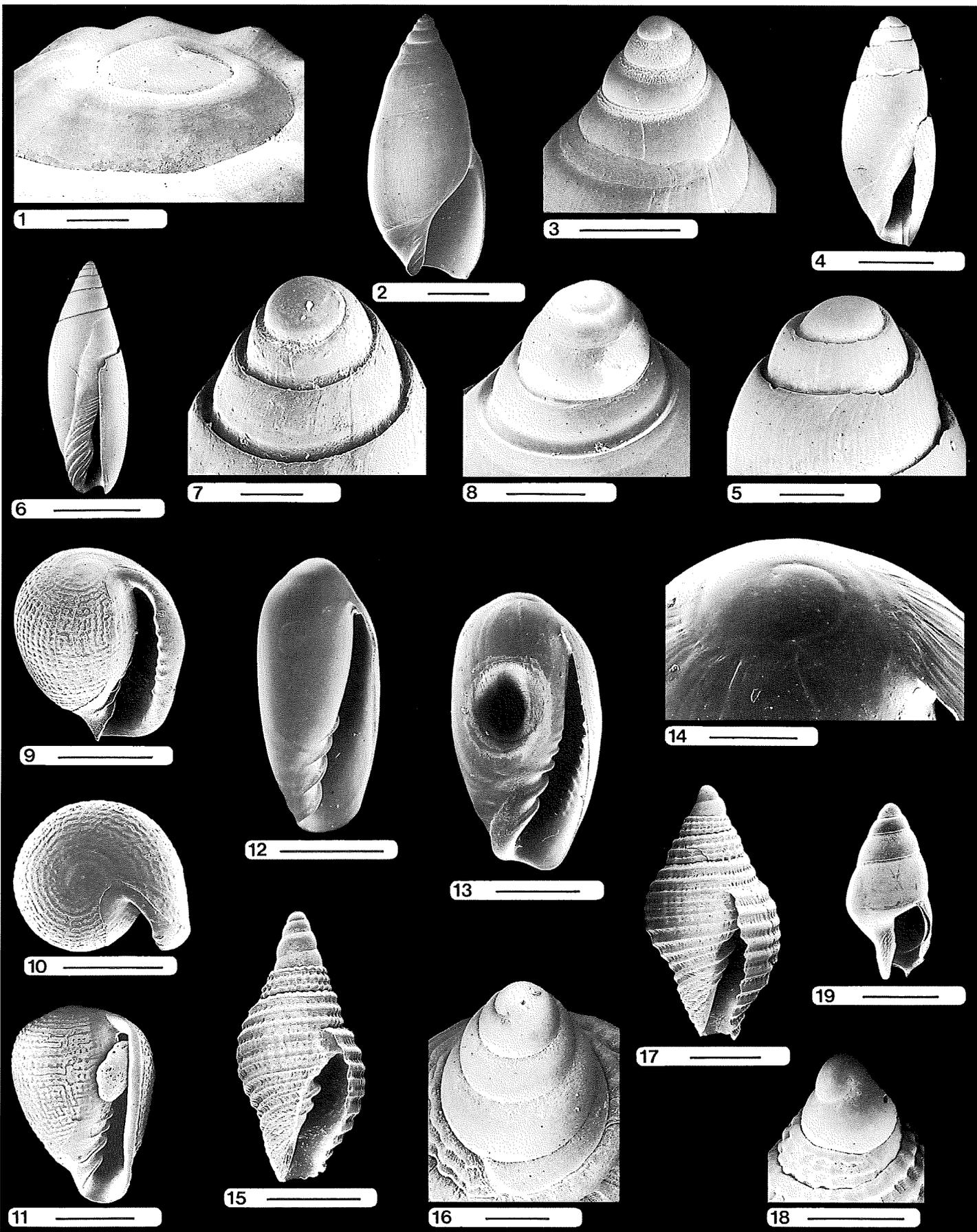
**Tafel 14 - Frühontogenetische Schalen rezenter Muricidae und Buccinidae**

1: Larvalgehäuse von *Drupa* aff. *lobata*; 2: Jugendgehäuse von *Lataxiena* in apikaler Sicht; 3: Dito - Protoconch; 4-6: Larvalgehäuse aus dem Roten Meer, die den gleichen Typus wie bei *Lataxiena* sp. repräsentieren; wichtigstes interspezifisches morphologisches Unterscheidungsmerkmal ist die Mikroskulptur der suturalen Leiste; 7: Protoconch von *Maculotriron* sp.; 8: Protoconch von *Murex tribulus*; 9: Protoconch von *Nucella lapilla*; 10: Jugendgehäuse von *Trophonopsis* sp. mit paucispiralem Protoconch; 11: Protoconch von *Vitularia miliaris*; 12: Dito; 13: Jugendgehäuse von *Xymene convexus*; 14: Dito - Protoconch; 15: Jugendgehäuse von *Nassarius incrassatus*; 16: Dito - Protoconch; 17: Gehäuse eines am Vortag geschlüpften Veligers von *Nassarius reticulatus*, welches bereits einen ausgeprägten Larvalhaken zeigt. Maßstabslinien: 13, 15  $\cong$  2 mm; 10  $\cong$  1 mm; 2, 8, 9  $\cong$  0.5 mm; 1, 3-7, 12, 14, 16  $\cong$  0.4 mm; 11  $\cong$  200  $\mu$ m; 17  $\cong$  100  $\mu$ m.



