

Die Evolution der Archaeopulmonata

K. Harbeck

Harbeck, K. Die Evolution der Archaeopulmonata.

Zool. Verh. Leiden 305, 24.xii.1996: 1-133, pls 1-33.— ISSN 0024-1652/ISBN 90-73239-1X-X

K. Harbeck, Hartwig-Hesse-Straße 5, D-20257 Hamburg, Germany.

Key words: Archaeopulmonata; Carychiidae; Chiliniidae; Siphonariidae; Onchidiidae; Amphibolidae; Otinidae; Ellobiidae; evolution; taxonomy.

The Archaeopulmonata are revised, using characters of the shell and the radula, while data concerning the ontogeny and ecological data are also taken into account.

Archaeopulmonates are a group of the pulmonates with some conspicuous plesiomorphous character states. They differ from the basommatophores and the stylommatophores by the presence of veliger larvae. This is seen in the early ontogenetic development of all members of the families of Archaeopulmonata, which are: Carychiidae, Chiliniidae (incl. Latiinae), Siphonariidae, Onchidiidae, Amphibolidae, Otinidae and Ellobiidae (with most numerous genera and species). Altogether 33 genera and 59 recent species are discussed.

Fossil material shows that the roots of this stem-group are old. Jurassic and Cretaceous fossils indicate that the typical shell characters and habitat are fully developed at this time. Older Triassic and Carboniferous fossils cannot be interpreted reliably. In younger sediments, from Cenozoic-times, archaeopulmonates are more frequently found, but still rare. These fossils show the typical shell characteristics of the group and are as variable as the recent material.

In some cases it can be shown that the group had a large distribution in the Tethys-realm, while today some of the families are restricted to more limited geographical areas.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	5
1. Allgemeiner Teil	7
1.1. Einleitung und Zielsetzung	7
1.2. Material und Methode	8
1.3. Danksagung	8
1.4. Allgemeine Einführung	9
1.4.1. Die Pulmonata	9
1.4.2. Die Archaeopulmonata	10
1.5. Die anatomischen Merkmale der Archaeopulmonata	11
1.5.1. Mantelhöhle (Atmungsorgane)	12
1.5.2. Nervensystem	13
1.5.3. Genitalapparat	14
1.5.4. Verdauungssystem	17
2. Spezieller Teil	19
2.1. Carychiidae	19
2.1.1. <i>Carychium</i>	20
2.1.2. <i>Zospeum</i>	21
2.2. Chiliniidae	22
2.2.1. Chilinae- <i>Chilina</i>	22

2.2.2.	<i>Latiinae-Latia</i>	24
2.3.	Siphonariidae	28
2.3.1.	Trimusculinae (<i>Gadiniinae</i>)- <i>Trimusculus</i>	28
2.3.2.	Siphonariinae	29
2.3.2.1	<i>Williamia</i>	29
2.3.2.2.	<i>Siphonaria</i>	30
2.4.	Onchidiidae	32
2.5.	Amphibolidae	36
2.5.1.	<i>Amphibola</i>	38
2.5.2.	<i>Salinator</i>	40
2.6.	Otinidae	42
2.6.1.	<i>Otina</i>	44
2.7.	Ellobiidae	45
2.7.1.	Pythiinae	48
2.7.1.1.	<i>Pythia</i>	49
2.7.1.2.	<i>Cylindrotis</i>	52
2.7.1.3.	<i>Laemodonta</i>	54
2.7.1.4.	<i>Allochroa</i>	57
2.7.1.5.	<i>Cassidula</i>	58
2.7.1.6.	<i>Ophicardelus</i>	64
2.7.1.7.	<i>Ovatella</i>	66
2.7.2.	Pedipedinae	72
2.7.2.1.	<i>Pedipes</i>	72
2.7.2.2.	<i>Marinula</i>	76
2.7.2.3.	<i>Leuconopsis</i>	77
2.7.2.4.	<i>Microtralia</i>	77
2.7.3.	Ellobiinae	78
2.7.3.1.	<i>Ellobium</i>	80
2.7.3.2.	<i>Auriculodes</i>	83
2.7.3.3.	<i>Blauneria</i>	83
2.7.3.4.	<i>Auriculastra</i>	85
2.7.4.	Melampinae	86
2.7.4.1.1.	<i>Melampus</i>	88
2.7.4.1.2.	<i>Micromelampus</i>	94
2.7.4.1.3.	<i>Signia</i>	96
2.7.4.1.4.	<i>Detracia</i>	97
2.7.4.2.	<i>Tralia</i>	99
2.8.	Fossile Archaeopulmonata	100
3.	Diskussion	116
3.1.	Die Embryonalentwicklung der Archaeopulmonata	116
3.2.	Protoconch	123
3.3.	Radula	125
3.4.	Ökologie und geographische Verbreitung	125
4.	Literaturverzeichnis	128

Zusammenfassung

Der Begriff Archaeopulmonata geht auf Morton (1955b) zurück. Nach seiner Definition enthielten sie die Ellobiidae, Otinidae, Chilinidae, Latiidae, Amphiboliidae, Gadiniidae und Siphonariidae. Diese setzte er gegenüber den Branchiopulmonata anderer Autoren (Burch, 1962; Harry, 1964), in dieser Arbeit Basommatophora, und den Stylommatophora ab.

Die genannten Autoren postulieren einen hypothetischen Ur-Basommatophoren (Burch, 1962) beziehungsweise, noch eine Stufe tiefer, einen "pre-pulmonate-ancestor" (Harry, 1964) der sowohl opisthobranchiate Vorläufer hatte als auch neue pulmonate Merkmale besaß. Aus diesem sollen die Basommatophora und die Archaeopulmonata entstanden sein, aus letzteren dann die Stylommatophora. Obwohl diese Annahmen hypothetisch bleiben, werden sie hier akzeptiert und als Grundlage der weiteren Klassifizierung genutzt.

Gegenüber früheren Autoren werden die Otinidae und die Carychiidae neben den Ellobiidae als eigenständige Familien angesehen. Die Onchidiidae werden neu in die Archaeopulmonata aufgenommen. *Chilina* und *Latia* werden als Chilinidae zusammengefaßt und als Süßwasser-Familie der Archaeopulmonata klassifiziert.

Die Pulmonata enthalten die Archaeopulmonata, die Basommatophora (= Ancyliidae, Physidae, Lymnaeidae und Planorbidae) und die Stylommatophora. Den Pulmonata ist ein Pneumostom gemeinsam bzw. lassen sie sich auf Vorfahren mit Pneumostom zurückführen (z. B. *Ancylus*); mit diesem Merkmal sind sie von Landlungenschnecken aus anderen Gruppen trennbar.

Während Basommatophora und Stylommatophora sich jeweils durch den möglicherweise konvergent entstandenen Verlust des Veligerstadiums und des Operkulum, also durch die direkte Entwicklung, sowie durch andere Merkmale als Monophyla begründen lassen, war es im Rahmen dieser Studie nicht möglich ein nur den Archaeopulmonata gemeinsames abgeleitetes Merkmal zu finden und damit deren Monophylie zu begründen. Demnach stellen sie ein typisches Paraphylum dar. Allerdings können die Archaeopulmonata durch die gemeinsame Ontogenese von den anderen Pulmonata abgegrenzt werden. Sie lassen sich durch die folgenden als ursprünglich angesehenen Merkmale charakterisieren: (1) ein klar erkennbares Veligerstadium (mindestens in der Eikapsel) mit zwei zilienbesetzten Velarflügeln, (2) das embryonale Operkulum sowie (3) die linksgedrehte Embryonal- und evtl. Larvalschale bei rechtssinniger Körperorganisation gegenüber der rechtsgedrehten Adultschale bei gleichbleibender Körperorganisation (Heterostrophie).

In der Ontogenese der Archaeopulmonata ist der Besitz eines embryonalen Operkulum wichtig. Die einzige Gattung, die ganz ohne Operkulum auskommt, ist *Carychium* (und evtl. *Zospeum*, nicht untersucht). Dadurch, und weil das zweilobige Velum keine Zilien besitzt, erscheint *Carychium* als Grenzfall, und es ist wahrscheinlich, daß sich *Carychium* schon früh (Karbon) vom Rest der Archaeopulmonata entfernt hat und somit einer alten eigenständigen Gruppe angehört. Auch das Gelege von *Carychium* unterscheidet sich, indem es aus einzelnen Eikapseln, die in einem speziellen Beutel abgelegt werden, besteht. Es kommt hierin den Gelegen der Stylommatophora nahe; bei beiden ist dies als eine Anpassung an das Landleben anzusehen.

Die Embryogenese der Onchidiidae, die bei drei Arten untersucht wurde, belegt, daß die Mantelhöhle wie bei den anderen Archaeopulmonata entsteht. Auch sonst

verläuft die Ontogenese so wie bei den anderen Archaeopulmonata, mit zwei zilienbesetzten Velarflügeln, mit Operkulum und mit einer linksgedrehten Embryonal- und teilweise Larvalschale. Nur wird die Schale entweder noch im Ei (bei Direktentwicklern) oder nach der Metamorphose (bei freien Veligerlarven) aufgegeben, und die Tiere sind dann nicht mehr tordiert, sondern haben einen langgestreckten Körper. Auch die Anlage der Lunge folgt dem Beispiel der Ellobiiden.

Ebenfalls ohne tordierte Schale sind die Siphonariidae, die nach der linksgedrehten Embryonal- und Veligerschale sofort eine Napfschale bauen und daher keine rechtsgewundene Schale haben. Bei den Onchidien kann es sich aber nicht um nacktgewordene Siphonarien handeln, dafür ist die Radula der beiden Gruppen zu verschieden. In Bezug auf dieses Merkmal lassen sich die Siphonariidae eher an Vertreter der Ellobiidae anschließen, die denselben Lebensraum bewohnen.

Das gilt auch für die Otinidae bzw. *Otina*, bei der es sich um einen Fall von Neontenie innerhalb der Ellobiidae handeln könnte. *Otina* hat aufgehört zu wachsen, sie hat weder eine echte Napfschale noch eine typische Ellobiidenschale. Der Lebensraum, die Ontogenese und die Radula sind zwar für Archaeopulmonata typisch, aber spezifisch. Unterschiede in der Anatomie lassen sich durch die geringe Größe und damit verbundene Anpassungen erklären.

Die Gattungen *Chilina* und *Latia*, die heute im Süßwasser der Südkontinente leben, werden in einer Gruppe, die Chilinidae, zusammengefaßt. Beide haben denselben Radulotyp und können evtl. als Verwandte von einigen Basommatophora angesehen werden. Beide Gattungen haben eine für Archaeopulmonata ganz typische Ontogenese, die (da im Süßwasser) "direkt", ohne eine freie Veligerlarve verläuft.

Die Amphibolidae konnten in Europa bis ins Eozän nachgewiesen werden. Das beweist eine einstmals tethysweite Verbreitung dieser Gruppe, die heute nur noch in Australozeanien vorkommt. Es ist auch zu erwarten, daß einige ältere *Natica*-ähnliche fossile Schalen in Wirklichkeit Amphiboliden sind und diese Gruppe damit noch wesentlich älter ist.

Die Archaeopulmonata stellen also eine alte Gruppe dar. Allerdings sind die karbonischen Arten problematisch, wie auch die Gattung *Misurinella* (Bandel, 1994) aus der Trias. Im Oberjura und in der Unterkreide sind jedoch Ellobiiden sicher nachgewiesen, die auch schon den typischen Lebensraum im Küstensumpf bewohnen. Aus der Oberkreide werden weitere Formen beschrieben, die sich allerdings rezenten Gattungen oft nicht zuweisen lassen.

Die große Variabilität der Schalen, die rezent z. B. an den Arten *Melampus fasciatus*, *Signia striata* und *Ovatella myosotis* festgestellt wurde, gibt es auch bei den Fossilien. Die Variabilität der Schalen aus dem Pariser Becken belegt dies, und macht auch deutlich, daß hier oftmals mehrere Namen für ein und dieselbe Art vergeben wurden.

Die Archaeopulmonata sind heute weltweit verbreitet. Einige Familien sind auf bestimmte Regionen beschränkt (z. B. Amphibolidae, Chilinidae), während andere kosmopolitisch vorkommen. Es gibt sogar Gattungen mit erdweiter Verbreitung (z. B. *Melampus*), deren Arten z.T. ein riesiges geographisches Areal einnehmen (z. B. *Melampus fasciatus*, gesamter Indopazifik). Diese weite Verbreitung kann auch auf andere Zeiten in der Erdgeschichte übertragen werden, wie das Beispiel der Gattung

Williamia aus dem Oligozän von Neuseeland und Europa zeigt.

Die ökologischen Ansprüche der Archaeopulmonata werden für Vertreter aus allen rezenten Familien und Unterfamilien aufgezeigt. Auf fossiles Material sind diese Daten übertragbar.

Die Radulae verschiedener Gattungen haben sich als äußerst variabel erwiesen. Dies gilt sowohl für die allgemeine Morphologie der Zähne als auch für die Anzahl der Zähne in jeder Reihe und der Zahnreihen selber. Auch verändert sich die Radula im Laufe der Ontogenese z. T. sehr stark. Die Zahnformeln, die für Archaeopulmonata angegeben werden, können niemals ganz exakt sein, sondern stellen Annäherungen dar. Dies ist ein weiteres Indiz dafür, daß eine Systematik der Archaeopulmonata, die auf der Gestalt der Radula beruht, nicht unbedingt die natürlichen Verhältnisse wiedergibt.

1. Allgemeiner Teil

1. 1. Einleitung und Zielsetzung

Die klassische Gastropodensystematik beruht vorwiegend auf Ergebnissen, die an ausgewachsenen Schalen rezenter und fossiler Gastropoden gewonnen wurden. Von der zoologischen Seite sind dazu noch Daten der anatomischen Verhältnisse einiger Schnecken geliefert worden.

In der Paläontologie liegen nur Schalen zur Bearbeitung vor, deshalb beruht die bisherige Systematik vorwiegend auf Ergebnissen der Teleoconch-Untersuchungen. Der Gastropodenprotoconch ist bisher nur untergeordnet betrachtet worden. Dies ist bei Fossilien verständlich, da die Erhaltung oft schlecht ist und besonders die kleindimensionierten Protoconche meist nicht erhalten sind. Zudem wurden diese, vor allem von früheren Forschern, wegen fehlender technischer Möglichkeiten oft gar nicht erkannt oder aber sie konnten nicht gut abgebildet werden.

So ist es ein Ziel dieser Arbeit, von Vertretern aller systematischen Einheiten der großen Gruppe der Archaeopulmonata REM-Fotos der ersten Windungen abzubilden. Diese können dann genutzt werden, um unbekannte fossile und rezente Gastropoden in das System der Archaeopulmonata einzugliedern oder die Unterschiede zu erkennen und zu untersuchende Schalen woanders einzuordnen.

Um die Verwandtschaft aller Vertreter zu beweisen, sollte die Ontogenese von Vertretern aller rezenten Familien untersucht werden. Die Ergebnisse der bisher untersuchten Ontogenesen wurden als Grundlage für die Diskussion der einzelnen Gattungen verwendet und konnten z.T. auch nachuntersucht werden. Mit der gemeinsamen Ontogenese soll versucht werden, die Ordnung Archaeopulmonata abzugrenzen. Bisher werden die Archaeopulmonata, so wie sie in dieser Arbeit verstanden werden, in verschiedenen systematischen Einheiten geführt.

Die als Merkmal in der zoologischen Forschung gelegentlich benutzte Radula sollte ebenfalls verwendet werden, um größere und kleinere Einheiten der Archaeopulmonata zu definieren.

Eine weitere Aufgabe bestand darin, die ökologischen Ansprüche rezenter Arten zu erfassen und zu dokumentieren. Damit wird es möglich, einzelne fossile Arten, durch den Vergleich mit den rezenten Arten, auch ökologisch zu bewerten. Die Sedimente, die Archaeopulmonaten enthalten, können leichter faziell bewertet und fossile Ablagerungsräume modellhaft charakterisiert werden.

1. 2. Material und Methode

Der größte Teil der untersuchten rezenten Gastropoden wurde bei mehreren Geländeaufenthalten in tropischen Küstenregionen gesammelt (Kap. 3, 4). Dieses Material wurde im Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, deponiert. Ergänzend dazu wurde aus verschiedenen Museen Material entliehen. Es wurden auch Daten verwendet, die von Bandel im Rahmen des DFG- Projekts "Brackwassergastropoden" gesammelt wurden. Dies bezieht sich auf die Beobachtungen, die in Neuseeland, Australien und Rarotonga sowie in Argentinien und Uruguay vorgenommen wurden. Desweiteren stammt von Bandel das Material aus Kolumbien, den Bermudas und aus Nordamerika, welches während früherer Aufenthalte gesammelt wurde. Die Aufsammlungen und Beobachtungen in Roscoff, Frankreich, wurden von Bandel und Nützel durchgeführt. Die Ontogenese-Untersuchungen fanden z.T. im Gelände an verschiedenen Forschungsstationen bzw. Universitäten statt. Die Beobachtungen zur Ontogenese der Tiere aus Neuseeland und Australien wurden allein von Bandel angestellt.

Zum großen Teil konnten die Tiere in Aquarien in Hamburg gezüchtet werden, so daß regelmäßig frische Gelege zur Untersuchung zur Verfügung standen. So konnten oft alle Entwicklungsstadien beobachtet werden. Dabei hat sich gezeigt, daß viele Archaeopulmonata mit einfachen Methoden sehr erfolgreich gezüchtet werden können. Die Ontogenese von Arten aus 13 Gattungen mit Vertretern aus allen Familien der Archaeopulmonata konnten erfaßt werden (dazu noch einige aus der Literatur).

Insgesamt wurden 33 Gattungen mit 59 Arten untersucht (davon 21/42 Ellobiidae), die Schalen von 53 Arten werden auf den Fototafeln abgebildet, von denen die meisten mit Protoconch vorliegen. Für die Radula-Untersuchungen wurden die Radulae von 33 Arten aus 24 Gattungen präpariert und genau wie die Schalen mit dem REM untersucht und abgebildet. Dazu wurden einige tausend Fotos angefertigt, von denen nur der kleinere Teil auf den Tafeln erscheinen kann. Das abgebildete Material befindet sich im Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, wenn keine andere Sammlung erwähnt wird. Fast alle Figuren haben eine Maßstablinie die zumeist direkt von den REM-Fotos übernommen wurde und den üblichen Fehler von ca. 10% aufweist.

Neben dem rezenten wurde auch fossiles Material bearbeitet, das teils aus Museen und teils aus eigenen Aufsammlungen stammt.

Abkürzungen: BM = British Museum (Natural History) (GD = Geological Departement; PD = Paleontological Department), London; NMS = Naturhistorisches Museum Senkenberg, Frankfurt; RGM = Nationaal Natuurhistorisch Museum (vorher Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie), Leiden.

1. 3. Danksagung

Diese Studie entstand im Zeitraum von August 1989 bis April 1993 als Dissertation am Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. Klaus Bandel für die Vergabe und Betreuung der Arbeit, sowie dafür daß er mir alle Daten zur Verfügung stellte, die er

im Rahmen des DFG-Projekts BA 67517-1,2 (Brackwassergastropoden) gesammelt hat. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle Unterstützung von August 1989 bis Februar 1992.

Mein Dank gilt auch allen, die bereitwillig Material zur Verfügung gestellt haben. Dies sind im besonderen Herr Arie Janssen vom Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie in Leiden, Herr Dr. Ronald Janssen vom Naturhistorischen Museum Senckenberg in Frankfurt, sowie die Mitarbeiter des Australischen Museums in Sydney, des Naturhistorischen Museums in Wien und des British Museum (Natural History), London, Geology Department und Paleontology Department.

Herrn Prof. Dr. Sasekumar von der Universität Kuala Lumpur und Herrn Prof. Dr. Murphy von der Universität Singapur und ihren Mitarbeitern danke ich für ihre bereitwillige und effektive Hilfe bei der Auswahl der Sammelpunkte in Malaysia und Singapur sowie für die unkomplizierte Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in ihren Instituten. Herrn Prof. Dr. Edmund Gittenberger danke ich besonders für die Verwahrung des Materials, die Überarbeitung des Manuskriptes und das er die Veröffentlichung dieser Arbeit ermöglichte.

Großen Dank schulde ich meinen Freunden und Kollegen an der Universität Hamburg, die mir jederzeit mit Rat und Tat zur Seite standen. Im besonderen sind dabei Alexander Nützel, Sabrina Crafton, Claudia Taebel, Dagmar Lindhorst und Frederike Stichert sowie Matthias Glaubrecht und Theo Engeser zu nennen.

1. 4. Allgemeine Einführung

Neben den Archaeogastropoda, den Neritimorpha und den Caenogastropoda sind die Heterostropha die vierte gleichgestellte Großgruppe der Gastropoda.

Entwicklungsgeschichtlich sind die Archaeopulmonata über das Organisationsniveau der Caenogastropoda hinausgegangen. Sie gehören zu den Heterostropha, die als gemeinsame "Erfindung" (Apomorphie) die heterostrophe Schale und das eutheure Nervensystem entwickelt haben.

Die Archaeopulmonata stellen wohl die am frühesten von einem hypothetischen Ur-Basommatophoren differenzierten Nachkommen dar. In dieser Reihe könnten die karbonischen Anthracopupinae gesehen werden, die zu den Carychiidae gestellt werden könnten. Auch die Lebensweise paßt zu dieser Annahme. Ohne besondere Anpassungen besiedeln besonders die Ellobiiden den Übergangsbereich zwischen Meer und Land. Nach den Carychiidae, die anscheinend sehr früh entstanden, sind noch andere Nachkommen des "Hypothetischen Ur-Basommatophoren" den einfachen Weg über Küstensümpfe ans Land gegangen. Dort waren und sind sie zwar durchaus dem Süßwassereinfluß und der Trockenheit ausgesetzt, aber der Lebensraum bietet normalerweise genügend dauerfeuchte Substrate in Schattenzonen mit reichhaltiger salzwassergetränkter organischer Nahrung.

1. 4. 1. Die Pulmonata

Die Pulmonata zeichnen sich durch die Entwicklung eines Lungensackes aus, indem die Mantelhöhle in eine Lunge umgewandelt wird. Die Bildung der Lunge,

die durch ein Pneumostom verschlossen werden kann, ist ein allen Pulmonata gemeinsames Merkmal und als Synapomorphie zu werten, welche sie von den anderen Schnecken absetzt. Hierbei sind drei verschiedene Entwicklungslinien aufgetreten.

1. Die Archaeopulmonata, deren Vertreter vornehmlich im randmarinen Bereich leben und von denen nur wenige Arten in feuchte Landbiotope vorgedrungen sind.
2. Die Basommatophora, die im Süßwasser leben.
3. Die Stylommatophora, die terrestrisch sind.

Die drei Pulmonatengruppen unterscheiden sich in dem von ihnen bevorzugten Lebensraum wie auch in der Ontogenese. Die Archaeopulmonata haben als einzige noch die Potenz zur Ausbildung einer planktotrophen Veligerlarve. Diese ist bei den Stylommatophora und Basommatophora verschwunden.

1. 4. 2. Die Archaeopulmonata

Die Archaeopulmonata sind die "altertümlichen" oder "ursprünglichen" Lungenschnecken. Das "Archaeo", das "Ursprüngliche", bezieht sich dabei auf einige als nicht abgeleitet, sondern also plesiomorph angenommene Merkmale. Solche sind z. B. die heterostrophe Schale, der Besitz eines Operkulums in bestimmten Lebensabschnitten und der ursprüngliche Lebensraum der Schnecken, das Meer und die Küsten.

In den Archaeopulmonata werden neben den Ellobiidae, die wegen der großen Zahl von Gattungen und ihrer weltweiten Präsenz als Kerngruppe angesehen werden kann, zudem die Gastropodengruppen der Amphibolidae, Carychiidae, Chiliniidae, Latiidae, Onchidiidae, Otinidae und Siphonariidae (mit Trimusculidae) geführt.

Während die Ellobiiden vorwiegend an den Küsten der Meere, in Lagunen, auf Salzmarschen und in den Mangrovenzonen leben und nur einige Arten terrestrische und semi-terrestrische Habitate bewohnen, sind die Chiliniidae und die Latiidae ins fließende Süßwasser vorgedrungen. Die Gadiniidae (Trimusculidae), die Siphonariidae und die Otinidae haben eine napfförmige Schale entwickelt und leben an Felsküsten innerhalb des Gezeitenbereichs. Dort leben auch die adult nackten Onchidien, während die Amphiboliden den schlammigen Gezeitenbereich bevorzugen. Die Carychiidae leben terrestrisch, allerdings nur an dauerfeuchten Standorten.

Alle Archaeopulmonata haben einen Embryo, der ein Operkulum trägt. Nur bei *Carychium* fehlt es völlig, und nur die Amphiboliden tragen es immer. Bei einigen Ellobiiden ist es noch einige Zeit nach der Metamorphose und dem Schlüpfen vorhanden und wird erst später abgeworfen.

Die meisten Archaeopulmonata sind deutlich heterostroph, d. h. es findet ein Richtungswechsel des Drehsinnes zwischen der Embryonal- und evtl. Larvalschale gegenüber der Adultschale statt. Die Heterostrophie ist nicht immer so deutlich wie z. B. bei *Melampus* entwickelt, sie ist aber in allen Gruppen, wenn auch manchmal verdeckt, wie z. B. bei *Carychium* oder den schalenlosen Onchidien, vorhanden.

Bemerkung.— Zu den Archaeopulmonata werden auch die Nacktschnecken der Veronicellidae und Rathousioidea (= Soleolifera oder Systellommatophora) sowie die Smeagolidae gezählt. Die ersten leben ähnlich wie Onchidien auf mit Algen bewachsenen Felsen, Rathousiiden allerdings leben räuberisch.

Die rückwärtige Oberfläche (Notum) ist von der Fußumrandung (Hyponotum) getrennt. Durch letztere münden Darm-, Geschlechts- und Atmungsöffnungen nach außen. Die Lunge entsteht anders als jene der Basommatophora (Tillier, 1984), besonders was die Ontogenese angeht (Sarasin & Sarasin, 1899 in Tillier, 1984). Demnach ist sie reduziert zu einer Drüse am Ureter. Den Weg zu den Rathousiiden kann man sich über Napfschnecken vom Typus *Ancylus* vorstellen, bei welchen ebenfalls die Niere auf der linken Seite zusammengedrückt erscheint (Hubendick, 1978). Tillier (1984) stellt sich vor, daß diese Gruppe der Nacktschnecken aus einer basalen Gruppe der Basommatophora, wie zum Beispiel den *Chilina*- Verwandten, hervorgegangen sein könnte und das Endprodukt der Limacisation darstellt.

Die Smeagoliden mit *Smeagol* Climo, 1980 werden von Tillier & Ponder (1992) in die Nähe von *Otina* gestellt. Dies wird mit anatomischen Ähnlichkeiten begründet; besonders der bei beiden vorhandene geteilte Fuß (in Propodium und Metapodium, auch bei manchen Ellobiiden vorhanden), die Position von Herz und Niere sowie die Ähnlichkeit der Radulazähne werden angeführt.

Veronicellidae, Rathousiidae und Smeagolidae werden in dieser Arbeit nicht weiter behandelt.

1. 5. Die anatomischen Merkmale der Archaeopulmonata

Die in dieser Arbeit vorgestellten Untersuchungen konzentrierten sich auf die Schale (wobei besonders die Beschreibung des Protoconchs neue Daten lieferte), die Radula und die Ontogenese. Zudem werden die Lebensweise und die ökologischen Ansprüche der Gattungen beschrieben. Es sollen jedoch einige Daten zur Anatomie, vorwiegend aus der Literatur, vorangestellt werden.

Die verschiedenen Organe und die Organisation der einzelnen Körperabschnitte spielen eine große Rolle in der Biologie, und wenn rezente Organismen systematisch geordnet werden sollen, kann auf eine Diskussion der Anatomie nicht verzichtet werden.

Dem Paläontologen stehen normalerweise natürlich nicht solche Daten zur Verfügung, sondern nur leere Schalen. Es zeigt sich aber, daß auch die biologische Erforschung, wie die paläontologische, bisher keine befriedigende Synthese der stammesgeschichtlichen Verhältnisse der Ellobiiden oder der Archaeopulmonata liefern konnte. Dies liegt vor allem daran, daß nicht festgestellt werden konnte, nach welchen der inneren Organe die Taxa am besten zu ordnen sind. Die Merkmale der Mantelhöhle, des Nervensystems, des Verdauungsapparates und des Genitalapparates für sich allein betrachtet, ergeben eine relativ logische bzw. aufeinander aufbauende Entwicklungsreihe. Es ist möglich den ursprünglichen und den abgeleiteten Zustand zu kennen und die möglicherweise vorhandenen Zwischenformen in einer Abstammungsreihe zu bewerten. Werden jetzt allerdings verschiedene Merkmale parallel betrachtet, ergibt sich für jedes Merkmal eine andere "Reihenfolge" der einzelnen Taxa, und es wird erforderlich, bestimmte Merkmale höher zu bewerten als andere. Die Bewertung der Merkmale ist jedoch subjektiv, denn die Wichtigkeit der einzelnen anatomischen Unterschiede ist nicht geklärt. So wird eine Untersuchung der Genitalorgane einen anderen Stammbaum ergeben als die Analyse der Mantelhöhle, des Nervensystems oder der Verdauungsorgane. Erst alle Merkmale zusammengenommen ergeben eine optimale Ausdeutungsbasis.

1. 5. 1. Mantelhöhle (Atmungsorgane)

Die meisten Archaeopulmonata sind luftatmend und besitzen ein kontraktiles Pneumostom. Wenige sind zur Atmung in sauerstoffreichem Süßwasser befähigt (*Chilina*, *Latia*). Bei ihnen ist das Pneumostom zwar muskulös und damit auch kontraktile, die Mantelhöhle ist im Normalfall aber offen. Diese Arten leben meist in kräftig bewegten Wasser, wo auch Luftblasen eingefangen werden können (gilt auch für *Trimusculus* und *Siphonaria*).

Im folgenden werden die verschiedenen Ausbildungen der Mantelhöhle innerhalb der drei Heterostropha-Gruppen vorgestellt:

A) Opisthobranchiata zeichnen sich durch die unterschiedlich starke Detorsion (Rückdrehung) des Weichkörpers aus. Diese betrifft sowohl die Mantelhöhle als auch die ehemals gekreuzten Nervenbahnen. Meistens sind die frühontogenetischen Stadien noch tordiert. Die Rückdrehung erfolgt vor oder während der Metamorphose. Die Detorsion geht oft mit Veränderungen der Mantelhöhle und anderer Organe einher. So wird z. B. bei den Opisthobranchiata oft die Schale reduziert, bis hin zum vollständigen Verlust. Sie atmen dann über die Haut und/oder über ausstülpbare Kiemenbüschel.

B) Bei den Pulmonata liegt die Mantelhöhle vorn und etwas seitlich. Dies liegt an der unvollständigen Detorsion des Weichkörpers. Die Pulmonata haben für ihre Mantelhöhle einen Verschluss entwickelt, das Pneumostom. Dabei handelt es sich um einen muskulösen Hautlappen, der einen oberen (apikalen) Hohlraum, die Atemhöhle, von einer nach außen offenen Kammer trennt. Die luftatmenden Pulmonata (vor allem die Stylommatophora und die Ellobiidae) sind in der Lage, die Mantelhöhle ganz zu verschließen, um den Innendruck in der Mantelhöhle zu erhöhen und den Gasaustausch über das Mantelhöhlengewebe zu erleichtern. Andere Pulmonata, wie die meisten Basommatophora und viele Archaeopulmonata, die in der Lage sind, Luft und Wasser oder nur Wasser in die Mantelhöhle aufzunehmen, haben ein weit offenes Pneumostom, und die Mantelhöhle ist im Normalfall offen.

Die Entwicklung der Atemhöhle kann als Neubildung der Pulmonata angesehen werden. Sie vergrößert das Lungenvolumen und erleichtert den Gasaustausch. Es ist ein differenziertes Organ, das in den einzelnen Gruppen uneinheitlich ausgebildet ist.

C) Innerhalb der Archaeopulmonata sind verschiedene Atemtechniken verwirklicht:

Chilina und besonders *Latia* leben in schnell fließendem, sauerstoffreichen Süßwasser. Sie nehmen Wasser und Luft in die Mantelhöhle auf und verschließen dabei das Pneumostom nicht. Der Gasaustausch funktioniert nur unter Wasser. In stehendem, sauerstoffarmen Wasser ersticken die Tiere schnell, wobei *Latia* wesentlich empfindlicher reagiert als *Chilina*, die aber ebenfalls rasch fließendes Flußwasser und Strömung durch Wellenschlag benötigt.

Carychium lebt im dauerfeuchten Mull und hat Luft in der Mantelhöhle. Unter Wasser hält das erwachsene Tier lange aus, atmet aber nicht, während das frisch geschlüpfte Tier eine mit Wasser gefüllte Mantelhöhle besitzt und im Wasser aktiv ist. Als Lunge dient die Mantelhöhle erst später. Dies gilt für die Amphibolidae, Onchidiidae und Ellobiidae.

Die Siphonariiden leben im Intertidal fast aller Meere, und zwar meistens an Felsenküsten. Sie haben, ähnlich wie *Latia*, ihre Schale sekundär zu einem Napf umgeformt. Bei Siphonariiden wird die Mantelhöhle von einem warzigen, muskulösen Lappen verschlossen. Sie können unter Wasser sauerstoffreiches Wasser in die Mantelhöhle pumpen, dort mit Zilien bewegen und dabei Sauerstoff aufnehmen. Wahrscheinlich können sie aber nicht auf Dauer Wasser atmen. Bei Ebbe, wenn die Schnecke trockenliegt, kann die Mantelhöhle als Lunge genutzt werden, indem das Wasser z.T. herausgedrückt und stattdessen Luft eingesogen wird.

Die Amphiboliden (*Amphibola*, *Salinator*) atmen bei Ebbe Luft, während sie die schlammigen Sedimentoberflächen, auf denen sie leben, abweiden. Bei aufkommender Flut graben sie sich in das Sediment ein und atmen keine Luft mehr ein, bis sie bei der nächsten Ebbe wieder an die Oberfläche kriechen. Sie sind also nur bei Ebbe aktiv und dann nur relativ kurze Zeit, etwa beim Durchwandern von Gezeitentümpeln, untergetaucht.

Die Onchidiidae verlieren im Verlauf ihrer Ontogenese die Schale (noch im Ei oder bei der Metamorphose) und werden zu Nacktschnecken. Ihre Lungenöffnung liegt an dem dem Mund gegenüberliegenden Ende ihres langgestreckten Körpers. Der Körper ist nicht tordiert. Erwachsene Onchidiidae können nur Luft atmen, unter Wasser atmen sie nicht.

Die Ellobiidae sind hinsichtlich der Atmung mit den Stylomatophora vergleichbar: Sie atmen nur Luft und haben ein gut verschließbares Pneumostom. Allerdings münden bei ihnen der Nierenporus (z. B. bei *Ovatella*, *Melampus*, und *Ellobium*; [nach Meyer, 1955, Morton, 1955b, und Marcus & Marcus, 1963]) und gelegentlich auch der After (z. B. bei *Ellobium* und *Melampus*; [nach Berry et al., 1967 und Morton, 1955b]) innerhalb der Atemhöhle -vor dem Pneumostom- in die Mantelhöhle. Sie besitzen deshalb eine zusätzliche Hautfalte zwischen After und Pneumostom (Analphapille), die es ihnen ermöglicht, beim Koten den Afterbereich vorzuschieben und so den Kot erst außerhalb der Mantelhöhle und auch der Schale abzugeben. Eine Analpapille haben alle landlebenden Schnecken entwickelt. Bei den Ellobiidae sind verschiedene Techniken des Luftholens über Wasser entwickelt, da besonders viele Vertreter im Intertidal leben und dem Wasser ausweichen müssen. Andere Arten sind praktisch zum Landleben übergegangen, wie *Ellobium* oder *Pythia*, die sich nur äußerst selten unter Wasser aufhalten.

1. 5. 2. Nervensystem

Das wohl ursprünglich symmetrische Strickleiternnervensystem eines hypothetischen Gastropodenvorfahren wird durch die Torsion des Eingeweidesacks stark verändert. Im Verlauf der Torsion wird -wenn Fuß und Kopf unbewegt bleiben- der Eingeweidesack über die rechte Seite nach vorn gedreht. Dadurch gelangt die Mantelhöhle mit den Kiemen nach vorn hinter den Kopf, und die Kiemen liegen somit vor dem Herzen (Prosobranchiata = Vorderkiemer).

Durch die Drehung überkreuzen sich die Pleurointestinalkonnektive (Nervenverbindungsbahnen zwischen Pleural- und Intestinalganglien). Das Nervensystem ist dann chiastoneur oder streptoneur (gekreuztnervig). Die Chiastoneurie ist bei den meisten Gastropoden ausgebildet (Archaeogastropoda, Neritimorpha und Caeno-

gastropoda), bei einigen (Heterostropha) wird sie aber wieder aufgegeben

Dies geschieht auf zwei grundsätzlich verschiedene Weisen:

A) Bei den Opisthobranchiata führt eine Rückdrehung (Detorsion) des Eingeweidetrakts dazu, daß die Mantelhöhle zur Seite verlagert wird, die Nervenbahnen sich entkreuzen und die eine erhaltene Kieme hinter das Herz rückt (Hinterkiemer = Opisthobranchier). Die Entkreuzung ist nicht bei allen Opisthobranchiern vollständig ausgeführt. So haben manche Cephalaspidea (z. B. *Actaeon*) noch chiasmatische Nervenbahnen. Die Nudibranchier haben dagegen ein symmetrisches Nervensystem, bei dem die Ganglien mehr oder weniger konzentriert sind.

B) Bei den Pulmonata bleibt die Torsion erhalten. Durch Verkürzung der Konnektive wird die Kreuzung der Nervenbahnen aufgehoben, und es entsteht ein im Kopfbereich stark konzentriertes Nervensystem in Form eines cerebralen Ringes um den Ösophagus, bei dem die Kommissuren (Konnektiven) teilweise sogar vollständig zurückgebildet sind.

Bei den Archaeopulmonata finden sich verschiedene Entwicklungsstufen. Während *Chilina* noch rudimentär chiasmatisch (Harry, 1964) ist und auch *Auriculodes gaziensis* und *Pythia* lange und gekreuzte Visceralkonnektive besitzen, finden sich bei anderen Arten starke Konzentrationen der Nervenbahnen (z. B. bei *Melampus*), so daß die Kreuzung aufgehoben und die Ganglien stark zusammengezogen sind.

Bei *Ovatella* und *Cassidula* hat eine Verkürzung eingesetzt, und die Kreuzungsstelle ist nach hinten verlagert, während bei *Leucophytia* keine Kreuzung mehr vorhanden ist, obwohl die (Pleuroparietal-) Konnektive nur wenig verkürzt sind. Bei *Otina* ist die Visceralschlinge recht lang und ohne Spur einer Torsion (Morton, 1955a).

Die Struktur des Nervensystems von *Ovatella* entspricht dem Niveau der Caenogastropoda, deren Nervensystem epiathroid ausgebildet ist. Hier sind die Cerebral- und Pleuralganglien identisch entstanden, während bei den Neritimorpha (z. B. *Theodoxus*) Cerebral- und Pleuralganglien getrennt voneinander gebildet werden. Bei der Entwicklung der Visceralschlinge bildet das Visceralganglion das Verschmelzungsprodukt von diesem ursprünglichen Ganglion mit einem einzelnen Subintestinalganglion. Bei *Chilina* und *Latia* bleiben diese Ganglien getrennt voneinander. *Chilina* bildet zudem noch ein weiteres Ganglion aus. Damit haben die Ellobiiden, wie *Ovatella*, drei Ganglien in der Visceralschlinge; *Latia* weist vier und *Chilina* fünf Ganglien auf. Ruthensteiner (1991) weist darauf hin, daß die strukturelle Stabilität der Visceralschlinge, wie des gesamten Nervensystems, in der Evolution nicht überschätzt werden sollte. Damit wird die Aussagekraft der Pentaganglionata, im Sinne Haszprunar (1988), etwas eingeschränkt, zumal innerhalb der Pulmonata einige Variationen auftreten.

1. 5. 3. Genitalapparat

Während die Prosobranchiata fast alle getrenntgeschlechtlich sind, sind die Pulmonata und Opisthobranchiata meist zwittrig. Dabei gibt es verschiedene Stufen der Hermaphrodie. Von Formen ausgehend, die eine Tendenz zur Protandrie haben (Götting, 1974), sollen sich höher entwickelte Formen mit simultaner Hermaphrodie gebildet haben (*Melampus*, Lymnaeidae; Fretter & Peake, 1975). Bei der Protandrie hat jedes Individuum einen kompletten Satz beider Geschlechtsorgane, es reifen

jedoch erst die männlichen Samenzellen und verlassen die Genitalwege, bevor die Oocyten reifen und befruchtungsfähig werden. So kann Eigenbefruchtung verhindert werden.

Nach Hubendick (1978) sind die Geschlechtsteile (distale Genitalapparate) der Pulmonata nicht vollständig homologisierbar. Es besteht ein beträchtliches Variationsvermögen, und nur innerhalb kleinerer Verwandtschaftsgruppen sind Vergleiche sinnvoll. Die Organisation des Genitaltraktes, also die Ausführungsgänge für Spermia und Eier, sind dagegen von phylogenetisch-taxonomischer Bedeutung (Hubendick, 1978; Fretter & Peake, 1975).

Ausgehend von der Ovotestis (Testis und Ovar als ein Organ) entspringt ein uneinheitliches Gebilde, der Vesicula seminalis. Dieser kann als einfacher, verdickter oder als verschlungener Kanal vorliegen und ist oft auch in verschiedenen Altersstadien einer Art unterschiedlich ausgebildet. Vom Vesicula seminalis entspringen häufig Bündel von Divertikeln, viele in zwei Reihen oder einfache Divertikelmassen. Bei *Trimusculus* gibt es z. B. ein kleines verästeltes Bündel, während *Acroloxus* eine dünnwandige taschenartige Ausstülpung besitzt (Hubendick, 1978). Alle Basommatophora haben nur eine einzelne Eiweißdrüse, und nur einige Ellobiiden haben zwei. Die Ausbildung und der Ort der Mündung der Eiweißdrüse variieren zwischen den einzelnen Taxa erheblich.

Es wird angenommen, daß beim ursprünglichen Zustand die Eier und das Spermia in demselben Ausführungsgang zu einer Öffnung geleitet werden. Diese Zwitteröffnung liegt auf der rechten Körperseite ganz nah am Mantelrand und soll der weiblichen Genitalöffnung von getrenntgeschlechtlichen Formen entsprechen (Hubendick, 1978). Bei den ursprünglicheren Formen gelangen die Spermien von der Genitalöffnung in eine offene, zilienbesetzte Flimmerrinne die in einen geschlossenen Vas deferens übergeht, der in den hinteren (basalen) Penisteil mündet (Hubendick, 1978).