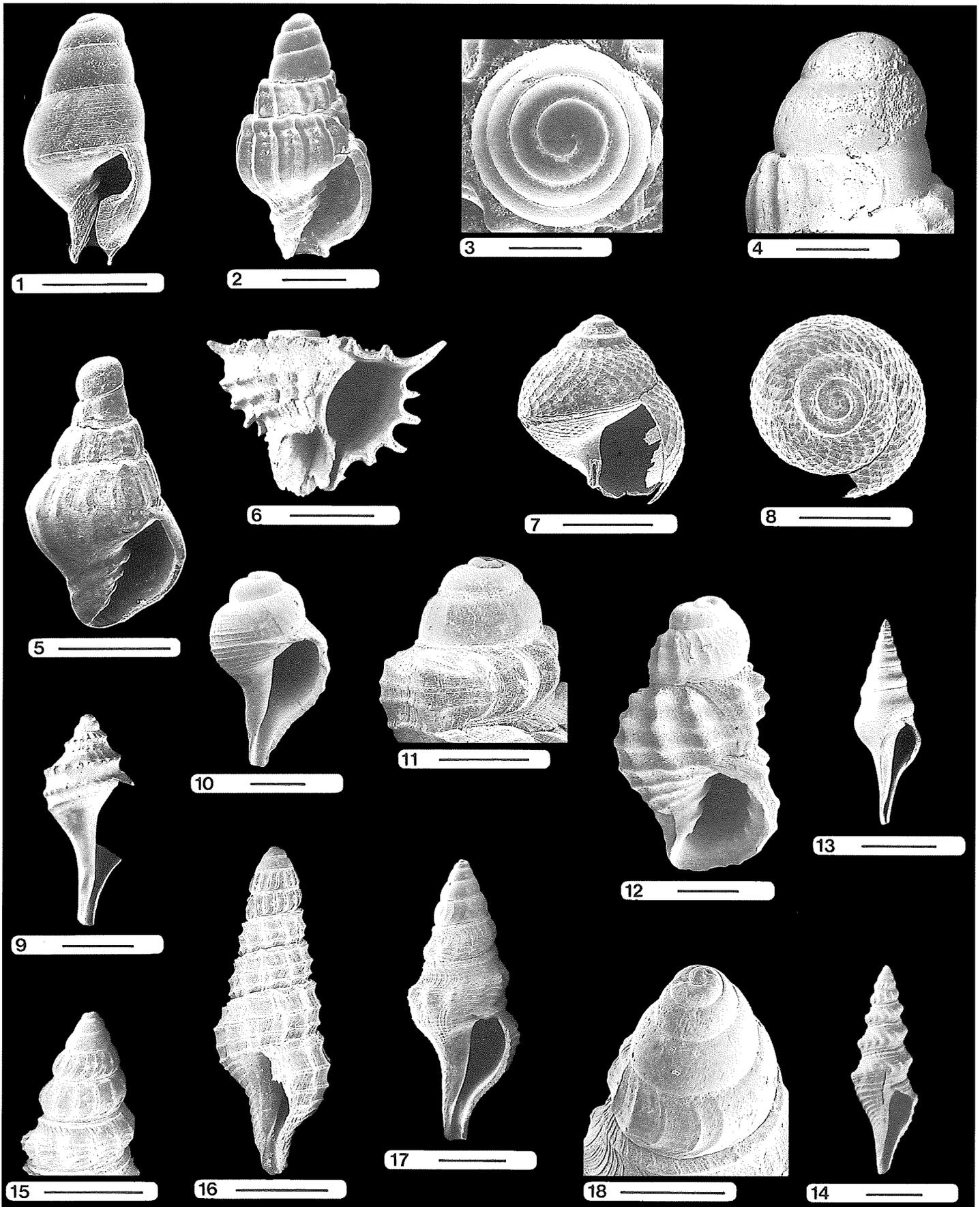
**Tafel 15 - Früh- und spätontogenetische Schalen rezenter Buccinidae und Columbellidae**

1: Protoconch von *Babylonia zeylanica*, der an der letzten, sinusigeraförmig verlaufenden Anwachsstreifung endet; 2: Protoconch von *Engina* aff. *incarnata*; 3: *Nassarius babylonicus* - Protoconch; 4: Dito - Juvenilgehäuse; 5: Protoconch von *Nassarius pygmaeus* in Aufsicht; 6: Protoconch von *Phos textum*; 7: *Anachis* sp.1 aus dem Südwest-Indik - Juvenilgehäuse; 8: Dito - Protoconch; 9: *Anachis* sp.2 aus dem Südwest-Indik - Juvenilgehäuse; 10: Dito - Protoconch; 11: Dem Protoconch von *Anachis* sp.2 sehr ähnliches Larvalgehäuse aus dem Roten Meer, das die Differenzierung der Apertur zeigt; 12: *Zafra* cf. *selasphora* - Teleoconch; 13: Dito - Protoconch; 14: 15: Protoconch von *Pyrene* sp. aus der Sulusee; 16: Protoconch von *Pyrene deshayesi*; 17: Larvalgehäuse von *Mitrella* sp. aus dem Roten Meer; 18: *Euplica* cf. *varians* - Juvenilgehäuse; 19: Dito - Protoconch. Maßstabslinien: 4, 7, 9, 12  $\cong$  1 mm; 1, 3, 6, 10, 13, 19  $\cong$  0.5 mm; 8, 11, 15-17  $\cong$  0.4 mm; 2, 5, 13, 14  $\cong$  200  $\mu$ m.



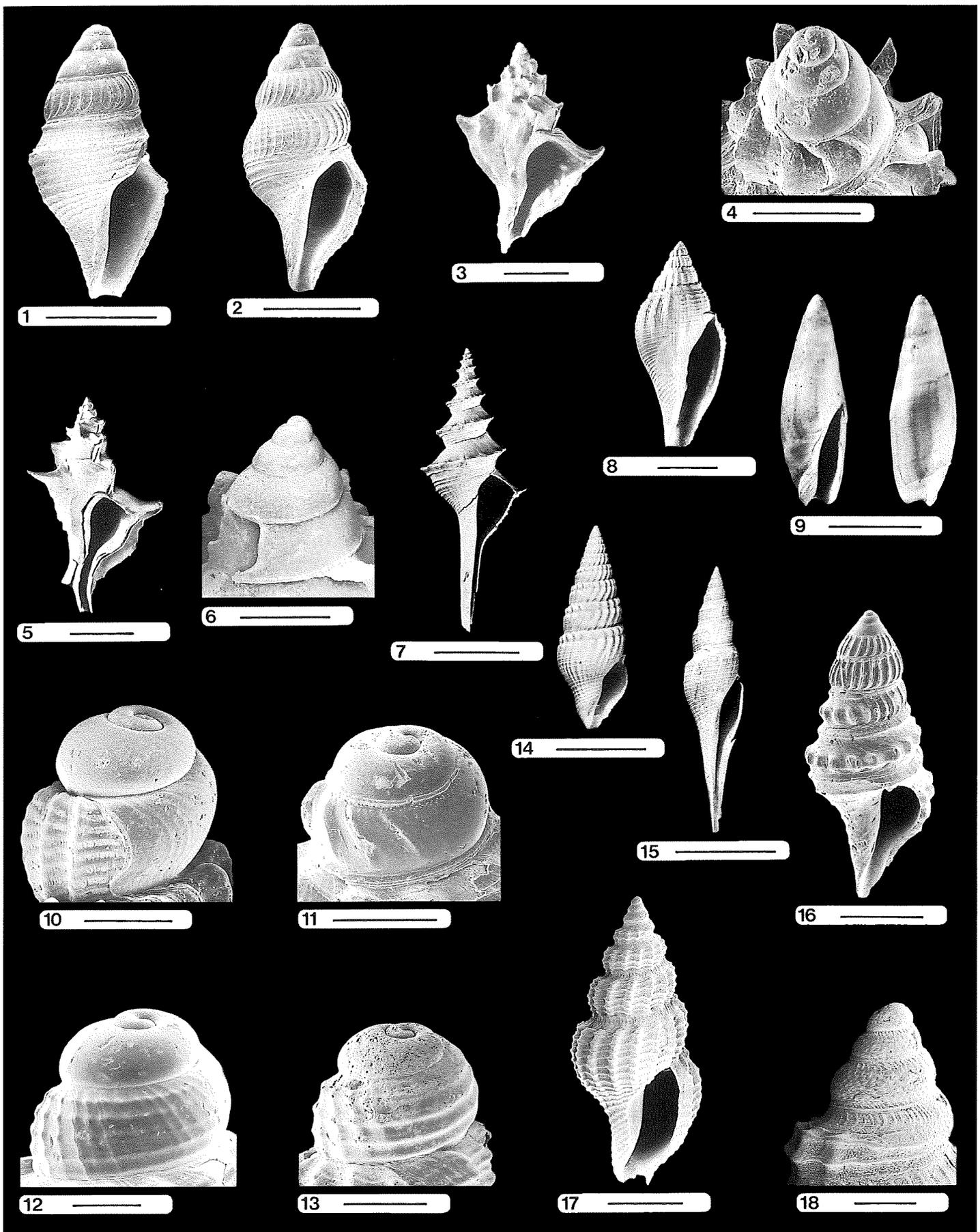
**Tafel 16 - Frühontogenetische und andere Schalen rezenter Volutidae, Olivellidae, Marginellidae und Mitridae**

1: Initiale Protoconchwindungen von *Cymbiola vespertilio*; 2: Juvenilgehäuse von *Ancilla* sp. aus dem Roten Meer; 3: Dito - Protoconch; Transition zum Teleoconch durch Einsetzen eines suturalen Kallus gekennzeichnet; 4: Juvenilgehäuse von *Olivella acteocina*; kolumellarer Kallus ohne Falten; 5: Dito - paucispiraler Protoconch mit fließendem Übergang zum Teleoconch; 6: Juvenilgehäuse von *Olivella dealbata* - kolumellarer Kallus mit zahlreichen Falten; 7: Dito - Protoconch vom gleichen Typus wie bei *O. acteocina*; 8: Protoconch von *Oliva* cf. *duclosi* - Transition zum Teleoconch durch Eintiefung der Suture gekennzeichnet; 9: Teleoconch von *Marginellopsis marondei* sp. nov. - Holotypus; 10: Dito - in apikaler Sicht; Apex sekundär mit Schale überdeckt; Apertur mit posteriorem Mündungssinus; 11: Dito - Paratypus; Focus auf Kolumellarfalten; 12: Teleoconch von *Volvarina* sp. aus dem Südwest-Indik; Windungsuturen durch sekundäre Schalenauflagerungen überdeckt; 13: Angebohrtes Juvenilgehäuse von *Gibberula* sp. aus dem Südwest-Indik; 14: Dito - Protoconch, der am ersten kleinen Schalenabsatz endet; 15: Juvenilgehäuse von *Mitra* cf. *turgida*; 16: Dito - multispiraler Protoconch; 17: Juvenilgehäuse von *Mitra* cf. *tabanula*; 18: Dito - paucispiraler Protoconch; 19: Larvalgehäuse von ? *Cancilla* sp. aus dem Roten Meer. Maßstablinien: 6  $\cong$  3 mm; 2, 4, 12, 15, 17  $\cong$  1 mm; 8, 13, 18, 19  $\cong$  0.5 mm; 3, 9-11  $\cong$  0.4 mm; 5, 7, 14, 16  $\cong$  200  $\mu$ m.