Dieser Monaulie genannte Zustand ist bei den Tectibranchiata unter den Opisthobranchiata häufig verwirklicht, bei den Ellobiidae nur bei der, eben auch deshalb, als ursprünglich angesehenen *Pythia* (Plate, 1897; Berry et al., 1967). Bei den übrigen Ellobiidae ist die offene Samenrinne durch eine Integumentfalte verschlossen und so zu einem inneren Vas deferens geworden. Dieser beginnt also bereits an der Zwitteröffnung (Doll, 1979). Dazu besteht die Tendenz zu einer Versenkung des Vas deferens in das Hämocoel. Es gliedert sich dann der ursprünglich rinnenförmige Spermakanal aber als selbständiger Kanal vom ursprünglichen Zwitterkanal ab. Die Zwitteröffnung wird zu einer rein weiblichen Öffnung, und der Vas deferens verläuft direkt in den Penis. Dies gilt praktisch für alle Pulmonata. Je nachdem, wie weit die Trennung des Vas deferens fortgeschritten ist, spricht man von Semidiaulie und Diaulie.

Während bei den Ellobiidae und den Basommatophora die Öffnungen von Penis und Ovidukt weit voneinander entfernt liegen, sind bei den Stylommatophora die Öffnungen sekundär einander genähert und münden seitlich vorn am Kopf in das gemeinsame Genitalatrium.

Die Organisation des Genitalapparates einiger Archaeopulmonata wird im folgenden skizziert (siehe auch Hubendick, 1978):

— *Pythia*, Monaulie und offene Flimmerrinne (Plate, 1897, für *P. scarabaeus*); der Genitalkanal ist nur unvollständig in männliche und weibliche Kanäle, besser "semicanals", geteilt (Hubendick, 1978).

— *Ovatella*, Monaulie mit geschlossenem inneren Vas deferens (Meyer, 1955, für *O. myosotis*), Genitalkanal nur unvollständig geteilt (semi-Kanäle).

— *Leucophytia*, Semidiaulie, Aufteilung des Zwitterganges vor dem Ovidukt (Morton, 1955c, für *L. bidentata*); ähnliche Verhältnisse wie bei den Hygrophila (Lymnaeidae, Planorbidae und Ancyliidae) (Hubendick, 1978).

— *Cassidula*, Semidiaulie, Aufteilung des Zwitterganges vor dem Ovidukt (Berry et al., 1967, für *C. scarabaeus*); unvollständige Trennung von männlichem und weiblichem Anteil des Genitalkanals.

— *Ellobium*, Diaulie, völlig getrennte Ausführgänge (Berry et al., 1967, für *E. aurisjudae*); besitzt kurze Verbindungsgänge zwischen den einzelnen männlichen und weiblichen Genitalkanälen, jeweils am Ende der Gänge.

— *Blauneria*, kurze Verbindungsgänge wie bei *Ellobium* (Marcus & Marcus, 1965b, für *B. heteroclita*).

— *Melampus*, unvollständige Aufteilung durch eine Längsfalte (Morton, 1955b, für *M. bidentatus*). Die Schleimdrüse hat eine eigene Öffnung, es gibt keine Prostata-drüse, der Zwitterkanal ist nicht drüsig, die weibliche Geschlechtsöffnung ist weit in die Länge gezogen (Koslowsky, 1933, für *M. boholensis*).

— *Chilina*, Semidiaulie, getrennte männliche und weibliche Gänge entlang des größten Teils des Spermovidukts, nur vorn noch ein kurzes Stück zusammen (Hubendick, 1978, für *C. dombeyana*), die Vaginalstruktur ist ähnlich wie bei *Otina* (akzessorische Spermatheca, die hier auch Vesicula seminalis vaginae genannt wird, z. B. Harry, 1964); Chiliniidae verwenden eine nicht chitinige Spermatophore zur Samenübertragung (Harry, 1964).

— *Otina*, der drüsig Spermovidukt ist unvollständig geteilt; nur distal sind zwei getrennte Gänge entstanden, dort, wo Teile der Wand die Prostata-drüse formen (Hubendick, 1978, für *O. otis*); es ist noch eine zweite akzessorische Spermatheca entwickelt und dazu auch noch ein Flagellum.

— *Trimusculus*, männlicher und weiblicher Kanal trennen sich weit vorn (früh), der Spermovidukt ist sehr kurz (Schumann, 1911, für *T. peruvianus*).

— *Latia*, die Prostata-drüse ist vom Spermovidukt getrennt und mit dem Anfangsteil des Vas deferens verbunden, bei Formen ohne Spermovidukt, aber mit getrennten männlichen und weiblichen Kanälen liegt die Prostata-drüse als eine längliche Verdickung des Vas deferens vor (gilt für alle diaulen Formen, z. B. auch *Acroloxus*); der Spermovidukt ist nicht in deutlich getrennte Kanäle geteilt (wie auch bei *Acroloxus*), (Pelseener, 1901, für *L. neritoides*, [nach Hubendick, 1978]).

— Siphonariidae, haben keinen Penis als Kopulationsorgan und verwenden eine chitinig verpackte Spermatophore (Hubendick, 1947); der lange Spermovidukt hat ein einfaches Lumen (Öffnung), ohne getrennte Gänge und ohne eine weibliche Öffnung in der typischen Position, stattdessen gibt es eine einzelne Genitalöffnung (Pore) in der vorderen Position zusammen mit der männlichen Öffnung; statt des Penis haben sie eine sog. Epiphallusdrüse, die in die Genitalöffnung mündet.

— Amphibolidae, haben einen langen Spermovidukt und nur eine Genitalöffnung wie die Siphonariidae, *Amphibola* und *Salinator* haben ein Flagellum, es fehlt aber die Spermatheca.

— Trimusculinae (Gadiniinae), haben einen echten ausstülpbaren Penis (Hubendick, 1947).

— Hygrophila (z. B. *Lymnaea*, *Physa*, *Biomphalaria*), haben kein Spermovidukt,

sondern getrennte männliche und weibliche Kanäle, der Ovidukt und der Spermovidukt trennen sich schon im sogenannten "carrefour".

Bei *Melampus*, *Otina*, *Trimusculus* und angedeutet auch bei *Latia* ist die Vagina in die Länge gezogen und die Kreuzung zwischen männlichem und weiblichem Kanal liegt dicht am weiblichen Porus.

1. 5. 4. Verdauungssystem

Die Mundöffnung liegt normalerweise an der ventralen Vorderseite des Kopfes, manchmal an der Spitze einer Kopfverlängerung, der Schnauze. Der Mund führt in den Pharynx (Schlund). Dieser enthält den Buccalkomplex (Buccalmasse) mit dem Kiefer, die Odontophore mit der Radula, eine komplizierte Muskulatur und die Speicheldrüsen. Der Pharynx öffnet in den Ösophagus, welcher zum Magen führt. Der Verdauungskanal verläuft weiter, nimmt noch einen oder zwei Kanäle von der Verdauungsdrüse auf und führt über den Mitteldarm und den Enddarm (rectum) zum Anus.

Der Verdauungstrakt kann in vier Bereiche untergliedert werden: 1. Mund und Buccalhöhle mit Buccalorganen und Drüsen (Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung); 2. Ösophagus und Vormagen (Weiterleitung und Speicherung); 3. Magen und Mitteldarmdrüse einschließlich der Verbindungsgänge (Verdauung und Resorption); 4. Mittel- und Enddarm (Bildung von Kot) (Götting, 1974).

Am Boden der Buccalhöhle liegt der Buccalapparat. Er besteht aus Radula und Odontophor. Der Odontophor ist ein komplexes System aus Muskulatur und Bindegewebe. Er sorgt für die Bewegung der Radula, die dem Odontophor (bzw. dem "Odontophorkissen") aufliegt. Meist sind es zwei Polster, die mit Muskeln verbunden werden.

Die Radulae der verschiedenen Archaeopulmonatengruppen werden innerhalb der Gattungen beschrieben (Kap. 2). Die Radula kann bei der systematischen Einordnung der Schnecken genutzt werden. Sie besteht aus Zähnen, die in Längs- und Querreihen auf eine oft chitinige Radulamembran aufgesetzt sind. Sie wird von einem Epithel im Inneren der Radulasacke (Radulasack) gebildet, die Membran und die Zähnchen werden von den Odontoblasten erzeugt (wenige Zellen bilden einen Zahn).

Innerhalb der Heterostrophagruppen Pulmonata und Opisthobranchiata besteht die Radula aus einer Vielzahl ziemlich gleichförmiger Zähnchen, deren Ausbildung auch von der aufzunehmenden Nahrung abhängt.

Die Radula entwickelt sich erst im Verlaufe eines Individuallebens, so daß Zahnzahl und -form bei jungen Gastropoden beträchtlich von der der Adulttiere abweichen kann (Waren, 1989). Generell gehören die Pulmonatenradulae zum morphologisch einfachen Typus mit vielen kleinen, sehr ähnlichen Zähnchen in vielen Reihen. Es gibt aber auch speziellere Typen bei den Ellobiidae und anderen Archaeopulmonata. Auch gibt es innerhalb einer Gattung morphologisch komplizierte und einfache Typen (z. B. bei *Acroloxus*, Hubendick, 1978). Bei Gebrauch nutzen sich die Zähne ab, sie werden fortlaufend nachgebildet. Die Radula schiebt sich auf diese Weise immer weiter nach vorn, während der verbrauchte Teil resorbiert wird.

Als Widerlager für die Radula ist meist ein Kiefer ausgebildet. Pulmonata haben

immer einen Kiefer, nur *Trimusculus* und *Amphibola* besitzen keinen (Hubendick, 1978). Die Muskeln der Buccalmasse bewegen die Radula. Die komplexe Odontophore wirkt mit dem sog. Odontophorkissen als weitere Stütze; dem "Kissen" liegt die Radula mit der konkaven Seite auf. Oft verläuft der Radulasack noch über das Odontophorkissen und die Buccalblase hinaus.

Der Ösophagus verläßt den Pharynx dorsalwärts und verläuft nach hinten zum Magen. Ein Teil des Magens der meisten Ellobiidae und Archaeopulmonata ist zu einem Muskelmagen umgewandelt. Er ist von innen cuticularisiert und von Muskelpaketen umgeben.

Acroloxus hat einen einfach gebauten Magen. Ein solcher Magentyp dürfte auch bei Vorfahren der niederen Pulmonata vorhanden gewesen sein. *Acroloxus* ist sekundär vereinfacht, um die geringe Größe "auszugleichen". Sie hat keinen Muskelmagen und ein gut ausgebildetes Caecum an dessen Basis zwei Kanäle der Verdauungsdrüse enden (Hubendick, 1978). Das Caecum ist histologisch ähnlich dem Stielsack der Caenogastropoda und beinhaltet eine Struktur, die an den "Kristallstiel" der herbivoren Vertreter erinnert.

Das Verdauungssystem wird oft bei der Klärung von systematischen Fragen herangezogen. Morton (1955b) z. B. benutzte den Aufbau des Muskelmagens, neben dem Genitalapparat, für seine Klassifikation der Ellobiiden.

Es folgt eine Zusammenstellung der charakteristischen Merkmale des Verdauungssystems einiger Vertreter der Ellobiidae und anderer Archaeopulmonata (hauptsächlich nach Morton, 1955b):

— *Ophicardelus* hat den "primitivsten" Typ des Muskelmagens (Morton, 1955b); vergleichbar sind: *Ovatella*, *Cassidula* und *Pythia*.

— *Pythia*: Der Magen ist noch in eine Ösophagus- und eine Intestinum-Hälfte geteilt, die Muskelmasse ist noch vergleichsweise gering, wie bei: *Ophicardelus*, *Ovatella* und *Cassidula*.

— *Cassidula*: Nur hier geht ein "Posterior digestive diverticulum" verloren, und vorderer und hinterer Verdauungsdrüsenkanal verschmelzen.

— Bei *Leucophytia*, *Ellobium*, *Pedipes*, *Leuconopsis* und *Marinula* sind die Ösophagus- und Intestinumhälften des Muskelmagens miteinander verschmolzen. Hinter diesem liegt eine einzelne Kammer mit einem Caecum, und bei manchen Formen mündet hier der hintere Verdauungsdrüsenkanal (Hubendick, 1978).

— Bei *Melampus* ist der Muskelmagen vom restlichen Magen durch eine Einschnürung getrennt (sehr spezialisiert).

— *Carychium* hat einen tonnenförmigen Muskelmagen und weicht damit sehr von den anderen Formen ab.

— *Otina* hat den Rest eines Muskelmagens, zusätzlich noch einen "intestinal style sack", aber kein Caecum (Hubendick, 1978).

— *Siphonaria* hat wie *Otina* nur einen Muskelmagenrest und kein Caecum.

— *Trimusculus*: Der Muskelmagen formt einen Sack unterhalb des direkten Übergangs von Ösophagus zum Intestinum, hinter dem Caecum, aber zwischen den zwei Öffnungen der Verdauungsdrüse (Mitteldarmdrüse).

— *Latia* hat den Muskelmagen sehr nah am Ösophagus, dahinter liegen das Caecum und die einzelne Öffnung des Verdauungsdrüsenengangs.

— *Chilina* ähnelt *Latia*, mit gut entwickeltem zweilobigen Muskelmagen, einem

Verdauungsdrüsenkanal und Caecum.

— *Amphibola* hat einen gut entwickelten Muskelmagen, nahe am Intestinum gelegen. Der Muskelmagen weist eine enge Einschnürung auf und wird dadurch in zwei Teile getrennt.

— Die höheren limnischen Basommatophora (Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae, Ancyliidae) haben einen Magen, der dem von *Chilina* ähnlich ist. Zwischen Ösophagus und Muskelmagen ist ein dünnwandiger Kropf entstanden, der Muskelmagen ist mehr oder weniger stark entwickelt, das Caecum ist gut entwickelt, meist treten zwei Öffnungen der Verdauungsdrüse nebeneinander in den Magen ein. Die Verdauungsdrüse besteht meist aus zwei Loben, jeder mit einem Kanal. Ein Lobus kann mehr oder weniger reduziert sein, oder die beiden Mitteldarmdrüsenkanäle verschmelzen, bevor sie in den Magen münden. Im vorderen Teil des Darms kann eine interne ventrale Furche liegen, die Typhlosolis.

2. Spezieller Teil

Systematische Klassifikation der Archaeopulmonata
Pulmonata Cuvier, 1797

- Basommatophora Keferstein, 1864
- Stylommatophora A. Schmidt, 1855
- Archaeopulmonata Morton, 1955
 - Carychiidae Jeffreys, 1828
 - Chilinidae H. & A. Adams, 1855
 - Chiliinae H. & A. Adams, 1855
 - Latiinae Hannibal, 1912
 - Siphonariidae Gray, 1840
 - Trimusculinae Gray, 1840
 - Siphonariinae Gray, 1840
 - Onchidiidae Rafinesque, 1815
 - Amphibolidae Gray, 1840
 - Otinidae H. & A. Adams, 1855
 - Ellobiidae H. & A. Adams, 1855
 - Pythiinae Odhner, 1925
 - Ellobiinae H. & A. Adams, 1855
 - Pedipedinae Crosse & Fischer, 1880
 - Melampinae Stimpson, 1851

2. 1. Carychiidae

Die Ontogenese verläuft ähnlich wie bei den anderen Archaeopulmonata und den Ellobiidae, nur wird in keiner Phase der Embryogenese ein Operkulum ausgeschieden. Carychiidae leben in dauerfeuchten terrestrischen Habitaten.

Der Protoconch unterscheidet die Carychiidae von den Ellobiidae; dieser ähnelt äußerlich dem Protoconch der Basommatophoren und Stylommatophoren. Die Ontogenese ist anders als bei diesen.

2. 1. 1. *Carychium* O. F. Müller, 1774

Lebensweise.— Wir fanden *Carychium* überall, wo eine dauerfeuchte Bodenbedeckung mit Blattmull, feuchtem Moos oder Quellaustritte vorhanden waren. Besonders gute Fundpunkte sind Mulden, die durch entwurzelte Bäume entstehen (Doll, 1982). *Carychium minimum* lebt unter feuchtem, modernden Laub und im Moos an sehr feuchten Stellen in der Nähe von Wasseraustritten. Morton (1955) gibt für *Carychium tridentatum* eine Empfindlichkeit gegen Kalkmangel an. Diese Einschätzung wird von Doll (1982) nicht geteilt. Hauptbedingung für eine günstige Entwicklung ist nach Doll (1982) eine konstante Feuchtigkeit des Lebensraums.

Unsere Untersuchungen erfolgten an Tieren, die in der Nordheide südlich Hamburgs, gesammelt wurden. Wir haben *Carychium* Arten im selben Milieu in Indonesien und Australien sowie an verschiedenen Orten in Europa gefunden. Die Gattung ist erdweit verbreitet. Vertreter sind schon aus dem Oberjura Europas bekannt (Zilch, 1959).

Die Tiere sind zwittrig, die Kopulation ist eine einseitige Begattung, ähnlich wie bei *Ovatella myosotis* (Morton, 1955c). In Europa findet ein Größenwachstum im Winter nicht statt oder ist nur sehr gering, die Tiere sind dann reinweiß, da sich im Magen und Darmtrakt fast keine Nahrung befindet. Ein Wachstum wäre nur durch gespeicherte Reserven möglich (Doll, 1979). Vom Juni bis zum Winter wird eine Gehäusehöhe von ca. 0,9 mm erreicht und nach ca. 1½ Jahren fast 2 mm (Doll, 1982). Viele Tiere überleben den ersten Winter, so daß eine durchschnittliche Population aus ca. 60 % Tieren besteht, die älter als ein Jahr sind (Doll, 1982).

Ontogenese.— *Carychium* legt Einzeleier in Kapseln ab, gelegentlich auch mehrere Eikapseln nebeneinander. Die Eier werden vor Beginn der Furchungsteilungen abgelegt, die Eikapsel mißt ca. $410 \times 320 \mu\text{m}$ und hat eine oval rundliche Form. Die Eizelle mißt zu Beginn ca. $140 \mu\text{m}$ im Durchmesser. Verstärkte Eiablage findet in den Monaten Mai bis Juli statt (Doll, 1982), nach Morton (1955c) ist die Hauptlaichzeit der Juni. Doll hat sogar auch im Winter vereinzelt Eier gefunden.

Die Ontogenese mit dem zweilobigen Velum schließt an die Entwicklung von Ellobiiden mit freier Veligerlarve an (Doll, 1979, 1982). Wir fanden Eier in der Zeit von Ende Juni bis Anfang August. Anhand eigener Beobachtungen an den Eikapseln aus Norddeutschland und Österreich kann die Embryonalentwicklung von *Carychium*, so wie sie von Doll (1979) beschrieben wurde, bestätigt werden. Einige der 0,3–0,4 mm großen Eier entwickelten sich bis zum Schlüpfen.

Gehäuse.— Das sehr kleine Gehäuse (bis ca. 2 mm hoch) ist rechtsgewunden, länglich eiförmig und weist etwas mehr als 5 Windungen auf. Die Mündung ist länglich oval bis eiförmig und oft sehr eng. Die Spindel ist kurz und trägt 1 bis 2 Spindelfalten. Der Mundrand ist meist verdickt, etwas erweitert und besitzt meist 1 oder 2 Aperturhöcker.

Carychium minimum O. F. Müller, 1774
(Fig. 1-3)

Gehäuse.— Bei 5 Windungen ca. $1,5 \times 0,8 \text{ mm}$ bis $1,7 \times 0,9 \text{ mm}$, größte Breite im unteren Schalendrittel. Die Mündung zeigt die beiden Enden der Spindelfalten als zwei Zähnen im Mündungsinnteil, der Außenrand trägt eine Schwiele.

Die erste napfförmige Schale ist 110-140 µm breit, der erste Umgang mißt ca. 310 µm; ein undeutlicher Übergang von einem reinen Grübchenmuster zu deutlicher Anwachsstreifung findet bei ca. $\frac{3}{4}$ bis $1\frac{1}{4}$ Windungen statt. Der Protoconch ist verdeckt heterostroph, da die erste gebildete Schale später zum Teil wieder überwachsen wird. Nur bei manchen Exemplaren ist ein Winkel zwischen Protoconch und Teleoconch deutlich erkennbar.

Auffällig an der Entwicklung von *Carychium* gegenüber der anderer Archaeopulmonata ist, daß das sonst "normale" zweilobige Velum keine Zilien besitzt und daß der Fuß kein Operkulum ausbildet. Sonst ist die Entwicklung der anderer Archaeopulmonata sehr ähnlich. Die Schale zeigt während der Embryogenese eine deutliche Heterostrophie, ähnlich der von *Ovatella*. Der Wechsel vom offen linksgewundenen zum rechtsgewundenen Schälchen ist mit der Metamorphose vom Veliger zum Kriechtier gekoppelt. Die Entwicklungsdauer beträgt nach Doll (1979) 28 Tage.

Fossile *Carychium* spec.
(Fig. 7-9)

Gehäuse.— Zwei Exemplare haben beide 4 Windungen und sind 1,2 bzw. 1,4 mm hoch sowie ca. 0,6 mm breit. Die Apertur hat zwei Spindelfalten und eine wenig prominente Mündungsschwiele.

Die erste napfförmige Schale ist ca. 0,1 mm breit, der erste Umgang ca. 0,25 mm. Das Abknicken, das bei der rezenten *Carychium*-Ontogenese beobachtet wurde, deutet sich hier in einer schmalen Falte an, die den Wechsel in der Drehrichtung während der Ontogenese anzeigt.

Die gesamte Schalenmorphologie, zwischen den rezenten und dieser oligozänen *Carychium*, ist so ähnlich, daß keine Schwierigkeiten bei der Gattungsabgrenzung auftreten sollten.

2. 1. 2. *Zospeum* Bourguignat, 1856

Die Gehäuse haben etwas weniger Umgänge und sind relativ dicker als bei *Carychium*. *Zospeum* soll blind sein. Die Tiere leben in Höhlen (Zilch, 1959).

Rezent sind mehrere Arten aus Karsthöhlen bekannt. Das Verbreitungsgebiet der Gattung ist zweigeteilt: (1) von Nordost-Italien (Brescia) zuerst ostwärts und danach in südlicher Richtung der Adria entlang bis in Montenegro, und (2) von den spanischen Pyrenäen bis ins Cantabrische Gebirge (Gittenberger, 1980).

Zospeum spelaeum (Rossmässler, 1835)
(Fig. 4-6)

Gehäuse.— Bei 5,5 Windungen ist das Gehäuse bis 1,5 mm hoch und 0,9 mm breit. Die Mündung zeigt nur die beiden Spindelfalten, die beide im oberen Teil der letzten Windung anliegen. Der Mündungsrand hat keine Zähnen.

Die zapfenförmige erste Schale ist 0,12-0,14 mm breit, die erste Windung ca. 0,25 mm. Das erste Schälchen zeigt ein retikulantes Muster, bevor ab ca. 0,7 Windungen die Anwachsstreifung einsetzt. Das Grübchenmuster setzt sich im Adultus fort, wird aber durch die mehr oder weniger starke Anwachsstreifung teils überdeckt.

2. 2. Chilinidae

Chilinidae haben eine Ontogenese die der der Ellobiiden gleicht. Sie unterscheiden sich von den Ellobiiden durch die V-förmig angeordneten Zahnreihen der Radula. Es sind außerdem die einzigen Archaeopulmonata die im Süßwasser leben und einen sichtbar heterostrophem Protoconch haben.

Die Chilinidae umfassen die ins Süßwasser der Südkontinente vorgedrungenen Chiliinae (Südamerika) und Latinae (Neuseeland). Beide Gruppen enthalten jeweils nur eine Gattung.

2. 2. 1. Chiliniinae

Das Gehäuse ist länglich eiförmig, ähnlich jenes bei *Lymnaea*, aber dabei mit bis zu zwei Mündungsfalten versehen. Apex mit deutlich heterostrophem Protoconch

Chilina Gray, 1828

Gehäuse.— Die Diagnose der Unterfamilie gilt für deren einzige Gattung.

Chilina Arten kommen in Flüssen vor, wo sich die Tiere bei etwa 30 cm Wassertiefe in sandige Substrate eingraben (Brace, 1983). Im Aquarium sind die Schnecken nur selten an der Oberfläche anzutreffen (Brace, 1983). Bandel fand sie auf Steinen in der Strömung von Flüssen (z. B. Rio Vacca) und in der Brandung der Flußmündungen (z. B. Rio Uruguay bei Carmelina).

Rezent nur in Südamerika (Argentinien, Chile, Südbrasilien und Falkland Inseln), mit einigen Arten. Fossil bekannt seit dem Unter-Pliozän (Zilch, 1959); nach Parodiz (1963) "aus dem unteren Eozän und im Pliozän".

Die Ergebnisse anatomischer Untersuchungen von *Chilina fluctuosa* finden sich bei Harry (1964). Die Ontogenese der selben Art untersuchte Regondaud (1973).

Chilina falklandica Cooper & Preston, 1910

Gehäuse.— Das Gehäuse zeigt eine große Variabilität in bezug auf Größe (bis zu 29 mm hoch) und Gestalt (Brown & Pullan, 1987). Meist sind braune Flecken oder Bänder vorhanden, die auch ein Zickzackmuster einnehmen können. Die Mündung hat eine Falte am oberen Ende der Columella, gelegentlich auch eine zweite, dann aber viel kleinere.

Radula.— Die Radula einer Schnecke mit einer 17 mm hohen Schale hatte 60 keilförmig angeordnete Zahnreihen, bei einer Zahnformel 46-1-46. Der Zentralzahn ist unsymmetrisch mit einer langen Mittelspitze und zwei kleineren Seitenspitzen, von denen die linke ausgeprägter ist (Brown & Pullan, 1987). Der erste und der zweite Lateralzahn haben drei und vier Spitzen. Diese wachsen mit den Zähnen 3 bis 30 auf fünf oder sechs Spitzen an, wobei der die Spitzen tragende Teil des Zahns länger wird. Weiter nach außen werden die Zähne länglicher und kleiner. Maximal 9 Spitzen haben die Zähne 36-40, die Zähne 44-46 hingegen weisen keine Spitzen auf, sondern erscheinen glatt (Brown & Pullan, 1987). Die Unterscheidung in Lateral- und Marginalzähne ist nicht evident.

Eine Radula eines Tieres mit einer 20 mm hohen Schale hatte die Formel 49-1-49, mit ähnlichem Zentralzahn, aber weniger Spitzen an den Lateralzähnen. Die Seitenzähne 1-7 sind tricuspidat, und die Zähne 30-40 haben das Maximum von 6 Spitzen. Brown und Pullan (1987) postulieren deshalb Radulavariationen zwischen verschiedenen Populationen von *C. falklandica*, die allerdings nicht taxonomisch relevant sein sollen.

Chilina fluctuosa Gray, 1828
(Fig. 13-15)

Lebensweise.— Die untersuchten Tiere wurden 1992 im Mündungsbereich und in Nebenflüssen des Rio Uruguay bzw. Rio Parana gesammelt. Hier leben sie in den riesigen Flachwasserarealen an Steinen und anderen Hartsubstraten nahe am Strand und in der Brandung, direkt unterhalb der Wasserlinie bis in ca. 30 cm Wassertiefe.

Gehäuse.— Das rechtsgewundene Gehäuse ist groß, bis zu etwa 18 mm hoch bei 3,5 sichtbaren Windungen (Harry, 1964), der letzte Umgang ist gegenüber dem abgeflachten Gewinde riesig. Die Innenwindungen sind nicht resorbiert. Die Apertur macht ca. $\frac{3}{4}$ der Gehäusehöhe aus. Der Apex steht fast senkrecht auf der Adultschale. Die Windungen haben schwache Anwachsstreifen, deren Entfernung voneinander ungleich ist, und keine Spiralskulptur. Es gibt eine Rinne als Skulpturelement kurz unterhalb der Naht (ähnlich *Ellobium* und anderen Ellobiiden. Es gibt eine oder selten auch zwei Spindelfalten, jedoch keine Zähne in der Apertur. Bei größeren Schalen ist der Apex immer erodiert. Das Gehäuse ist dunkelbraun und hat meist vier Spiralbänder.

Radula.— Die Radula (Fig 10-12, 16-18) ist ca. 2,5-4,0 mm lang und 0,8-1,5 mm breit; die Zahnreihen sind V-förmig angeordnet (ca. 90°), sonst sind die Reihen gerade. Es gibt ca. 50-60 Zahnreihen und ca. 25-40 Zähne pro Seite. Der Mittelzahn ist klein und unsymmetrisch mit zwei großen und zwei kleinen Spitzen und einer breiteren dreieckigen Basis. Die Seitenzähne sind erst drei-, dann vierspitzig; ganz am Rand haben sie bis zu neun Spitzen, die dann kammartig angeordnet sind.

Harry (1964) beschreibt die Radula von *C. fluctuosa* als eine große breite Membran (4,2 × 2,4 mm); das hintere Ende ist etwas verbreitert mit abgerundeten Ecken. Die Radula hat 56 Zahnreihen, die fast rechtwinklig aneinanderstoßen, so daß die Reihen V-förmig aussehen. Der Zentralzahn ist unsymmetrisch und kleiner als die ersten Lateralzähne, mit einem großen Mesocon und kleinem Ectocon links, dem rechts nur eine indifferente Spitze entspricht. Der erste Lateralzahn ist etwas kleiner als der zweite. Bis zum fünfzigsten sind die Zähne dann ungefähr gleich groß. Sie haben 4 Spitzen, die nicht deutlich in Endo-, Meso- und Ectocon unterteilt sind.

Die Zähne sind nicht deutlich in Lateral- und Marginalzähne getrennt, aber die letzten 10 Zähne haben nur noch 2 oder 3 Spitzen, während die anderen 4 und seltener auch 5 Spitzen haben (Harry, 1964).

Die Zähne der Radula von *Chilina* weisen eine deutliche Ähnlichkeit zu denen von *Latia* auf. Auch darum wird eine nahe Verwandtschaft dieser beiden Gattungen postuliert.

Ontogenese.— Nach Regondaud (1973) handelt es sich um einen Direktentwickler, der bei 20-22°C ca. 25 Tage bis zum Schlüpfen braucht. Die Eikapseln sind in einen mäanderartig abgelegten, gallertigen Schlauch von 2 mm Breite eingelagert.

Ein 8 cm langer Schlauch enthält ca. 500 Eikapseln. Die ovalen Eikapseln sind $370 \times 570 \mu\text{m}$ groß. Das Ei (Zygote) hat einen Durchmesser von $125 \mu\text{m}$. Es sind insgesamt drei Kapselhüllen (Membranen) ausgebildet.

Nach sieben Tagen ist ein Veliger sichtbar. Dieser trägt im Laufe seiner Entwicklung ein expandiertes zweilobiges Velum und ein Operkulum. Ein Larvalherz ist vorhanden (Regondaud, 1973).

2. 2. 2. Latiinae

Das Gehäuse ist mützenförmig. Gegenüber anderen mützenförmigen Süßwasserschnecken (z.B. der Gattungen *Ancylus* und *Acroloxus*) ist der Protoconch deutlich abgesetzt und linksgewunden. Im inneren der Schale liegt ein teilweise freistehendes Septum. Nur eine Gattung.

Latia Gray, 1850

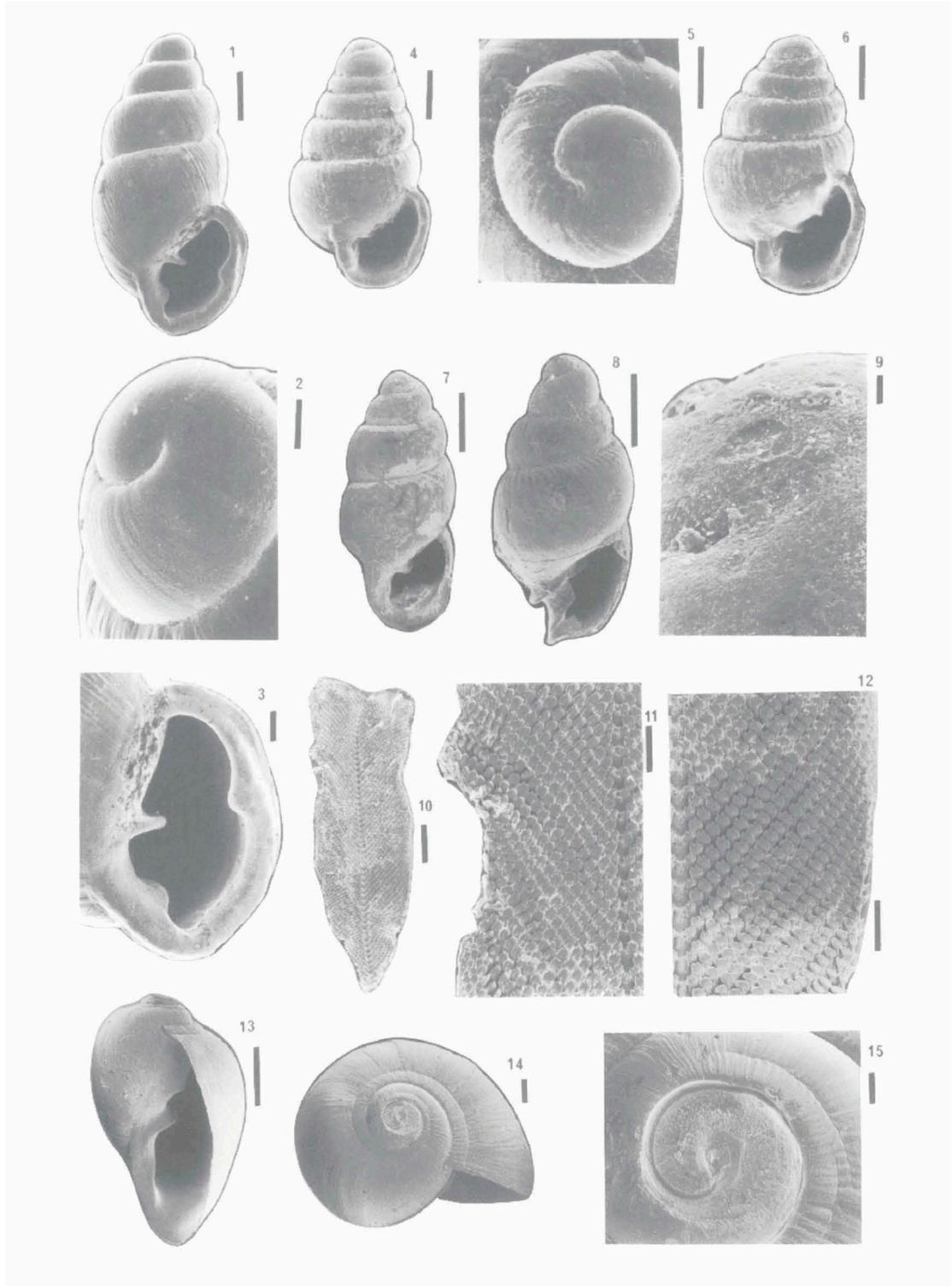
Lebensweise.— Rezent nur in Neuseeland, und da mit nur wenigen Arten. Die Tiere leben in sauberen, schnell fließenden und sauerstoffreichen Bächen und Flüssen. Die Napfschnecke sitzt an der Flanke und an der Unterseite von Steinen und anderen Hartsubstraten, vornehmlich in Stromschnellen. Eine Besonderheit von *Latia* Arten ist, daß die Schnecken bei Störung einen Schleim absondern, der bei Dunkelheit eine kräftige grüne Biolumineszenz aufweist.

Gehäuse.— Kleine mützenförmige Näpfe, mit nur $1\frac{1}{2}$ echten Windungen und schief nach rechts hinten gebogenem Apex. Der Apex wird z. T. überwachsen. Bei juvenilen und bei vielen, jedoch nicht allen Adulten geht der Apex etwas über den Mündungsrand hinaus. Innen mit kleinem nach hinten gelegenen Septum; dies ist links mit der Schale verwachsen und läuft spitz aus, ist in der Mitte eingebuchtet und zeigt rechts einen freistehenden Fortsatz. Dieser ist durch einen kleinen Zwischenraum von der Mündungswand getrennt. Der Fortsatz ist quasi um 90° gedreht und steht deshalb frei.

Anatomie.— Eales (1923) untersuchte die Anatomie von *Latia*. Er beschrieb eine schwach nach links gewundene Schale mit einem konischen Apex versehen, der keine Spiraleinrollung mehr zeigt. Eales hatte offenbar nur korrodierte erwachsene Schalen vor sich, bei denen die Jugendschale weggelöst ist. Die Schaleninnenseite soll perlmutterig sein (was nicht stimmt, siehe Tafel 2). Obwohl im Gegensatz zu *Ancylus* ein hinten gelegenes Septum vorhanden ist und hinsichtlich des Geschlechtsapparates Unterschiede zwischen *Latia* und *Ancylus* bestehen, meinte Eales (1923), daß beide einander sehr ähnlich und verwandt seien. Zwei Muskelansatzstellen sind vorhanden

Tafel 1

Fig. 1, 2, 3: *Carychium minimum* O. F. Müller, 1774 (Nordheide, Deutschland), Maßstab: 1 = $300 \mu\text{m}$; 2 = $60 \mu\text{m}$; 3 = $100 \mu\text{m}$. Fig. 4, 5, 6: *Zospeum spelaenum* (Rossmässler, 1835) (NMS 211240/3, Postojna, 'Adelsberger Grotte', Slovenia), Maßstab: 4 = $300 \mu\text{m}$; 5 = $100 \mu\text{m}$; 6 = $300 \mu\text{m}$. Fig. 7, 8, 9: *Carychium spec. oligozän* (Tongerren, Galgeberg, Niederlande (RGM 233)), Maßstab: 7, 8 = $300 \mu\text{m}$; 9 = $10 \mu\text{m}$. Fig. 10, 11, 12: Radula von *Chilina fluctuosa* Gray, 1828 (Carmelo, Uruguay), Maßstab: 10 = $300 \mu\text{m}$; 11, 12 = $100 \mu\text{m}$. Fig. 13, 14, 15: *Chilina fluctuosa* Gray, 1828 (Carmelo, Uruguay), Maßstab: 13 = $100 \mu\text{m}$, 14 = $300 \mu\text{m}$, 15 = $100 \mu\text{m}$.



(Eales, 1923). Die Augen liegen an der Basis der kurzen Tentakel. Der Vorderteil des Kopfes bildet einen Schleier, der den Mund überragt. Der Penis liegt nahe dem rechten Tentakel und kann eingestülpt werden. Die Tiere sind Hermaphroditen. Der Mantel ist randlich verdickt und bildet eine kleine Lungenkammer mit dünnem Dach an der rechten Seite (Eales, 1923). Die muskulösen Mantelfalten über dem Eingang zur Lungenhöhle wurden von Eales (1923) nicht erwähnt. Der Anus und die weibliche Geschlechtsöffnung sind an der rechten Seite unter einer Mantelfalte gelegen.

Der Mund besitzt keine Kiefer, und in der Bukkalmasse liegt eine kurze Radula (etwa 30 Reihen) mit etwa 40-1-40 Zähnen in einer Reihe (Eales, 1923). Der Vorderdarm endet in einem Kaumagen, der freie Steinchen enthält.

Das Nervensystem wurde von Pelseneer (1901) untersucht und abgebildet. Es ist vom nicht euthyneuren Typus mit noch voneinander unabhängigen Ganglien. Im Gegensatz zu *Ellobium* und *Chilina* liegt bei *Latia* der Nervenring nicht vor der Bukkalmasse. Das Nervensystem ist einfach und wenig abgewandelt, die Struktur des Kaumagens ist dagegen spezialisiert, und der männliche und weibliche Geschlechtsgang verlaufen getrennt voneinander.

Latia neritoides Gray, 1850
(Fig. 23-29)

Gehäuse.— Bei vielen Gehäusen ist eine radiale Grube entwickelt, die ab ca. einer Windung bis zum Mündungsrand verläuft. Die Schalen zeigen ausgeprägte Anwachsstreifung und eine schwach entwickelte radiale Punktstreifenmusterung, die etwas an die Gruben der Periostrakalbehaarung anderer Archaeopulmonata erinnert.

Die erste taschenartige Schale mißt 0,13-0,15 mm und geht, noch bevor eine Windung vollständig gebaut ist, in die Napfgestalt über.

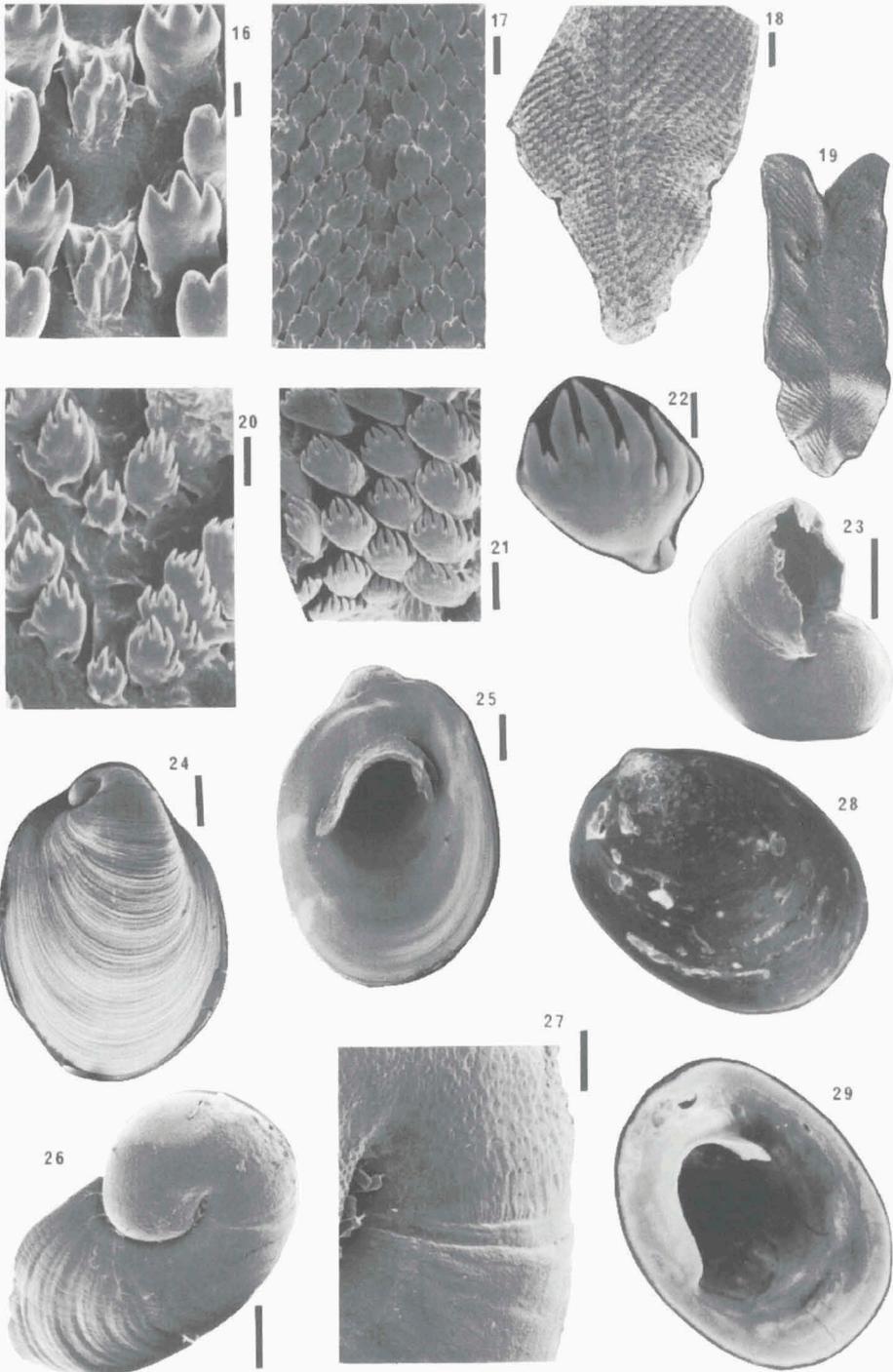
Radula.— (Fig. 19-22) Die Radula von *Latia neritoides* ist zungenförmig und sehr groß, ca. $2,7 \times 1,5$ mm bei einer Schalengröße von 10×7 mm. Die Zähne erinnern stark an die von Arten der südamerikanischen Gattung *Chilina*, wobei beide im Vergleich zu anderen Archaeopulmonata ziemlich außergewöhnliche Zahntypen aufweisen.

Die ca. 60 Zahnreihen stoßen V-förmig, fast rechtwinklig aneinander. Der Mittelzahn ist kleiner als die Seitenzähne und hat mehrere unregelmäßig geformte Spitzen. Von den ca. 30 Zähnen pro Seite sind die ersten Seitenzähne groß und haben eine große, breite, fast runde Schneidekante. Diese hat mehrere fingerartige Spitzen, zwischen denen noch feinere Nadelspitzen ausgebildet sind. Die Lateralzähne werden am Rand länglicher und bekommen kammartig angeordnete Spitzen.

Ontogenese.— Die gallertigen Gelege werden in Flüssen abgelegt und enthalten wenige Eikapseln mit ein oder manchmal auch zwei Eiern. Die ovale Eikapsel mißt

Tafel 2

Fig. 16, 17, 18: Radula von *Chilina fluctuosa* Gray, 1828 (Carmelo, Uruguay), Maßstab: 16 = 10 µm, 17 = 30 µm, 18 = 100 µm. Fig. 19-22: Radula von *Latia neritoides* Gray, 1850 (Upper Hut, Wellington, Neuseeland), Maßstab: 19 = 300 µm; 20, 21 = 10 µm; 22 = 3 µm. Fig. 23-29: *Latia neritoides* Gray, 1850 (Upper Hut, Wellington, Neuseeland), Maßstab: 23 = 100 µm; 24, 25 = 300 µm; 26 = 100 µm; 27 = 30 µm; 28, 29 = ohne Maßstab, Schale mißt $0,825 \times 0,6$ cm.



im geringsten Durchmesser ca. 0,3 mm. Die Innenwand der Eikapsel wird von einem spindelförmigen Gallertkörper umhüllt.

Im späten Veligerstadium umfaßt die etwas bräunlich gefärbte Schale noch keine ganze Windung. Das Velum ist deutlich zweilobig und hat einen verdickten Rand, wie es auch planktotrophe Veliger haben. Die Zilien sind jedoch ziemlich kurz; sie sorgen für die Rotation des Embryos in der Eikapsel. Der Fuß ist auf der Rückseite drüsig und trägt ein hauchzartes, ziemlich großes, aber weiches Operkulum.

Etwas später zersetzen sich die Flügel des Velums und die Reste werden vom Embryo verschlungen. Das Operkulum wird abgeworfen, zu einem Klumpen zusammengeschoben und später ebenfalls verzehrt. Noch etwas später werden auch die basalen Reste des Velums verschlungen. Noch in der Eikapsel zeigt ein keilförmiger Anbau der Schale den Übergang zur Napfschneckengestalt.

Die Mantelhöhle bleibt völlig offen. Erst beim geschlüpften Tier wird der Eingang der Mantelhöhle durch zwei muskulöse Lappen eingeschränkt. Dieser Verschuß öffnet sich aber völlig bei Sauerstoffmangel, z. B. in stehendem Wasser, in dem die Tiere nach wenigen Stunden ersticken, da sie keine Luft atmen können. *Latia* ist also auf sauerstoffreiches Wasser angewiesen.

2. 3. Siphonariidae

Marine Schnecken des Gezeitenbereiches, mit napfförmigem Gehäuse und der für Archaeopulmonata typischen Ontogenese. Gegenüber anderen marinen Napfschnecken haben Vertreter der Siphonariidae einen linksgedrehten Protoconch und einen durch die Atemrinne unterbrochenen, hufeisenförmigen Haftmuskelabdruck, durch dessen Öffnung die nach rechts vorn verlagerte Atemrinne der Lungenhöhle verläuft.

Die Siphonariidae umfassen Vertreter der Gattungen *Trimusculus* [*Gadinea*], *Williamia* und *Siphonaria*.

2. 3. 1. Trimusculinae (Gadiniinae)

Gegenüber *Siphonaria* sind die Enden des Haftmuskelabdruckes nicht durch eine Rinne miteinander verbunden. Gegenüber *Williamia* hat der Protoconch nur etwas mehr als eine Windung (*Williamia* hat etwa zwei). Die Zahnreihen der Radula sind bei *Trimusculus* umgedreht V-förmig angeordnet, bei den Siphonariinae (*Siphonaria* und *Williamia*) verlaufen sie dagegen gerade.

Trimusculus Schmidt, 1818

Der Haftmuskeleindruck ist hufeisenförmig, wobei der rechte Ast etwas kürzer ist und beide Enden keulenförmig verbreitert sind. Der Apex steht nicht zentral.

Rezent an den Küsten der wärmeren Meere, sonst weltweit (Mittelmeer, W- und S- Afrika, SE-Asien, Australien, Pazifikküsten). Fossil nach Zilch (1959) seit "Paläoz., Oligozän; Europa, N-Amerika, Pazifik". In Neuseeland ist *Trimusculus* erst seit dem Holozän bekannt (Beu & Maxwell, 1991: *T. conica*)

Trimusculus conica (Angas, 1867) (Fig. 30-33)

Lebensweise.— An felsigen Küsten von Queensland bis zur Südküste Westaustraliens (Haven, 1973). Die Tiere sind im unteren Intertidal häufig.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist napfförmig und hat ausgeprägte radiale Rippen; der Napf ist ca. 2-2,5 cm breit und oft mit Balaniden, Korallen oder serpuliden Würmern bewachsen (Haven, 1973), was auch auf das hier untersuchte Material zutrifft.

Der Apex sitzt bei kleinen Gehäusen etwas hinten, aber doch ziemlich zentral. Die Embryonalschale umfaßt nur knapp eine linksgedrehte Windung. Dann verläuft der Vorbau der zuerst nur mit Anwachsstreifung versehenen Schale unsymmetrisch, so daß der Apex nach hinten weist. Der erste Teil der Schale mißt nur etwas mehr als 100 µm, der letzte Teil, die Mündung der Embryonalschale, ist ca. 200-250 µm breit.

Radula (Fig. 34-38).— Die Radula unterscheidet *Trimusculinae* und *Siphonariinae*. *Trimusculus* hat V-förmig angeordnete Zahnreihen, diejenigen der *Siphonariinae* sind gerade angeordnet.

Bei *Trimusculus conica* sind viele Zähne pro Seite ausgebildet, die von der Mitte bis zum Rand der Radula eine kontinuierliche Änderung ihrer Gestalt aufweisen (Fig. 35). Der Mittelzahn ist relativ kleiner und hat eine nadelige Mittelspitze und sehr kleine Seitenspitzen. Die Basalplatte ist langgestreckt dreieckig. Das Radulaband ist relativ lang und dünn, in der Mitte ca. 0,4 mm breit und insgesamt ca. 1,35 mm lang. Der Anfangsteil wird schnell breit, und das Endstück ist nur ein wenig verbreitert und ausgefranst.

Ontogenese.— Das Gelege besteht aus festen weißen Kragenballen (ca. 14 × 4 mm) und enthält ca. 900 Eier in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Die Ontogenese verläuft direkt mit einem intrakapsulären Veligerstadium. Der Veliger schlüpft nach der Metamorphose mit einer linksgewundenen Embryonalschale aus dem Ei und beginnt erst nach ca. 18 Tagen, nachdem auch der erst sehr große Fuß zurückgebildet ist, die typische Napfgestalt auszubilden. Erst nach dem Schlüpfen verliert der Veliger das Operkulum (Haven, 1973).

2. 3. 2. Siphonariinae

Der Apex steht fast in der Mitte oder wenig hinten, meist mit radialen Rippen. Die Enden der Muskelnarbe sind durch die Pulmonarrinne unterbrochen.

Rezent weltweit im felsigen Intertidal der warmen Meere.

2. 3. 2. 1. *Williamia* Monterosato, 1884

Gegenüber *Siphonaria*, mit nur etwa einer, hat *Williamia* etwa zwei Embryonalwindungen.

Williamia radiata (Pease, 1861)
(Fig. 39-41)

Das eigene Material aus Neuseeland wird als *W. radiata* angesprochen. Marshall (1981) unterscheidet, wegen verschiedener Radulae, zwei Unterarten.

Williamia radiata nuata Marshall, 1981.— Die Radula hat relativ wenig (1-6-8) Zähne in einer Reihe. Der Mittelzahn ist klein, die Lateralzähne haben zwei äußere Spitzen und die Marginalzähne eine flache Schabekante, womit das Abschaben von Algen o.ä. von hartem Substrat möglich ist (Marshall, 1981).

Williamia radiata radiata.— Die Radula hat weniger Zähne (1-5-7), entspricht aber sonst der von *W. radiata nuata*.

Nach Zilch (1959) ist die Gattung *Williamia* seit dem Oligozän/Miozän aus Neuseeland bekannt und seit dem Eozän aus Europa und Westindien. Marshall (1981) beschreibt *W. maxwelli* aus dem mittleren bis oberen Oligozän bis zum unteren Miozän von Neuseeland. Er spricht sie als älteste bekannte *Williamia* Art aus dem indopazifischen Raum an. Beu & Maxwell (1991) folgen Marshall (1981) und geben die Zeitspanne der neuseeländischen Sedimente mit etwa 22-28 m. a. an. In Europa entspricht das etwa dem Chatt und Aquitan. Zilch (1959), der das Auftreten von *Williamia* mit Eozän bis heute angibt, bezieht sich dabei auf Schalen aus dem Pariser Becken, die von Cossman und Deshayes beschrieben wurden.

Das von uns untersuchte Material stammt aus den naturhistorischen Museen in Leiden und Wien sowie aus eigenen Sammlungen (z. B. Glimmerode bei Kassel, Deutschland; aus dem Chatt). Alle Stücke sind den rezenten sehr ähnlich.

Williamia maxwelli Marshall, 1981

Gehäuse.— Die Schalen von *Williamia maxwelli* aus dem Oligozän unterscheiden sich fast nicht von der rezenten *W. radiata nuata*. Auch die Stücke aus Glimmerode entsprechen sowohl den rezenten als auch den fossilen Formen, die Marshall (1981) beschreibt. Es gibt also eine extrem weite Verbreitung sehr ähnlicher Formen. Dies gilt für die zeitliche und die geographische Verbreitung.

2. 3. 2. 2. *Siphonaria* Sowerby 1823

Lebensweise.— Siphonarien leben an Brandungsküsten, kurz unterhalb der unteren Hochwasserlinie bis zur Niedrigwassergrenze. Sie raspeln Algenbewuchs von den Felsen und haben einen festen Heimplatz.

Gehäuse.— Die Enden des hufeisenförmigen Haftmuskeleindrucks sind durch eine Furche verbunden. Die Oberfläche der Schale hat radiale Rippen, die etwas über den Rand der Schale hervortreten und diesen zerfranst erscheinen lassen.

Der Protoconch hat nur eine, jedoch relativ große Windung, während bei *Williamia* 2 bis 3 Embryonalwindungen vorhanden sind.

Ontogenese.— Die Gelege bestehen aus weiß-gelblichen Massen, die nahe am Lebensort in Spalten und Ritzen und auf der Felsoberfläche in flachen Gezeitenpfützen abgelegt werden. Die kragenförmigen Eimassen sind kompakt und fest, die Einzelier sind von einer Eikapsel umgeben und durch Chalzae (Gelegefäden) miteinander verbunden.

Die meisten Siphonariiden schlüpfen aus ihren Gallertegelegen als schwimmende Veligerlarven (Berry, 1977). Marcus & Marcus (1960) beobachteten, daß *Siphonaria hispida* ein Gelege mit etwa 2000 Eikapseln bildet. Gebogene Gallertegelege werden von *Siphonaria pectinata* auf den Felsen in der Spritzwasserzone von Fuerteventura (Kanarische Inseln) abgelegt. Voss (1959) beobachtete bei karibischen Individuen derselben Art eine 0,16 mm große Eikapsel. Während *S. hispida* als weit entwickelte Larve schlüpft, die nur kurze Zeit schwimmfähig ist und bereits eine 0,3 bis 0,34 mm große Schale trägt, schlüpfen die *S. pectinata* Larven mit kleinerer Schale. Das Operkulum ist hier groß und kann die Schalenöffnung völlig verschließen. Das Velum

weist lange Wimpern auf. Der Weichkörper ist mit der Schale durch einen etwas nach rechts verlagerten Muskel verbunden (Berry, 1977).

Siphonaria zelandica Quoy & Gaimard, 1833

Lebensweise.— Diese Art lebt in Gezeitenbereichen mit starker Brandung, z. B. bei Wellington in Neuseeland, wo Tiere und Gelege gesammelt wurden. Die Gelege waren auf Felsen direkt oberhalb der Niedrigwasserlinie innerhalb des Intertidals angeheftet. Sie sind gallertige, recht feste kragenförmige Eimassen, in denen die Eikapseln deutlich durch Chalzae miteinander verbunden und dicht gepackt sind.

Ontogenese.— Die Schalenbildung setzt zeitgleich mit der Rotation des Embryos in der Eikapsel ein. Zu diesem Zeitpunkt beginnt auch die Aufnahme von Eiklar aus der Kapselflüssigkeit. Der Embryo wird etwa 0,18 mm groß und hat dann etwa die doppelte Größe der Eizelle. Es wachsen der Mantel mit Schale, der Fuß und der Kopf-Velum-Bereich gleichzeitig heran; anfangs sind noch große Bereiche des Embryos mit Dottergranulae aus dem Ei gefüllt und nur der Kopfbereich ist aufgebläht und dotterärmer. Die ebenfalls etwa 0,18 mm großen Schlüpflinge haben keine Augen und keine Tentakel, aber tragen große Statozysten. Die langen Zilien des Velums sind in heftiger Bewegung und auch die kurzen Zilien im Mundtrichter zeigen gut erkennbare Aktivität. Die Retraktormuskulatur sitzt der Schaleninnenseite apikal an, hier liegt auch der Eingeweidesack eng an der Schale.

Während das Verdauungssystem schon vollständig ausgebaut ist, ist noch keine Mantelhöhle vorhanden und keine Herzaktivität erkennbar. Der Mantel liegt dem Eingeweidesack dicht an, so daß beim schwimmenden Veliger ein großer Hohlraum zwischen Schale und Eingeweidesack vorhanden ist, in den sich der Weichkörper bei Kontraktion des Retraktors völlig zurückziehen kann. Hierbei zieht der bewimperte Fuß das Operkulum in die Schalenöffnung und versiegelt diese vollständig.

Die Schnecke schlüpft mit einer Größe von nur 0,18 mm und lebt dann planktonisch bis zur Metamorphose zur sessilen Napfschnecke.

Beim erwachsenen, napfförmigen Tier wird der Eingang zur Lunge bzw. Mantelhöhle durch einen warzigen, muskulösen Lappen, der dem Fuß ansitzt und vorne mit dem Mantelrand verwachsen ist, verschlossen. Die Atmung erfolgt unter Wasser in anderer Weise als über Wasser. Im sauerstoffreichen Brandungswasser wird frisches Wasser durch die Mantelhöhle von hinten nach vorn gepumpt. Dazu wird der Lappen so gelegt, daß eine hintere Öffnung freiliegt und auch vorn eine offene Röhre, in die Mantelhöhle hinein, entsteht. Ein Zilienstreifen in der Mantelhöhle bewegt das sauerstoffreiche Wasser durch die Mantelhöhle von vorn nach innen, und dann hinten wieder heraus. Dabei wird eventuell angefallener Kot mit ausgespült. Die Wasseratmung funktioniert aber nur in sauerstoffreichem Wasser, in stehendem Wasser ersticken die Tiere in wenigen Stunden.

Wenn die Schnecke bei Ebbe trockenfällt, wird die Mantelhöhle als Lunge benutzt; das Wasser wird dazu zum Teil herausgedrückt. Der Fußrandlappen verschließt die hintere Öffnung. Vorne bildet sich eine muskulöse Röhre, deren Durchmesser verändert werden kann und die als Pneumostom dient. Durch Verkleinerung und erneuter Vergrößerung der Lungenhöhle wird durch die Röhre Luft eingesaugt. Dann schließt sich die Röhre und die Luft in der Lunge wird etwas zusammengedrückt, was den

Gasaustausch erleichtert.

Radula.— Die Radula von *S. z.* (Fig. 47, 48, 49) ist bei 2,75 mm Länge ca. 1 mm breit. Die Zahnformel lautet 28-1-28. Die Zahnreihen sind gerade angeordnet. Der Mittelzahn ist klein und wie eine Nadelspitze geformt; links und rechts folgen 2-3 größere Zähne, die innen eine Doppelspitze und außen eine einfache Spitze tragen. Darauf folgen ca. 13 Zähne mit einer großen inneren und einer kleineren äußeren Spitze. Es schließen sich ca. 13 symmetrische, dreispitzige Zähne an, deren große rundliche Mittelspitze von zwei nadeligen Seitenspitzen umgeben ist. Lateral- und Marginalzähne sind nicht deutlich voneinander unterschieden.

Siphonaria spec.
(Fig. 42-44)

Die Radula der Siphonariiden aus Bali ist im Vergleich zu der Radula von *S. zelandica* aus Neuseeland etwas schmaler ($2,4 \times 0,6$ mm) und hat weniger Zähne (Fig. 45, 46). Die Zahnformel ist 23-1-23. Der Mittelzahn ist kürzer und hat eine breitere Basis als bei *S. zelandica.*; darauf folgen ca. 11 zweispitzige Zähne, die dann zu dreispitzigen übergehen, die ähnlich geformt sind wie bei jener Art. Ansonsten sind die Radulae der beiden Siphonariiden einander recht ähnlich.

2. 4. Onchidiidae

Schnecken mit abgewandelter, aber dennoch für Archaeopulmonata typischer Ontogenese, die während der Embryogenese ihre Schale aufgeben und zu Nacktschnecken werden. Gegenüber anderen Nacktschnecken des Meeres atmen Onchidien Luft mithilfe einer Lunge. Gegenüber landlebenden Nacktschnecken dient die Ontogenese als Unterscheidung, bei der z. B. auch ein Operkulum gebildet wird.

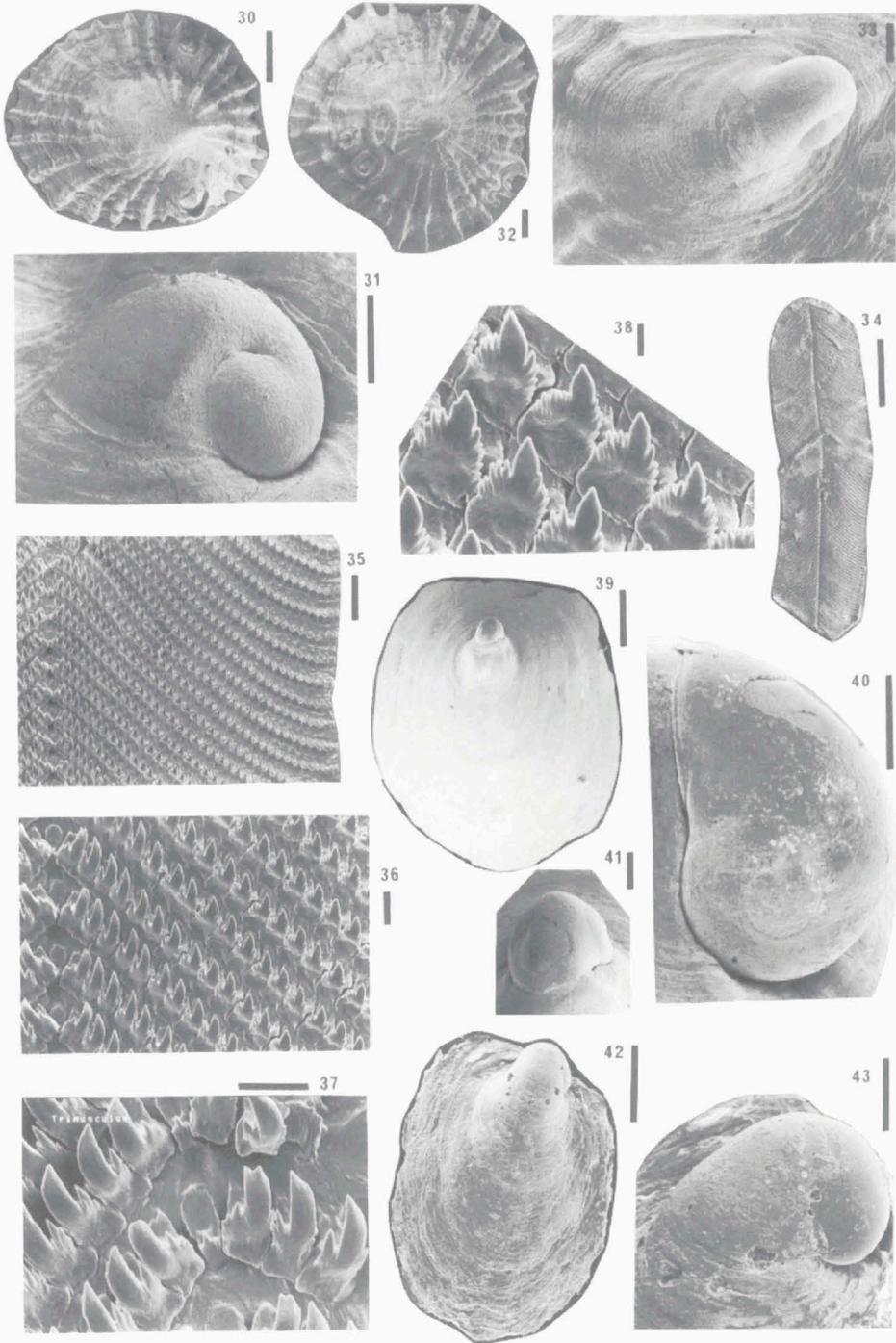
Die Onchidiidae kommen in ihrem adulten Leben ohne ein Gehäuse aus. Fossilien sind daher nicht überliefert.

Die amphibischen Nacktschnecken siedeln vor allem im felsigen Gezeitenbereich, aber auch auf Hartsubstraten (z.B. zwischen Palmenblättern) an Stränden im oberen Gezeitenbereich von tropischen und subtropischen Meeresküsten. Sie atmen durch die Haut, wenn sie vom Wasser bedeckt sind, und durch einen Lungensack, wenn sie trockenfallen. Die Gestalt ihrer Spermatozoen gleicht am ehesten jener der Archaeopulmonata, besonders der Siphonariiden (Healy, 1986).

Die beschaltete Veligerlarve von *Onchidium* Arten ähnelt jener der Amphiboliden. Die Lunge ist wie jene der Ellobiiden gebaut. Der Vorderdarm mündet auf der rechten Seite in den Magen, und der Enddarm geht auf der linken Seite aus dem Magen ab. Nur bei *Onchidella* verläuft der Enddarm dann nach oben. Der mit zwei muskulö-

Tafel 3

Fig. 30-33: *Trimusculus conica* (Angas, 1867) (Neuseeland), Maßstab: 30, 32 = 1000 µm; 31, 33 = 100 µm.
Fig. 34-38: Radula von *Trimusculus conica* (Angas, 1867) (Neuseeland), Maßstab: 34 = 300 µm; 35 = 30 µm; 36, 37 = 10 µm; 38 = 3 µm.
Fig. 39-41: *Williamia radiata* (Pease, 1861) (Neuseeland), Maßstab: 39 = 600 µm; 40, 41 = 100 µm.
Fig. 42, 43: *Siphonaria sp.* (Cape Lebang, Bali, Indonesien), Maßstab: 42 = 300 µm; 43 = 100 µm.



sen Platten versehene Magen der Ellobiiden gleicht dem der Onchidien und unterscheidet beide von anderen Schnecken (Tillier, 1984).

Die rezenten Vertreter der Onchidiidae sind weit verbreitet. Ihre Ontogenese zeigt, daß sie als Archaeopulmonata anzusprechen sind. Sie machen entweder eine Entwicklung mit einer freien Veligerlarve durch, oder sie verlagern diese Phase ins Ei und entwickeln sich direkt bis zum kriechenden Miniaturadultus.

Die Ontogenese dreier Arten konnte z.T. im Lebensraum, zum Großteil aber auch im Labor untersucht werden. Es handelt sich um Schnecken die im mittleren bis oberen Gezeitenbereich Algenbewuchs von den Felsen abweiden. Alle sind darauf angewiesen, Luft zu atmen, und ersticken unter Wasser. Nur die frühen Stadien sind noch in der Lage, unter Wasser zu leben, indem sie über die Haut atmen.

Onchidella patelloides hat eine freie Veligerlarve. Die Eikapseln und die daraus schlüpfenden Veliger sind nur ca. 0,12 mm groß. Der Veliger besitzt ein funktionelles Gehäuse mit einem Operkulum, das die Mündung vollständig verschließen kann. Das zweilobige Velum trägt funktionelle Zilien. Die Schnecke lebt im mittleren Gezeitenbereich. Dort werden auch die kragenförmigen gallertigen Gelegemassen plaziert, so daß der schlüpfende Veliger direkt ins offene Wasser gelangt.

Die beiden anderen Arten haben eine nährstoffreiche direkte Entwicklung. *Onchidium coreaceum* schlüpft nach ca. 28 Tagen als fertige kleine Nacktschnecke. Die Tiere leben großteils über der Wasserlinie, und die Gelege werden über der mittleren Hochwasserlinie an feuchten schattigen Stellen angeheftet. *Onchidella celtica* lebt innerhalb des Intertidals, wo auch die Gelege gefunden wurden. Beide Arten haben hügelartige feste Gelegeklumpen. Die großen Eikapseln haben eine äußere und eine innere Hülle; die äußere Kapselwand geht in eine kräftige Schnur über, die zehn bis Hunderte von Eikapseln fest miteinander verbindet. Die Embryos haben eine Schale und ein Operkulum. Während das von *Onchidella celtica* noch groß genug wäre, die Mündung zu verschließen (der Rückzug findet aber nicht statt), ist das von *Onchidium coreaceum* kleiner als die Schalenöffnung. Beide verlassen die dann funktionslose Schale noch in der Eikapsel, in der die vollständige Metamorphose stattfindet.

Das zweilobige Velum mit den kurzen Zilien dient zur Bewegung und Nahrungsaufnahme in der Eikapsel und wird abgebaut, wenn alle Eiklarreserven aufgenommen wurden. Die Eikapsel von *Onchidium coreaceum* mißt ca. 0,6-0,8 × 1,1-1,3 mm, das Ei selbst etwa ein Viertel davon. Die Eikapsel von *Onchidella celtica* ist ca. 0,8 × 1,0 mm groß; das Ei mißt etwa ein Drittel der Kapsel. Die fertigen Schlüpflinge sind ca. 1 mm lang. Die Dimensionen sind also deutlich größer als bei der planktotrophen *Onchidella patelloides*.

Die Mantelhöhle der Onchidien ist gegenüber den tordierten Verwandten durch die langgestreckte Form des Tieres verändert. Die Lungenöffnung ist symmetrisch am hinteren Ende gelegen und die Luft wird durch eine muskulöse Röhre eingesogen. Es wird kein Wasser eingeatmet wie z. B. bei *Siphonaria*-Arten. In der Lunge wird die Luft durch Bewegungen der muskulösen Lungenwände und durch peristaltische Bewegungen des Mantelhöhlendaches zusammengedrückt. Schließlich wird eine Luftblase wieder durch die Röhre herausgedrückt.

Während der Ontogenese bildet sich zuerst eine flach ausgetiefte Mantelhöhle neben dem links gelegenen Darmausgang. Zu dieser Zeit liegt der Embryo schon als rotierender Veliger vor, wie bei *Onchidium coreaceum* aus Bali, im Aquarium gezogen,

beobachtet wurde. Das Velum führt mit den Zilien Nahrung durch den offenen Mundtrichter in den Magen und die großen Dotterspeicherzellen werden ausgebaut.

Gegenüber der planktotrophen Art aus Neuseeland bleibt bei der direktentwickelnden Art aus Bali der Mantel mit der Schale in fester Verbindung; außerdem hat der Fuß eine viel kleinere Anlage. Die Statozysten im Kopfbereich sind jedoch vorhanden.

Nur einen Tag nach dem ersten Auftreten der Mantelhöhle bildet sich auf dem Fuß das Operkulum, es ist aber nicht funktionell und kleiner als die Schalenöffnung. Die Mantelhöhle vertieft sich, sie ist nur auf der linken Seite vorhanden. Dort hat sich neben dem Anus eine Drüsenzzone gebildet. Noch später beginnt das zweikammerige Larvalherz zu schlagen. Die Muskelfasern lösen sich von der Schale, und der Mantel beginnt, sich von der Schale zu lösen. Die Schale beginnt zu mineralisieren. Während der folgenden zwei Tage löst sich der Mantelrand vollständig von der Schale und der Mantelsaum rückt vor die Schale.

Die Mantelhöhle ist jetzt weit offen, die Funktion des Larvalherzens wird langsam eingestellt und das Adultherz beginnt, an der Basis der Mantelhöhle gelegen, mit den ersten zuckenden Bewegungen. In der weiteren Entwicklung übernimmt das Herz das Pumpen des Blutes. Die Mantelhöhle ist weiterhin meist weit offen, jedoch kann die Öffnung durch Muskeltätigkeit zu einem Schlitz verengt werden. Herz und Mantelhöhle sind vor die Schale gewandert, in der Vorkammer wird Blut aus dem Mantel gesammelt und in die Hauptkammer geleitet, von wo aus es in eine sich verzweigende Ader gedrückt wird.

Jetzt werden bald die Velarflügel abgebaut. Die Mantelhöhle ist inzwischen meist geschlossen und nur durch die dunkle Analdrüse, die neben der Öffnung liegt, erkennbar. Die Zellen des Mantelsaums sind nun dunkel pigmentiert und dichter gepackt. Es entsteht ein Muskelmantel mit zahlreichen Drüsenzellen; in der Schale liegt bald nur noch eine dünne Gewebeshülle, die die Dotterspeicherbereiche enthält. Das Herz wandert nun zur rechten Seite und die Mantelhöhle dabei nach hinten.

Der Embryo ist relativ unbeweglich geworden, da er nicht mehr durch die Bewegung der Zilien rotiert wird, sondern nur noch träge mit dem Fuß herumkriecht. Das Mantelgewebe ist unter der Schale noch dünn und durchsichtig, aber am Rand schon dunkel pigmentiert und den Fuß überragend. Im Kopf sind Ganglien erkennbar und ein großer Kauknorpel sowie das Band der Radula. Das Tier nimmt Nahrung durch Schlucken auf und nicht mehr durch Strudeln in den offenen Mundtrichter.

Zwei Tage später wird die Schale vollständig abgeworfen und die Mantelrandzellen verwachsen zu einer einheitlichen Kappe. Die Analpapille und der geschlossene Schlitz des Mantelhöhlenausgangs liegen ganz hinten und die Mantelhöhle reicht im Inneren bis an den Eingeweidesack heran. Es werden auch schon kurz abgehackte Kotwürste ausgeschieden.

Es dauert noch etwa 10 Tage, bis sich die Eikapseln auflösen und miniaturadulte Schnecken schlüpfen. Diese können noch einige Tage unter Wasser bleiben, gehen aber in der Regel rasch zur amphibischen Lebensweise über. Dann öffnet sich die Lunge und füllt sich mit Luft. Das junge Tier entspricht völlig dem von *Onchidella patelloides*, das ja eine planktotrophe Larvalphase hat. Beide können jetzt nur noch Luft atmen und ersticken unter Wasser.

Bei *Onchidella celtica* aus der Bretagne ist bei der Ablösung des Mantels von der

Schale noch keine Mantelhöhle erkennbar. Diese entwickelt sich in der Folge rasch und entsteht einseitig, aber in großer Tiefe, mit vorn weit offener Öffnung. Sonst entspricht die Ontogenese weitgehend der von *Onchidium coreaceum*. Bei beiden Arten konnte die Entwicklungszeit durch Aufbewahrung im Kühlschrank um Wochen verzögert werden, ohne daß Schäden aufgetreten sind. Die normale Entwicklungstemperatur lag für *Onchidella celtica* bei 15°C und für *Onchidium coreaceum* bei 22-25°C.

Onchidium (Plativindex) coreaceum Semper, 1880

Radula.— Die Radulae von Tieren aus Bali, Singapur und Malaysia sind mit ca. 3,5-4,0 × 2,0-3,0 mm recht groß (Fig. 50-52). Die Zahnformel ist ca. 46-1-46. Ein dreispitziger kurzer Mittelzahn ist von einem nur geringfügig längeren und dann von vielen gleichgroßen und gleichförmigen, viel längeren Seitenzähnen umgeben. Die etwa 448 Zahnreihen stoßen winklig (ca. 120°) aneinander.

Onchidella celtica (Cuvier, 1817)

Radula.— Bei diversen Spezies von *Onchidella* aus dem Westatlantik sowie von *Onchidella celtica* aus Primel bei Roscoff (Bretagne, Frankreich) (Fig. 53-56) sehen die Zähne und die Radula sehr gleichförmig aus (Ev. Marcus, 1978).

Onchidella patelloides (Quoy & Gaimard, 1832)

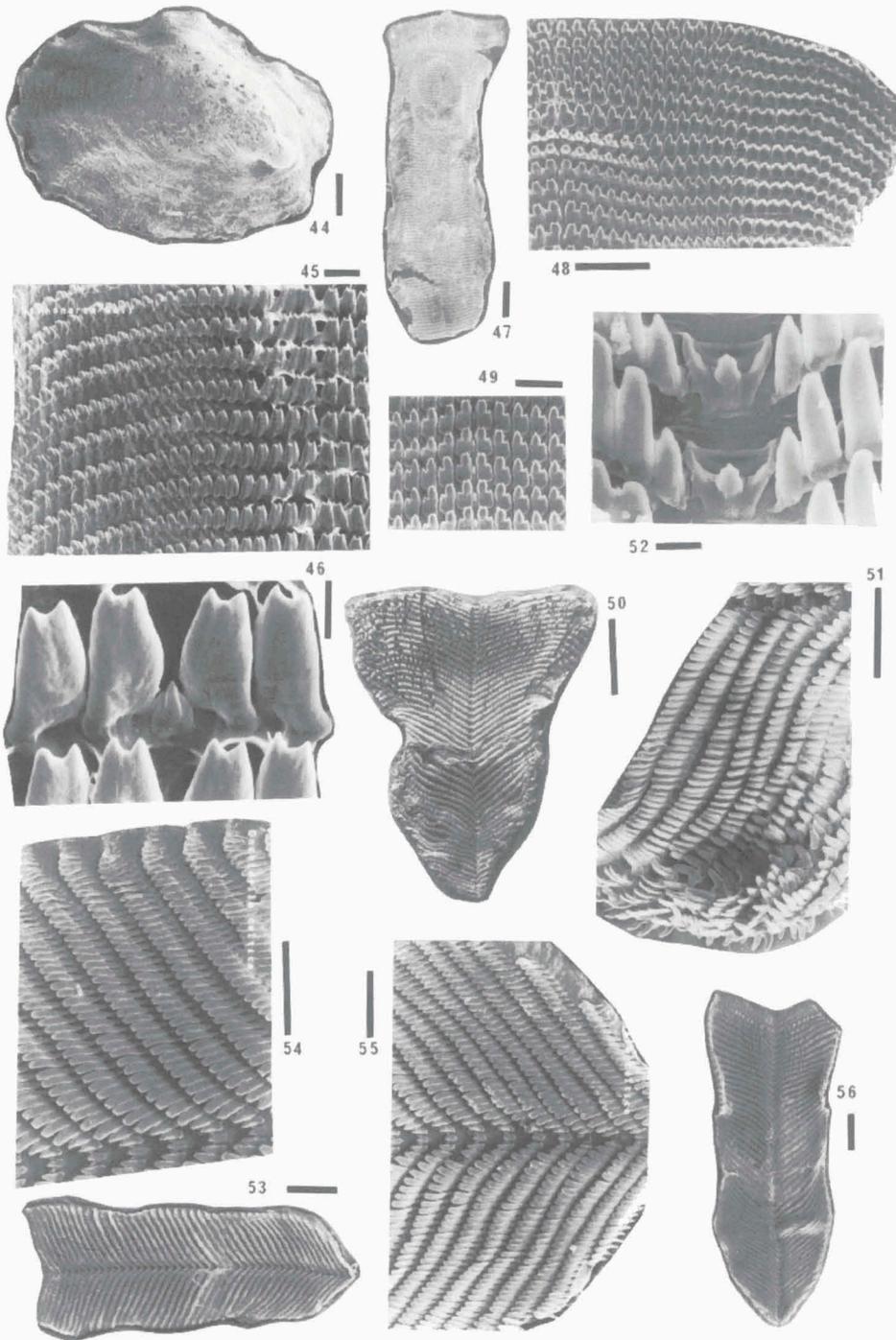
Radula.— Schnecken der neuseeländischen Art *Onchidella patelloides*, aus Wellington, haben eine Radula, die jener von *Onchidium (Plativindex) coreacum* ähnlich ist. Die vielen gleichförmigen Seitenzähne und die winklig aneinanderstoßenden Zahnreihen sind gleich. Die Unterschiede liegen in einem relativ kleineren dreispitzigen Mittelzahn und dem kleineren ersten Lateralzahn. Die Radula ist recht groß, ca. 3 × 1 mm, bei einem Tier von ca. 7 × 5 mm Größe.

2. 5. Amphibolidae

Lungenschnecken des Gezeitenbereichs mit typischer Archaeopulmonata Ontogenese, aber ohne Verlust des Operkulum. Bei Archaeopulmonata tritt das Operkulum während der Ontogenese allgemein noch auf, ist aber im späteren Leben nur noch bei den Arten dieser Familie, d.h. bei den Gattungen *Amphibola* und *Salinator*, vorhanden. Es handelt sich somit um die einzigen Lungenschnecken überhaupt mit Operkulum im Adultstadium.

Tafel 4

Fig. 44: *Siphonaria* sp. (Cape Lebang, Bali, Indonesien), Maßstab: 44 = 300 µm. Fig. 45, 46: Radula von *Siphonaria* sp. (Cape Lebang, Bali, Indonesien), Maßstab: 45 = 30 µm; 46 = 10 µm. Fig. 47, 48, 49: Radula von *Siphonaria zelandica* Quoy & Gaimard, 1833 (Wellington, Neuseeland), Maßstab: 47 = 300 µm; 48 = 100 µm; 49 = 60 µm. Fig. 50, 51, 52: Radula von *Onchidium coreaceum* Semper, 1880 (Bali, Indonesien), Maßstab: 50 = 1000 µm; 51 = 300 µm; 52 = 30 µm. Fig. 53-56: Radula von *Onchidella celtica* (Cuvier, 1817) (Primel bei Roscoff, Bretagne, Frankreich), Maßstab: 53 = 300 µm; 54, 55 = 100 µm; 56 = 300 µm.



Unter den Archaeopulmonata erscheint *Amphibola* als besonders altertümlich, weil nicht nur das Operkulum nicht abgeworfen wird, sondern auch das Geruchssinnesorgan des Osphradiums noch voll funktionsfähig und nicht durch andere Organe ersetzt ist. Mit den Amphiboliden sind pulmonate Schnecken vertreten, die auffallend große Gemeinsamkeiten mit den einfachsten Opisthobranchiata besitzen (etwa der *Actaeon*- oder *Ringicula*-Organisationsstufe).

Die Tiere leben in schlammig bis siltig-sandigen Küstenbereichen, etwa in Ästuaren von Flüssen oder im Intertidal des Mangrovenwaldes. Bei aufkommender Flut graben sie sich in das Sediment ein und warten bis sie, nach abgelaufenem Wasser, wieder an die Oberfläche kriechen. Dann atmen die Tiere Luft und weiden Algenmatten, Diatomeenkrusten u.ä. von der Sedimentoberfläche.

2. 5. 1. *Amphibola* Schumacher, 1817

Das Gehäuse ist rundlich kegelförmig. Die Aussenlippe der Mündung ist mit einem Knick versehen, an dem ein Sinus liegt.

Amphibola crenata (Gmelin, 1791) (Fig. 57-65)

Lebensweise.— Die Tiere leben im Ästuar und Gezeitenbereich von Buchten an den Küsten von Neuseeland, Australien und einigen Pazifischen Inseln. Während junge Tiere in ruhigen, strandnahen und schlammigen Gezeitentümpeln häufig zu finden sind, treten erwachsene Tiere auch im exponierteren Sandwatt auf.

Gehäuse.— Das mittelgroße Gehäuse (2,5 × 2,0 cm) ist getreppt, und die obere Schulter trägt meist zwei Längsrippen. Die Mündung hat einen oben am Außenrand gelegenen, fast rechtwinkligen Knick

Der sichtbare Teil der ersten Schale ist ca. 0,12 mm breit. Die linksgewundene Larvalschale hat nach ca. einer sichtbaren Windung einen Absatz; danach zeigt sich eine verstärkte Anwachsstreifung. Etwa $\frac{3}{4}$ Windung weiter setzt die Spiralberippung mit erst einer und später zwei von oben sichtbaren Rippen ein.

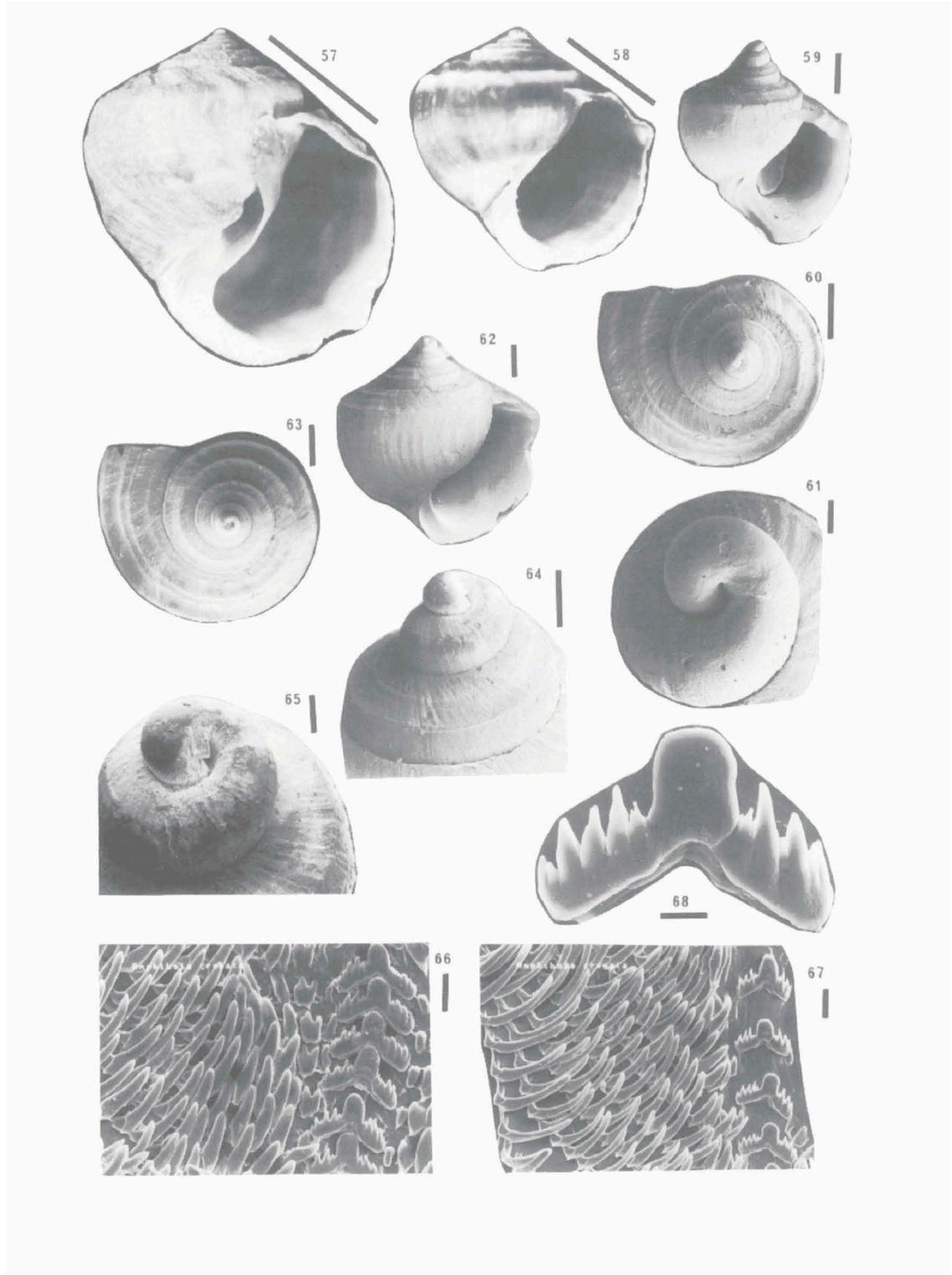
Bei der Metamorphose hat *A. crenata* eine linksgewundene Schale mit ca. 1,5-2 Windungen. Danach wird die spätere rechtsgewundene Adultschale so angelegt, daß die ersten Windungen verdeckt werden.