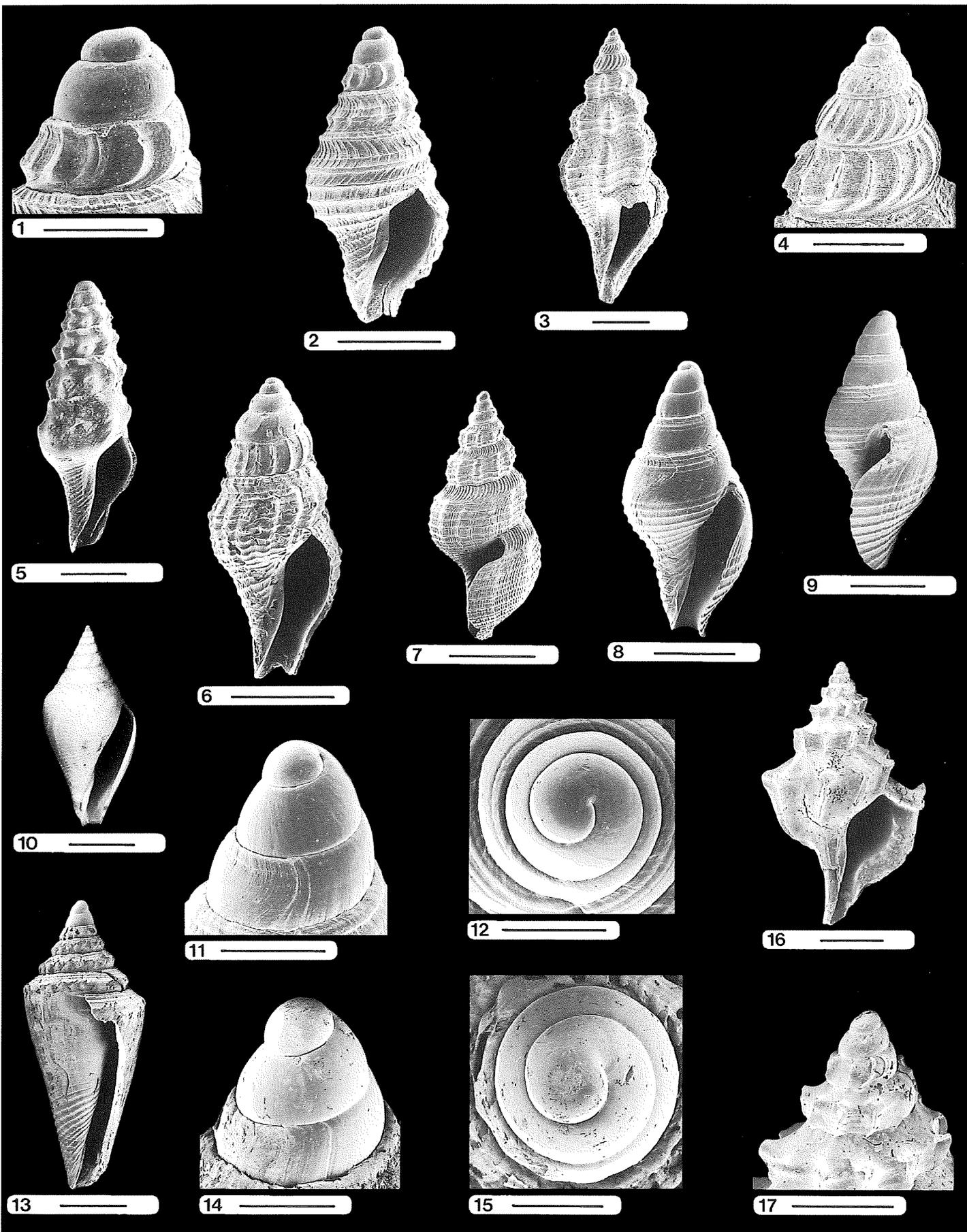
**Tafel 17 - Früh- und spätontogenetische Schalen rezenter Costellariide sowie kretazischer und paleozäner Gastropoden**

1: Larvalgehäuse der Mitriden und Costellariiden zeigen charakteristische Columellarfalten und eine Sinusigera-Apertur; 2: Jugendgehäuse von *Costellaria* aff. *amanda*; 3: Dito - Protoconch in Aufsicht; 4: Protoconch von *Costellaria exasperata*; 5: Jugendgehäuse von *Pusia* cf. *sykesi*; 6: *Sargana* - Beispiel einer senonischen, muriciformen Caenogastropode mit ungeklärter systematischer Stellung; 7: Larvalgehäuse eine paleozänen Ovulide mit charakteristischer Rautenskulptur; 8: Dito - in Aufsicht; 9: *Ficopsis juvenis* - Vertreter der Ficidae aus dem Paleozän; 10: Dito - Jugendgehäuse mit Protoconch (aus Riedel, 1994); 11: Der Protoconch der Cancellariide cf. *Agatrix* aus dem Paleozän zeigt mit seiner suturalen Leiste und generellen Form morphologische Bezüge zu den Costellariidae; 12: Der Protoconch von *Cancellaria* sp. aus dem Paleozän zeigt keine suturale Leiste, jedoch ähnliche Generalform wie der von cf. *Agatrix* (Abb. T17/11); 13: Paleozäne Turritide mit signifikanten morphologischen Übereinstimmungen zur rezenten *Clavatula*; 14: Turritiden in der Verwandtschaft von *Gemmula* s.l. sind im Paleozän bereits relativ divers; 15: Protoconch einer paleozänen *Gemmula* s.l. sp. wie er auch an Arten der modernen Fauna zu finden ist; 16: Paleozäne Turritide, die in der Stammlinie der Terebridae stehen könnte; 17: Jugendgehäuse einer paleozänen Turritide mit Protoconch wie er auch bei Fascioliariinae auftritt; 18: Dito - Protoconch. Maßstabslinien: 13  $\cong$  1 cm; 6, 9  $\cong$  5 mm; 14  $\cong$  2 mm; 5, 10, 15-17  $\cong$  1 mm; 2, 11, 12, 18  $\cong$  0.5 mm; 1, 7, 8  $\cong$  0.4 mm; 3, 4  $\cong$  200  $\mu$ m.