Radula.— Die Radula (Fig. 66-68) hat winklig angelegte Zahnreihen mit einem großen mehrspitzigen Mittelzahn und vielen gleichförmigen büstenartigen Lateralzähnen. Der Mittelzahn ist breit, mit einer runden zentralen Schabekante und meist acht, mehr oder weniger spitzen, nadeligen Seitenspitzen. Der erste Lateralzahn hat mehrere Spitzen, danach folgen viele langgezogene, etwas gebogene Seitenzähne. Die Form der Radula ist wie bei *Salinator* (siehe unten, sowie Fig. 89, 93).

Ontogenese.— Die Ontogenese des planktotrophen Veligers von *A. crenata* wurde

Tafel 5

Fig. 57-65: *Amphibola crenata* (Gmelin, 1791) (Bucht von Porirua bei Wellington, Neuseeland), Maßstab: 57 = 1 cm; 58 = 0,5 cm; 59, 60, 62, 63 = 1000 µm; 61, 65 = 100 µm; 64 = 300 µm. Fig. 66-68: Radula von *Amphibola crenata* (Gmelin, 1791) (Bucht von Porirua bei Wellington, Neuseeland), Maßstab: 66, 67 = 30 µm; 68 = 10 µm.



von Pilkington & Pilkington (1982, 1984a, b) untersucht. Die Ergebnisse konnten 1989 und 1991 in Wellington und Otago an eigenem Material überprüft werden.

Das Gelege besteht aus einem Sandkragen, ähnlich den Gelegen von Naticiden. Eine obere Sedimentpartikeldecke verbirgt Lagen von je 7-10 glasig klaren Eikapseln. Die Lagen bilden mit Sedimentkörnern vermischt das eigentliche Gelege.

Jede der ovoiden Eikapseln besteht aus einer äußeren Gallertehülle und einer inneren Eikapselhülle. Das runde Ei mißt nur ca. 0,07 mm, während der Eikapselinnenraum größer als 0,2 mm ist. Hier liegt Eiklar, welches vom Embryo aufgenommen wird, so daß eine ca. 0,2 mm große Veligerlarve nach ca. 12 Tagen Entwicklung das Gelege verläßt.

Der planktotrophe Veliger bleibt 2-4 Wochen im Meer (Pilkington & Pilkington, 1982). Die meisten Veliger metamorphosieren ca. 36-40 Tagen nach dem Schlüpfen (Pilkington & Pilkington, 1984a), wobei der Veliger die letzten zwei Wochen als Pediveliger metamorphosebereit ist. Er hat gleichzeitig Larval- und Adultherz und kann sowohl kriechen, wenn die Velarflügel zu Knoten am Kopf zusammengezogen werden, als auch wieder aufschwimmen, wenn Flüssigkeit in das Velum gepumpt wird (Pilkington & Pilkington, 1984a).

Bei der Metamorphose geht die Wasseratmung in der offenen Mantelhöhle zur Luftatmung mit einer nach außen verschließbaren Lunge über. Die Larven von *Amphibola crenata* metamorphosieren auf feuchtem Sand, bei ablaufendem Wasser, im oberen Gezeitenbereich (Pilkington & Pilkington, 1984b). Die Larven sind 3-4 Wochen im Plankton. Der Stimulus für die Metamorphose wird durch Nahrungsbakterien geliefert (Pilkington & Pilkington, 1984a, b).

Der Veliger von *Amphibola* unterscheidet sich nicht von anderen Veligern der Heterostropha, und wie bei diesen gibt es eine links gelegene Manteldrüse (Little et al., 1985). Der Pediveliger trägt ein zweilobiges Velum und hat eine Niere an der linken Mantelseite. Der Kopf trägt Lappen und zwei Augen, wie *Architectonica* in diesem Entwicklungsstadium. Wie bei *Actaeon* bleibt bei *Amphibola* das Operkulum auch nach der Metamorphose erhalten. Nach der Metamorphose verwächst der Mantelrand bis auf das Pneumostom, im Unterschied zu den Opisthobranchiata.

Stratigraphie.— Nach Zilch (1959) ist eine Art aus dem Pliozän von Neuseeland bekannt. Nach Beu & Maxwell (1991) gibt es *Amphibola* in den "estuarine conglomeratic shellbeds" von Greenwood's Bridge in Neuseeland. Diese Gesteine stammen aus dem Waipipian bis Castlecliffian, was dem Neogen (ca. 1,2-3,6 m.a.) entspricht. Die Art *Salinator neozelanica* Laws 1950, kommt ebenfalls im Waipipian vor (entspricht unterem Ober-Pliozän, 3,1-3,6 m.a.) (Beu & Maxwell, 1991).

Die älteste jetzt bekannte Amphibolide stammt aus dem Eozän von Dudar, Ungarn. Die Schalen werden als *Salinator* angesprochen (siehe unten).

2. 5. 2. *Salinator* Hedley, 1900

Gehäuse rundlich. Die Windungen sind rund, wie auch die Mündung. Ohne einen Knick im Mündungsaußenrand. Mit einer mehr oder weniger ausgeprägten Einsenkung der Nahtlinie.

Salinator fragilis (Lamarck, 1822)
(Fig. 69-73)

Lebensweise.— Die mittelgroße Schnecke (Gehäuse ca. $1,5 \times 1$ cm) lebt im Übergangsbereich zwischen Sandstrand und Mangrove, oder in Gebieten, die bei Ebbe dauerfeucht bleiben, auch wenn sie in sonnigen Abschnitten zwischen Seegraswiese und Mangrorevwald liegen.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist nur wenig höher als breit; der letzte Umgang ist etwas größer als die halbe Gehäusehöhe. Die Windungen sind gerundet und dabei etwas stufig abgesetzt; sie haben keine Skulpturelemente neben der deutlichen Anwachsstreifung. Die Mündung ist fast kreisrund.

Die erste linksgewundene Schale ist etwas erhaben und wird z.T. von den späteren Windungen überdeckt. Der erste sichtbare Napf ist ca. 0,1 mm breit. Der erste Teil ist glatt; nach einem Absatz beginnt die Anwachsstreifung, die auf den ersten Windungen einen etwas ausgeprägteren "Faltenwurf" zeigt. Im "Nabel" zwischen der Larval- und der Adultschale kann durch den Wechsel der Gehäusedrehrichtung eine dreieckige Grube entstehen (Fig. 71, 72).

Radula.— Die Radula (Fig. 89-92) ist blattförmig, mit fast rechtwinklig aneinanderstoßenden Zahnreihen; der Anfangsteil ist dreieckig und nimmt rasch an Breite zu, das Ende ist schwalbenschwanzartig. Es gibt ca. 40 Zahnreihen mit ca. 30-40 Zähnen pro Seite. Der für die Gattung typisch strukturierte Mittelzahn steht zwischen den Seitenzahnreihen. Es gibt viele, gleiche, bürstenartig angeordnete Seitenzähne.

Salinator solidus (Martens, 1878)

(Fig. 74-80)

Lebensweise.— Die Schnecke lebt zwischen Mangrovebüschen auf Schlammflächen im oberen Gezeitenbereich. Die untersuchten Tiere wurden bei Sydney gesammelt, wo sie an verschiedenen Stellen häufig waren.

Gehäuse.— Das mittelgroße Gehäuse (ca. $1,2 \times 0,8$ cm) hat gerundete, stufig abgesetzte Windungen, eine rundlich ovale Mündung und ein Zickzackmuster von braunen und hellen Streifen.

Die erste sichtbare Schale ist ca. 0,13-0,15 mm breit und glatt; sie zeigt einen Knick im Umbiegungsbereich. Nach etwa einer Windung folgt ein flacher Absatz, danach beginnt die schwach ausgeprägte Anwachsstreifung.

Radula.— Die recht große Radula (Fig. 93-96) ist schwalbenschwanzförmig, mit ca. 40 winklig verlaufenden Zahnreihen. Der Mittelzahn ist groß und hat eine große mittlere und eine nur etwas kleinere Seitenspitze sowie noch 2-3 weitere Seitenspitzen. Der erste Lateralzahn steht etwas versetzt und hat ebenfalls mehrere Spitzen, dann folgen viele gleichartige, für die Gruppe typische Seitenzähne. Der Mittelzahn ist dem von *Amphibola crenata* sehr ähnlich. Die Zahnformel ist $40 \times 1-1-47$.

Ontogenese.— Die Gelege bestehen aus spiralig ausgelegten Röhren, die mit Schlamm verklebt sind. Sie wurden 1989 auf schlammigem Boden zwischen den Mangrovebüschen gefunden. Die unregelmäßige Spirale umfaßt 1,5 bis 3 Windungen und wird am Boden oder an Mangrorevurzeln abgelegt. Die Gallerteröhre ist 1-1,5 mm breit und enthält etwa 10 Eikapseln pro mm Länge. Ein Gelege enthält ca. 300-800 Eikapseln. Diese sind ca. 0,2 mm groß; jede enthält ein ca. 0,12 mm großes Ei. Die Eikapseln sind nicht durch einen Gelegefaden (Chalazae) miteinander verbunden.

Embryonen im Gastrulastadium entwickeln sich innerhalb von 12 Stunden zum rotierenden Veliger. Dieser hat eine linksgewundene Schale von etwa einer Windung, ein zweilobiges Velum, das randlich große Wimpern trägt, und ein Operkulum.

Fossile *Salinator*

In Ungarn konnte an den Lokalitäten Gant und Dudar reichlich Material aus der Küstenzone und dem Küstensumpf der eozänen Paratethys gesammelt werden. Bemerkenswert bei dieser guterhaltenen Molluskenfauna ist vor allem eine Art, deren Protoconch an den der Amphiboliden und dort an die Gattung *Salinator* erinnert.

Salinator spec. (Fig. 81-88)

Es sind einige vollständige, nur wenig zerdrückte Exemplare gefunden worden, und viele kleine mit erhaltenen Embryonalwindungen. Besonders im Vergleich mit den rezenten Gattungen der Amphiboliden wird die Benennung als *Salinator* wahrscheinlich.

Gehäuse.— Das Gehäuse wird relativ groß (bis ca. 5 cm). Die Windungen sind rund, nicht getrept; die Nähte sind etwas eingesenkt. Die Mündung ist oval-rund und hat keine Mündungsfalten.

Der Protoconch ist klein und heterostroph. Die erste Schale wirkt abgetaucht; nach einem relativ geraden Teil folgt ein Knick noch in der Embryonalschale, wie er auch z.B. bei *Salinator solidus* aus Australien vorkommt. Erst später, nach ca. einer Windung, zeigt ein deutlicher Absatz und der Beginn von Anwachsstreifung den Übergang zur Adultschale an.

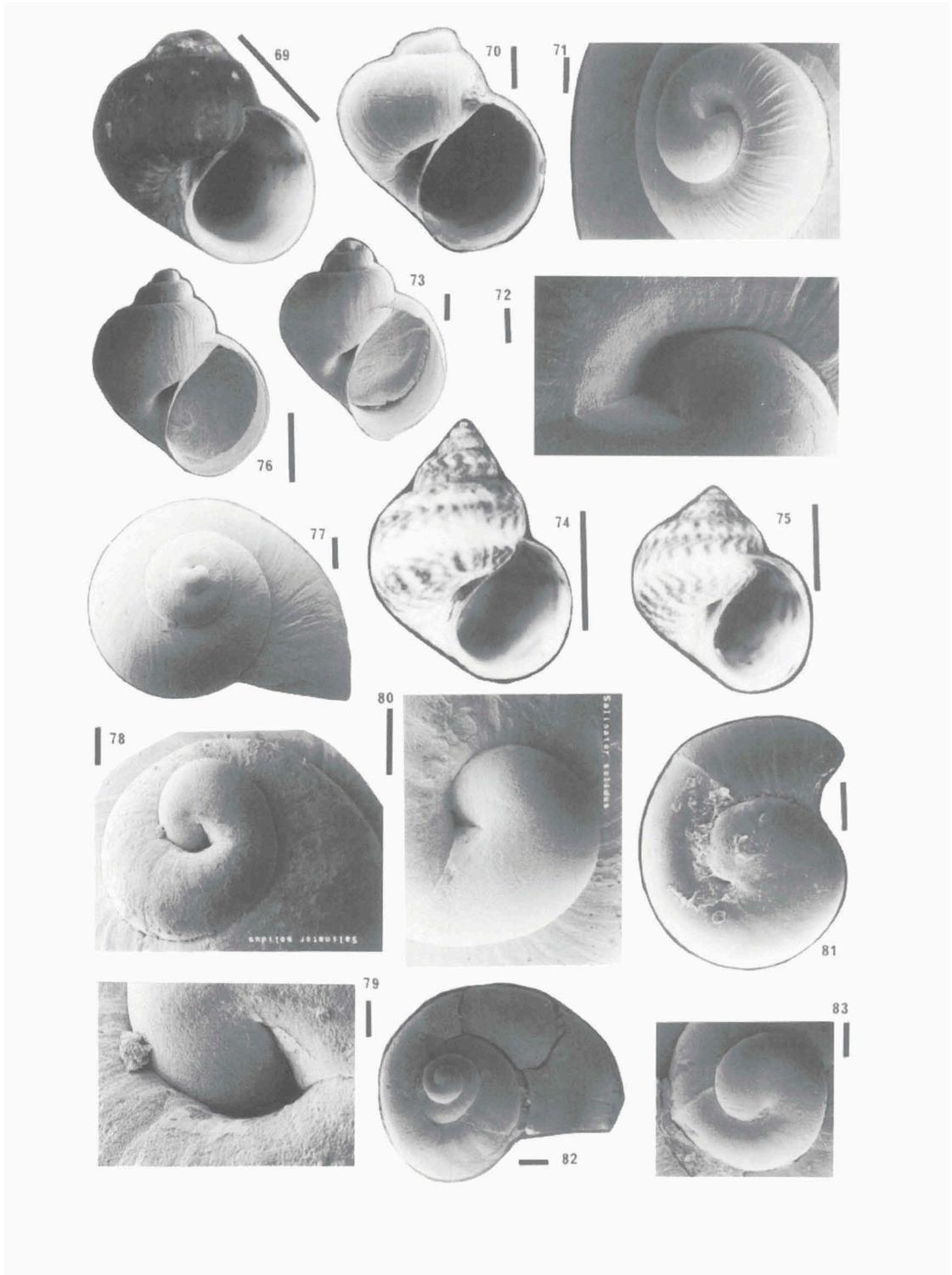
2. 6 Otinidae

Kleine Schnecken der Gezeitenzone. Mützenförmiges Gehäuse mit großer Endwindung. Der Weichkörper überragt den Schalenrand. Bei den Arten der Siphonariidae gibt es echte patelliforme Napfschalen.

Tillier (1984) konnte nachweisen, daß die Nacktschneckengattung *Smeagol* Climo, 1980 aus der Sandlückenfauna Neuseelands, wofür Climo (1980) die Ordo Smeagolida einführte, am nächsten mit den beschalten Otinidae verwandt ist, da die Niere gleichartig gebaut ist. Im Gegensatz zu anderen Archaeopulmonata wird die Niere nicht völlig von der Lungenwand umgeben, sondern grenzt zum Teil an die Höhlung des Eingeweidetasches. Das Herz ist links der Niere gelegen; die Mantelhöhle ist in ihrer Größe reduziert und nur noch in dem Pneumostom der anderen Pulmonata erkennbar. Der Mantelkomplex der Stylommatophora unterscheidet sich von dem der anderen Pulmonata durch die große Länge der Lunge und die Position der Niere

Tafel 6

Fig. 69-73: *Salinator fragilis* (Lamarck, 1822) (Cooks Landing, Sydney, Australien), Maßstab: 69 = 0,5 cm; 70, 73 = 300 µm; 71 = 100 µm; 72 = 30 µm. Fig. 74-80: *Salinator solidus* (Pitwater Bay, Sydney, Australien), Maßstab: 74, 75 = 0,5 cm; 76 = 1000 µm; 77 = 300 µm; 78, 80 = 100 µm; 79 = 30 µm. Fig. 81-83: *Salinator* sp. (Eozän von Dudar, Ungarn), Maßstab: 81, 83 = 100 µm; 82 = 300 µm.



in ihrem Dach. Die Niere hat nämlich auch eine Wand mit der Höhle des Eingeweidestackes gemeinsam, während bei Archaeopulmonata und Basommatophora das Lungendach die Niere umhüllt. *Otina* stellt also eine Ausnahme dar, indem die Niere wie bei den Stylommatophora und den Smeagolida gebaut ist.

2.6.1 *Otina* Gray, 1847

Otina otis (Turton, 1819)
(Fig. 100-103)

Lebensweise.— Die Schnecke lebt in den Gezeitenzonen des Ärmelkanals in Westfrankreich und Südengland. In Frankreich (Roscoff/Bretagne) wurden die Tiere im Sommer 1991 in ihrem Milieu beobachtet und gesammelt. Sie leben in stark der Brandung ausgesetzten Bereichen. Hier fanden sich zwischen den Byssusfäden von Miesmuscheln nicht nur adulte Exemplare, sondern auch Gelege.

Beschreibung.— Das Gehäuse ist sehr klein (bis 5 mm), napf- oder eher ohrenförmig mit dem Apex etwas hinten rechts stehend. Die Endwindung bildet fast das ganze Gehäuse, die Mündung ist sehr weit und fast rund bis oval. Das Tier kann sich nicht vollständig in die Schale zurückziehen.

Radula.— Die Radula (Fig. 97, 98, 99) von *Otina* ist langgestreckt und schmal (ca. $0,9 \times 0,2$ mm) und hat gerade Zahnreihen. Der Mittelzahn ist relativ groß und einspitzig; die Lateralzähne sind breiter, aber etwas kürzer, zuerst mit zwei, dann mit drei etwa gleichgroßen und gleichförmigen Schneiden versehen. Es gibt ca. 35 Zähne pro Seite und ca. 130 Zahnreihen. Die Zahnformel lautet 1-19-16 bzw. 1-35.

Ontogenese.— Der Gelegehaufen besteht aus ca. 15 Eikapseln, die mit Chalazae untereinander verbunden und mit einer Schleimschicht versehen sind. Die Eikapseln enthalten je einen Embryo, der in den beobachteten Fällen jeweils schon mindestens im Pederalstadium war. Bei den in Alkohol konservierten Exemplaren wurden später Gelege innerhalb der Schalen gefunden, die noch nicht so weit entwickelt waren. Es ist zu vermuten, daß die Gelege noch eine Zeit im Schutz der Schale oder sogar innerhalb des Weichkörpers aufbewahrt werden, bevor sie im Lebensraum abgelegt werden.

Der Embryo hat eine deutlich links gewundene Schale. Im Pederalstadium sind noch Velumreste vorhanden. Der funktionelle Kriechfuß trägt ein Operkulum, das anfangs noch benutzt wird um die Schale zu verschließen. Später dient die Fußsohle als Abschluß nach außen, während das noch vorhandene Operkulum nicht mehr als Deckel eingesetzt wird.

Das schlüpfende Jungtier ist im beobachteten Fall ein Kriechtier, doch ist die Veliconchaphase zeitlich so nah gelegen, daß auch ein Schlüpfen als Veliconcha nicht ausgeschlossen werden kann. Die Mantelhöhle des Schlüpfings ist weit offen und es wird noch keine Luft aufgenommen. Das Herz liegt an der Basis der Mantelhöhle etwa eine viertel Windung hinter dem Schalenrand. Das Jungtier weist eine normale linksgewundene Schale auf und ist noch nicht napfförmig. Später wird das Operkulum abgeworfen; die offene Mantelhöhle wandelt sich in eine Lunge um, die über das Pneumostom nach außen Verbindung hat. Die Luftblase liegt quer vor dem Kopf in der Lunge, das Pneumostom seitlich knapp vor der Suture und vor der Innenlippe.

Die muskulösen Pneumostomlappen liegen normalerweise dicht aufeinander und werden beim Atemholen eingewölbt, so daß eine runde Öffnung entsteht. Durch diese wird die Luft eingesogen und wieder ausgestoßen. Noch suturwärts vom Atemloch ragt die Endung des Anus etwas vor.

Der Kopf des erwachsenen Tieres wie des Schlüpfings besitzt sehr flache tuberkelartige Tentakel, in deren Inneren die Augen liegen. Der Kopf trägt zudem zwei Kopflappen, in deren Basis die Mundöffnung liegt. Der Fuß besitzt vorn zwei gerundete Lappen, die dicht bewimpert sind. Der Mantel ist mit dem oberen Fuß verwachsen, so daß nur im Bereich der muskulösen Lappen des Pneumostoms auf der linken Seite der Apertur ein Zugang zur Mantelhöhle (Lunge) besteht.

2. 7. Ellobiidae

Schnecken des randmarinen Bereichs, mit Lunge und Pneumostom, deren Ontogenese eine echte (planktonische) oder unterdrückte (intracapsuläre) Veligerlarve aufweist. Die Schale ist heterostroph und fast immer mit Mündungsfalten versehen; sie zeigt mindestens teilweise eine Auflösung der Innenwindungen. Alle anderen Pulmonata haben eine lecitotrophe Embryogenese und keine heterostrophen Schalen. Anderen heterostrophen Schnecken (z.B. Allogastropoda) fehlt die Lunge. Die bereits behandelten Gruppen der Archaeopulmonata (Kap. 2. 1. bis 2. 6.) lassen sich gut abgrenzen.

Die Ellobiiden bilden eine besonders vielgestaltige und artenreiche Gruppe, die in der Abgrenzung schwierig und problematisch erscheint. Beinahe jede Gattung der Ellobiiden enthält ein Mosaik von ursprünglichen und fortgeschrittenen Merkmalen (Marcus, 1965). Die Definition der Unterfamilien der Ellobiidae ist von zoologischer Seite hauptsächlich nach anatomischen Merkmalen wie Genital- und Magenapparat sowie der Radula vorgenommen worden. Conchologisch sind viele Konvergenzerscheinungen vorhanden, so daß einfache Diagnosen für die Unterfamilien und die Gattungen oft nicht möglich sind, beziehungsweise es dann viele Ausnahmen gibt.

Als erster hat Odhner (1925) die Ellobiiden auf der Basis von Untersuchungen der Radula und des Genitalapparates untergliedert. Er schuf sechs Subfamilien: Pedipedinae, Carychiinae und Melampinae mit einem distalen Genitalkanal, der sich in eine separate Vagina und in einen Vas deferens teilt, und Pythiinae, Cassidulinae und Ellobiinae mit einem hermaphroditischen Genitalkanal.

Thieles (1931) Klassifikation beruht auf Odhners Ergebnissen der Radula-Untersuchungen. Er vereinigt (in seinem "Stirps Actophila") die Ellobiiden und Otiniden an der Basis der Basommatophora. Die 19 Gattungen der Ellobiiden werden in drei Subfamilien geführt:

— Pedipedinae (*Marinula*, *Pedipes*, *Pseudomelampus*, *Laemodonta*, *Leuconopsis*). Die Radula hat sehr viele Zähne. Der Mittelzahn ist klein. Die Lateralzähne stehen eng und haben zusätzliche innere Spitzen (Schneidekanten). Die Marginalzähne sind breiter und haben mehrere scharfe Spitzen. Die Fußsohle hat eine transversale Furche. Der Genitalkanal ist verzweigt.

— Carychiinae (*Carychium*, *Zospeum*). Die Radula hat viele Zähne, die sehr klein und spitz ausgezogen sind. Die Marginalzähne sind breiter als die Lateralzähne.

— Ellobiinae (*Allochroa*, *Ophicardelus*, *Ovatella*, *Blauneria*, *Cylindrotis*, *Auriculastra*,

Tralia, *Melampus*, *Cassidula*, *Pythia*, *Ellobium*). Die Radula hat viele Zähne mit langen scharfen Kanten. Die Lateralzähne haben nur einfache Schneidekanten. Der Genitalkanal hat nur eine Öffnung. (Thieles Ellobiinae enthalten Odhners Melampinae, Pythiinae, Cassidulinae und Ellobiinae).

Morton (1955b) untersuchte Vertreter von 11 Gattungen der Ellobiidae. Seine Klassifikation beruht u. a. auf der Analyse des Magenapparates und des Genitalsystems. Er schlug fünf Unterfamilien vor:

- 1. Pythiinae (*Pythia*, *Ovatella*, *Ophicardelus*, *Cassidula*). Die meist ursprüngliche Gruppe. Odhners Cassidulinae gehen darin auf.
- 2. Pedipedinae (*Pedipes*, *Marinula*, *Leuconopsis*, *Rangitotoa*). In gleicher Weise wie von Odhner und Thiele abgegrenzt.
- 3. Carychiinae (*Carychium*, *Zospeum*). Hier als eigene Familie angesehen.
- 4. Melampinae (*Melampus*, *Tralia*) und
- 5. Ellobiinae (*Ellobium*, *Leucophytia*) als fortschrittliche Gruppen.

Zilch (1959) benutzt wieder die sechs von Odhner (1925) aufgestellten Subfamilien. Allerdings gruppiert er die Gattungen um und fügt den Ellobiiden die Anthracopupinae und Zapychiinae als fossile Gruppen zu.

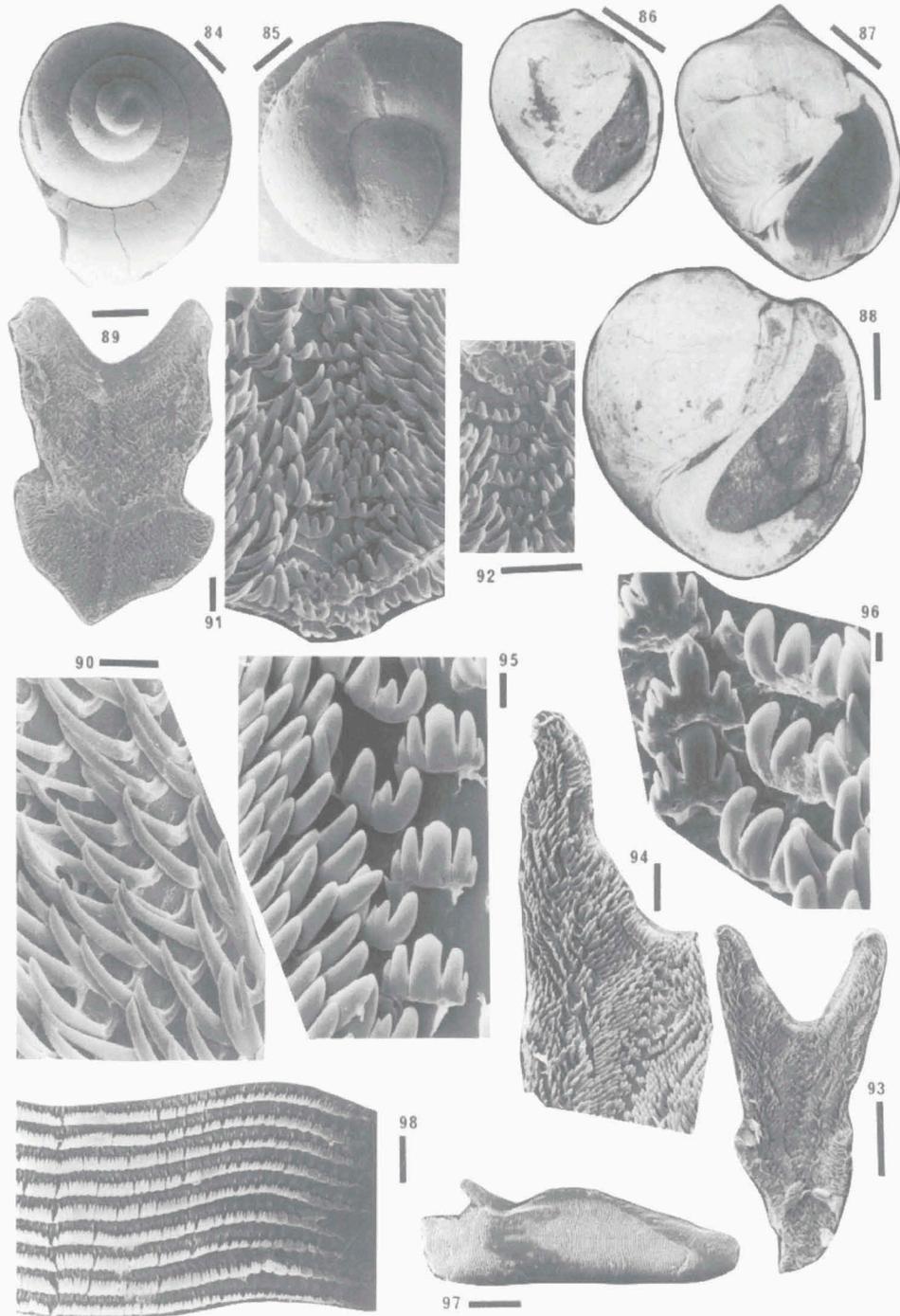
Marcus & Marcus (1965b) stellen fest, daß es problematisch ist, die zweifelsfrei monophyletische Ordnung der Ellobiidae nach anatomischen Merkmalen zu gliedern. In den Gattungen werden Arten zusammengefaßt, die sowohl spezialisierte als auch ursprüngliche Merkmale aufweisen. Auch Vertreter einzelner Arten zeigen einerseits als ursprünglich angenommene Merkmale und solche, die als stark abgeleitet gelten (Mosaik). Die geltende Systematik erlaubt es ferner, daß Arten einer Gattung sich insgesamt stärker voneinander unterscheiden als Arten, die in verschiedenen Gattungen stehen (z. B. *Melampus coffeus* und *Detracia parana* gegenüber *Ellobium pellucens*, *E. subnodosum* und *E. aurismidae*).

Martins (1996) benutzt Mortons (1955b) Klassifikation weiter. Er bestätigt die Untergliederung der Ellobiidae in vier Unterfamilien, wie sie von Morton (1955b) vorgeschlagen wurde. Hier wird als Basis der weiteren Klassifikation ebenfalls die von Morton (1955b) für nur 11 Gattungen aufgestellte Systematik verwendet. Die von ihm nicht berücksichtigten Gattungen werden in dieser Arbeit den verschiedenen Unterfamilien so zugeordnet, wie es Marcus & Marcus (1965a,b) für *Blauneria* und *Detracia* vorschlugen. Die Carychiidae und die Otinidae werden allerdings als eigene Familien aufgefaßt, da die Ontogenese weit von jener der Ellobiidae abrückt und auch innerhalb der Archaeopulmonata als besonders gelten kann.

Schalenmerkmale wie der Protoconch, die Resorption der inneren Windungen und die Mündungsfalten sind konstantere Parameter als z. B. Farbe, Größe und Skulptur der Schale, und können als Unterscheidungsmerkmale auf Art- und Gattungsniveau benutzt werden. Die Resorption der inneren Schalenwände ist ein wich-

Tafel 7

Fig. 84-88: *Salinator* spec. (Eozän von Dudar, Ungarn): Maßstab: 84 = 300 µm; 85 = 100 µm; 86, 87, 88 = 1 cm. Fig. 89-92: Radula von *Salinator fragilis* (Lamarck, 1822) (Cooks Landin, Sydney, Australien), Maßstab: 89 = 300 µm; 90, 91 = 30 µm; 92 = 100 µm. Fig. 93-96: Radula von *Salinator solidus* (Martens, 1878) (Pitwater Bay, Sydney, Australien), Maßstab: 93 = 300 µm; 94 = 100 µm; 95, 96 = 10 µm. Fig. 97, 98: Radula von *Otina otis* (Turton, 1819) (Primel bei Roscoff, Bretagne, Frankreich), Maßstab: 97 = 100 µm; 98 = 10 µm.



tiges Merkmal der Ellobiiden. Auch dieses Merkmal läßt keinen deutlichen phylogenetischen Trend erkennen. *Pedipes* zeigt keine Auflösung und gilt zusammen mit *Ovatella* als ursprünglich (Morton, 1955b). *Ovatella* weist jedoch, innerhalb der Ellobiiden, eine sehr weitgehende Resorption der Innenschale auf. Die Resorption der Innenwände führt zu einer Vergrößerung des Schaleninnenraums und ermöglicht den Tieren eine etwas andere räumliche Organisation der inneren Organe. Dieses Merkmal variiert innerhalb der Unterfamilien beträchtlich, innerhalb der Gattungen bleibt es aber relativ konstant. Bei *Melampus* dient der Unterschied z.B. auch zur Abgrenzung der Untergattung *Detracia* (bei *Detracia* bleibt $\frac{3}{4}$ Innenwindung stehen, bei *Melampus* s.s. nur $\frac{1}{4}$).

Die Bezaehlung der Mündung ist oft wichtig in der Gastropodensystematik. Die Zähne und Falten sollen z. B. vor dem Eindringen von Feinden oder als Schutz gegen Austrocknung (Verringerung des Öffnungsquerschnittes) dienen. Sie helfen auch sicherlich bei der Führung der Schalenmuskeln und bei Festlegung der Zugrichtung während der Bewegung. Es sind keine einheitlichen Trends innerhalb der Unterfamilien erkennbar, allen Regeln würden Ausnahmen gegenüberstehen.

Kiefer und Radula sind bei Ellobiiden systematisch nur schwer nutzbar (Marcus, 1965). Der Besitz vieler Zähne in einer Reihe gilt als ursprünglich, deutlich differenzierte Seiten- und Randzähne als abgeleitet. Es könnte aber auch der genau umgekehrte Fall richtig sein, denn Beides kann zusammen vorkommen. Bei *Melampus* und *Detracia* gibt es viele, stark differenzierte Zähne während bei *Ellobium* und *Blauneria* wenige Zähne, die wenig differenziert sind vorkommen (Marcus, 1965).

Die Ellobiidenradula hat viele Zähne pro Reihe. Der Zentralzahn hat eine kleine Spitze. Die ersten Lateralzähne sind größer und meist zuerst einspitzig. Dann gibt es einen graduellen Übergang der Lateralzähne, mit meist einer zusätzlichen inneren Seitenspitze, zu den Marginalzähnen, die meist vielspitzig sind.

Die Ellobiinae haben einheitliche Zähne. Die Melampinae haben untereinander alle sehr ähnliche Zahntypen, während die Vertreter der Pedipedinae und Pythiinae sehr unterschiedliche Zahntypen besitzen. Alle zeigen Wechsel in der Morphologie und Größe der Zähne während der Entwicklung vom Jungtier zum Adultus.

Mit der Radula können oft keine Arten unterschieden werden. Verschiedene Gattungen sind jedoch recht gut mit der Radula erkennbar (besonders bei Pythiinae und Pedipedinae).

2. 7. 1. Pythiinae Odhner, 1925

Die Pythiinae haben einen ungeteilten Genitalkanal für die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte und nur eine Genitalöffnung (Monaulie). Die Mündung der Schale ist zumeist mit Spindelfalten versehen; die Außenapertur oft mit inneren Zähnen ausgestattet. Die Radula hat einen kleinen einspitzigen Mittelzahn, viele meist gleichförmige Lateral- und Marginalzähne, deren Spitzen zum Rand hin ausgeprägter werden.

Ursprünglich (Odhner, 1925) waren die Cassidulinae als weitere Unterfamilie von den Pythiinae unterschieden. Morton (1955b) und auch andere Autoren (Hubendick, 1978; Martins, 1996) vereinigten beide allerdings, da die Unterschiede in Radula und Geschlechtsapparat innerhalb der einzelnen Gattungen fließend sind.

Die Unterfamilie enthält die Gattungen *Pythia*, *Cylindrotis*, *Laemodonta*, *Allochroa*, *Cassidula*, *Ophicardelus* und *Ovatella*.

2. 7. 1. 1. *Pythia* Röding, 1798

Das Gehäuse wirkt dorso-ventral zusammengedrückt; starke Varices sind alle 180° angeordnet (also zwei pro Umgang). Das Gehäuse ist eikegelförmig, mit kegeligem Gewinde; die Apertur trägt mehrere Falten. Bei *Pythia* s.s. ist die Endwindung höher als breit, bei der Untergattung *Trigonopythia* ist sie ungefähr so hoch wie breit (Brandt, 1974).

Pythia hat als besondere und als ursprünglich angesehene Merkmale eine offene Samenrinne zwischen den Genitalöffnungen, und eine zweilobige Eiweißdrüse (Plate, 1897; Morton, 1955c; Berry et al., 1967).

Verbreitet in den Küstengebieten des Indischen Ozeans und des Westpazifik.

Pythia (Pythia) scarabaeus (Linné, 1758) (Fig. 113, 114, 115)

Lebensweise.— Die Schnecken leben unter den Blättern von Pflanzen, die im obersten Intertidal und im Supratidal wachsen. Besonders häufig kommt die Art am landwärtigen Rand der Mangrovezone vor, wo sie an Stämmen, nahe kleiner Flüsse in Ästuarbereichen sowie an den Blättern und der Rinde von Kokospalmen lebt. Auch unter dem Bast von Kokospalmen, wo sie nur bei einer extrem hohen Flut vom Meerwasser erreicht wird, wurden die Tiere gesammelt.

Diese Art wurde von uns auf Bali gefunden. Nach Brandt (1974) ist sie in fast ganz Asien mit Ausnahme von Thailand verbreitet.

Gehäuse.— Das relativ große Gehäuse (ca. 3 × 2 cm) ist eikegelförmig und eng, durch den Umschlag der Mündung meist verdeckt genabelt.

Ontogenese.— Tiere, die im März 1991 auf Bali gesammelt wurden, haben im Juli 1992 im Aquarium Gelege produziert. Die Gelege werden von einer Schnur gebildet. Diese kann locker spiralig aufgerollt sein. Sie besteht aus einem bis zu 1 mm breiten Gallerteschnur, in dem die ovalen, klar durchsichtigen Eikapseln liegen. Die Eier machen ca. zwei Drittel des Eikapselinneren aus; die Eikapseln sind über feine Chazalae-Schnüre miteinander verbunden. Der Gallerteschnur kann in einzelnen Segmenten mit ca. 50-100 Eikapseln oder als massives Kissen abgelegt werden.

Nach 5-6 Tagen Entwicklungszeit ist die erste Schale sichtbar, nach 7-8 Tagen ist der Veliger mit Operkulum, dunklen Statocysten und dem zweilobigen Velum entstanden. Die langen Zilien des Velums sind meist bewegungslos. Die Reserven liegen innerhalb des Eies ("Eigelb") und bestehen nun aus riesigen runden Zellen. Eiklar wird kaum aufgenommen.

Nach ca. 11-12 Tagen sind die Tiere zum Teil geschlüpft. Das Gallertegelege ist zerfallen, nur die Eikapseln sind zum Teil noch intakt. Der Fuß ist jetzt dicht bewimpert und trägt ein vergleichsweise großes Operkulum. Der Veliger schlüpft mit großen Dotterreserven, noch ohne Augen, Lunge oder Mantelhöhle; auch der Fuß ist als Kriechfuß noch nicht ganz funktionell.

Die Embryogenese verläuft im wesentlichen ohne Eiklaraufnahme, vielmehr durch den Dotterreichtum der Eizelle. Der Veliger ist auch nur wenig größer als das Ei. Kurze Zeit nach dem Schlüpfen als schwimmfähige Veliger verstarben die Tiere.

Pythia (Pythia) plicata (Gray, 1825)
(Fig. 104-107, 116-119)

Lebensweise.— Diese Art wurde in Malaysia (z.B. Pulau Ketam) und Singapur (Pasir Ris, Mandei) am landwärtigen Rand von Mangrovesümpfen gesammelt. Die Schnecke lebt auch relativ weit ab von der Küste, in Bereichen, die zur allerersten Gezeitenzone gehören und nur selten vom Meer erreicht werden. Das Tier lebt fast immer über Wasser, oft auf Mangrovebäumen (besonders *Acanthus*) und Sträuchern, die nie überflutet werden können.