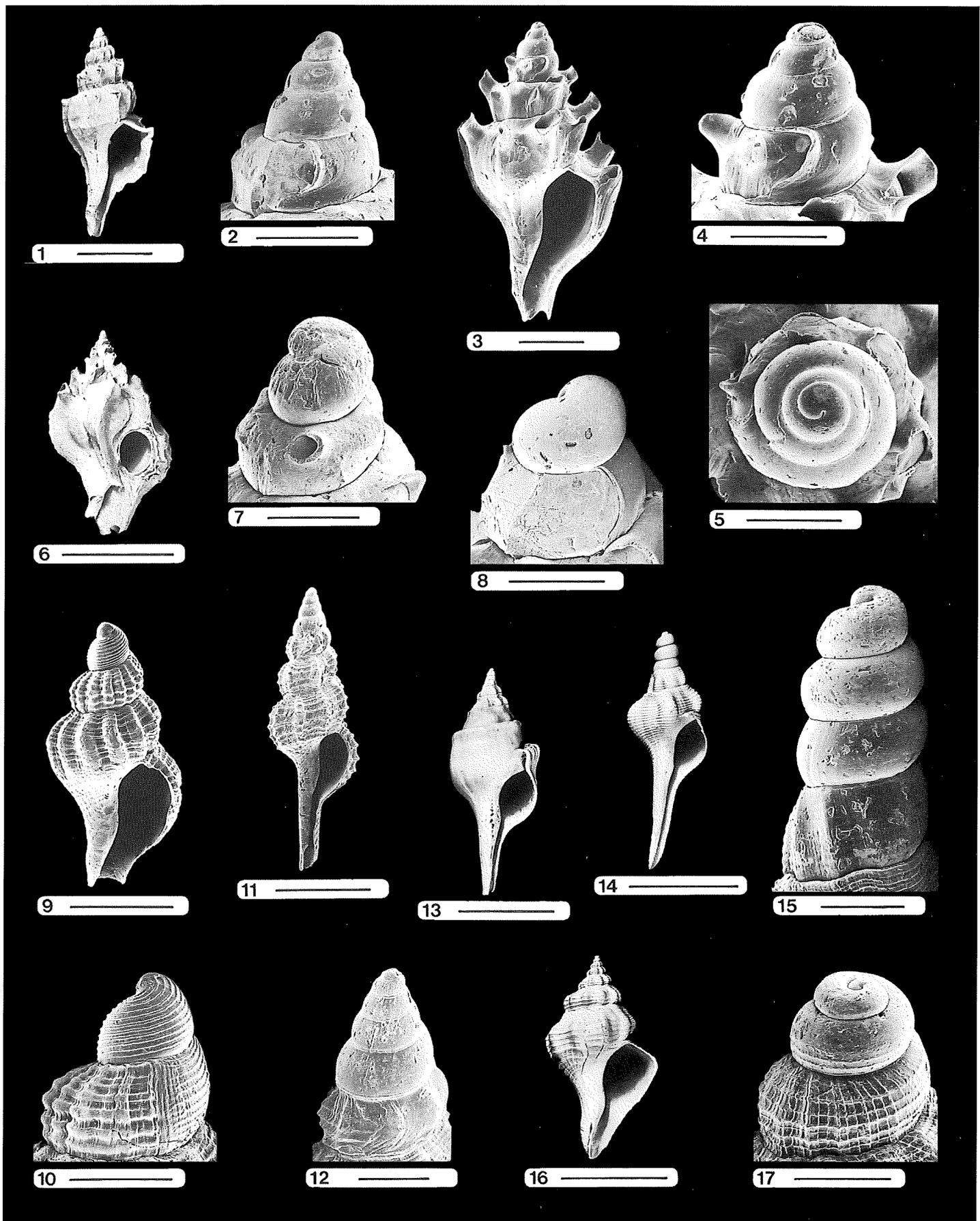
**Tafel 18 - Früh- und spätontogenetische Schalen paleozäner und eozäner Neogastropoden**

1-2: Jugendgehäuse zweier paleozäner Turritiden im Vergleich: 1 entspricht *Drilliola*; Windungszunahme bei 2; 3: Teleoconch der Muricide *Poiriera harrisi* aus dem Paleozän; 4: Dito - Protoconch; 5: Teleoconch der paleozänen Muricide *Pterynotus matthewsensis*; 6: Dito - Protoconch; 7: Paleozänes Gehäuse mit wahrscheinlicher Verwandtschaft zu *Columbarium* (Turbinellidae); 8: *Volutocorbis* als Beispiel eines paleozänen Vertreters der Athletinae (Volutidae); 9: Paleozäne *Ancilla* (Olividae), die hohe Übereinstimmung mit kretazischen Vorläufern zeigt; 10: Protoconch einer eozänen Plesiotritoniinae (Cancellariidae); 11: Protoconch einer eozänen *Fusiaphera*-Art (Cancellariidae) mit Affinitäten zu dem der paleozänen cf. *Agatrix* (Abb.T17/11); 12: Protoconch von *Uxia costulata* (Cancellariidae) aus dem Eozän des Pariser Beckens; 13: *Uxia* sp. - dito; 14: *Crassispira* sp. (Turritidae) aus dem Eozän; 15: *Eosurcula* sp. (Turritidae) aus dem Eozän, mit charakteristischem, schlankem Teleoconch; 16: Juvenile *Gemmula* (Turritidae) aus dem Eozän, mit typischem Protoconch; 17: Teleoconch einer eozänen *Pleurotomella* (Turritidae); 18: Dito - Protoconch. Maßstabslinien: 7, 15  $\cong$  1 cm; 5, 8, 9, 14  $\cong$  5 mm; 3  $\cong$  2 mm; 1, 2, 16, 17  $\cong$  1 mm; 4, 6, 10, 12, 13  $\cong$  0.5 mm; 11  $\cong$  0.4 mm; 18  $\cong$  200  $\mu$ m.