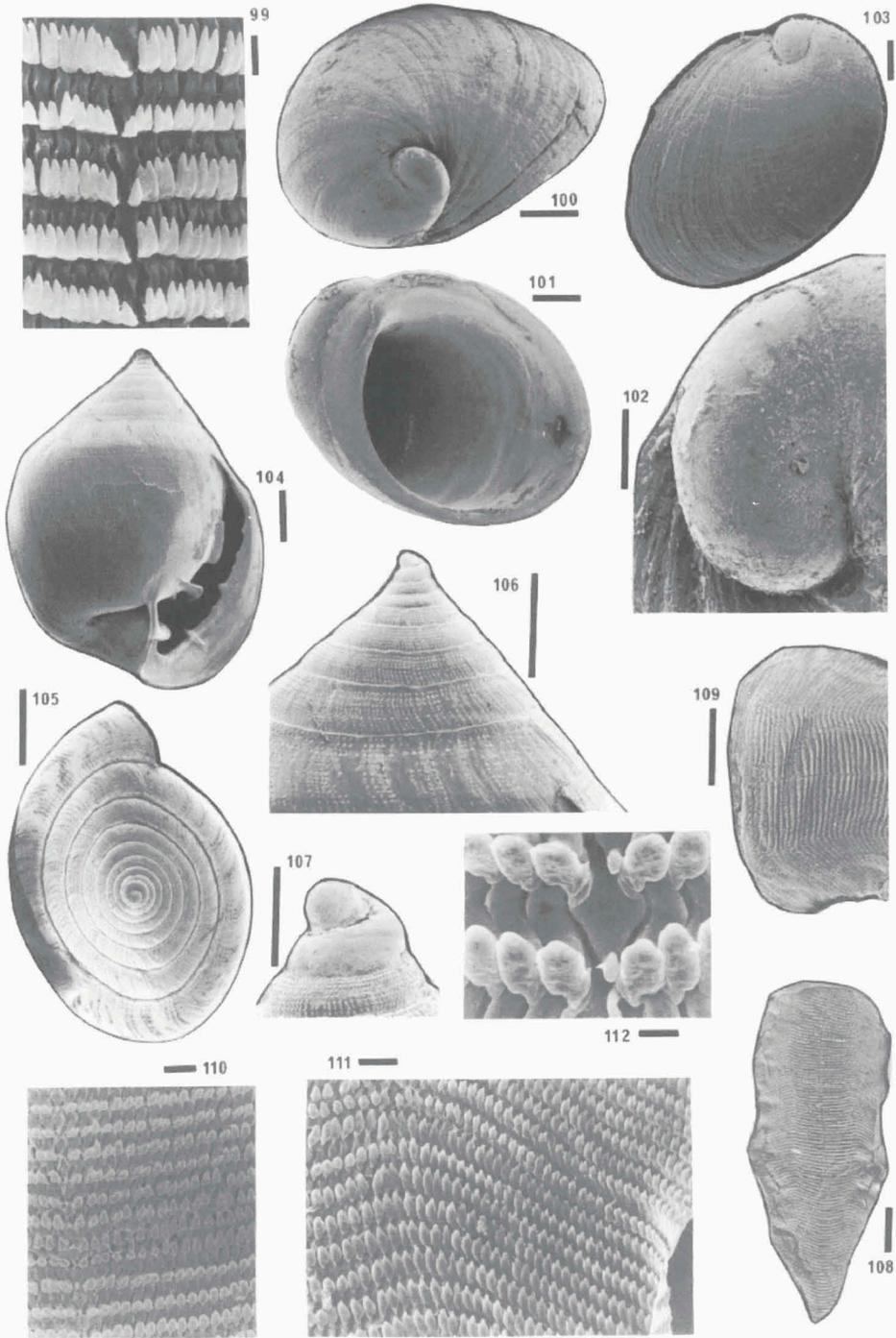
Gehäuse.— Gehäuse eiförmig konisch, mit gleichmäßig ansteigender Spira und einer großen Endwindung, die dorso-ventral etwas abgeplattet ist. Seitlich sind Varizen ausgebildet, wobei die jeweilige Mündung knapp hinter der vorletzten Varix angelegt wird, so daß von der Seite betrachtet der Eindruck einer Treppe entsteht. Die Schale ist meist braun, kann gelbliche Flecken haben oder eine gelb-braune Bänderung aufweisen. Die Nabelgrube ist dreieckig und trennt den dorsalen vom ventralen Teil der letzten Windung. Die Apertur ist oval eiförmig, etwas nach unten ausgezogen und eng. Auf der Mündungsinenseite befinden sich drei Falten, von denen die mittlere am stärksten ist und zweigeteilt sein kann. Die Palatalwand trägt einen Grat, der mit mehreren (4-6) kleinen Zähnen besetzt ist. Höhe 19-22 mm, Breite 13-16 mm.

Der Apex ist leicht über das Gewinde erhoben, er ist deutlich heterostroph. Die erste napfförmige Schale ist ca. 150 µm breit, ca. eine sichtbare Windung steht fast rechtwinklig auf den folgenden. Ab der zweiten bis dritten Windung erreicht das Gewinde die kegelige Form, die beim Adulttier verwirklicht ist. Mit der zweiten Windung beginnt eine auffällige Skulpturierung der Schale; feine Gruben sind dicht in Spirallinien angeordnet und werden von der feinen Anwachsstreifung gekreuzt. Die Suturen sind sehr flach. Im obersten Bereich der Umgänge ist eine sehr flache Schulter ausgebildet, die bei größeren Schalen fast nicht mehr erkennbar ist.

Radula (Fig. 108-112).— Die Radulazunge ist blattförmig mit vielen Zähnen in einer Reihe. Der Mittelzahn ist bilateralsymmetrisch, herzförmig, wobei die hakenförmige Spitze nach oben zeigt und die Basis sich verbreiternd in der Radulamembran verankert ist. Die Lateralzähne haben eine einfache Schneidekante und eine rundlich ovale Form. Die Marginalzähne haben eine kleinere zur Mitte ausgerichtete Spitze und eine breitere stumpfe Schneidekante an der Außenseite. Die Seitenkanten der Marginalzähne können kleinere sägeblattartige Zacken besitzen. Die Zähne sind in vielen geraden Reihen angeordnet. Die Marginalzähne sind etwas angewinkelt.

Tafel 8

Fig. 99: Radula von *Otina otis* (Turton, 1819) (Primel bei Roscoff, Bretagne, Frankreich), Maßstab: 99 = 3 µm. Fig. 100-103: *Otina otis* (Turton, 1819) (Primel bei Roscoff, Bretagne, Frankreich), Maßstab: 100, 101, 103 = 300 µm; 102 = 100 µm. Fig. 104-107: *Pythia plicata* (Gray, 1825) (Pasir Ris, Singapur), Maßstab: 104, 105, 106 = 1000 µm; 107 = 300 µm. Fig. 108-112: Radula von *Pythia plicata* (Gray, 1825) (Pasir Ris, Singapur), Maßstab: 108, 109 = 300 µm; 110, 111 = 30 µm; 112 = 10 µm.



Die Zahnformel lautet etwa $166 \times 1-21-31$.

Ontogenese.— Die im April 1990 in Singapur gesammelten Tiere haben erst im Januar 1991 das erste Gelege produziert. Später im Jahr gab es weitere Gelege. Einige der Tiere lebten noch im Herbst 1992.

Die Gelege bestehen aus klar durchsichtigen Gallertehaufen, die über der Wasserlinie an Kalksteinen (oder an den Glasscheiben des Aquariums) abgelegt werden. Das Gelege besteht aus mehreren hundert gelblichen Einzeleiern. Die Eikapseln sind durch spiralförmige Fäden untereinander verbunden und in einem in Segmente geteilten Außenschlauch untergebracht, der den ca. $0,5-1 \text{ cm}^3$ großen Gelegehaufen bildet.

Das Ei ist ca. $0,12 \text{ mm}$ groß. Die Eikapsel ist oval und an der langen Seite ca. $0,4 \text{ mm}$ groß. Der spiralförmig aufgerollte Verbindungsschlauch (Chalazae) wird durch einen Innenschlauch umhüllt; dann folgt die Gallertesicht und darauf der Außenschlauch, der unregelmäßige Einschnürungen haben kann.

Nach 8 Tagen ist der Embryo fast so groß wie die Eikapsel. Das Operkulum ist vorhanden, das Velum ist vergleichsweise klein, der Mantelrand ist noch fest mit der Schale verbunden und die Mitteldarmdrüse ist in längliche Dotterspeicherbereiche aufgeteilt.

Nach 12 Tagen ist der Embryo fast schlupfbereit, zieht sich aber nie in die Schale zurück, obwohl das Operkulum funktionell erscheint. Der Fuß ist nicht bewimpert, wie es bei *Pythia scarabaeus* der Fall ist. Die schlüpfende Veligerlarve ist schon recht groß und weit entwickelt. Nach dem Schlüpfen verstarben die Veliger.

Pythia (Trigonopythia) Kobelt, 1898

Die Untergattung unterscheidet sich conchologisch durch das stärker zusammengedrückte, dreieckige Gehäuse mit einer langen horizontalen Nabelgrube. Eine Nabelgrube ist auch bei *P. plicata* schon im Ansatz vorhanden. Die Schalen von *P. scarabaeus*, *P. plicata* und *P. trigona* liegen durchaus auf einer morphologischen Linie, so daß die Unterscheidung einer eigenen Untergattung für *P. trigona* nicht zwingend erscheint. Es stand kein lebendes Material von *P. (T.) trigona* zur Verfügung.

Pythia (Trigonopythia) trigona (Troschel, 1838)
(Fig. 120)

Gehäuse.— Windungen flach, Umgänge gleichmäßig ansteigend, letzter Umgang ca. $\frac{2}{3}$ der Gehäusehöhe. Der Nabel ist eine horizontale Grube, die durch die Sutura der beiden Hälften des letzten Umgangs gebildet wird. Die Apertur ist extrem eng. Gehäuse braun oder sandfarben, zum Teil mit unregelmäßigen braunen Flecken.

2. 7. 1. 2. *Cylindrotis* Moellendorff, 1895

Gehäuse.— Die Schale ist zylindrisch oder pupenförmig, glatt und glänzend. Apertur eng, oben spitz zulaufend, unten gut gerundet. Mit einer Parietalfalte, die zur Basis der Apertur führt und so den Anschein eines Ausgusses vermitteln kann, zwei Columellalfalten, von denen die untere sehr klein ist, und meist drei schwache Palatalfalten.

Verbreitung.— SE-Asien (Philippinen, Thailand, Malaysia und Singapur).

In Malaysia und Singapur wurden zwei Arten gefunden, *C. quadrasi* und *C. siamensis*. Bei ersterer ist die Endwindung ungefähr halb so hoch wie das gesammte Gehäuse; bei letzterer ist die letzte Windung fast gleich der Gehäusehöhe.

Cylindrotis quadrasi Moellendorff, 1895
(Fig. 135-141)

Lebensweise.— Die Tiere wurden im April 1989 in Singapur gesammelt. Sie leben in Mangrovezonen, vergraben zwischen faulem Holz, auf verwesender organischer Substanz und in von Krebsen gebauten Hügeln.

Gehäuse.— Gehäuse hoch und schlank, zylindrisch, mit stumpfem Apex, der bei älteren Tieren meist erodiert ist. Endwindung ca. $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ der Höhe der Schale. Apertur eng, oben spitzwinklig, unten gerundet mit einem angedeuteten Ausguß; mit zwei Spindelfalten, von denen die obere kräftiger und die untere oft nicht sichtbar und sehr klein ist, und einer bis drei schwachen Palatalfalten gegenüber den Spindelfalten. Bis 9×3 mm (Brandt, 1974).

Der sichtbare Teil des von der Seite stumpfen Apex taucht in den späteren Windungen unter. Zwischen der linksgewundenen ersten Schale und den rechts gedrehten Adultwindungen kann ein kleines Loch offen bleiben, wie es auch z. B. bei *Ampibola crenata* vorkommen kann.

Der Protoconch ist dem einer fossilen Art aus dem Eozän von Saffré (Pariser Becken) ähnlich (siehe Kapitel 2. 8.).

Radula (Fig. 133, 134).— Die Radula ist relativ langgestreckt und schmal, die Zahnreihen sind gerade. Der Mittelzahn ist klein und nadelartig spitz. Die Lateralzähne haben eine große rundliche Schneidekante, die Marginalzähne eine zusätzliche innere Spitze. Es gibt ca. 80 Zahnreihen. Die Zahnformel lautet etwa 1-10-18.

Cylindrotis siamensis Brandt, 1974
(Fig. 142-147)

Lebensweise. – Diese Art lebt im gleichen Lebensraum wie *C. quadrasi*.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist zylindrisch, glatt, mit feinen Anwachslinien und wellenartiger Spiralstreifung. Das Gewinde ist sehr kurz und flach kegelig; der Protoconch ragt ein wenig hervor. Die Endwindung ist sehr groß, ca. $\frac{8}{9}$ der Gesamthöhe. Die Apertur ist ähnlich wie bei *C. quadrasi*.

Bis ca. 12×6 mm groß, bei mehr als sechs Windungen. Brandt (1974) gibt $4,25 \times 2,0$ mm bei 4,5 Windungen an. Daraus ergibt sich, daß Brandt (1974) keine ausgewachsenen Tiere beschrieben hat.

Der Apex ist relativ flach, der Protoconch etwas erhaben. Die erste sichtbare Windung ist rundlich und ca. 0,12 mm breit. Nach einer halben Windung wechselt die glatte Oberfläche zur Spiralreifenmusterung der Adultwindungen. Nach einer Windung verschwindet der Apex unter der dritten Windung (siehe Fig. 146, 147).

Radula.— Der Anfangsteil des Radulabandes ist ein kurzes Stück konisch und wird dann rechteckig langgestreckt. Die über 100 Zahnreihen sind gerade. Der Mit-

telzahn ist klein und spitznadelig. Die Lateralzähne haben eine dreieckige Schneidekante und eine zusätzliche Innenspitze. Die Marginalzähne gehen langsam aus den Lateralzähnen hervor; sie haben eine abgeflachte Schneidekante und eine größere Seitenspitze als die Lateralzähne. Die Zahnformel ist 1-11-12.

2. 7. 1. 3. *Laemodonta* Philippi, 1846

Die Schalen sind recht klein (ca. 4-9 mm), fest und eiförmig oder oval-konisch. Das Gewinde ist etwas größer als die Endwindung. Skulpturelemente der Windungen sind Spiralfurchen oder viele Gruben in einer Reihe. Die Apertur ist eng und hat immer eine Spindelfalte, 1-2 Parietalfalten und 1-3 Palatalzähnen oder eine feine Leiste in der Außenlippe.

Es gibt weltweit etwa 10 Arten (Hubendick, 1956). Diese sind weit verbreitet an den Küsten des Pazifik und Indik. Nur eine Art lebt in der Karibik (*L. cubensis*).

Laemodonta konnte in Asien, besonders in Malaysia und Singapur gesammelt werden. Die Tiere leben auf dem schlammigen Untergrund in Bereichen, die vom normalen Hochwasser erreicht werden, etwa im mittleren bis oberen Intertidal. Hier sind sie unter Stämmen, im Schlamm und Detritus von Mangrovemischwald bzw. Hochwald häufig, meist nicht im eigentlichen Intertidal, sondern in Hochwasserbereichen, wo Pflanzenmaterial (Mulm) liegenbleiben kann.

Über die Ontogenese von *Laemodonta* ist wenig bekannt. Hubendick (1956) glaubte, daß die Arten "probably lack a pelagic larval stage of any considerable duration", was dazu führt, daß keine leichte Verbreitung möglich ist und so die intraspezifische Variation gefördert wird. Dagegen spricht allerdings, wie auch Hubendicks Studie zeigt, daß die Arten über weite geographische Räume verbreitet sind, was mit einer pelagischen Larve leicht erklärbar wäre.

Die Gelege von *Laemodonta* bestehen aus spiralig abgelegten Gallertesträngen, die denen von *Cassidula* ähneln. Die Form des Protoconch deutet auch eine freie Larvalphase an.

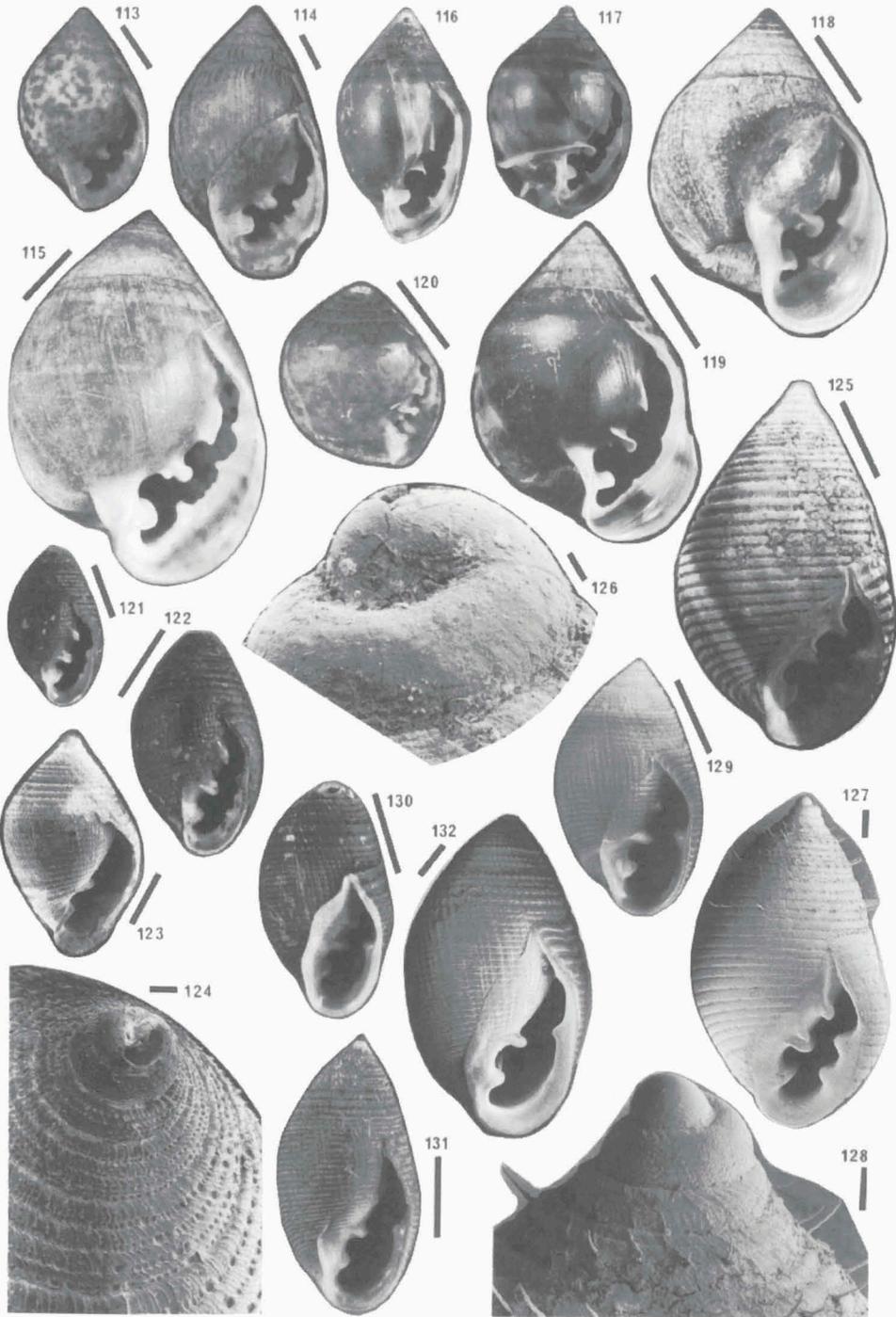
Laemodonta octanfracta (Jonas, 1845)

(Fig. 125-128)

Gehäuse.— Gehäuse mit sechs bis acht Windungen, bis zu 7,5 mm hoch. Die Windungen haben eine Skulptur von regelmäßigen flachen und breiten Spiralgrä-

Tafel 9

Fig. 113: *Pythia scarabaeus* (Linné, 1758) (NMS 153048/8; Molukken), Maßstab: 113 = 0,5 cm. Fig. 114, 115: *Pythia scarabaeus* (Linné, 1758) (Lovina Beach, Bali, Indonesien) Maßstab: 114, 115 = 0,5 cm. Fig. 116-119: *Pythia plicata* (Gray, 1825) (Mandei, Singapur), Fig. 116 und 117 ohne Maßstab, 116 = 0,8 × 0,5 cm; 117 = 0,6 × 0,4 cm. Maßstab: 118, 119 = 0,5 cm. Fig. 120: *Trigonopythia trigona* (Troschel, 1838) (NMS 220660/18; Thailand), Maßstab: 120 = 0,5 cm. Fig. 121 -124: *Laemodonta punctatostrata* (H. & A. Adams, 1853) (Kurangi, Singapur), Maßstab: 121, 122 = 0,25 cm; 123 = 1000 µm; 124 = 100 µm. Fig. 125, 126: *Laemodonta octanfracta* (Jonas, 1845) (NMS 177311; Hilo, Hawaii), Maßstab: 125 = 1000 µm; 126 = 30 µm. Fig. 127, 128: *Laemodonta octanfracta* (Jonas, 1845) (Shimo La Tewa, Kenia), Maßstab: 127 = 300 µm; 128 = 100 µm. Fig. 129, 131, .132: *Laemodonta siamensis* (Morelet, 1875) (Suwung, Bali, Indonesien), Maßstab: 129, 131 = 0,25 cm; 132 = 1000 µm Fig. 130: *Laemodonta siamensis* (Morelet, 1875) (Sungei China, Singapur), Maßstab: 130 = 0,25 cm.



ben. Etwa 5 bis 6 Gräben sind oberhalb der Endwindung sichtbar; die Gräben und Zwischenräume können in ihrer Breite und Tiefe variieren. Die Varix um die Mündung ist vergleichsweise schwach entwickelt.

Der erste sichtbare Teil des Protoconchs ist relativ breit (ca. 0,15 mm) und steht schräg auf den späteren Windungen. Nach etwa einer halben sichtbaren Windung zeigt ein flacher Absatz den Übergang zur Juvenilschale an. Die erste Windung ist glatt. Nach der Metamorphose haben die Windungen ein feines Spiralwellenmuster, das langsam zur Grabenskulptur übergeht.

Verbreitung.— Diese, die Typusart von *Laemodonta*, hat eine Indo-West-Pazifische Verbreitung, von Mauritius und den Seychellen bis zu einigen Pazifikinseln (Fiji, Tahiti und Hawaii) und Australien (Hubendick, 1956). Die Art, die in Kenia gefunden wurde, gehört entweder hierher oder es handelt sich um *L. monilifera* (H. & A. Adams, 1853), die mindestent sehr ähnlich ist. *L. monilifera* ist offenbar noch etwas weiter verbreitet und auch aus Ostafrika gemeldet worden. Der Unterschied zwischen den beiden Arten liegt in der Tiefe der Gräben auf den Windungen (siehe Hubendick, 1956). Danach gehört das aus Hawaii stammende Exemplar eher zu *L. monilifera* und das Gehäuse aus Kenia zu *L. octanfracta*.

Laemodonta punctigera (H. & A. Adams, 1853)
(Fig. 186-190)

Gehäuse.— Gehäuse mit großen, rundlichen Gruben, die in Spiralreihen die Windungen bedecken. Der Raum zwischen den Gruben ist glatt. Achsialstreifung ist nicht vorhanden. Die Gehäuse, ca. 6,5 × 4 mm gross, sind meist braun-gelb gestreift und haben eine fast perfekte Eiform.

Radula (Fig. 191, 192).— Der Mittelzahn ist klein und nadelig. Die Lateralzähne haben eine große abgerundete Schneidekante und auf jeder Seite eine nadelartige Spitze. Die Marginalzähne sehen ungefähr genauso aus, sind jedoch ca. doppelt so groß wie die Lateralzähne. Als Ausgleich dafür verschwindet jede zweite Zahnreihe mit dem Beginn der Marginalzähne. Es sind dann also halb so viele Zähne von doppelter Größe vorhanden.

Die Radula ist länglich rechteckig, der Anfangsteil ist ein kurzes Stück konisch, das Ende breit. Die Zahnreihen sind sehr zahlreich. Es sind etwa 130, was ca. 65 Marginalzahnreihen entspricht. Die ungewöhnliche Zahnformel lautet: 1-12- $\frac{1}{2}$ 16.

Eine ähnliche Reduzierung der Zahnreihen liegt bei *Cassidula aurisfelis* (Fig. 198, 199) vor. Hier endet jede vierte Zahnreihe bei ca. dem 38. von 61 Lateralzähnen. Allerdings sind diese Fälle nicht für Archaeopulmonaten und Ellobiiden spezifisch, sondern Ausnahmen.

Verbreitung.— Die Art ist aus fast allen Küstengebieten des westlichen Indischen Ozeans und des SE-Asiatischen Raums bekannt (Hubendick, 1956; Brandt, 1974).

Laemodonta punctatostriata (H. & A. Adams, 1853)
(Fig. 121-124)

Gehäuse.— Das Gehäuse ist etwas schlanker (ca. 6,0 × 3,5 mm) als jenes von *L. punctigera*. Es hat zahlreichere Spiralreifen mit kleineren Gruben, die nicht immer

deutlich voneinander getrennt sind und mindestens auf dem Gewinde von deutlicher Axialstreifung gekreuzt werden. Die Gehäuse sind einfarbig dunkelbraun.

Die Apertur und die ausgeprägten Mündungsfalten entsprechen *L. punctigera*. Beide Arten wurden im gleichen Lebensraum gefunden (s. o.).

L. punctatostrata wird von Hubendick (1956) in die Synonomie von *L. punctigera* gestellt. Die Art des Punktemusters ist aber sehr verschieden, und es sind auch keine Übergangsformen gefunden worden. So schließe ich mich Brandt (1974) an, der beide Arten als getrennt auffaßt.

Laemodonta siamensis (Morelet, 1875)
(Fig. 129-132)

Gehäuse.— Die Gehäuse sind recht groß für die Gattung, bis $9,0 \times 5,3$ mm (Brandt, 1974). Sie haben eine körnelig wirkende Oberfläche, dadurch, daß die Spiralgrabenmusterung von kräftiger achsialer Anwachsstreifung gekreuzt wird. Der Nabel ist meist etwas offen. Die Apertur hat zwei größere Parietalfalten und eine kleinere Schwiele darüber, die Außenlippe hat eine schmale Leiste mit einer großen und einer kleineren Verdickung. Die Schalen sind einfarbig hellbraun.

Verbreitung.— Diese Art ist in SE-Asien weit verbreitet. Eigenes Material stammt aus Bali, Singapur und Malaysia.

2. 7. 1. 4. *Allochroa* Ancey, 1887

Nach Kay (1979) kommt *A. bronni* (= *Auricula sandwichiensis* Souleyet, 1852) auf Hawaii vor. Die Schnecke lebt noch seewärts von *Melampus*, *Pedipes* und *Laemodonta*, Arten, oft vergraben im Kies von Hochwasserpools oder entlang der Felsküsten.

Allochroa layardi (H. & A. Adams, 1854)
(Fig. 148-151, 193-196)

Gehäuse (aus Sri Lanka).— Das Gehäuse ist bei 6,5 Windungen 6 mm hoch und knapp 3 mm breit. Der Apexwinkel beträgt ca. 50° . Die Endwindung ist etwas kürzer als das Gewinde. Dieses ist hochkegelförmig. Die Umgänge sind etwas konvex. Auf der Spindel sind 3 bis 4 Falten ausgebildet, die deutlich in die Mündung hereinragen; eine Palatalfalte ist mehr oder weniger stark, genau gegenüber den Spindelfalten, ausgebildet. Besondere Merkmale sind die dicht gedrängten Spiralfurchen auf den Windungen sowie die zum Teil sehr dichte Periostrakalbehaarung. Die Härchen liegen zum Großteil im oberen Drittel der Umgänge, können aber auch um die Mündung herum und über die gesamte Schale verteilt sein; sie haben ihre Basis an der Kreuzungsstelle von Spiralfurchung mit der geringer ausgeprägten Anwachsstreifung. Sie werden bis zu ca. 0,25 mm lang.

Der Protoconch ist heterostroph. Die erste Schale ist ca. 0,14 mm breit und ragt etwas über die späteren Windungen hinaus. Der Winkel zwischen Proto- und Teleoconch beträgt etwas weniger als 90° , kann aber auch flacher sein.

2. 7. 1. 5. *Cassidula* Férussac, 1821

Die Gehäuse der Arten der Gattung *Cassidula* tragen eine kräftige Schwiele, die vom Außenrand der Mündung in die Apertur hineinragt. Diese Schwiele ist mit mehreren Knoten besetzt. Die Spindelfalten liegen tief (siehe Foto ohne Schwiele, Fig. 168), die Innenwindungen sind weitgehend ausgeräumt, und nur die oberen (zur Sutur zeigenden) Anteile sind zum Teil noch in Resten vorhanden. Die Innenlamelle, die aus den Spindelfalten hervorgeht, reicht ein bis zwei Windungen weit in das Gehäuse.

Die Gehäuse von *Cassidula* sind dick, recht groß (10-30 mm) und mit einem dicken Periostracum überzogen. Sie zeigen meist bräunliche Farben mit einem oder mehreren Bändern. Das Gewinde ist relativ kurz und konisch. Der letzte Umgang ist groß, eiförmig oder verjüngt sich abapikal konisch. Die Apertur ist normalerweise eng, mit einer Columellafalte und 1-2 Parietalfalten. Die Umbilikalgrube ist von einem schmalen Kiel umgeben. Der Mündungsaußenrand ist verdickt und hat eine leistenartige Verengung, die nach innen zeigt. Die Apertur läuft nach oben spitz aus und endet in einer schmalen, spitz zulaufenden Grube.

Auffällig bei allen *Cassidula* Arten ist, daß fast nur Gehäuse adulter Tiere gefunden wurden. Diese sind fast alle ungefähr gleich groß. Selten findet man dünne Gehäuse mit starker Behaarung, die vor allem auf dem Gewinde zu sehen ist. Die Protoconche sind durch die Lebensweise im Schlamm fast immer zerstört.

Die Radula ist mit vielen gleichartigen glatten Zähnen besetzt; die Marginalzähne haben eine zusätzliche innere Seitenspitze.

Die Gelege aller drei beschriebenen Arten sind ähnlich, sie bestehen aus charakteristischen Spiralen, die im Lebensraum der erwachsenen Tiere, kurz unterhalb der mittleren Hochwasserlinie, abgelegt werden.

Cassidula ist eine artenreiche Gattung. Alle Arten leben auf Schlamm im Intertidal, und zwar in Mangrovezonen oder Ästuaren. *Cassidula* kommt oft zusammen mit *Melampus*, *Ellobium* und anderen Ellobiiden zwischen Baumwurzeln und verwesener organischer Substanz vor. Bevorzugt hält sie sich bis ca. 1 m unterhalb der Hochwasserlinie auf. Häufig sind die Schnecken auf freien Flächen zwischen den Mangroveurzeln zu finden.

Cassidula lebt rezent an den Küsten des Indopazifik (incl. Ostafrika und Australien), sie kommt nicht im Ostpazifik und im Atlantik (Amerika) vor. Fossil gibt es Vertreter der Gattung seit dem Miozän in Europa (Zilch, 1959).

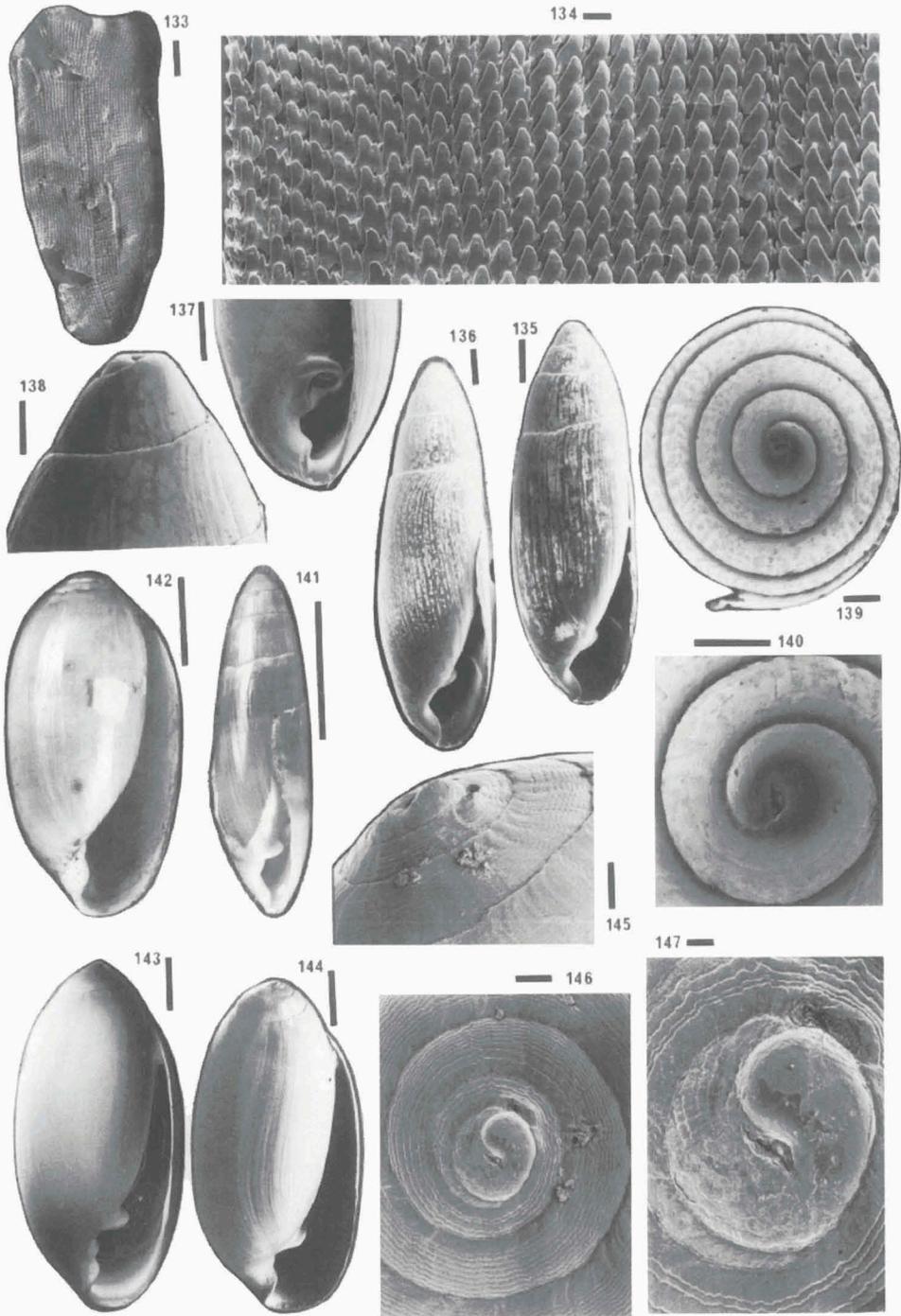
Brandt (1974) unterscheidet drei thailändische Arten von *Cassidula*, und zwar *C. mustelina*, *C. multiplicata* und *C. aurisfelis*. Da keine anatomischen Untersuchungen angestellt wurden werden diese drei Taxa in dieser Arbeit als eine Art behandelt.

Cassidula aurisfelis (Bruguière, 1789)

(Fig. 166-169)

Tafel 10

Fig. 133, 134: Radula von *Cylindrotis quadrasi* Moellendorff, 1895 (Krangi, Singapur), Maßstab: 133 = 100 µm; 134 = 10 µm. Fig. 135-141: *Cylindrotis quadrasi* Moellendorff, 1895 (Krangi, Singapur), Maßstab: 135, 136, 137 = 1000 µm; 138, 139, 140 = 300 µm; 141 = 0,25 cm. Fig. 142-147: *Cylindrotis siamensis* Brandt, 1974 (Krangi, Singapur), Maßstab: 142 = 0,25 cm; 143, 144 = 1000 µm; 145, 146 = 100 µm; 147 = 30 µm.



Lebensweise.— Die großen Schnecken leben vorwiegend an Stämmen verschiedener Mangrovepflanzen und auf von thalassinoiden Krebsen gebauten Hügeln, sofern diese über die Hochwassergrenze hinausreichen. Auf diese Weise weicht *Cassidula* den Flutwässern aus. Bei Ebbe kriechen die Tiere ins Wurzelwerk oder weiden auf den umliegenden intertidalen Schlammflächen und fressen Pflanzenmaterial und Detritus. Die Gelege werden an Holzplatten oder auf den Flanken von Krebshängeln so plaziert, daß sie von einer durchschnittlichen Flut erreicht werden.

Gehäuse.— Gehäuse relativ gross, 3,5 x 1,8 mm. Die Protoconche waren bei allen gefundenen Schalen zerstört.

Radula (Fig. 198-201).— Der Mittelzahn ist klein und nadelig. Die breiten Lateralzähne haben eine runde Schneidekante. Die Marginalzähne eine Innenspitze und eine runde bis längliche Schneidekante.

Die Radula ist ca. 1,4 mm breit. Das Besondere an der Radula ist, daß jede vierte Lateralzahnreihe ab ca. dem 38. Zahn aufhört. Die Formel ist 1-61-30.

Ontogenese.— Die Entwicklung im Ei wurde nicht beobachtet, da die Tiere im Aquarium keine Gelege produziert haben, obwohl sie seit dem Frühjahr 1989 gehalten wurden.

Die Gelege wurden im Gelände gefunden. Sie bestehen aus einem dünnen (ca. 1 mm) dunklen Faden, der in Spiralen mit ca. 5 cm Durchmesser ausgelegt wird. Ein Gelege besteht aus ca. 10 Umgängen mit ca. 2 mm Abstand zwischen dem Eikapselschlauch.

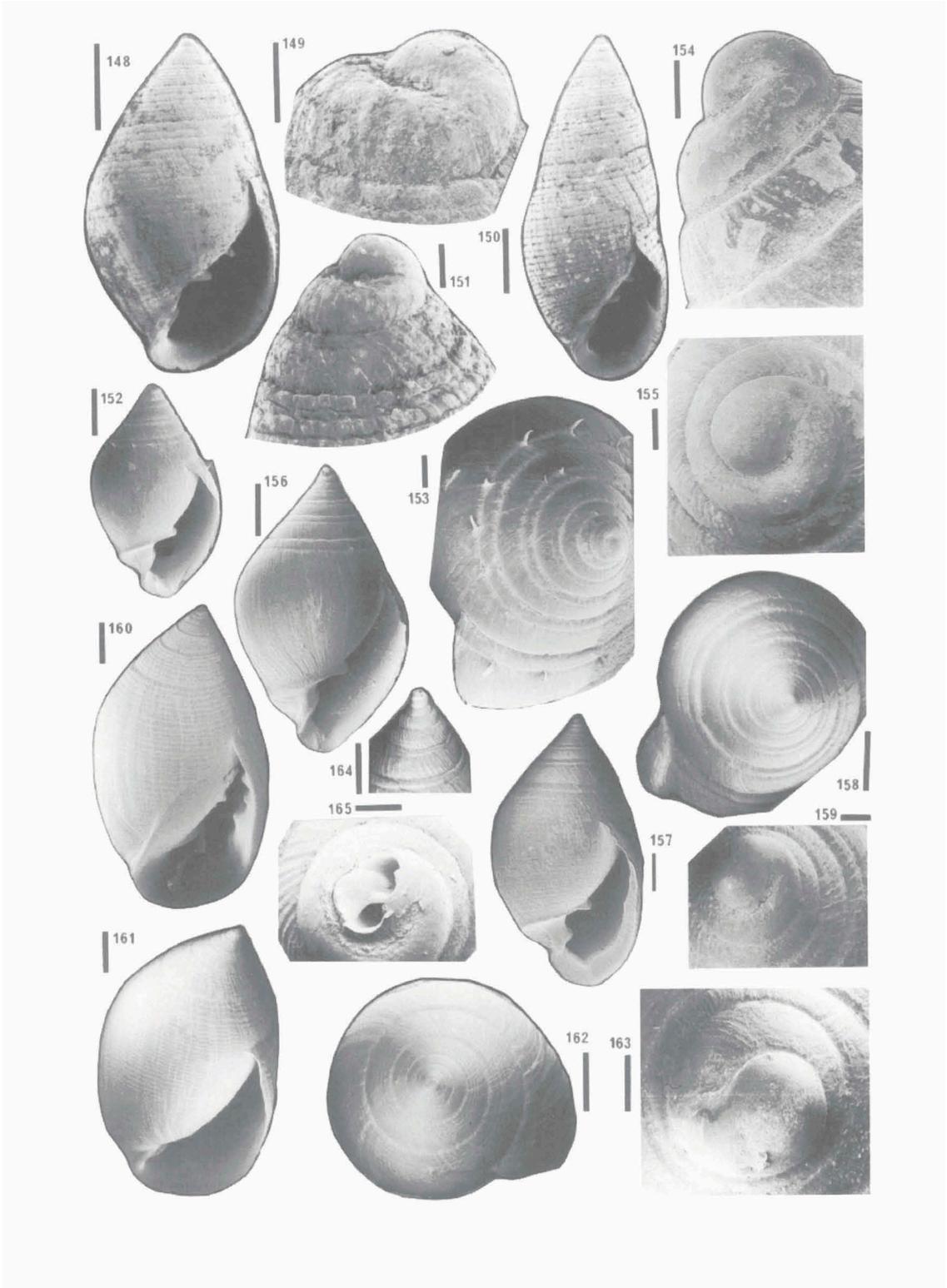
Cassidula sulcolosa (Férussac, 1821)
(Fig. 164-165, 170-173)

Lebensweise.— Diese Art lebt an küstennahen Süßwasserbächen oder am landwärtigen Rand von Mangroven, und zwar in Bereichen, die normalerweise feucht und kalkreich sind und nur gelegentlich vom Meerwasser voll überflutet werden. Die Schnecken kriechen auf und unter Kalksteinen oder auf Schlamm und weiden Algen und Detritus.

C. sulcolosa wurde auf Bali zum Beispiel in einem periodisch wasserführenden Gezeitenbach bei Teluk Terima gesammelt. Nach Regenfällen führte der Bach Süßwasser, bei hoher Flut Salzwasser. Die Tiere leben vorwiegend ufernah an der Flanke des Bachs und vergraben sich, genau wie *Auriculastra*, bei Hochwasser ins Sediment. In demselben Bach lebte *Melampus (Signia)*, allerdings unter Steinen in dem Teil des Flußbetts, der normalerweise feucht, aber nicht überflutet ist.

Tafel 11

Fig. 148, 149: *Allochroa layardi* (H. & A. Adams, 1854) (NMS 177301; Sri Lanka), Maßstab: 148 = 1000 µm; 149 = 100 µm. Fig. 150, 151: *Allochroa layardi* (H. & A. Adams, 1854) (NMS 177596; Romblon, Philippinen), Maßstab: 150 = 1000 µm; 151 = 100 µm. Fig. 152-156: *Ophicardelus costellaris* (H. & A. Adams, 1854) (Wellinton, Neuseeland), Maßstab: 152 = 1000 µm; 153 = 300 µm; 154, 155 = 100 µm; 156 = 1000 µm. Fig. 157-159: *Cassidula zonata* (Iredale, 1936) (AM 14685), Maßstab: 157, 158 = 1000 µm; 159 = 100 µm. Fig. 160-163: *Cassidula dolidum* (AM 162 295), Maßstab: 160, 161, 162 = 1000 µm; 163 = 100 µm. Fig. 164, 165: *Cassidula sulcolosa* (Férussac, 1821) (Bali, Indonesien), Maßstab: 164 = 1000 µm; 165 = 100 µm.



Ferner war *C. s.* in Bächen des Küstensumpfs von Suwung häufig. Dort war *C. s.* ebenfalls sowohl dem Süß- als auch dem Salzwasser ausgesetzt und lebt ebenso unter Steinen im Uferbereich des Bachs. *C. s.* kommt dort zusammen mit *Melampus* vor. Daneben leben in diesem Lebensraum einige Brackwasser-Neritiden sowie einige Süßwasser Basommatophoren. Seltener war *C. s.* auf den Schlammflächen am Rand der Sama River Mangrove und am Ngurah Rai Airport.

Verglichen mit anderen Arten der Gattung *Cassidula* toleriert *C. sulcolosa* viel Süßwasser und lebt in relativ großer Nähe zum Festland. Im Mangrovewurzelbereich kommt sie nicht mehr vor.

Gehäuse.— Gehäuse relativ klein, ca. 14×8 mm).

Radula (Fig. 197).— Die Radula ist ca. 0,9 mm breit und hat ca. 65 Zähne pro $\frac{1}{2}$ Reihe. Die Zahnform entspricht der der anderen Arten dieser Gattung.

Ontogenese.— Die auf Bali gesammelten Tiere haben im Aquarium nur selten Gelege produziert. Diese wurden in unregelmäßiger Spirale auf Hartsubstrate geklebt (Glasscheibe, Steine). Die im Lebensraum gefundenen Gelege waren größer und regelmäßiger aufgewunden.