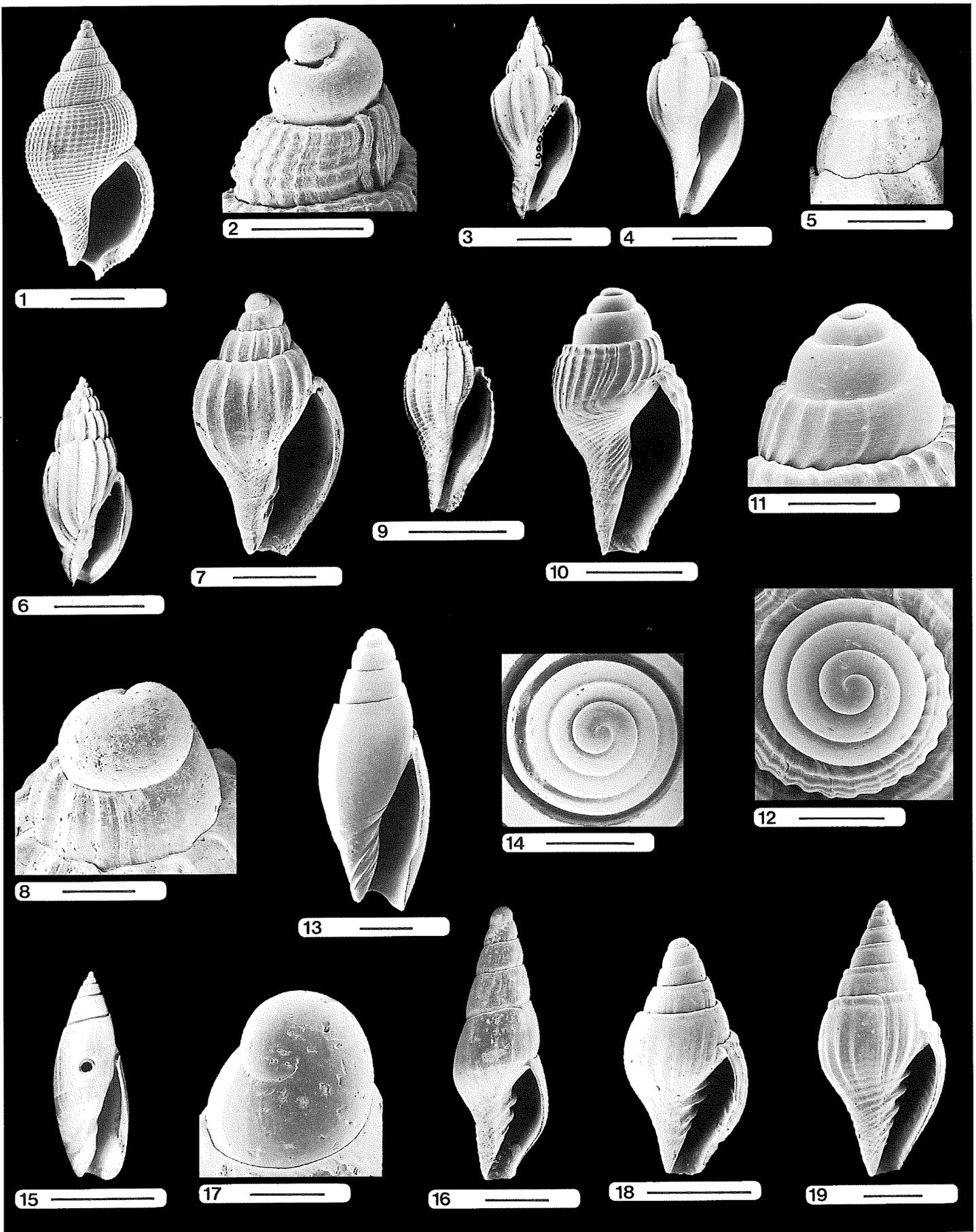
**Tafel 19 - Früh- und spätontogenetische Schalen eozäner Neogastropoden**

1: *Drilliola* sp. (Turridae) - Protoconch, welcher sich deutlich von denen dokumentierter, kongenerischer Arten aus dem Paleozän (Abb.T18/1) und der modernen Fauna (Abb.T11/8) unterscheidet; 2: Dito - Teleoconch wie er auch für Vetreter der Rezentfauna charakteristisch ist; 3-4: Juvenilgehäuse und Protoconch einer "Mangeliinae" (Turridae); 5: Turridae gen. nov. aff. *Spirotropis* mit paucispiralem Protoconch; 6: *Turris* sp. (Turridae) - Juvenilgehäuse mit Protoconch; 7: *Pleurotomella* sp. (Turridae) mit tiefem suturalem Sinus; 8-9: *Conorbis* sp. (Conidae) - Juvenilgehäuse in frontaler und lateraler Ansicht; 10: Dito - Adultgehäuse; 11-12: Dito - Protoconch in lateraler und apikaler Ansicht; 13: *Hemiconus* sp. (Conidae) - Juvenilgehäuse mit Protoconch; 14-15: Dito - Protoconch (in lateraler und apikaler Ansicht) mit großer Übereinstimmung zu dem von *Conorbis* sp. (Abb.T19/11,12); 16: Juvenilgehäuse von *Poirieria* cf. *septemcostata* (Muricidae); 17: Dito - apikale Windungen mit Protoconch. Maßstabslinien: 10  $\cong$  5 mm; 13, 16  $\cong$  2 mm; 2, 3, 5-9, 17  $\cong$  1 mm; 4, 14  $\cong$  0.5 mm; 1, 11, 12, 15  $\cong$  0.4 mm.