Die Eikapsel ist klein und oval, das Ei darin sehr klein und rund. Im Eischlauch sind die Kapseln untereinander verbunden und in Gallerte gehüllt. Nach 7-11 Tagen (temperaturabhängig) schlüpfen die Veliger oder sind schlupfbereit. Der Veliger unterscheidet sich fast nicht von dem von *Melampus fasciatus* aus Bali. Die freien Veligerlarven müssen Plankton fressen und verhungerten im Labor daher innerhalb weniger Tage.

Cassidula labrella (Deshayes, 1830)

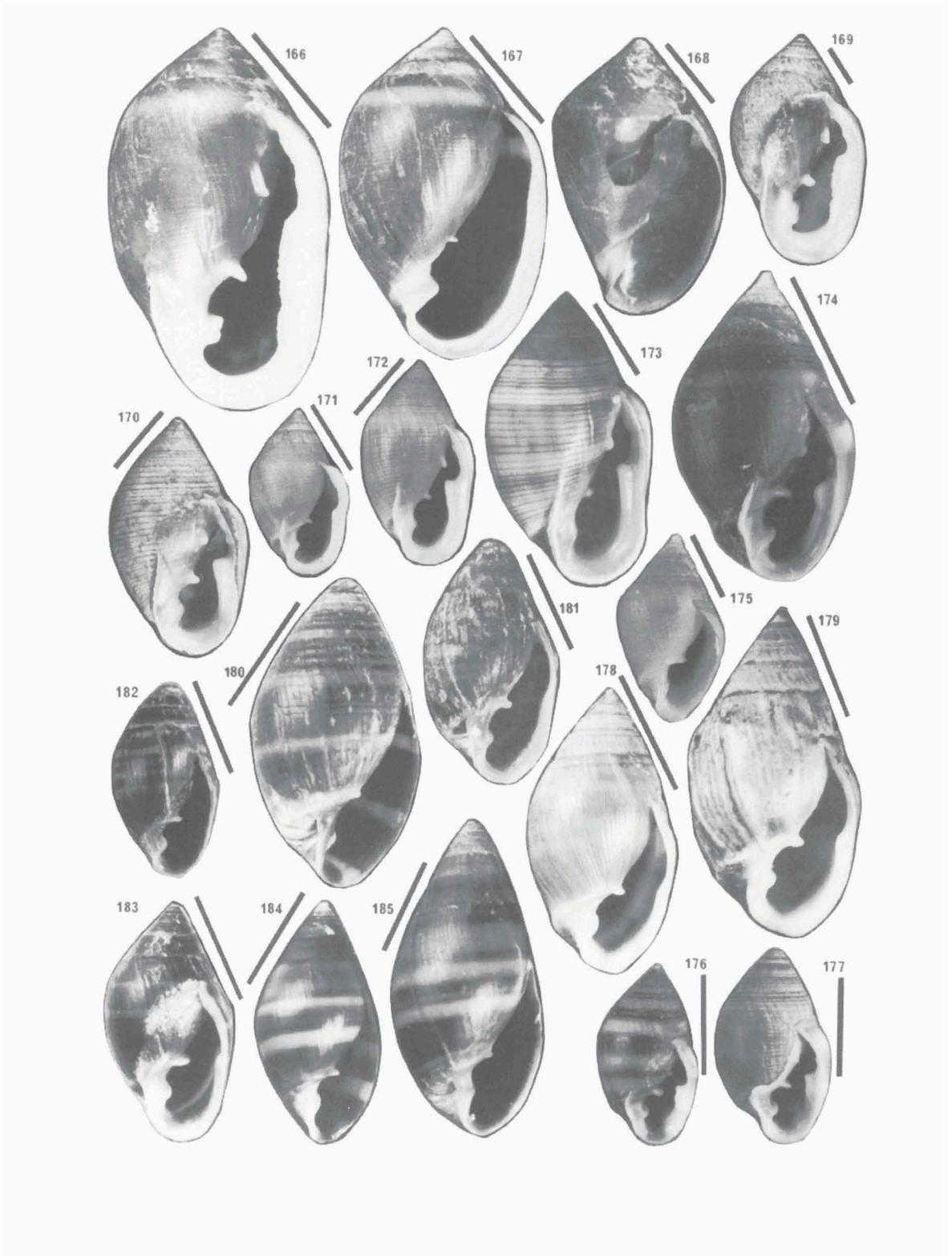
(Fig. 174-175, 215)

Lebensweise.— In Kenia ist *C. labrella* häufig, zum Beispiel in den Küstensümpfen von Shimo La Tewa, Bodo und Watamu konnten einige hundert Exemplare gesammelt werden. Hier lebt die Schnecke auf intertidalen Schlammflächen zwischen Mangrovewurzeln. Meist findet man sie in der Nähe von prielartigen Ablaufritten. Sie weidet bei Ebbe den Untergrund ab und kriecht bei Flut in das Sediment. Sie weicht also nicht auf die Wurzeln aus wie z. B. *C. aurisfelis*.

C. labrella teilt den Lebensraum mit *Micromelampus pulchellus* und zum Teil mit der generell landnäheren *Signia striata*. Mit *Melampus fasciatus* kommt sie nur ausnahmsweise zusammen vor, zum Beispiel in Shimo, wo die Mangrovezone von Korallenriffkalken im Hochwasserbereich begrenzt wird. Hier lebt dann auch *Auriculas-*

Tafel 12

Fig. 166: *Cassidula aurisfelis* (Bruguière, 1789) (Philippinen), Maßstab = 1 cm. Fig. 167-169: *Cassidula aurisfelis* (Bruguière, 1789) (Malaysia), Maßstab: 167 = 1 cm; 168, 169 = 0,5 cm. Fig. 170, 173: *Cassidula sulcolosa* (Férussac, 1821) (Bali, Indonesien), Maßstab: 170, 173 = 0,5 cm. Fig. 171, 172: *Cassidula sulcolosa* (Philippinen), Maßstab: 171, 172 = 0,5 cm. Fig. 174, 175: *Cassidula labrella* (Deshayes, 1830) (Shimo La Tewa, Kenia), Maßstab: 174 = 0,5 cm; 175 = .0,25 cm. Fig. 176, 177: *Cassidula zonata* (Iredale, 1936) (AM 14685), Maßstab: 176, 177 = 0,5 cm. Fig. 178, 179: *Ophicardelus quoyi* (H. & A. Adams, 1855) (AMSC 84688; Queensland, Australien), Maßstab: 178, 179 = 0,5 cm., Fig. 180: *Ophicardelus sulcatus* (H. & A. Adams, 1855) (Sydney, Australien), M. = 0,5 cm. Fig. 181, 182, 183: *Ophicardelus costellaris* (H. & A. Adams, 1854) (Wellington, Neuseeland), Maßstab: .181, 182, 183 = 0,5 cm. Fig. 184, 185: *Ophicardelus ornatus* (Férussac, 1821) (Wellington, Neuseeland), Maßstab: 184, 185 = 0,5 cm.



tra und noch weiter landwärts *Auriculodes*.

Die Verbreitung kann auch dadurch erfolgen, daß die Gelege an loses Holz, Kokosnüsse o. ä. angeheftet werden und durch die Gezeiten oder Regenfälle ins offene Meer gespült werden. Das gilt auch für andere Gattungen wie z. B. *Melampus*. Von *Melampus* ist allerdings bekannt, daß sich die Veliger in genau demselben Lebensraum niederlassen, den auch die adulten Tiere einnehmen (Russell-Hunter et al., 1972 für *M. bidentatus*). Deshalb finden sich bei *Melampus* meist, im Gegensatz zu *Cassidula*, sowohl kleine als auch große Schalen an einem Fundort.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist mit ca. 12 × 7,5 mm (Brown, 1980) relativ klein. Das Gewinde ist kegelig und nur wenig kürzer als die Endwindung. Die Apertur ist ähnlich der von *C. sulcolosa*. Die Gehäuse sind braun, zum Teil mit einem hellen Streifen; oft sind sie angebohrt oder angelöst und dann weiß kalkig.

Radula (Fig. 202-205).— Die Radula ist lang und rechteckig. Der Anfang ist etwas konisch, das Ende breit. Sie mißt ca. 1,22 × 0,47 mm (bis 0,6 mm breit) und hat ca. 115 Zahnreihen. Die Zähne sind typisch für die Gattung, die Zahnformel (bei ausgewachsenen Tieren) lautet etwa 1-21-33 bis 1-19-31.

Ontogenese.— Über die Ontogenese ist nichts bekannt. Die Gelege bestehen aus einer regelmäßigen Spirale, ähnlich (nur kleiner) denen von *C. aurisfelis*. Gelege werden wie bei den anderen Arten im Lebensraum plaziert, sie werden an Wurzeln und auf Hartsubstrate sowie an Holzplanken, Kokosnüsse oder ähnliches angeheftet.

Die ersten ca. 10 Entwicklungstage, die von *C. sulcolosa* beschrieben wurden, belegen die Existenz einer freien Veligerlarve vom Typ wie bei *Melampus*.

Verbreitung.— *Cassidula labrella* ist von Port Elisabeth (Südafrika) bis zum Massawa Channel (Mits'iwa, Äthiopien) entlang der ostafrikanischen Küste verbreitet (Brown, 1980).

2. 7. 1. 6. *Ophicardelus* Beck, 1837

Die Gehäuse sind länglich eiförmig, entweder glatt oder mit Spiralskulptur versehen. Das Gewinde ist erhaben konisch, die Mündung oval langgestreckt. Die Innenlippe trägt zwei starke Falten, die Außenlippe ist glatt oder hat eine kleinere Verdickung nach innen.

Die Windungen tragen oft eine oder mehrere Reihen von Periostracalhärchen, die eine feine Spirallinie unterhalb der Sutura hinterlassen. Die Innenwindungen der Schale sind nicht vollständig ausgeräumt. Die Innenlamelle, die aus der Spindelfalte hervorgeht, setzt sich nach oben in das Gewinde fort und es bleibt eine waagrecht stehende, von der Sutura ausgehende Kalklamelle stehen. Diese ist allerdings in der Mitte weit offen.

Die Tiere sind in Australien, Neuseeland und auf einigen Pazifikinseln zum Teil massenhaft verbreitet. Sie besiedeln Salzmarschen mit Halophyten, Schlammflächen zwischen Mangroven und Strandästuare.

In Australien sind die drei von dort bekannten Arten in der Nähe von Sydney (1989) und auf Lizard Island (1992) gesammelt worden. Der neuseeländische Vertreter *O. costellaris* ähnelt stark den australischen und wurde ebenfalls gesammelt (1989, 1992).

Nach Beu & Maxwell (1991) kommt die Gattung *Ophicardelus* in Neuseeland erst seit dem oberen Pliozän vor. Sie erkennen die Art *O. costellaris*, die in dem Gebiet auch heute noch häufig vorkommt.

Es ist möglich eine morphologische Reihe aufzustellen, bei der eine normale *Cassidula* zur Schalengestalt eines *Ophicardelus* überführt wird (vgl. Tafel 12).

Bei *Cassidula* (z. B. *C. sulcolosa* aus Bali; Fig. 173) ist die Apertur stark verengt. Die Innenlippe hat zwei starke Zähne, und ausgehend von der unteren Spindelfalte umgibt eine starke Varix das Nabelfeld. Der Mündungsaußenrand hat eine mit Knoten besetzte Leiste, die nach innen zeigt. Dies ist quasi der Orginalzustand einer *Cassidula*. Wird jetzt schrittweise die Verengung des Mündungsaußenrandes zurückgenommen, so bleibt zuerst nur eine Verdickung im oberen Bereich der Mündung und/ oder eine feine Innenleiste übrig. Dieser Zustand ist in den Gehäusen von *Cassidula zonata* (H. & A. Adams, 1854) (Fig. 157-159; Fig. 176, 177) aus Queensland verwirklicht.

Bleibt nur noch ein Knoten übrig, entsteht eine Form, wie sie bei *Ophicardelus quoyi* (Fig. 178, 179) vorhanden ist. *Ophicardelus sulcatus* (Fig. 180) besitzt noch die Spiralfurche, die auch *C. sulcolosa* hat. Wenn die Außenapertur innen ganz glatt ist, wird die Schalenform von *Ophicardelus ornatus* (Fig. 184, 185, 210) erreicht.

Die Windungen sind inzwischen fast ganz glatt und das Gehäuse ist jetzt auch schon wesentlich schlanker. Wird die Schale noch schmaler und etwas kleiner, wird die Schalenform von *Ovatella myosotis* erreicht.

Einhergehend mit dieser Entwicklung sind die entsprechenden Tiere in immer kältere Gewässer vorgedrungen: von Bali, das fast am Äquator liegt, über Nordaustralien bis in die gemäßigteren Breiten von Sydney und Neuseeland, sowie -in der anderen Richtung- bis Europa (*Ovatella*).

Ophicardelus costellaris (H. & A. Adams, 1854)
(Fig. 152-156, 181-183)

Lebensweise.— Das Tier lebt auf der Oberfläche in Salzmarschen (mit *Salicornia*), kriecht unter Holz und auf Salzwachse, frisst organischen Abfall oder kleine Algen wie *Rhizoclonium* (Morton & Miller, 1968). Der Lebensraum entspricht in etwa dem der ursprünglich europäischen Art *Ovatella myosotis*.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist eiförmig und bis ca. 11 × 6 mm groß. Es hat meist eine Spiralfurche unter der Suture, mit darin oft noch sichtbare Härchen. Der Mündungsaußenrand kann eine feine Leiste oder einen Knoten, der nach innen zeigt, entwickeln. Das Gehäuse ist braun mit hellen Bändern.

Die ersten Windungen stehen schräg auf den folgenden. Der Protoconch ist heterostroph; nach etwa einer halben sichtbaren Windung zeigt ein sehr flacher Absatz den Übergang zum Juvenilgehäuse an. Die schräg stehende erste Windung ist mit ca. 0,2 mm sehr breit.

Der Protoconch deutet eine Entwicklung in der Eikapsel an, ohne freie planktonische Veligerlarve. Die Veligerphase dürfte sich, ähnlich wie bei *Ovatella*-Arten auf die Eikapsel beschränken.

Ophicardelus ornatus (Férussac, 1821)
(Fig. 184-185, 210)

Gehäuse.— Gehäuse mittelgroß (ca. 11×6 bis $15 \times 7,5$ mm), dünn, länglich oval; Endwindung rund. Mit feiner Anwachsstreifung; keine Spirallimien. Innenlippe mit zwei starken Falten; die untere verläuft zum unteren Mündungsrand, die obere zur feinen Varix um das Nabelfeld. Außenlippe dünn und glatt. Gehäuse braun, meist mit hellen Bändern.

Radula (Fig. 211-213).— Das Radulaband, die Zahnform und die Zahnzahl entspricht den anderen Arten dieser Gattung.

Ophicardelus quoyi (H. & A. Adams, 1855)
(Fig. 178-179)

Lebensweise.— Die Art bevorzugt den Bereich zwischen Mangrovewurzeln, weit oben im Gezeitenbereich.

Gehäuse.— *O. quoyi* ist gegenüber *O. ornatus* durch ein etwas breiteres Gehäuse charakterisiert. Unter der Sutura liegt eine eingetiefte Spirallinie mit Härchen. Die Außenlippe ist etwas verdickt und trägt wenig über der Mitte einen kleinen Knoten. Der Abstand zwischen den Anwachslineien ist z.T. etwas größer als bei *O. ornatus*.

Ophicardelus sulcatus (H. & A. Adams, 1855)
(Fig. 180)

Lebensweise.— Die Art lebt im Mangrovewald nahe der Uferlinie.

Gehäuse.— Die Windungen haben konzentrische Spiralrinnen, die meist auf der Schulter am tiefsten sind. Die Abstände zwischen den Rinnen sind variabel. Der Mündungsaußenrand ist glatt.

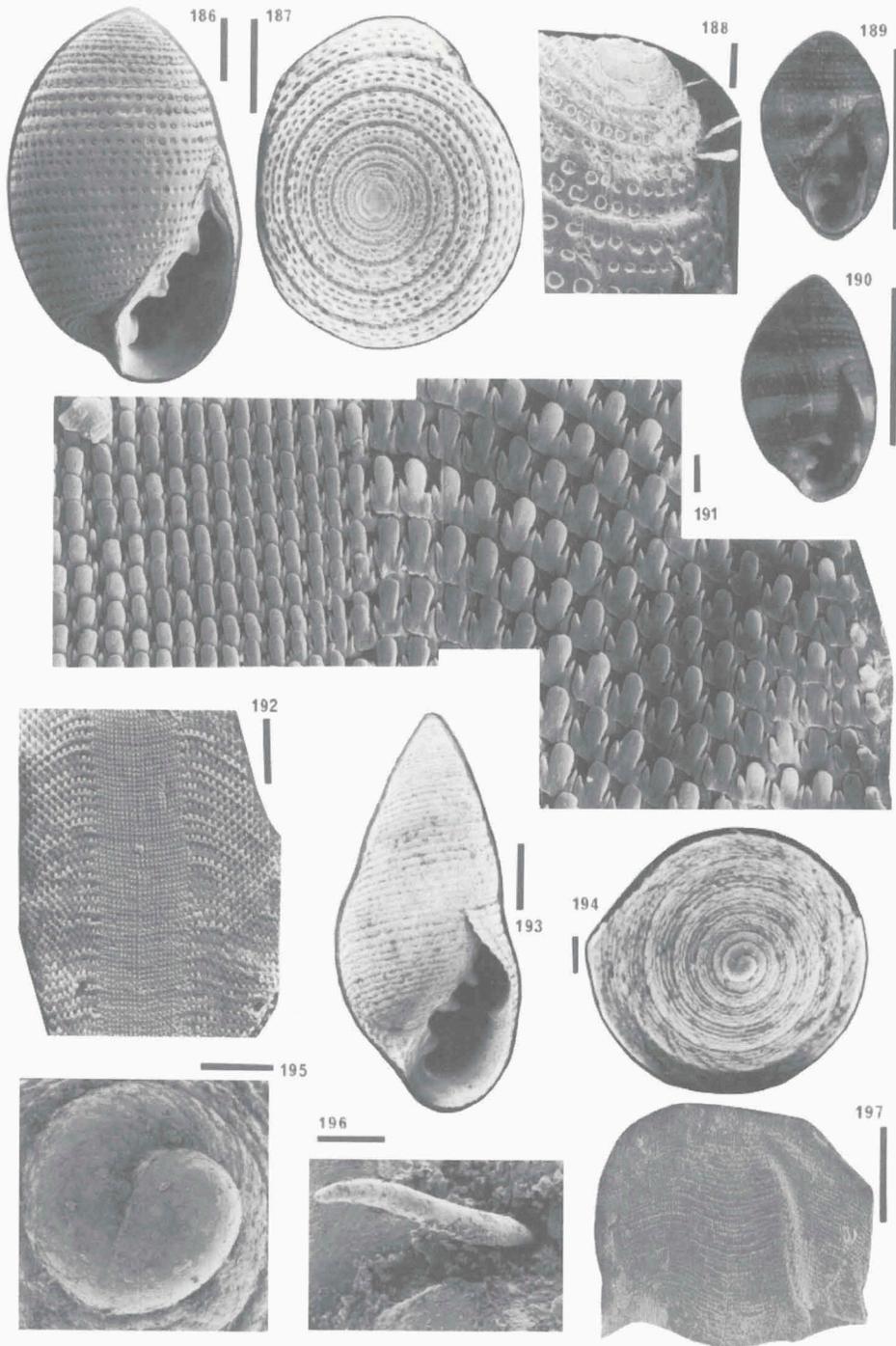
Radula (Fig. 206-209).— Die Radula hat die für Ellobiiden typische rechteckige Form. Sie mißt ca. $1,2 \times 0,6-0,7$ mm und ist damit relativ breit. Der Anfangsteil verbreitert sich schnell und das Endstück ist breit aufgefächert. Der Mittelzahn ist klein und nadelig, die Lateralzähne breiter und einspitzig, die Marginalzähne haben eine Innenspitze. Die etwa 90 Zahnreihen sind gerade angeordnet. Die Zahnformel variiert zwischen $1/18/25$ bzw. $1/14/29$.

2. 7. 1. 7. *Ovatella* Bivona, 1832

Bei den Arten der Gattung *Ovatella* werden die Innenwände des Gehäuses fast völlig resorbiert. Das Osphradium ist weitgehend zurückgebildet. Das Operkulum

Tafel 13

Fig. 186-190: *Laemodonta punctigera* (H. & A. Adams, 1853) (Kuala Selangor, Malaysia), Maßstab: 186, 187 = 1000 µm; 188 = 300 µm; 189, 190 = 0,5 cm. Fig. 191, 192: Radula von *Laemodonta punctigera* (H. & A. Adams, 1853) (Kuala Selangor, Malaysia), Maßstab: 191 = 10 µm; 192 = 100 µm. Fig. 193-196: *Allochroa layardi* (H. & A. Adams, 1854) (NMS 177596; Romblon, Philippinen), Maßstab: 193 = 1000 µm; 194 = 300 µm; 195 = 100 µm; 196 = 30 µm. Fig. 197: Radula von *Cassidula sulculosa* (Férussac, 1821) (Bali, Indonesien), Maßstab: 197 = 300 µm.



wird wenige Tage nach dem Schlüpfen abgeworfen. Bei *Ovatella* erfolgt die Embryonalentwicklung vollständig im Inneren der Eikapsel, wo eine Veligerlarve ausgebildet wird, die aber nie planktonisch lebt (Meyer, 1955).

Die Gattung wird meist in zwei Untergattungen getrennt: *Ovatella* Bivona, 1832 und *Myosotella* Monterosato, 1906. Die beiden Typusarten sind *O. (Ovatella) firminii* (Payraudeau, 1826 *Auricula*) und *O. (Myosotella) myosotis* (Draparnaud, 1801). *Myosotella* wird gelegentlich als eigene Gattung aufgefasst. Die relativ geringen Unterschiede rechtfertigen das sicher nicht.

Climo (1982) hat nachgewiesen, daß die SE-Australische *Auricula (Alexia) meridionalis* Brazier, 1877 (auch als *Marinula meridionalis*) zu *Ovatella myosotis* gehört.

Ovatella (O.) firminii (Payraudeau, 1826)
(Fig. 216-220)

Lebensweise.— Die Schnecke lebt in der Gezeitenzone unter Steinen oder zwischen den Byssusfäden von Muscheln sowie in Lagunen. Die Art lebt vor allem im Mittelmeer.

Gehäuse.— Das länglich-ovale Gehäuse ist klein (ca. 11 × 5,5 mm); das Gewinde ist fast doppelt so hoch wie die Mündung. Es gibt drei Zähne in der Innenlippe; der oberste ist meist am stärksten. Der Mündungsaußenrand ist oft nach innen verdickt. Die Windungen haben feine Spiralstreifen mit Grubenreihen von Periostracalhärchen. Die Innenwindungen sind weitgehend resorbiert; nur die Innenlamelle, die aus der Spindelfalte entsteht, verläuft ins Schaleninnere, von den oberen Nahtlinien ragt nur noch ein kleiner Grat hervor.

Der Protoconch ist heterostroph. Schon die erste Schale hat eine feine Anwachsstreifung; nach ca. $\frac{3}{4}$ sichtbarer Windung zeigt ein Absatz den Windungswechsel an. Jetzt beginnt sofort feine, sehr eng stehende Spiralstreifung; erst während der zweiten Windung beginnt die Spiralfurche unterhalb der Sutura und gibt es eine Behaarung.

Ontogenese.— *O. (O.) f.* ist ein Direktentwickler, der die Veligerphase nur innerhalb der Eikapsel durchläuft und das Gelege kriechend verläßt.

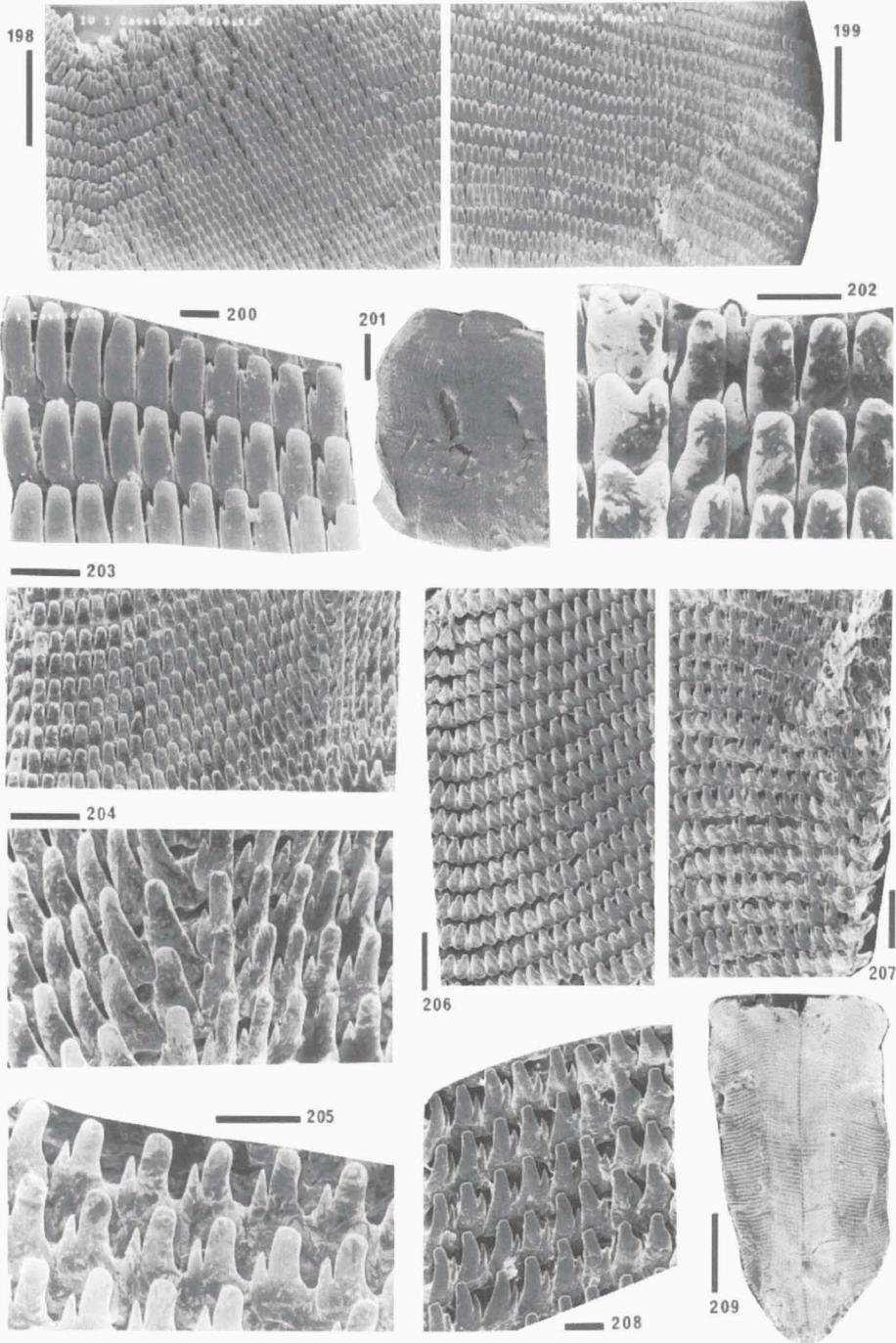
Ovatella (Myosotella) myosotis (Draparnaud, 1801)
(Fig. 221-238)

Lebensweise.— Die Schnecke lebt auf Außendeichwiesen zwischen Halophyten, in Strandästuaren nahe von Süßwasserzuflüssen oder zwischen Schlick, Steinen und Pflanzen im obersten Gezeitenbereich.

Verbreitung.— Die Art war wohl einmal auf Europa und den Mittelmeerraum beschränkt. Heute ist sie sowohl in Nordamerika als auch in Australasien und Südafrika verbreitet. Climo (1982) vermutet, daß der Mensch mit seinen Schiffen im Laufe der letzten Jahrhunderte für diese Verbreitung gesorgt hat.

Tafel 14

Fig. 198-201: Radula von *Cassidula aurisfelis* (Bruguière, 1789) (Malaysia), Maßstab: 198, 199 = 100 µm. Fig. 202-205: Radula von *Cassidula labrella* (Deshayes, 1830) (Shimo La Tewa, Kenia), Maßstab: 202, 204, 205 = 10 µm; 203 = 30 µm. Fig. 206-209: Radula von *Ophicardelus sulcatus* (H. & A. Adams, 1855) (Sydney, Australien), Maßstab: 206, 207 = 30 µm; 208 = 10 µm; 209 = 300 µm.



Gehäuse.— Die Gehäuse dieser Art sind extrem variabel, was sich auch in der großen Anzahl von Namen aus verschiedenen Lokalitäten ausdrückt. Besonders das Verhältnis Höhe zu Breite und die Anzahl der Spindelfalten variieren. Es zeigt sich aber, daß diese Variation an einem einzigen Standort gegeben sein kann, es sich also nicht nur um Standortvarianten oder "geographische Rassen" handelt.

Gegenüber *O. (O.) firminii* ist die Schale glatt; sie hat meist nur eine Spiralarinne unterhalb der Sutur, aus der Härchen hervortreten. Die Innenlippe hat meist zwei bis drei Zähne, es können aber auch bis zu sechs vorkommen. *Ovatella myosotis* und *Leucophytia bidentata* lassen sich dadurch unterscheiden, daß nur bei Letzterer der Fuß eine transversale (querverlaufende) Furche besitzt (Morton, 1955c).

Um die Variation der Schalengestalt darzustellen, hat Climo (1982, Fig. 1) *O. (O.) myosotis* aus Malaga, Port Adelaide, Südafrika und England mit Umrißzeichnungen abgebildet. Eine ähnliche Abbildung mit Fotos von verschiedenen *O. m.* Varianten gibt Meyer, (1955, Tafel 2). Er zeigt Schalen vom Jadebusen, Mallorca, Malta, Tunesien, Smyrna (Syrien), Irland und Dalmatien.

Der Apex ist typisch heterostroph. Die Embryonalschale ist ca. eine Windung linksgedreht und glatt. Der erste Teil ist taschenartig gerade oder etwas tütenförmig, bevor die Linksdrehung einsetzt. Ein flacher Absatz und der Beginn von feiner Anwachsstreifung zeigt den Metamorphosezeitpunkt an. Danach beginnt die für diese Art typische Musterung von Gruben in Reihen. Diese ist auf der ersten und zweiten Adultwindung immer vorhanden, danach kann sie verschwinden oder durchhalten. Mit der fünften Windung beginnt die Ausbildung der Spiralarinne unterhalb der Sutur.

Radula (Fig. 239-245).— Die Radula ist ein rechteckiges Band (ca. 11 × 4 mm). Der Anfangsteil ist ein sehr kurzes Stück konisch (die Zahnreihen nehmen schnell an Breite zu) Das Ende ist breit und etwas zur Mitte eingesenkt (konkaver Bogen von der Mitte zum Rand).

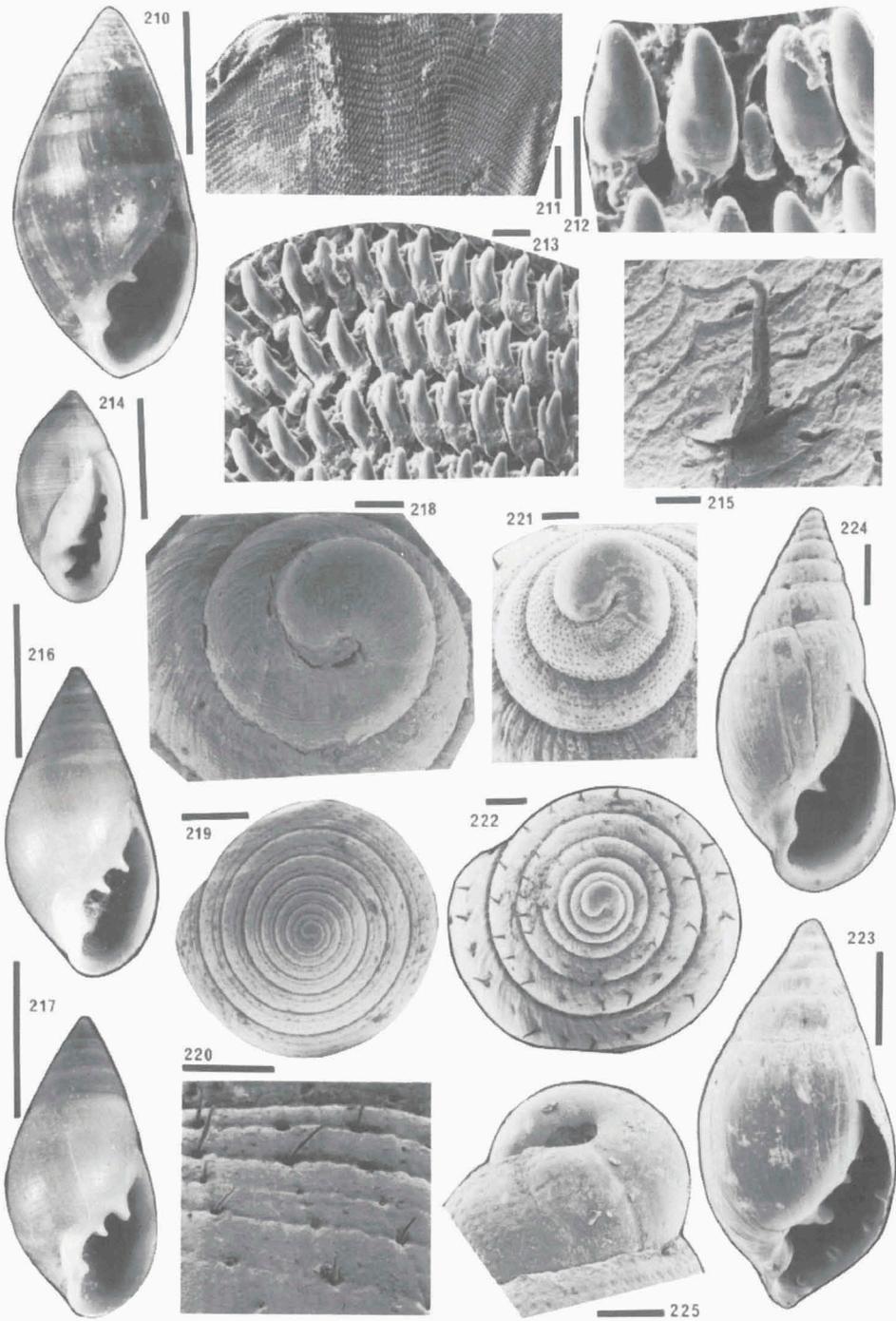
Der Mittelzahn ist klein und hat eine dreieckige, pfeilspitzenartige Schneide. Die Lateralzähne sind breiter mit spitzovaler Schneide. Die Marginalzähne haben eine innere Spitze und eine spitzovale Schneide. Die Zahnformel ist 1-11-25, bei ca. 90 Zahnreihen.

Die von Meyer (1955) von *O. m.* abgebildete Radula hat weniger Zähne (1-13-17) und eine andere Formel. Climo (1982) gibt bei ca. 75 Zahnreihen die Formel 1/11-12/19-20 an. Dies zeigt, wie auch das eigene Material, wie variabel die Radula von *O. m.* ist. Martins (1996) gibt 20-11-1 × 80 an.

Ontogenese.— Die Ontogenese von *Ovatella myosotis* wurde schon von Meyer (1955) beschrieben. Seine Ergebnisse entsprechen auch den eigenen Beobachtungen an Aquariumstieren, die seit 1987 bis in der vierten und fünften Generation gezüchtet werden konnten.

Tafel 15

Fig. 210: *Ophicardelus ornatus* (Férussac, 1821) (AM, Nr. C 108575; Queensland, Australien), Maßstab = 0,5 cm.µm. Fig. 214: *Cassidula dolidum* (AM 162 295) Maßstab = 0,5 cm. Fig. 215: *Cassidula labrella* (Deshayes, 1830) (Shimo La Tewa, Kenia), Maßstab = 30 µm. Fig. 216-220: *Ovatella firminii* (Payraudeau, 1826) (NMS 177503; Kairo, Egypt), Maßstab: 216, 217 = 0,5 cm; 218 = 100 µm; 219 = 1000 µm; 220 = 300 µm. Fig. 221, 222, 223: *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Bermuda), Maßstab: 221 = 100 µm; 222 = 300 µm; 223 = 1000 µm. Fig. 224, 225: *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Mittelmeer), Maßstab: 224 = 1000 µm; 225 = 100 µm.



Die äußerst ausführliche Beschreibung der Embryogenese, die Ruthensteiner (1991) geliefert hat, geht noch weit über die von uns angestellten Untersuchungen hinaus. Ruthensteiner hat an Dünnschnittserien jedes einzelnen Entwicklungsstadiums die Embryogenese sehr genau dokumentiert. Diese Ergebnisse werden als Grundlage der Beschreibung und des Vergleichs der Embryogenese der verschiedenen Archaeopulmonata benutzt. Diese Diskussion wird im Kapitel 3. 1. (Ontogenese) geführt.

Ovatella myosotis ist ein typischer Direktentwickler, mit ca. 19 Tagen Entwicklungszeit bis zum Schlüpfen. Mit dem 25. Tag geht das Operkulum verloren.

2. 7. 2. Pedipedinae

Zilch (1959) faßt in dieser Gruppe Ellobiiden mit rundlicher bis ovaler Schalenform zusammen. Bei den Pedipedinae trennt sich der Vas Deferens vom gemeinsamen Genitalkanal, bevor die weibliche Geschlechtsöffnung erreicht ist (Semi-Diaulie).

Die Gehäuse sind klein (bis ca. 10 mm), mit relativ großer Endwindung. Die Apertur hat 1-2 Spindelfalten und 1-2 Parietalfalten; die Außenlippe ist meist glatt, mit einem großen Zahn oder mit inneren Leisten (*Pseudomelampus*). Die Innenwindungen sind außer bei *Pedipes* und *Creedonia* resorbiert.

Die Arten leben in der Regel unter Steinen an offenen Felsküsten. Ihr bevorzugter Lebensraum ist das Intertidal. Seltener leben sie in der Spritzwasserzone des Supratidals.

2. 7. 2. 1. *Pedipes* Scopoli, 1777

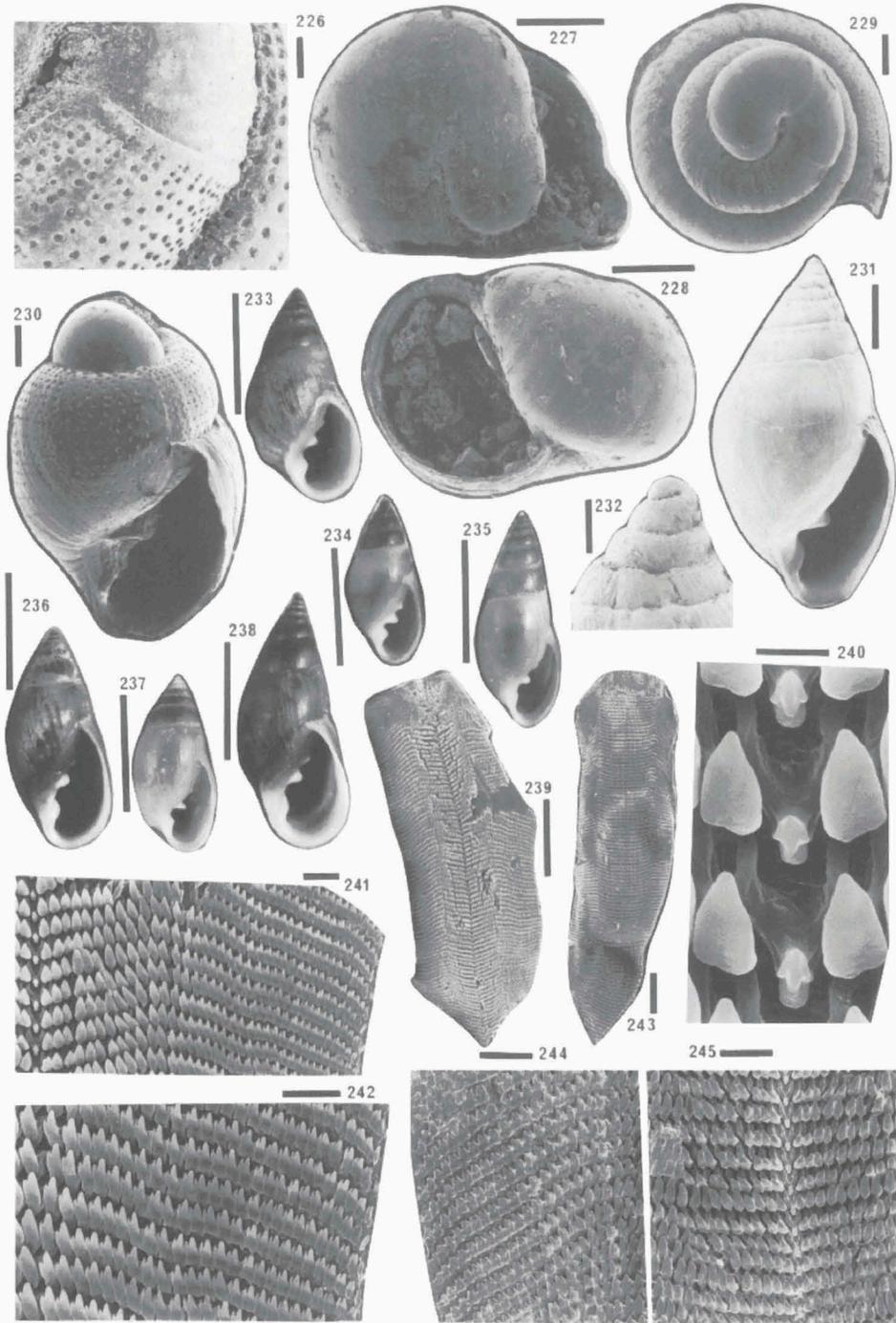
Die Arten der Gattung *Pedipes* leben vorwiegend im äußeren Einflußbereich einer durchschnittlichen Flut. Man findet die Schnecken dort unter und zwischen Steinen. Sie halten sich unmittelbar über dem schlammigen Grund auf, wo stets eine gewisse Feuchtigkeit herrscht.

Die rund-ovalen Gehäuse werden knapp 1 cm groß. Die Windungen sind von Spiralfurchen bedeckt. Die Innenlippe trägt drei Falten. Der Nabel ist geschlossen. Junge Tiere sind dünnshalig und haben eine glatte Außenlippe. Der Protoconch ist relativ steilgestellt heterostroph und nur etwa eine Windung groß. Das Adultgehäuse beginnt nach einem deutlichen Absatz zwischen Proto- und Teleoconch. Es handelt sich um Ellobiiden, die ausnahmsweise keine Auflösung der Innenwindungen vornehmen.

Die hinteren (ersten) 30-40 Zahnreihen der Radula bilden keine Marginalzähne aus, wie das z. B. auch bei *Pythia plicata* der Fall ist. Ein anderer Fall liegt bei *Laemodonta* und *Cassidula* vor, wo über die ganze Radula verteilt einige Reihen nur Lateral-

Tafel 16

Fig. 226, 234, 235 *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Bermuda), Maßstab: 226 = 30 µm; 234 = 0,5 cm; 235 = 0,5 cm. Fig. 227, 228, 229 *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Quelle beim Toten Meer), Maßstab: 227, 228, 229 = 100 µm. Fig. 230, 231, 232, 237: *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Ostsee), Maßstab: 230 = 100 µm; 231 = 1000 µm; 232 = 300 µm; 237 = 0,5 cm. Fig. 233, 236, 238 *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Mittelmeer), Maßstab: 233, 236, 238 = 0,5 cm. Fig. 239-245: Radula von *Ovatella myosotis* (Draparnaud, 1801) (Mittelmeer), Maßstab: 239, 243 = 300 µm; 240 = 10 µm; 241, 242, 244, 245 = 30 µm.



und keine Marginalzähne haben, die anderen Reihen aber normal weiterverlaufen (siehe 2.7.1.3. und 2.7.1.5).

Über die Ontogenese von *Pedipes* ist nichts bekannt. Der Protoconch deutet die Existenz einer freien Larve an.

Pedipes afra (Gmelin, 1791)
(Fig. 246-247)

Gehäuse.— Die Gehäuse sind bei 3,5 Adultwindungen nur ca. $3 \times 2,3$ mm groß. Die Windungen haben eine ausgeprägt geriefte Oberfläche; die Mündung trägt die drei typischen starken Zähne auf der Innenlippe.

Vom Protoconch ist nur ca. eine halbe Windung sichtbar. Die ersten Windungen tauchen schräg unter die späteren Windungen ab. Nur der letzte Teil der glatten Anfangsschale ist sichtbar. Ihr folgt ein Absatz und Anwachsstreifung sowie schwache Spiralstreifung. Auf der zweiten Adultwindung ist eine ausgeprägte Spiralariefung und achsiale Anwachsstreifung ausgebildet.

Pedipes ovalis C. B. Adams, 1849
(Fig. 248-253)

Lebensweise.— Diese Art lebt von SE-Florida bis Texas, in Brasilien sowie auf den Bermudas (Abbott, 1974). Sie kommt vor allem im obersten, teilweise brackisch beeinflussten Intertidal vor.

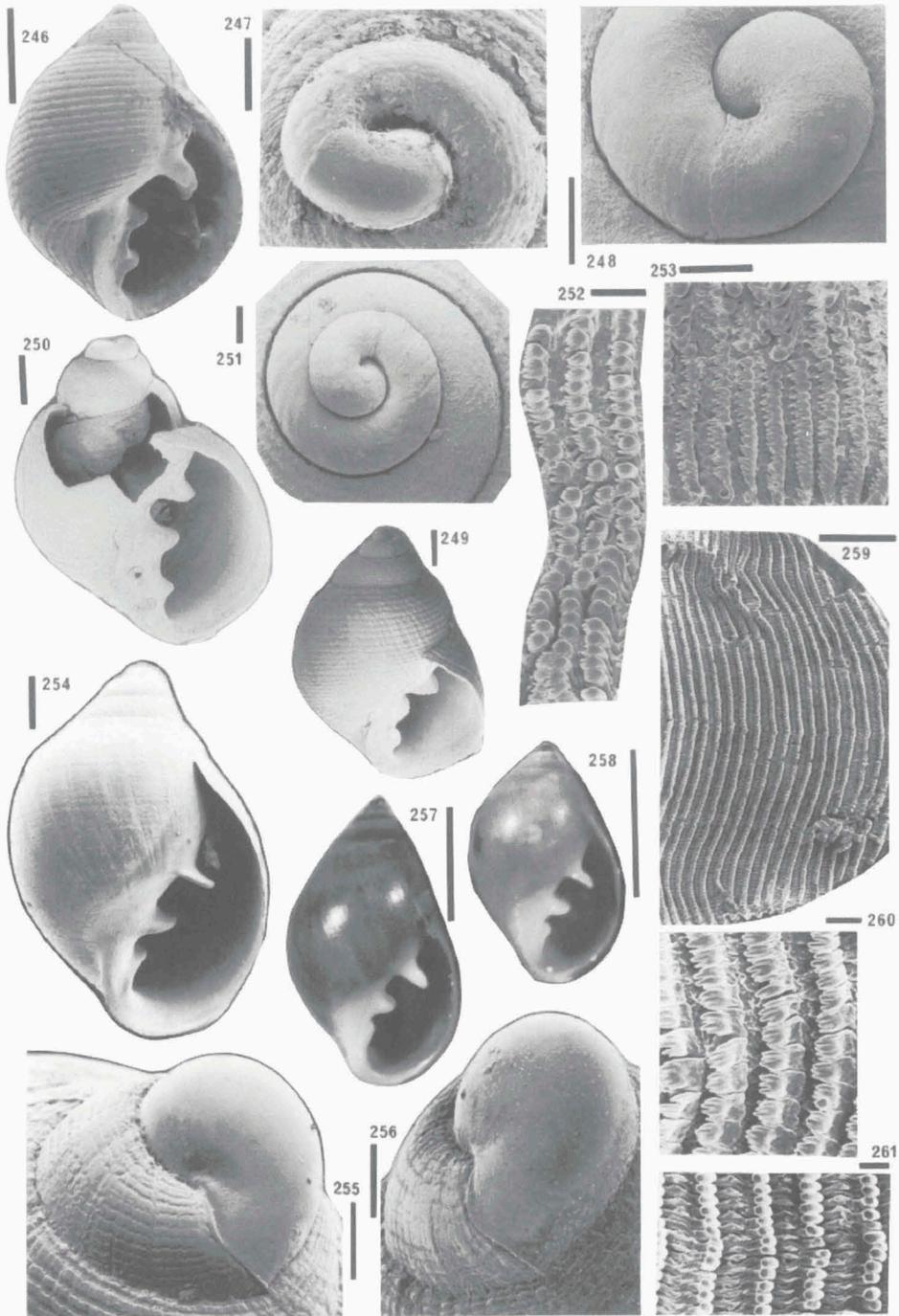
Gehäuse.— Mit 4-5 Windungen erreicht das Gehäuse eine Höhe von 3-5 mm. Ausgewachsene Exemplare tragen eine Falte in der Außenlippe; die Innenlippe trägt 3 Falten.

Der Protoconch ist heterostroph; die erste sichtbare Windung taucht unter den späteren ab. Nach ca. $\frac{3}{4}$ Windung zeigt ein flacher Absatz den Metamorphosezeitpunkt an. Jetzt beginnt Anwachsstreifung und nach ca. 1.5 Adultwindungen setzt eine mehr oder weniger kräftige Spiralariefung ein.

Radula (Fig 252, 253).— Die Radula ist relativ kurz und breit. Die Zahnreihen sind gerade angeordnet. Der Mittelzahn ist sehr klein. Die ersten Lateralzähne sind kammartig angeordnet. Zum Rand hin werden die sehr schmalen Zähne durch ein bis drei zusätzliche nadelige Innenspitzen etwas breiter. Die Marginalzähne sind dann "grabhandartig" ausgeformt, mit einem längeren Stiel, auf dem eine breite rundliche "Handfläche" sitzt, von der fingerartig 3-6 Spitzen ausgehen. Die Zahnformel wird von Martins (1996) mit $75-(5+50)-1-(50+5)-75 \times 120$ angegeben.

Tafel 17

Fig. 246, 247: *Pedipes afer* Gmelin, 1791 (NMS 177280 und 211158, Madeira), Maßstab: 246 = 1000 μ m; 247 = 100 μ m. Fig. 248-251: *Pedipes ovalis* (C. B. Adams, 1849) (Bermuda), Maßstab: 248, 251 = 100 μ m; 249, 250 = 300 μ m. Fig. 252, 253: Radula von *Pedipes ovalis* (C. B. Adams, 1849) (Bermuda), Maßstab: 252, 253 = 10 μ m. Fig. 254-258: *Marinula filholi* Hutton, 1878 (Neuseeland), Maßstab: 254 = 300 μ m; 255, 256 = 100 μ m, Maßstab: 257, 258: 0,25 cm. Fig. 259-261: Radula von *Marinula filholi* Hutton, 1878 (Neuseeland), Maßstab: 259 = 30 μ m; 260, 261 = 3 μ m.



2. 7. 2. 2. *Marinula* King & Broderip, 1840

Die Gehäuseform von *Marinula* ist ähnlich zu *Pedipes* und auch *Laemodonta*. Besonders die Gehäusemündungen von *Marinula* und *Pedipes* sind fast identisch. Das wesentliche conchologische Unterscheidungsmerkmal liegt in der Resorption der Innenwindungen.

Das Gehäuse ist länglich bis eiförmig und bis ca. 10 mm groß. Die Endwindung ist groß. Das Gewinde kurz und kegelig. Die Umgänge sind etwas konkav bis glatt, die Windungen vergleichsweise glatt. Die Mündung ist länglich bis eiförmig und trägt meist drei Falten auf der Innenlippe und keine in der Außenlippe. Die Innenwindungen sind resorbiert.

Die Arten sind besonders an den Küsten des Pazifik verbreitet. Die Tiere leben vorwiegend unter Steinen im Intra- und Supratidal.

Marinula filholi Hutton, 1878
(Fig. 254-258)

Lebensweise.— Die Art ist weit verbreitet an der Küste Neuseelands. Die Schnecken leben an Felsküsten, unter losen Steinen und zwischen Detritus, fast im gesamten Tidenbereich und in der Spritzwasserzone (Morton & Miller, 1968).

Die Tiere wurden nahe Wellington im Gezeitenbereich eines Geröllstrandes gesammelt. Hier waren sie an Steinen im Grobgeröll und im Zwischenraum der Gerölle zu finden, besonders häufig unter den Lagen von angeschwemmten Braunalgen, die in etwa die Hochwassergrenze markieren.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist bei 5-6 Windungen nur ca. 7 × 7 mm groß. Die Endwindung ist sehr groß. Das Gewinde ist kurz und kegelförmig. Die Oberfläche wirkt glatt, es gibt aber feine Anwachsstreifung. Die Mündung trägt die drei typischen Falten; die mittlere steht fast horizontal, die obere ist am längsten, aber sehr schmal. Die Außenlippe ist glatt und scharfrandig.

Das Gehäuse ist innen völlig ausgeräumt, nur ein Septum (Innenlamelle) der vorletzten Windung ist übrig. Die Schale ist braunrot, der Weichkörper gelb mit einem braun-schwarzen Streifen.

Der Apex ist heterostroph. Nur ca. $\frac{3}{4}$ Windung der glatten Anfangsschale ist sichtbar, bevor ein Absatz den Beginn der Juvenilschale anzeigt. Die folgenden Windungen haben deutliche Spiralfurchen. Diese werden nach ca. 2 bis $2\frac{1}{2}$ Windungen schwächer.

Radula (Fig. 259-264).— Die Radula ist ca. 5 mm lang und 2,6-2,8 mm breit. Die ca. 160 Zahreihen stehen gerade. Die Zahnformel lautet 1-60-21 bis 1-70-11. Es gibt ca. 10 Übergangszähne zwischen den Lateral- und Marginalzähnen. Der Mittelzahn ist sehr klein. Die ersten Lateralzähne haben eine gebogene Basisfläche, dann bekommen sie zusätzliche feine Innen- und Außenspitzen, bis die Marginalzähne beginnen. Diese sind "grabhandartig" (ähnlich *Pedipes*) mit einer breiteren Basis und 4 bis 7 fingerartigen Spitzen (Fig. 262).

Über die Ontogenese ist nichts bekannt. Gelege wurden im Gelände nicht gefunden.

2. 7. 2. 3. *Leuconopsis* Hutton, 1884*Leuconopsis obsoleta* (Hutton, 1878)
(Fig. 265-266)

Lebensweise.— Die sehr kleine Schnecke lebt an Geröllstränden unter festen Steinen im oberen Intertidal bis zur Spritzwasserzone. Dort sitzt sie zwischen Sediment, Algen und Detritus (Morton & Miller, 1968). Die Tiere wurden zusammen mit *Marinula* spec. und *Smeagol* spec. an großen Geröllen im Geröllstrand, unter der Oberfläche im obersten Gezeitenbereich und unter der Driftlage gesammelt.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist weißlich durchscheinend, mit einer Anwachsstreifung und feinen Spiralfurchen. Es ist nur ca. 3 mm hoch. Die Endwindung ist etwas kürzer als das Gewinde. Die Innenlippe trägt eine kräftige Falte. Der Mündungsrand ist rund-oval und läuft oben spitz aus.

Der Apex ist heterostroph; nur ca. eine halbe Windung ist sichtbar, wenn ein deutlicher Absatz den Wechsel markiert. Der Apex wirkt aufgebläht, da er schräg steht. Die tatsächliche Breite der ersten Windung beträgt ca. 0,13 mm (von oben betrachtet ca. 0,2 mm).

Die älteste fossile *Leuconopsis*-Art ist nach Beu & Maxwell (1991) *L. putealis* Laws, 1950. Sie stammt aus den Schichten des Waipipian (unteres Ober Pliozän; 3,1-3,6 m. a.) von Neuseeland.

Bemerkung.— *Apodosis* Pilsbry & McGinty, 1949, die aus Florida, Jamaica und von den Bahamas bekannt ist (z. B. Abbott, 1974), könnte ein Synonym von *Leuconopsis* sein. Die Schalen beider Taxa sind einander sehr ähnlich, und auch der Lebensraum stimmt überein.

2. 7. 2. 4. *Microtralia* Dall, 1894

Microtralia gilt sowohl als Untergattung von *Melampus* (Zilch, 1959) als auch von *Tralia*. *Rangitotoa insularis* (= *Microtralia occidentalis*, nach Climo, 1982) wurde bisher zu den Melampinae (z. B. Zilch, 1959) oder zu den Pedipedinae (z. B. Morton, 1955b) gestellt. Das Gehäuse ist beiden ähnlich. Das Gewinde ist kegelig, aber nicht breit; die Endwindung ist etwas zylindrisch, und die Spindel hat zwei Falten. Climo (1982) stellt *M. occidentalis* vorerst zu den Cassidulinae und folgt dabei Abbott (1974), während Morton (1955b) *Rangitotoa insularis* zu den Pedipedinae stellt.

Die Endwindung des Gehäuses ist sehr groß. Die Apertur ist eng. Die Innenlippe trägt eine Spindelfalte und zwei Parietalfalten; die Außenlippe ist glatt und scharf-randig.

Microtralia occidentalis (Pfeiffer, 1854)
(Fig. 267-271)

Lebensweise.— Climo (1982) meint, daß diese Art ähnlich wie *Ovatella myosotis* durch den Menschen verbreitet worden ist.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist klein (bis ca. 3,5 mm hoch). Die Zähne liegen nur in der unteren Hälfte der Innenlippe. Die ersten Adultwindungen haben feine Spiral-

furchen, die späteren Windungen wirken glatt. Die Außenseite der Apertur ist fast gerade, glatt und scharfrandig.

Der Protoconch steht fast senkrecht auf dem Adultgehäuse. Die erste Schale ist glatt; nach dem Richtungswechsel beginnt die feine Spiralfurchung. Der Apex erinnert an den der Melampinae.

Radula.— Die Radula wird von Powell (1933) und Climo (1982) beschrieben und abgebildet. Der Mittelzahn ist klein und einspitzig. Die Lateralzähne haben eine größere Schneide; ab dem 9. Zahn kommt eine zusätzliche äußere Spitze dazu. Die Marginalzähne haben meist fünf etwa gleichgroße Spitzen und eine Schneide. Auch die Radula erinnert an die der Melampinae. Nach Climo (1982) ist die Radulaformel, bei 73 Zahnreihen: 1/9-10/15-16.

Es lag fast kein eigenes Material vor, so daß diese Art nicht näher untersucht werden konnte. Sie hat Merkmale der Unterfamilie Pedipedinae (Morton, 1955b), könnte aber auch zu den Melampiden gehören

2. 7. 3. Ellobiinae

Die Endwindung des Gehäuses ist sehr groß (ca. $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Gesamthöhe). Die Apertur ist lang und schmal (ca. $\frac{3}{4}$ der Endwindung). Es gibt ein bis zwei relativ schmale Spindelfalten auf der Innenlippe; die Außenlippe ist glatt. Die Gehäuse haben eine weitgehende Auflösung der Innenwindungen. Der Protoconch ist glatt, hervorstehend und hat einen nabelartigen Schlitz am Apex (Martins, 1996).

Morton (1955b) hat die Ellobiinae über die Ähnlichkeiten im Reproduktionssystem definiert und dabei die Gattungen *Ellobium* und *Leucophytia* (= *Auriculinella*) untersucht. Später haben Marcus & Marcus (1965a, b) die Gattung *Blauneria* hinzugefügt, die ebenfalls ein ähnliches Genitalsystem sowie andere ähnliche Merkmale (Radula, Protoconch, Mündungsfalten) aufweist.

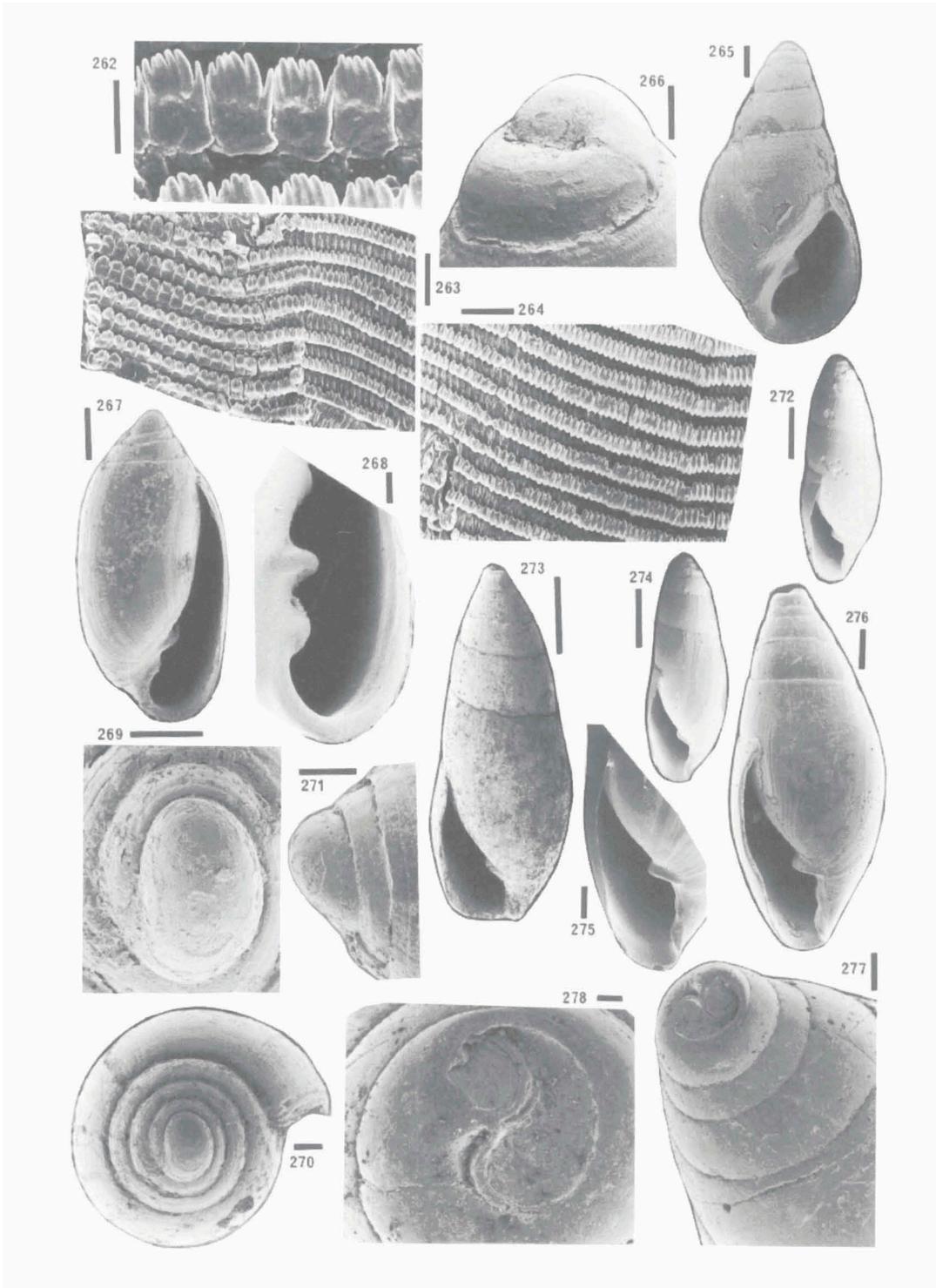
Die Gattungen haben etwas verschiedene ökologische Ansprüche. *Ellobium* lebt am höchsten Rand des Mangrovwaldes, *Blauneria* auf und in den sauerstofffreien Intertidal-Böden unter Steinen, Holz und verwesender organischer Substanz, während *Leucophytia* auf der Wasserseite im Intertidal zwischen Steinen vorkommt.

Ellobium ist charakteristisch für den asiatischen Anteil des Pazifiks (Philippinen, Thailand, Indonesien, Malaysia, China), während die Gattung *Auriculodes* eine Art in Ostafrika aufweist. Die südamerikanische Art wird entweder zu *Ellobium* oder zu *Auriculodes* gestellt. *Blauneria* ist weltweit verbreitet und aus Australasien und Amerika bekannt. *Leucophytia* hat nur eine ostatlantisch-mediterrane Verbreitung.

Die Gattung *Auriculastra* kommt an den Küsten des Indopazifik vor. Diese Gattung stelle ich wegen der Schalenmorphologie zu den Ellobiinae, obwohl die Radula auch jener der Pythiinae ähnlich ist.

Tafel 18

Fig 262-264: Radula von *Marinula filholi* Hutton, 1878 (Neuseeland), Maßstab: 262 = 3 µm; 263, 264 = 10 µm Fig. 265, 266: *Leuconopsis obsoleta* Hutton, 1884 (Neuseeland), Maßstab: 265 = 300 µm; 266 = 100 µm. Fig. 267-271: *Microtralia occidentalis* (Pfeiffer, 1854) (Rangitoto, Neuseeland), Maßstab: 267 = 300 µm; 268, 269, 270, 271 = 100 µm. Fig. 273: *Blauneria heteroclita* (Montagu, 1808) (NMS 211195, Cuba), Maßstab = 1000 µm Fig. 272, 274-278: *Blauneria* spec. (Mandai, Singapur), Maßstab: 272, 274 = 1000 µm; 275, 276 = 300 µm; 277 = 100 µm; 278 = 30 µm.



2. 7. 3. 1. *Ellobium* Röding, 1798

Die Gehäuse sind mittelgroß bis groß (bis 10 cm hoch), eiförmig bis konisch-länglich, sehr dickschalig und mit braunem Periderm versehen; der obere und der untere Teil der Windungen mit Granulae oder Gittermuster, die aus Anwachsstreifung und Spiralstreifung entsteht. Mündung mit leicht umgeschlagener Außen- und Innenlippe; Außenrand der Mündung mit einer Verdickung (keine Falte), und Spindel mit einer Columellafalte und ein oder zwei Parietal-falten (Zähnen).

Die Radula ist lang und dünn, die Lateralzähne haben breite einfache Zahnspitzen, während die Marginalzähne triangular oder conoidal und etwas kleiner als die Lateralzähne sind.

In Malaysia und Singapur sind zwei verschiedene Arten der Gattung *Ellobium* beobachtet worden: *E. aurismidae* und *E. aurisjudae*. Aus Brasilien beschreiben Marcus & Marcus (1965b) *E. pellucens*.

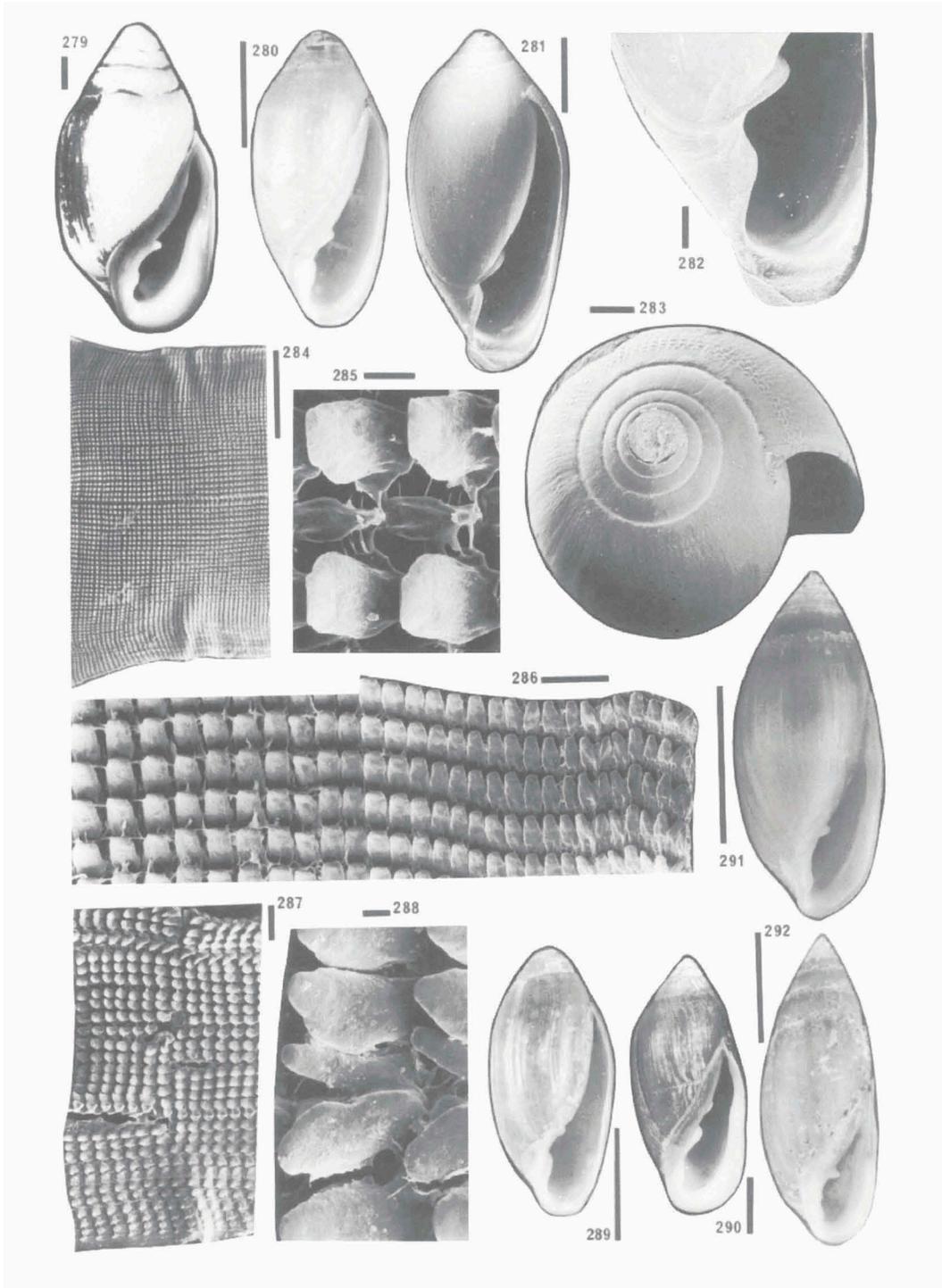
Ellobium aurismidae (Linné, 1758)
(Fig. 279-283)

Lebensweise.— *Ellobium aurismidae* lebt am landwärtigen Rand von Mangrovesümpfen, besonders auch in Bereichen, die fast immer trocken sind. Dort lebt die massige und schwere Schnecke unter trockenem Laub auf dem Boden in der Nähe von schattenspendenden Büschen. Innerhalb der eigentlichen Mangrovezone sind die Schnecken selten, und dann nur in relativ höheren Bereichen zu finden. Die Tiere leben auch auf schlammigen Flußinseln nahe dem Ästuar.

Gehäuse.— *E. aurismidae* ist die größte (Gehäusehöhe 6-9 cm, Breite 4-5,5 cm) rezente Ellobiide aus Malaysia und Singapur und der wohl größte Vertreter der Archaeopulmonata und Basommatophora überhaupt. Die Schale ist sehr dick (2-4 mm), die Grundfarbe ist weiß, aber mit dunkelbraunem Periostracum bedeckt. Die frühen Innenwindungen sind aufgelöst, so daß das erwachsene Tier nur noch die letzten beiden inneren Umgänge besitzt. Die Spira ist kurz und konisch; der letzte Umgang ist groß (ca. $\frac{3}{4}$ der Gehäusehöhe) und eiförmig, mit einer zum Winkel der Spira hinführenden Schulter. Die Körnelung der Oberfläche ist auf der Schulter und um den Umbilicus herum am stärksten, im mittleren Teil nur schwach ausgebildet. Die Schale ist dorso-ventral etwas zusammengedrückt und ca. alle 180° ist eine starke Varix vorhanden. Die Apertur ist ohrförmig, die Mündungslippen (Peristom) sind verdickt und porzellanartig durchscheinend bis weiß kalkig, Die Außenwand der Apertur hat etwa in der Mitte eine Verdickung der Außenlippe. Zwei Columellafalten liegen im unteren Drittel der Mündung. Die untere bez. die eigentliche Parietal-falte ist kleiner und reicht in den unteren senkrecht stehenden Teil der Apertur; die

Tafel 19

Fig. 279-283: *Ellobium aurismidae* (Linné, 1758) (Malaysia), Maßstab: 279 = 1 cm; 280 = 0,5 cm; 281 = 1000 µm; 282, 283 = 300 µm. Fig. 284, 285, 286: Radula von *Ellobium aurismidae* (Linné, 1758) (Malaysia), Maßstab: 284 = 1000 µm; 285 = 30 µm; 286 = 100 µm. Fig. 287, 288: Radula von *Ellobium aurisjudae* (Linné, 1758) (Malaysia), Maßstab: 287 = 100 µm; 288 = 10 µm. Fig. 289, 290: *Ellobium aurisjudae* (Linné, 1758) (Malaysia), Maßstab: 289 = 0,5 cm; 290 = 1 cm. Fig. 291, 292: *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Bali, Indonesien), Maßstab: 291, 292 = 0,5 cm.



obere reicht ca. eine Windung ins Gehäuse hinein, wo sie an die innere Wand hin anschließt. Über der oberen Falte kann eine kleine faltenartige Erhebung liegen. Der Apex ist bei größeren Tieren immer abgeschabt.

Radula (Fig. 284-286).— Der Mittelzahn ist klein. Die breiten, uneinheitlich eiförmig bis rechteckigen Lateralzähne haben eine breite einfache Schneidekante. Die Marginalzähne sind dreieckig oder konisch. Die Zahnformel lautet etwa 1-22-21. Die ersten 21 Lateralzähne sind etwa gleich groß, dann folgt ein etwas verkrüppelter Zahn und die darauf folgenden Marginalzähne werden bis zum Rand langsam kleiner. Die letzten ca. 5 Zähne sind nicht voll entwickelt. Die Radula ist etwa 3,6 mm breit.

Ontogenese.— Siehe bei *E. aurisjudae*.

Ellobium aurisjudae (Linné, 1758)

(Fig. 289, 290)

Lebensweise.— *Ellobium aurisjudae* lebt innerhalb des eigentlichen Mangrovwaldes in den Bereichen, die bei Flut teils unter, teils über Wasser liegen. Junge Tiere sind auch im Schlamm und zwischen Holz zu finden, wenn dies regelmäßig überflutet wird, während die älteren ausgewachsenen Schnecken praktisch Landtiere sind. Sie leben entweder in Bereichen, die vom Hochwasser nur selten erreicht werden, oder im Intertidal an Mangrovestämmen oder auf von thallassoiden Krebsen gebauten Hügeln, wo sie bei Flut an die Luft kriechen können. Oft findet man sie in vermodernden, noch senkrecht stehenden, aber auch in schon niedergestürzten Stämmen verschiedener Mangrovebäume. Die Schnecke ernährt sich von verwesender pflanzlicher Substanz.

Gehäuse.— *E. aurisjudae* ist auch recht groß (Gehäusehöhe 45-55 mm, Breite 20-25 mm), aber die Gehäuse sind kleiner und schlanker als bei *E. aurismidae*. Die Schalen-skulptur ist schwächer und statt der Granulae sind durch die Überlagerung von Spiralstreifung und Anwachsstreifung feine Kästchen entstanden. Die Bereiche der flacheren Schulter und des Umbilicus sind am ausgeprägtesten skulptiert, dazwischen gibt es fast nur Anwachsstreifung. Die Mündung ist ähnlich der bei *E. aurismidae*, nur ist ein weiterer Columellazahn über dem oberen angelegt; dieser Zahn verläuft aber nicht weiter bis ins Gehäuseinnere. Die Varices, die bei Wachstumsunterbrechungen während des Gehäusevorbaus entstehen, sind unregelmäßiger angelegt als bei *E. aurismidae* und meist etwas weniger als einen Umgang voneinander entfernt.

Radula (Fig 287, 288).— Die Radula ist ähnlich der von *E. aurismidae*, Die Basis der Zähne ist breit und spitz zulaufend. Die Marginal- und Lateralzähne sind breit mit einer simplen Schneide. Der Mittelzahn ist klein, im Vergleich mit jenem bei *E. aurismidae* aber viel größer. Es folgen 14 gleichartige Lateralzähne, dann ein verkrüppelter und 11 weitere, kleiner werdende Marginalzähne. Die Formel lautet 1-14-12 oder 1-26.

Ontogenese.— Die Gelege von *E. aurisjudae* werden nahe dem Boden z. B. an Holzplanken oder Stämmen sowie auf Krebshügeln abgelegt. Es handelt sich um mäanderförmige lange und dünne Stränge, die zu Haufen zusammengelegt werden und eine gelblich durchscheinende Farbe haben. Die Gelege werden in Bereichen,

die jede Flut erreicht, plaziert. Die Ontogenesen von *E. aurismidae* und *E. aurisjudae* konnten im Gelände nicht beobachtet werden. Im Terrarium in Hamburg überlebten die mitgebrachten Tiere zwar bis zu zwei Jahre, haben aber nie Gelege produziert.

Ellobium pellucens (Menke, 1830)

Lebensweise.— Die Tiere leben innerhalb des Blatt-Mulls auf dem Boden in Mangrovewäldern. Die Nebenfauna besteht aus *Melampus* und *Assimineia* (Ewald, 1963). Die Art ist von Süd-Florida bis Brasilien verbreitet.

Gehäuse.— Die Gehäuse ähneln den der beiden anderen Arten, sind aber wesentlich kleiner (ca. 11-22 mm).

Ontogenese.— Es konnten keine Tiere gesammelt werden. Die Daten zur Ontogenese wurden der Literatur entnommen. Die Ontogenese ist erstmals von Ewald (1963) untersucht worden (*Auriculastra p.*). Ungefähr gleichzeitig beschrieben auch Marcus & Marcus (1963) die Gelege.

Die Eier liegen in Kapseln, die in einer gelatinigen Kette von 1 mm Breite und mehreren cm Länge abgelegt werden. Jede Kapsel ist mit der nächsten in der Kette über feine gelatinige Fäden verknüpft. Die schon entwickelten Veliger schlüpfen innerhalb von 12 Stunden, wenn sie mit Meerwasser bedeckt werden. Postlarvale Veliger kommen bald danach aus dem Wasser, und verbergen sich unter Blattmull knapp über der Wasserlinie. Veliger und juvenile Schnecken sind stark lichtscheu (Ewald, 1963).

Marcus & Marcus (1965b) stellen fest, daß die Eiablage direkt mit den Neumondphasen korreliert ist. Die Mondphasen, die den Tidenhub beeinflussen, spielen auch bei der Eiablage von *Melampus bidentatus* (siehe Russel-Hunter et al., 1972) und anderen Archaeopulmonata (eigene Beobachtungen) eine große Rolle.

2. 7. 3. 2. *Auriculodes* Strand, 1928

Auriculodes gaziensis Preston, 1913
(Fig. 311, 312)

Aus Afrika stammt *Auriculodes gaziensis*, die conchologisch ähnlich *Ellobium pellucens* aussieht und oft mit *Ellobium*, wie auch mit *Auriculastra*, verglichen (z. B. Knipper & Meyer, 1956; Marcus & Marcus, 1965b) wurde.

A. gaziensis gehört nach Knipper & Meyer (1956) und Marcus & Marcus (1965b) nicht zur Gattung *Ellobium*, vor allem wegen der Verschiedenheit des Nervensystems, denn die Überkreuzung der Nervenbahnen ist bei *A. g.* noch vorhanden. Die sehr lange Visceralschlinge bei *Auriculodes* gilt ebenfalls als besonders altertümliches Merkmal.

2. 7. 3. 3. *Blauneria* Shuttleworth, 1854

Blauneria ist die einzige Gattung der Ellobiiden mit einem linksgewundenen Adultgehäuse. Die Columella trägt eine ausgeprägte Falte und eine sehr kleine kurz darunter. Die Mündung ist oben spitz ausgezogen. Das Gehäuse ist glatt, dünn und durchscheinend; die Oberfläche ist von einer dünnen und harten Periostracum-

schicht überzogen, die leicht "abblättert". Es gibt nur feine Anwachsstreifen und meist eine feine Spiralfurche kurz unterhalb der Nahtlinie als einzige Skulpturelemente. Die Innenwindungen sind bis auf die Endwindung aufgelöst.

Die Schnecken wurden am landwärtigen Rand von Mangrovewäldern innerhalb des oberen Intertidals gefunden. Sie leben in vermodernden Baumstämmen und unter Blättern an dauerfeuchten, schattigen Plätzen, selten auch auf feuchten und fauligen Schlammflächen. Die Tiere sind sehr lichtscheu und meist tief vergraben.

Die innere Anatomie entspricht den anderen Ellobiiden, nur hier ist sie links herum angeordnet, was auch der Linksdrehung der Schale entspricht.

Blauneria wurde in verschiedenen Unterfamilien der Ellobiiden geführt. Erst Marcus & Marcus (1965b), gefolgt von Hubendick (1978), plazieren sie bei den Ellobiinae.

Blauneria heteroclita (Montagu, 1808)
(Fig. 273)

Lebensweise.— Die Art ist in der Karibik sowie in Nord- und Süd-Amerika verbreitet. Sie lebt in supralitoralischen Bereichen mit *Melampus*, *Detracia* und *Assimineae*, sowie mit *Laemodonta* und *Microtralia* in Mangrovegebieten mit weichem Boden und viel verwesender organischer Substanz sowie manchmal Steinen und Holz.

Gehäuse.— *B. heteroclita* ist von Marcus & Marcus (1965b) untersucht worden. Die Gehäuse werden durchschnittlich ca. 5-7 × 1,8-2,2 mm groß (Marcus & Marcus, 1965b) und erreichen maximal ca. 8 mm Länge bei 9 Windungen (Martins, 1996). Das Verhältnis von Höhe zu Breite ist ca. 3 : 1, bei jungen Tieren allerdings kleiner (bei diesen ist das Gehäuse breiter).

Marcus & Marcus (1965b) beschreiben den Apex als groß und etwas geneigt, der rechtsgewunde Protoconch ist ca. 0,25 mm breit, und bei ca. 0,4-0,5 mm großen Schalen findet der Richtungswechsel statt. Durch die Heterostrophie sind ca. 1,5 Protoconch-Windungen sichtbar. Der Apex ist glatt und es bleibt ein schlitzartiger Raum zwischen Proto- und Teleoconch frei (Martins, 1996).

Radula.— Die Radula ist etwas mehr als doppelt so lang wie breit. Sie enthält ca. 70 Reihen mit je 18-20 Zähnen pro Hälfte (Marcus & Marcus, 1965b). Der Mittelzahn ist klein und kurz, die Lateral- und Marginalzähne haben eine nadelige Hauptspitze; die ersten haben nur eine innere kleine Extra-Spitze, die äußeren dann an jeder Seite eine zusätzliche Spitze (Marcus & Marcus, 1965b; Abb. 22).

Ontogenese.— Marcus & Marcus (1965b) beschreiben auch einige Gelege Diese enthalten nur wenige Eier (2-10), sie ähneln denen von *Ovatella myosotis* und sind bis zu 1,6 × 1 mm groß. Die Eikapsel mißt ca. 0,5-0,56 mm, das Ei anfangs 0,1 mm. Am zwölften Tag ist der Embryo ca. 0,24 mm lang. Ein zweilobiges Velum ist ab dem siebten Tag sichtbar. Nach drei Wochen schlüpft ein metamorphisiertes Jungtier mit 1,25 Windungen und einem größten Schalendurchmesser von 0,35 mm. Die schlüpfenden Schnecken haben immer noch das sonst nur larvale Operkulum, dieses behalten sie noch, bis die Schalen 0,68 mm groß sind (Marcus & Marcus, 1965b).

Blauneria spec.
(Fig. 272, 274-278)

Gehäuse.— Die Gehäuse sind etwas schlanker als die von *B. heteroclita*, sonst aber sehr ähnlich. Alle gefundenen Schalen haben einen erodierten Protoconch und hinter der ersten Windung einen sekundären Verschluss durch ein zusätzliche Septum (wie bei *B. heteroclita*).

Ontogenese.— Gelege wurden nicht gefunden und die lebend nach Hamburg gebrachten Schnecken starben nach kurzer Zeit.

2. 7. 3. 4. *Auriculastra* Martens, 1880

Die Radula ähnelt jener von *Cassidula*, so daß diese Gattung auch bei den Pythiinae geführt werden könnte. Das Gehäuse von *Auriculastra* ist jedoch jenes bei *Blauneria* am ähnlichsten und daher wird dieses Taxon bei den Ellobiinae geführt.

Auriculastra ist in Kenia, Bali, Singapur und Malaysia gefunden worden. Es scheint, daß es sich dabei immer um *A. subula* handelt.

Conchologisch ähnlich ist *Auriculastra* mit *Leucophytia*; bei letzterer bleibt die Mündung unten immer offen, wie es bei *Auriculastra* nur bei jungen Gehäusen der Fall ist. Große Exemplare mit ausgeprägter Mantelrandverdickung ähneln den Gehäusen der *Ellobium*-Arten, was auch dazu geführt hat, daß die kleinere *E. pellucens* lange als eine *Auriculastra*-Art angesprochen wurde. Bei *Auriculastra* laufen die Tentakel am Ende spitz aus und die Augen sind an der Basis der Fühler sichtbar. Bei *Ellobium* sind die Enden der Tentakel rundliche Kugeln und die Augen sind nicht sichtbar. Die rundlichen Enden der Fühler bei *Ellobium* ähneln den Stielaugen der *Stylommatophora*.

Auriculastra subula (Quoy & Gaimard, 1832) (Fig. 291-310)

Lebensweise.— Der Lebensraum der Tiere ist am Boden und im Erdreich innerhalb des oberen Intertidals, oft an Süßwasserbächen, die dicht am Meer, kurz hinter der Mangrovezone liegen. Die Bäche führen normalerweise Süßwasser und bei Flut Brackwasser; nur bei Springtiden (oder Sturm) herrschen für einige Zeit marine Bedingungen. Starker Regen führt zu längerer Süßwasserbedeckung, der die Tiere durch Vergraben ausweichen.

Gehäuse.— Die Gehäuse sind mittelgroß (Höhe 10-15 mm, Breite ca. 5 mm) und länglich, mit gelblichem, glattem Periostracum. Ausgewachsene Exemplare sind relativ dickschalig, junge sehr dünnschalig. Junge Exemplare sind oben und unten spitz und in der Mitte am dicksten; Ältere werden länglicher und schlanker. Apertur mit meist einer Spindelfalte und Parietalverdickungen; Außenmündung bei jungen Gehäusen scharf und glatt, bei alten nach innen verdickt. Spindelfalte zweigeteilt, dazwischen eine kleine, weiter im Inneren der Mündung liegende Verdickung. Bei Juvenilen bildet die untere Spindelfalte den unteren Rand der Mündung; bei den Adulten endet die Falte auf der Spindel. Der Apex fehlt bei alten Schnecken immer; die ganze Spitze ist meist rund abgenagt. Von innen wird sekundär Kalk eingelagert.