**Tafel 20 - Früh- und spätontogenetische Schalen eozäner Neogastropoden**

1: *Poirieria dyscritus* (Muricidae); 2: Dito - Protoconch; 3: Juvenilgehäuse von *Typhis* sp. (Muricidae); 4: Dito - Protoconch; 5: Dito - anderes Exemplar in Aufsicht; 6: *Siphonochelus* sp. (Muricidae); 7: Dito - Protoconch; 8: Protoconch von *Pterynotus contabulatus* (Muricidae); 9: Juvenilgehäuse einer ocenebrinen Muricide; 10: Dito - Protoconch; 11: Juvenilgehäuse von *Fusinus* sp. (Buccinidae); 12: Dito - Protoconch eines anderen Exemplars; 13: *Clavilithes parisiensis* (Buccinidae) - Adultgehäuse; 14: Dito - Juvenilgehäuse; 15: Dito - Protoconch; 16: *Euthriofusus distinctissimus* (Buccinidae) - Teleoconch; 17: Dito - Protoconch. Maßstabslinien: 13  $\cong$  2 cm; 6, 14, 16  $\cong$  1 cm; 1  $\cong$  5 mm; 11  $\cong$  2 mm; 3, 9, 15, 17  $\cong$  1 mm; 2, 4, 12  $\cong$  0.5 mm; 5, 7, 8  $\cong$  0.4 mm.



**Tafel 21 - Früh- und spätontogenetische Schalen eoziäner Neogastropoden**

1: *Metula codecussata* (Buccinidae) - Teleoconch; 2: Dito - Protoconch; 3: *Lyria* sp. (Volutidae) - Adultgehäuse; 4: Dito - Juvenilgehäuse mit Protoconch; 5: Protoconch von *Volutilithes* sp. (Volutidae); 6: *Lyria harpula* - Adultgehäuse; 7: Dito - Juvenilgehäuse; 8: Dito - Protoconch; 9: *Volutocorbis* sp. (Volutidae) - Adultgehäuse; 10: Dito - Juvenilgehäuse; 11: Dito - Protoconch; 12: Dito; 13: *Olivella* sp.1 (Olividae) - Juvenilgehäuse; 14: Dito - Protoconch, der mit Beginn der Sutureintiefung endet; 15: *Olivella* sp.2 (Olividae) mit Bohrloch einer Muricide; 16: *Uromitra* sp., eine unskulpturierte Costellariide oder Volutomitride; 17: Dito - Protoconch; 18: *Conomitra* sp. (Volutomitridae oder Costellariidae) - frühes Juvenilgehäuse mit Protoconch, der aus 3 glatten Windungen besteht; 19: Dito - spätes Juvenilgehäuse mit signifikanter Skulptur. Maßstabslinien: 3, 6, 9, 15  $\cong$  1 cm; 4  $\cong$  5 mm; 1, 7  $\cong$  2 mm; 5, 10, 13, 16, 18, 19  $\cong$  1 mm; 2, 8, 11, 12, 14  $\cong$  0.5 mm; 17  $\cong$  200  $\mu$ m.

# BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN

Freie Universität Berlin · Technische Universität Berlin · Technische Fachhochschule Berlin

---

## Reihe E: Paläobiologie

- Band 1/Joachim Reitner:** »Coralline Spongien« – Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. 352 S., 90 Abb., 62 Taf., 1992. DM 158,-.
- Band 2/Dorte Mehl:** Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum – Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. 164 S., 35 Abb., 22 Taf., 1992. DM 69,-.
- Band 3/Michael E. Schudack (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 1. 325 S., 47 Abb., 54 Taf., 4 Tab., 1992. DM 168,-.
- Band 4/Dorothea Janofske:** Kalkiges Nannoplankton, insbesondere Kalkige Dinoflagellaten-Zysten der alpinen Ober-Trias: Taxonomie, Biostratigraphie und Bedeutung für die Phylogenie der Peridinales. 53 S., 16 Text-Abb., 20 Taf., 1992. DM 74,-.
- Band 5/Winand Brinkmann:** Die Krokodilier-Fauna aus der Unter-Kreide (Ober-Barremium) von Uña (Provinz Cuenca, Spanien). 123 S., 48 Text-Abb., 10 Taf., 1992. DM 69,-.
- Band 6/Rolf Kohring:** Kalkdinoflagellaten aus dem Mittel- und Obereozän von Jütland (Dänemark) und dem Pariser Becken (Frankreich) im Vergleich mit anderen Tertiär-Vorkommen. 164 S., 39 Text-Abb., 44 Taf., 1993. DM 140,-.
- Band 7/Birgit Monnet:** Wechselseitige Beziehungen organischer und kazitischer Komponenten beim Wandungsaufbau orthopithonelloider und obliquipithonelloider Calciodinellaceae DEFLANDRE 1947. 73 S., 24 Text-Abb., 16 Taf., 1993. DM 69,-.
- Band 8/Michael E. Schudack:** Die Charophyten in Oberjura und Unterkreide Westeuropas. Mit einer phylogenetischen Analyse der Gesamtgruppe. 209 S., 70 Abb., 20 Taf., 1993. DM 98,-.
- Band 9/Rolf Kohring (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 2. 334 S., 75 Abb., 46 Taf., 1993. DM 149,-.
- Band 10/Gabriele Gruber:** Mesozoische und rezente desmentragende Demospongiae (Porifera, „Lithistidae“) (Paläobiologie, Phylogenie und Taxonomie), 73 S., 21 Abb., 27 Taf., 1993. DM 74,-.
- Band 11/Ulla Schudack:** Revision, Dokumentation und Stratigraphie der Ostracoden des nordwestdeutschen Oberjura und Unter-Berriasium. 193 S., 24 Abb., 17 Taf., 1994. DM 78,-.
- Band 12/Ulrike Kienel:** Die Entwicklung der kalkigen Nannofossilien und der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten an der Kreide/Tertiär-Grenze in Westbrandenburg im Vergleich mit Profilen in Nordjütland und Seeland (Dänemark), 87 S., 27 Abb., 15 Taf., 1994. DM 68,-.
- Band 13/Rolf Kohring & Thomas Martin (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 3. 531 S., 67 Taf., 1994. DM 248,-.
- Band 14/Annette Richter:** Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). 147 S., 65 Abb., 6 Taf., 1994. DM 48,-.
- Band 15/Michael Steiner:** Die neoproterozoischen Megaalgen Südchinas. 146 S., 86 Abb., 20 Taf., 1994. DM 72,-.
- Band 16.1/Rolf Kohring & Markus Wilmsen (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 4. 384 S., 56 Taf., 1995. DM 139,-.
- Band 16.2/Rolf Kohring & Markus Wilmsen (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 4. 406 S., 44 Taf., 1995. DM 158,-.
- Band 17/Fritz Neuweiler:** Dynamische Sedimentationsvorgänge, Diagenese und Biofazies unterkretazischer Plattformränder (Abt/Alb; Soba-Region, Prov. Cantabria, N-Spanien). 235 S., 95 Abb., 61 Taf., 1995. DM 179,-.
- Band 18/Rolf Kohring (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 5. 378 S., 59 Taf., 1996. DM 159,-.
- Band 19/Regina Herrmann:** Entwicklung einer oberjurassischen Karbonatplattform: Biofazies, Riffe und Sedimentologie im Oxfordium der Zentralen Dobrogea (Ost-Rumänien). 101 S., 47 Abb., 16 Taf., 1996. DM 58,-.

# BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN

Freie Universität Berlin · Technische Universität Berlin · Technische Fachhochschule Berlin

---

## Reihe E: Paläobiologie

- Band 20 / Alexander V. Ereskovsky, Helmut Keupp & Rolf Kohring (Hrsg.):** „Modern Problems of Poriferan Biology“, Proceedings of the first All-Russia meeting of spongiologists St. Petersburg, February 1996. 157 S., 26 Taf., 1997. DM 116,-.
- Band 21 / Jacek Matyszkiewicz:** Microfacies, sedimentation and some aspects of diagenesis of Upper Jurassic sediments from the elevated part of the Northern peri-Tethyan Shelf: a comparative study on the Lochen area (Schwäbische Alb) and the Cracow area (Cracow-Wielun Upland, Polen). 111 S., 18 Abb., 15 Taf., 1997. DM 54,-.
- Band 22 / Spyridon M. Bellas:** Calcareous nannofossils of the Tertiary Flysch (Post Eocene to Early Miocene) of the Ionian Zone in Epirus, NW Greece: Taxonomy and biostratigraphic correlations. 190 S., 42 Abb., 9 Taf., 1997. DM 78,-.
- Band 23 / Markus Wilmsen:** Das Oberalb und Cenoman im Nordkantabrischen Becken (Provinz Kantabrien, Nordspanien): Faziesentwicklung, Bio- und Sequenzstratigraphie. 167 S., 68 Abb., 6 Tab., 47 Taf., 1997. DM 145,-.
- Band 24 / Frank Wiese:** Das Turon und Unter-Coniac im Nordkantabrischen Becken (Provinz Kantabrien, Nordspanien): Faziesentwicklung, Bio-, Event- und Sequenzstratigraphie. 131 S., 58 Abb., 19 Taf., 1997. DM 99,-.
- Band 25 / Rolf Kohring (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 6. 318 S., 45 Taf., 1997. DM 174,-.
- Band 26 / Alexander Nützel:** Über die Stammesgeschichte der Ptenoglossa (Gastropoda). 229 S., 40 Abb., 3 Tab., 35 Taf., 1998. DM 138,-.
- Band 27 / Thorsten Kowalke:** Bewertung protoconchmorphologischer Daten basaler Caenogastropoda (Cerithiimorpha und Littorinimorpha) hinsichtlich ihrer Systematik und Evolution von der Kreide bis rezent. 121 S., 13 Abb., 11 Taf., 1998. DM 60,-.
- Band 28 / Uwe Gloy & Rolf Kohring (Hrsg.):** Beiträge zur Wirbeltier-Paläontologie. 156 S., 102 Abb., 12 Taf., 1998. DM 79,-.
- Band 29 / Frank-Hartmut Brugger:** Ökomorphologische Variationen oberjurassischer Brachiopodenassoziationen Süddeutschlands. 111 S., 91 Abb., 1 Taf., 1999. DM 39,-.
- Band 30 / Uwe Gloy & Rolf Kohring (Hrsg.):** *Miscellanea Palaeontologica* 7. 352 S., 30 Taf., 1999. DM 139,-.
- Band 31 / Christian Neumann:** Diversitäts- und Häufigkeitsmuster kalkiger Dinoflagellatenzysten aus dem Alb der Bohrung Kirchrode II (zentrales Niedersächsisches Becken, NW-Deutschland) und ihre möglichen Steuerungsmechanismen. 79 S., 25 Abb., 1 Tab., 4 Taf., 1999. DM 42,-.
- Band 32 / Frank Riedel:** Ursprung und Evolution der „höheren“ Caenogastropoda. 282 S., 21 Taf., 2000. DM 96,-.

---

Das vollständige Verzeichnis der lieferbaren Titel der Reihen A, B, C, D und E ist erhältlich bei:

**Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, Freie Universität Berlin**

**Malteserstraße 74–100 · D-12249 Berlin**

**Tel.: (0) 30-779 23 60 · Fax: (0) 30-776 20 34**