Der Protoconch ist heterostroph, der Winkel zwischen Proto- und Teleoconch beträgt ca. 45 Grad. Die erste Schale ist in den späteren Windungen eingesenkt. Der letzte Teil der Larvialschale wirkt etwas flach ausgezogen, bevor ein kleiner Absatz

folgt und die Juvenilschale beginnt. Diese hat zuerst feine Anwachsstreifung und feine Spirallinien, eine Skulptur die ab ca. $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Windung deutlicher wird. Die Protoconche der Exemplare aus Asien und Afrika unterscheiden sich nicht.

Radula (Fig. 293-298).— Die Radula ist langgestreckt und fast rechteckig, ca. 9,5-11,4 mm lang und 3,75-5,4 mm breit. Sie hat 110-120 gerade Zahnreihen. Der Mittelzahn ist sehr klein. Die Lateralzähne sind flach und breit und haben eine rundliche Schneidekante. Die Marginalzähne haben eine runde Schneidekante und eine zusätzliche innere Spitze. Die Zahnformel ist 1-10-22.

Ontogenese.— Die auf Bali gesammelten Tiere haben im Aquarium mehrfach Gelege produziert. Die kleinen ovalen Eikapseln liegen in flachen gallertigen Gelegehaufen. Nach nur etwa 7 Tagen Entwicklungszeit waren schlüpfbereite und geschlüpfte Veliger vorhanden. Vor dem Schlüpfen besitzt der Veliger noch keine Augen, kein Herz und keine Mantelhöhle, und der Mantel liegt der Schale innen noch an. Erst kurz vor dem Schlüpfen wird Körperflüssigkeit ausgepumpt und der Hohlraum der Mantelhöhle entsteht. Das Velum wird vor dem Schlüpfen nicht ganz ausgebreitet, sondern bleibt unter den Schalenrand zurückgezogen, da der Raum in der Eikapsel durch den Veliger selbst schon zu weit eingeengt ist. Beim Schlüpfen lösen sich die Eikapseln auf und das Velum wird ganz aufgeschlagen. Beim Rückzug in das Gehäuse schließt das Operkulum die dünne und voll mineralisierte Schale dicht nach außen ab. Augen und Tentakel sind auch beim schlüpfenden Veliger noch nicht entwickelt; die Statozysten sind vergleichsweise groß (wie bei *Melampus*). Der Fuß trägt das Operkulum und Sinneszellen, zum Kriechen ist er nicht geeignet. Der Veliger besitzt noch einige Dotterspeicherzellen im Bereich der Mitteldarmdrüse; diese sind allerdings nach wenigen Tagen verbraucht. Ohne planktonische Nahrung sterben die Tiere.

2. 7. 4. Melampinae Stimpson, 1851

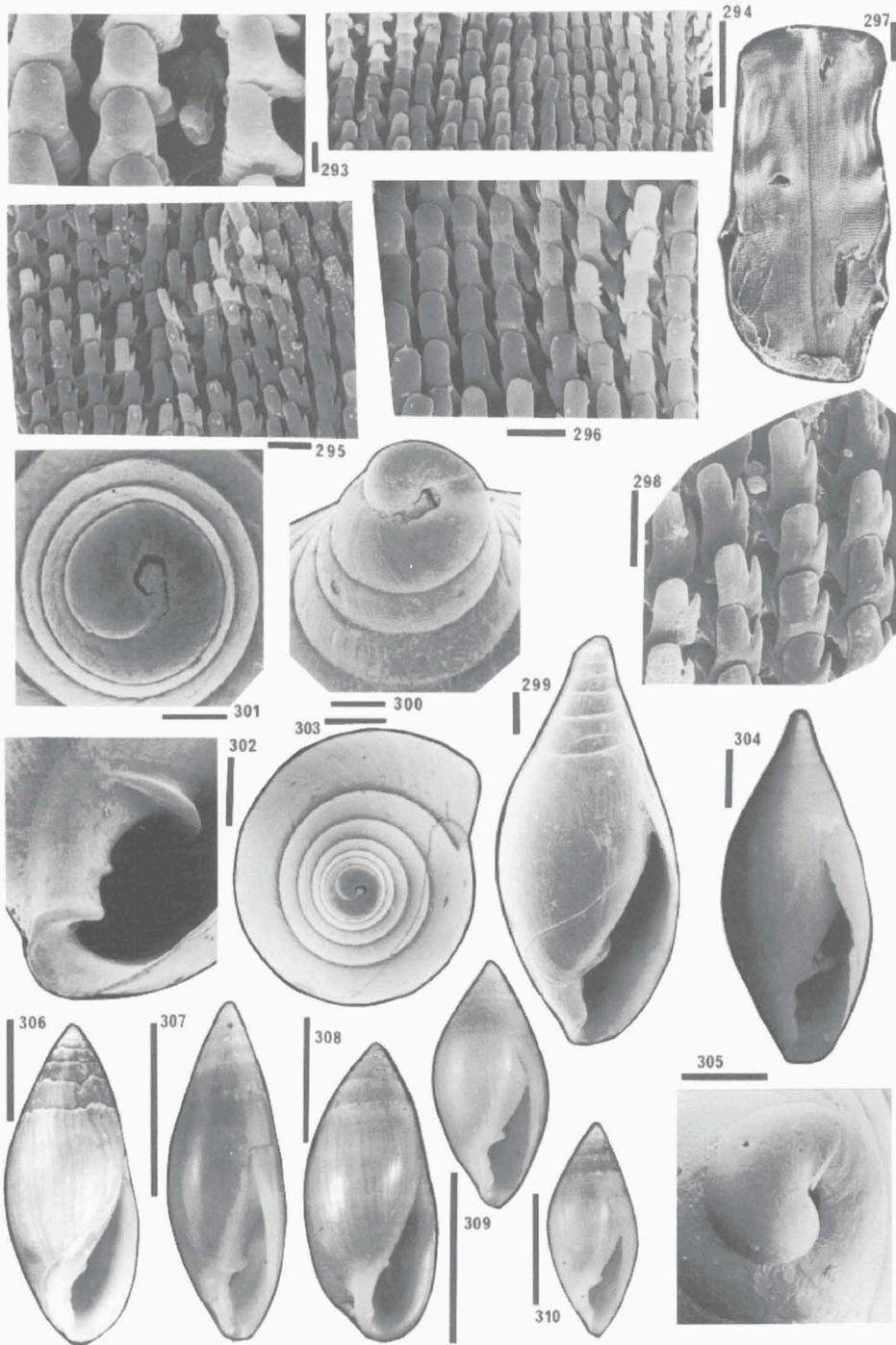
Die Melampinae sind weltweit an den wärmeren Küsten verbreitet und erreichen große Zahlen an Individuen. Zumeist leben diese Schnecken in Salzmarschen, Mangrovezonen oder unter Steinen an Felsküsten sowie im Ästuar und entlang von Bächen, die wechselweise Süß- und Salzwasser führen. Fast immer leben sie direkt an der mittleren Hochwasserlinie, so daß die Gelege von hohen Fluten erreicht werden. Alle bekannten Arten haben eine freie Veligerlarve.

Die zahlreichen in der Literatur erwähnten Arten sind untereinander sehr ähnlich. Es werden manchmal Untergattungen unterschieden, die nicht oder nur unklar definiert sind. Darum ist die systematische Ordnung unbefriedigend.

Die Gehäuse sind oval-eiförmig, mit großer Endwindung. Das Gewinde ist kege-

Tafel 20

Fig. 293-297: Radula von *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Bali, Indonesien), Maßstab: 293 = 3 µm; 294 = 30 µm; 295, 296 = 10 µm; 297 = 100 µm. Fig. 298: Radula von *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Kenia), Maßstab = 10 µm. Fig. 299-303, 309 *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Bali, Indonesien), Maßstab: 299, 302, 303 = 300 µm; 300, 301 = 100 µm. Fig. 304, 305, 307 *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Kenia), Maßstab: 304 = 1000 µm; 305 = 100 µm; 307 = 0,5 cm. Fig. 306, 310 *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Singapur), Maßstab: 306, 310 = 0,5 cm. Fig. 308 *Auriculastra subula* (Quoy & Gaimard, 1832) (Philippinen), Maßstab = 0,5 cm.



lig; der Apex ist etwas erhaben. Der Protoconch ist nur zur Hälfte sichtbar; er besteht aus 1,5-2 linksgedrehten Windungen, die von den folgenden Adultwindungen fast genau in der Mitte und fast genau rechtwinklig umwachsen werden, so daß die Mündung der Larvalschale genau in Richtung der späteren Spindelachse zeigt. Die Mündung ist hoch und schmal. Die Spindel hat mindestens eine kräftige Falte; die Außenlippe ist glatt oder hat gezahnte Leisten auf der Innenseite.

Das zentrale Nervensystem der Melampinae ist fortschrittlich. Die einzelnen Ganglien, wie Cerebral- und Pedalganglion, sind kurz. Die Melampinae haben einen gemeinsamen Genitalkanal und getrennte Ausführungsgänge (Semi-Diaulie).

Die Radula zeichnet sich durch einen Mittelzahn aus, der gegenüber den Lateralzähnen etwas versetzt ist, die Spitze ist klein und nadelartig, die Basis dreieckig. Die Lateralzähne sind einspitzig, am Rand mit zusätzlicher Außenspitze. Es gibt einige oder einen Übergangszahn zu den Marginalzähnen. Diese haben zuerst eine oder zwei zusätzliche Seitenspitzen, am Rand dann viele (ca. 5-8) zusätzliche Außenspitzen und meist einige (ca. 1-3) zusätzliche Innenspitzen. Bei jungen und alten Tieren gibt es beträchtliche Variationen der Zahnmorphologie, der Zahngröße und der Zahnzahl (siehe unten).

In dieser Arbeit werden nur zwei Gattungen, *Melampus* und *Tralia*, die conchologisch trennbar sind, unterschieden. Für *Microtralia*, siehe bei den Pedipedinae.

Wir haben Melampinae bei allen Sammelexkursionen in tropische Küstengebiete gefunden. Meist konnten viele Tiere gesammelt werden, die leicht im Aquarium zu halten sind und dort regelmäßig große Gelegemengen produziert haben.

Die sehr unterschiedliche Färbung der Schalen ist verwirrend und hat dazu beigetragen, daß viele Arten zahlreiche Synonyme besitzen. Diese alle aufzudecken und zu bewerten ist im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich.

An den Fundorten (siehe Kap. 3. 4.) sind jeweils dieselben Gattungen gefunden worden, oft mit denselben Arten und immer in einer Gemeinschaft von zwei bis vier Arten, die überall in etwa der gleichen Zonierung einen Lebensraum besiedeln. In Kenia sind dies: *Melampus fasciatus*, *Signia* sp. und *Micromelampus pulchellus*. Auf Bali und der Malayischen Halbinsel dieselben, sowie *Micromelampus siamensis* und *M. nucleolus* (?Synonym mit *M. pulchellus*). Auf Lizard Island (Australien/Great Barrier Reef): *Melampus fasciatus*, *Signia* sp. und *Micromelampus siamensis*. Auf Rarotonga (Paz. Insel) lebt nur *Melampus fasciatus*. Das bedeutet, daß im gesamten Indo-Pazifik dieselben Arten verbreitet sind.

Im Atlantik sind es andere, und zwar, im Westatlantik: *Melampus coffeus*, *Melampus bidentatus*, *Melampus (Detracia) monile*, *Detracia bullaoides*, *Detracia parana*, *Detracia floridanus* und *Tralia ovula* (nach Abbott, 1974).

2. 7. 4. 1. 1. *Melampus* Montfort, 1810

Die Spindel des Gehäuses trägt eine oder mehrere kräftige Falten. Diese gehen in die innere Lamelle über, die als Rest der Innenwindungen nach der Schalenausräumung übrig bleibt. Die Lamelle macht ca. einen Umgang aus. Das Gewinde ist niedrig mit zahlreichen Umgängen, die Mündung sehr hoch und schmal, oben spitz und unten rundlich. Der Mündungsaußenrand ist scharf, meist mit mehreren horizontalen Leisten auf der Innenseite.

Das Gehäuse von *Melampus* s.s. hat ein niedriges, kegelförmiges Gewinde. Die Endwindung ist oben breit und unten schmal. Die Mündung ist lang und schmal und hat Leisten auf der Innenseite der Außenlippe sowie eine ausgeprägte Spindel-falte. *Pira*, erkennbar an einem einzigen Spiralreifen oberhalb der Nahtlinie der letzten Windung (Morrison, 1964), wird hier nicht benutzt und geht in *Melampus* s.s. auf (siehe *Melampus fasciatus*).

Als Untergattungen von *Melampus* werden außer *Melampus* s.s. noch *Micromelampus*, *Signia*, und *Detracia* angesehen. Diese haben recht ähnliche Radulae, weshalb sie alle in eine einzige Gattung gestellt werden.

Melampus (*M.*) *coffeus* (Linné, 1758)
(Fig. 313-317)

Lebensweise.— *Melampus coffeus* lebt an den Küsten von Florida bis Brasilien sowie auf den Karibischen Inseln und Bermuda (Abbott, 1974), knapp oberhalb der mittleren Hochwasserlinie in einem sehr begrenzten Streifen, der dauerfeuchte, salzgetränkte Lebensräume auf Felsen oder unter Pflanzenmaterial gewährleistet (Marcus & Marcus, 1965a). Die Tiere wurden in Florida, auf den Bermudas und in Kolumbien vorwiegend in Mangrovegebieten gesammelt (Bandel & Wedler, 1987).

Gehäuse.— Das Gehäuse wird ca. 15-20 × 10-12 mm groß. Die Außenlippe der Mündung trägt ca. 10-15 weiße Leisten auf der Innenseite, bei jungen Exemplaren (bis ca. 6,5 mm) ist die Außenlippe noch glatt. Die Spindel trägt immer eine große Falte. In der Parietalregion sind meist noch 1-2 weitere Falten vorhanden. Meist sind die Gehäuse kaffeebraun oder variabel von grau bis fast schwarz. Die Endwindung hat oft drei (1-4) hellere Spiralbänder; seltener ist die Anwachsstreifung durch helle Axiallinien hervorgehoben.

Der Protoconch ist heterostroph. Die Larvalschale steht fast genau senkrecht, um 90° gedreht auf dem Gewinde. Von der Embryonal- und Larvalschale ist nur die zuletzt gebaute Hälfte sichtbar; diese ist glatt. Die nach der Metamorphose gebaute Schale hat Anwachsstreifung und variable Punktgrubenreihen. Etwas später kann die Anwachsstreifung zu axial stehenden feinen Wällen werden. Mit der ca. sechsten Windung werden die Gehäuse glatt, nur bleibt oft eine feine Spiralgrubenreihe mit Periostracalhärchen übrig (Fig. 315, 316). Der Apex ist etwas erhaben auf dem Gewinde, bei größeren Exemplaren meist erodiert und von einer sekundär ausgeschiedenen Kalklage überdeckt.

Radula.— Die Radula ist etwa viermal so lang wie breit, mit ca. 100 Reihen. Der Zentralzahn ist klein und spitz. Die Lateralzähne sind groß und haben eine große Spitze; sie sind anfangs ohne, dann mit zwei oder mehr zusätzlichen Seitenspitzen versehen. Die äußeren Marginalzähne sind breit und haben eine Hauptspitze sowie eine zusätzliche auf der Innenseite und viele (6) auf der Außenseite (Marcus & Marcus 1965a). Der Übergang zwischen den Zahntypen ist nicht konstant (Odhner, 1925). Nach Martins (1996) lautet die Zahnformel 32-1326-1 × 113.

Melampus coffeus aus der Karibik (Santa Marta) hat im letzten Drittel einer ca. 1 mm breiten Radula ca. 60 Zähne pro Seite (ca. 1-26-34). Die Anordnung der Zahnreihen ist typisch für *Melampus*. Dem kleinen Mittelzahn folgen die gleichartigen Lateralzähne in einer zu beiden Seiten geraden Reihe. Die Marginalzahnreihen sind leicht

angewinkelt. Die Marginalzähne bekommen zum Rand hin immer mehr Seitenspitzen.

Ontogenese.— Die Gelege bestehen aus gallertigen Haufen von ca. 500-2000 Eiern (Marcus & Marcus, 1965a). Die Eikapseln sind oval, klein, nur ca. $0,09 \times 0,13$ mm. Die Eier sind rund und ca. 0,08 mm groß. Nach 10-11 Tagen (30°C) schlüpft der Veliger, wenn das Gelege überflutet wird. Die Veligerschale mißt anfangs ca. 0,09 mm. Die metamorphisierten Schalen sind ca. 0,2 mm breit. Bei *Melampus coffeus* aus der Karibik schlüpfen nach elftägiger Entwicklung Veligerlarven, die anschließend einige Wochen im Plankton verbleiben, sich von einzelligen Algen ernähren und ein Larvalgehäuse ausscheiden. Weitere anatomische und ökologische Daten finden sich bei Marcus & Marcus (1965a).

Melampus (M.) bidentatus Say, 1822

Lebensweise.— *Melampus bidentatus* lebt von Süd-Quebec bis Texas, in der westlichen Karibik und auf Bermuda, dort in Salzmarschen an Halmen und Ähnlichem (Abbott, 1974).

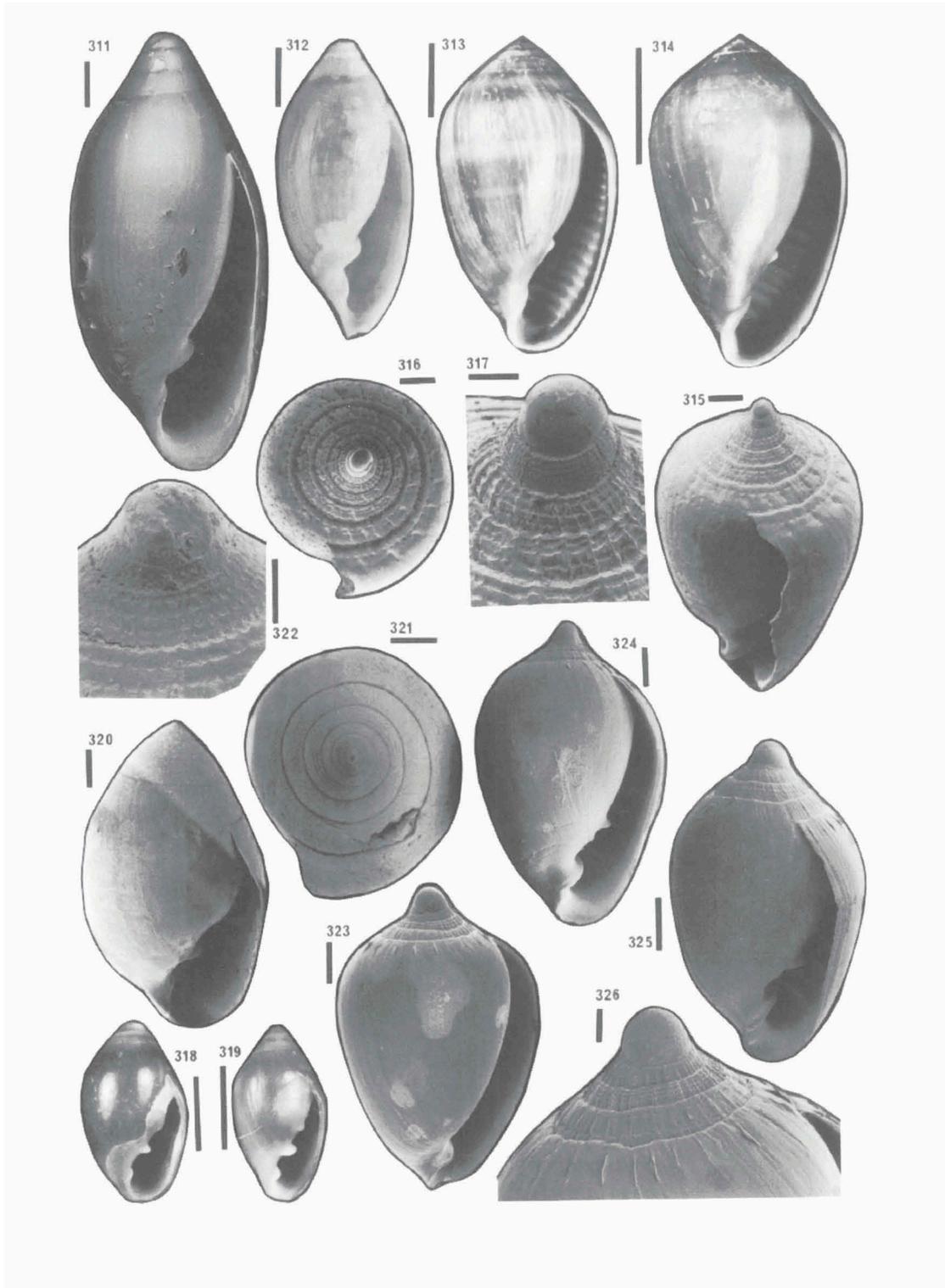
Gehäuse.— Das Gehäuse ist dem von *M. coffeus*, sehr ähnlich, unterscheidet sich nach Morrison (1958, 1964) jedoch durch die Spiralreifen über der Schulter der Endwindung (können auch die ganze Windung bedecken), die bei *M. coffeus* fehlen. Die Studie von Holle & Dineen (1959), die fast 6000 Schalen von beiden Arten vermessen haben, zeigt aber deutlich, daß die Trennung nur nach Schalencharakteristika zumindest problematisch ist. Holle & Dineen (1959) waren nicht in der Lage zu sagen, ob es sich um zwei Arten handelt oder um eine Art, die variabel ist und verschiedene klimatische Räume besiedelt (*M. bidentatus* wäre dann die in kälteren Gebieten lebende Variante). In jedem Fall ist die Schalenmorphologie von *Melampus bidentatus* sehr variabel.

Ontogenese.— Die Ontogenese wurde von Russell-Hunter et al. (1972) untersucht. Die Gelege bestehen aus gallertigen Eimassen, die durchschnittlich ca. 850 Einzeleier enthalten. Die Eikapseln liegen in einem kontinuierlichen Strang. Das Ei ist knapp 0,1 mm groß, die Eikapsel ca. 0,17 mm lang und 0,135 mm breit. Nach 11-12 Tagen Entwicklung liegt ein fertiger aktiver Veliger in der Eikapsel vor und füllt diese fast ganz aus. Die Entwicklungszeit hängt von der Temperatur ab, bei 18°C ist der aktive Veliger ab dem elften Tag entwickelt, bei 25°C ab dem neunten Tag. Unter Normalbedingungen (im Feld ist es kühler) schlüpft der Veliger nach ca. 13 Tagen Entwicklungszeit, aber nur, wenn das Gelege von Seewasser überflutet wird. Dieser Umstand wird im Lebensraum von *Melampus* nur bei Springtiden erreicht.

Interessanterweise legen die Tiere ihre Gelege vorwiegend so ab, daß bei Spring-

Tafel 21

Fig. 311, 312: *Auriculodes gaziensis* Preston, 1913 (Kenia), Maßstab: 311 = 1000 μm ; 312 = 0,2 cm. Fig. 314: *Melampus coffeus* (Linné, 1758) (Santa Marta, Ostküste Kolumbien), Maßstab = 0,5 cm. Fig. 313, 315, 316, 317 *Melampus coffeus* (Linné, 1758) (Bermuda), Maßstab: 313 = 0,5 cm; 315, 316 = 300 μm ; 317 = 100 μm . Fig. 318-322: *Tralia ovula* (Bruguiere, 1789) (NMS 177263/5; Antillen), Maßstab: 318, 319 = 0,5 cm; 320, 321 = 1000 μm ; 322 = 100 μm . Fig. 323-326: *Melampus fasciatus* (Deshayes, 1830) (Kenia), Maßstab: 323, 324, 325 = 300 μm ; 326 = 100 μm .



tiden die Mehrzahl der Eikapseln schlupfbereite Veliger enthält. Das bedeutet, daß in jedem Mondzyklus einmal sehr viele Gelege produziert und abgelegt werden, deren Inhalt bei der nächsten Springflut (die meist 3-4 Tage andauert) dem Meer übergeben wird.

Der Veliger verbleibt ca. 14 Tage im Plankton und die Schale wächst während dieser Zeit von ca. 0,127 mm auf 0,27-0,28 mm Länge heran (entspricht 0,104 mm/Tag). Vor der Metamorphose setzt sich der Veliger in exakt dem gleichen Lebensraum, den die adulten Tiere besiedeln, ab. Nach dem Niederlassen kann das Tier noch für eine kurze Zeit gut schwimmen, allerdings auch schon kriechen. Das Velum und das Operkulum gehen jetzt schnell verloren und das Wachstum der Schale ist zuerst relativ gering. Nach ca. 10-14 Tagen ist das juvenile Tier erst ca. 0,320 mm groß, und wächst dann in den folgenden 14-15 Tagen auf ca. 0,8 mm heran. Nach weiteren 5 Wochen werden dann Schalengrößen von ca. 1,6 mm erreicht (insgesamt 9 Wochen seit dem Niederlassen und der Metamorphose). Nach einem Jahr ist die Schale ca. 3,5 mm groß.

Im Ei wird zuerst eine bilateralsymmetrische Schale gebaut, die planspiral weiterverlaufen würde, der Veliger vergrößert jedoch vor allem die Apertur und wächst allometrisch, so daß eine linksgedrehte Schale entsteht (Körperorganisation rechts und Schale links: wird auch Hyperstrophie genannt). Nach dem Niederlassen und noch vor der Metamorphose wächst die Schale wieder isometrisch und langsamer, jetzt werden das Velum und das Operkulum abgebaut. Das Wachstum ändert sich danach, es wird nun die orthostrophe Schale (rechtsgedrehte Schale und rechtsgedrehter Weichkörper) gebaut und die Geschwindigkeit des Schalenwachstums nimmt wieder zu (Russel-Hunter et al., 1972).

Melampus (M.) fasciatus (Deshayes, 1830)
(Fig. 323-342)

Lebensweise.— Deshayes hatte keine Lokalität für diese Art angegeben. *M. fasciatus* wird sowohl aus Afrika und Indien (Knipper & Meyer, 1956) als auch aus SE-Asien (Brandt, 1974) beschrieben und kommt auch in Australien und auf einigen Pazifikinseln vor (eigenes Material).

Gehäuse.— Die Gehäuse sind relativ groß und fest, von ca. 18 × 12 mm bis 15 × 7-9,5 mm. Die Innenlippe trägt meist drei Falten; die unterste endet mit dem Umschlag der Mündung, darüber liegt die mittlere und größte Falte, an deren Unterseite eine kleine Erhebung ausgebildet ist (bei kleinen Schalen immer, bei großen manchmal nicht). Über den beiden Spindelfalten liegen noch ein oder zwei Parietalerhebungen. Alle Falten können relativ weit im Inneren der Mündung liegen und sind direkt von vorn nicht sichtbar. Der Außenrand ist bei jüngeren Exemplaren meist scharfrandig und bei älteren oft etwas verdickt. Er hat auf der Innenseite ca. 6-8 ziemlich horizontal stehende Leisten entwickelt, die vor allem im mittleren Bereich der Mündung liegen.

Die Gehäuse sind entweder einheitlich goldgelb, dunkelbraun bis schwarz gefärbt, oder sie sind gestreift (Tafel 22). Die Anzahl und Breite der Streifen ist sehr variabel. Mir liegen Exemplare vor, die relativ abrupt von braun zu gelb gewechselt haben. Die Schalenoberfläche ist glatt und glänzend.

Der Protoconch entspricht dem von *M. coffeus*. Die sichtbare Larvalschale ist glatt, nach dem Metamorphose-Absatz beginnen die feine Anwachsstreifung und

die deutlichen radialen Punktgrubenreihen. Mit der ca. zweiten Adultwindung kann die Anwachsstreifung zu achsialen Leisten ausgeformt sein. Ab der dritten Windung wird die Schale allmählich glatter und nur eine oder wenige Grubenreihen sind vorhanden. Mit der vierten bis fünften Windung kann auf der Schulter eine regelmäßige Faltenreihe entstehen, die Schalen können aber auch glatt sein oder Spiralriefen haben (Tafel 21, 22).

M. fasciatus wurde meist in eine eigene Untergattung *Pira* zu *Melampus* (z. B. Abbott, 1974), oder zu *Tralia* (siehe da) gestellt. Thiele (1931), Zilch (1956) und auch ich sehen in diesem nominellen Taxon ein Synonym von *Melampus* s.s. *Pira* soll sich durch einen einzigen Spiralfreife von Gruben auf der Mitte jeder Windung des Gewindes auszeichnen (Morrison, 1964; Abbott, 1974). Dieses Merkmal trifft jedoch auf viele Melampiden-Arten zu, aber nicht bei allen Individuen einer Art. Das gilt auch für *Melampus fasciatus*.

Ontogenese.— Die Tiere aus Bali haben über mehr als drei Jahre (seit Sommer 1989) regelmäßig Gelege produziert. Die Ontogenese entspricht jener der beiden vorhergehenden Arten. Die Tiere sind allerdings immer kurze Zeit nach dem Schlüpfen gestorben, da sie sofort (innerhalb einer oder weniger Stunden) planktonische Nahrung zu sich nehmen müssen, was im Labor nicht zur Verfügung stand.

Die von Russell-Hunter et al. (1972) beschriebene Ablage von Gelegen, vor allem die Synchronisation mit den Mondzyklen, konnte in den eigenen Aquarien bestätigt werden, trotz des Umstands, daß es hier keinerlei Spring- und Nipptiden gab. Wohl aber war der Mond sichtbar, der den Tidenhub steuert.

Radula (Fig. 428-440).— Anhand der Radula von mehreren Exemplaren wurde überprüft, ob es sich um eine oder mehrere Arten handeln könnte. Zum Vergleich werden mehrere Radulae abgebildet.

Die vielen verschiedenen Farbvarianten dieser Schnecke und die an den einzelnen Lebensorten existierenden Schalenvarianten werden mit der großen Variabilität und Anpassungsfähigkeit dieser Art begründet. Daß es sich um verschiedene Arten handelt, kann nicht nachgewiesen werden. Helle, dunkle oder gestreifte Gehäuse haben Tiere mit den gleichen Radulae. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Lokalitäten liegen innerhalb der Variabilität an einem Standort. Genauere (auch statistisch gestützte) Untersuchungen wurden nicht vorgenommen.

Die Radulae der Tiere aus Bali (Cape Lebang und Airport) sind bei ausgewachsenen Schalen ca. $2,7 \times 0,7$ bis ca. $3,0 \times 0,9$ mm groß. Es gibt ca. 95 Zahnreihen in der typischen Anordnung. Die Zahnformel liegt bei etwa 1-15-32 bis 1-17-30 und ist etwas variabel, da sich der Übergang von den Lateral- zu den Marginalzähnen verschieben kann. Die ersten Marginalzähne unterscheiden sich nur durch die erst kleine zusätzliche Außenspitze und durch gewinkelte Anordnung der Reihen. Bei den Radulae der Tiere aus Kenia (Vipingo, Shimo La Tewa und Mkongani) ist die Zahnzahl, und die Anzahl der Zahnreihen bei verschiedenen großen Radulae relativ konstant. Zum Beispiel: $1,83 \times 0,62$ mm, 90 Reihen, 1-15-25; $2,2 \times 0,65$ mm, 90 Reihen, 1-15-33; $2,4 \times 0,75$ mm, 93 Reihen, 1-15-35; $3,75 \times 0,9$ mm, 99 Reihen, 1-16-22. Noch kleinere Radulae haben nur 14 Lateralzähne.

Die Radulae wachsen also auch durch die Verbreiterung der einzelnen Zähne. Ein Marginalzahn derselben Position "wächst" so z. B. von 10 auf 12 μ m. Breite heran (Radulae 1,83 und 2,4 mm breit, siehe oben).

2. 7. 4. 1. 2. *Micromelampus* Moellendorff, 1898

Micromelampus wird als Untergattung von *Melampus* angesehen. Die Gehäuse sind sehr ähnlich, nur ist *Micromelampus* meist kleiner. Die Spindel trägt wie bei *Melampus* mehrere Falten, aber bei *Micromelampus* bildet die unterste Falte das untere Ende der Mündung. So entsteht ein ausgußartiger Kanal am Ende der Mündung. Die Schalen sind meist etwas ovaler als bei *Melampus*. Die Windungen haben feine Spirallinien oder feinen Punktgrubenreihen, die von Gruben der Periostracalbehaarung stammen. Diese Spirallinien sind sehr variabel. Zum Teil sind die indopazifischen *Micromelampus* Arten den atlantischen *Detracia* Arten sehr ähnlich.

Die Arten dieser Untergattung sind an den Küsten des Indischen und des westlichen Pazifischen Ozeans verbreitet.

Melampus (Micromelampus) nucleolus (Martens, 1865)

Lebensweise.— Diese Art wurde bei unseren Untersuchungen weder auf Bali und in Malaysia noch sonst irgendwo gefunden. Die Verbreitung ist nach Brandt (1974): Neu Guinea, Philippinen, Ceram (Indonesien). Sowie Palian, Provinz Trang, Thailand.

Melampus (Micromelampus) pulchellus (Petit, 1842)

(Fig. 387-399)

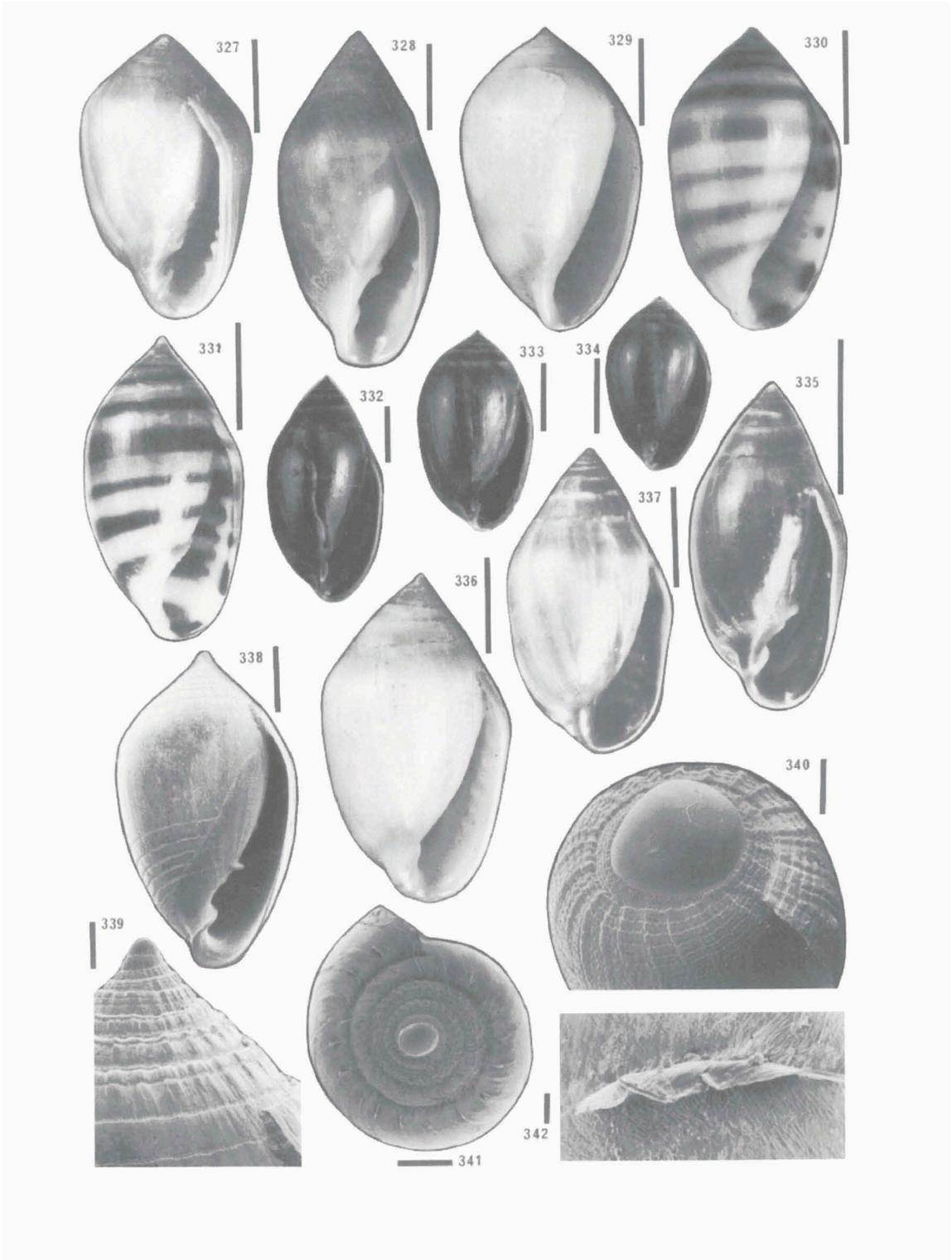
Gehäuse.— Das relativ kleine (ca. $6,0 \times 3,5$ bis $7,0 \times 4,0$ mm) Gehäuse ist meist braun bis schwarz, gelegentlich mit hellen Bändern (2 bis 4) oder flammenartig verwischem Karomuster durch dunkle Achsialbänderung (Fig. 391, 392). Die Oberfläche hat ein Muster aus Spirallinien, die aus deutlich voneinander getrennten, runden bis seltener etwas rechteckigen Gruben gebildet werden. Die Apertur hat eine kräftige Spindelfalte, die zweigeteilt ist. Der obere Teil, unter dem ein kleiner Absatz liegt, erreicht nur knapp die Mündung. Der untere, kleinere Teil verläuft zum unteren Teil des Mündungsrandes. Über der Spindelfalte liegen noch ein oder zwei feinere Parietalfalten, die durch einen kleinen Hügel miteinander verbunden sein können. In der Außenlippe liegen 6-10 feine gerade Leisten. Das Gewinde ist relativ langgestreckt; die Mündung macht weniger als $\frac{2}{3}$ der Gesamthöhe aus.

Die Gehäuse können auch glatt und glänzend sein. Die Unterscheidung zu jungen *Melampus fasciatus* ist dann sehr schwer, da diese dann auch die untere Spindelfalte weiter vorgezogen haben, als es bei den älteren der Fall ist (vgl. z. B. Fig. 338 und 397). Auch sind junge *M. fasciatus* oft genauso dunkelbraun wie *M. pulchellus*.

Der Protoconch unterscheidet sich nur wenig von dem der anderen *Melampus*-Arten. Meist steht die glatte Larvialschale schräg, und nicht ganz gerade, auf dem Gewinde. Die Gruben der Punktreihen sind etwas größer. Es sind nur selten Falten

Tafel 22

Fig. 327-334, 338, 339, 341, 342: *Melampus fasciatus* (Deshayes, 1830) (Bali), Maßstab: 327, 328, 329, 330, 331 = 0,5 cm; 332, 333, 334 = 0,25 cm; 338 = 1000 μ m; 339, 341 = 300 μ m; 342 = 10 μ m. Fig. 336, 337, 340: *Melampus fasciatus* (Deshayes, 1830) (Kenia), Maßstab: 336, 337 = 0,5 cm; 340 = 100 μ m. Fig. 335: *Melampus fasciatus* (Deshayes, 1830) (Singapur), Maßstab = 0,5 cm.



auf der Schalenoberfläche, und nur sehr selten werden die Punktgrubenreihen zu durchgehenden Spiralliefen. Die Punktgrubenreihen müssen nicht die ganze Schalenoberfläche bedecken. Oft ist diese nur um die Schulter und den Nabel herum ausgebildet und der Mittelteil ist glatt. Diese Variabilität der spiral angeordneten Oberflächenskulpturelemente ist bei allen hier behandelten *Melampus* Arten vorhanden.

Radula (Fig. 400, 401, 416-419).— Die Radula ist ca. $1,4-1,55 \times 0,5$ mm groß, hat ca. 110 Zahreihen und die etwas variable Zahnformel 1-18-24 bis 1-17-26. Die Zahn-typen, die Anordnung der Zahnreihen und der Umriß der Radula unterscheiden diese nur in geringen Maße von den anderen *Melampus* Arten.

Ontogenese.— Die Ontogenese dieser Art verläuft so wie bei *Melampus fasciatus*. Im Aquarium waren die Gelege nur etwas kleiner.

Melampus (Micromelampus) siamensis Martens, 1865
(Fig. 402-412)

Gehäuse.— Die Gehäuse sind für *Micromelampus* recht groß (11×6 bis 13×7 mm), meist braun und zum Teil mit ein bis sechs hellen Bändern, die sehr variabel sind. Das Gewinde ist relativ niedrig und etwas konkav; die Endwindung ist rund und ohne Knick im oberen Teil der Mündung. Die Spindelfalte ist groß und zweigeteilt; der untere Teil bildet den unteren Mündungsrand, über dem oberen Teil der Spindelfalte sind ein bis vier kleinere Falten, diese können zusammengewachsen sein und dann einen deutlichen Vorsprung bilden. Die Innenlamelle setzt einen halben Umgang hinter der Mündung, ungefähr in Höhe der letzten Nahtlinie, im Inneren des Gehäuses an.

Der Mündungsaußenrand ist scharf; innen liegen mehrere verschieden starke Leisten (meist 3-4 größere und 3-4 kleinere), die recht weit ins Gehäuse hineinreichen. Die größeren Leisten stehen meist den kleineren versetzt gegenüber.

Adulte Schalen wirken glatt, haben aber deutliche Anwachsstreifung, die in oft regelmäßigen Abständen durch helle Linien besonders auffällt. Nur im Umbilikalbereich sind die feinen Spiralliefen meist deutlicher sichtbar. Bei jüngeren Schalen ist oft die ganze Schalenoberfläche mit unregelmäßig angeordneten feinen Spiralliefen bedeckt (z. B. Fig. 409).

Die Tiere leben an den Küsten des Indischen und des westlichen Pazifischen Ozeans (Brandt, 1974). Unser Material stammt vor allem aus Singapur und Malaysia, aber auch von Lizard Island im Great Barrier Reef von Australien. In Singapur lebten die Schnecken in einem Waldstück (keine Schlamm-Mangrove) kurz hinter der Küstenlinie, auf dem Boden einer Wiese unter Holz und Detritus.

Radula (Fig. 413-415).— Die Radula ist ca. $1,56 \times 0,55$ mm groß, hat ca. 85-90 Reihen und die Zahnformel 1-19-16 bis 1-20-20 oder 1-21-18. Siehe sonst bei *M. pulchellus*.

2. 7. 4. 1. 3. *Signia* H. & A. Adams, 1855

Signia gilt als Untergattung von *Melampus*. Die Gehäuse sind meist nur etwas kleiner. Bei *Signia* kommen aber auf dem Gehäuse deutliche gewellte Spiralliefen vor. Der mittlere Teil der Endwindung kann glatt sein.

Diese Untergattung unterscheidet sich von *Melampus* s.s. dadurch, daß die Schalenoberfläche zumeist von tiefen Spiralriefen bedeckt ist. Diese werden von der Anwachsstreifung gekreuzt und es können ausgeprägte Granulae entstehen. Außerdem steht die größte Spindelfalte (zweite von unten) frei; unter ihr liegt kein treppchen- oder hügelartiger Absatz.

Melampus (Signia) granifer (Mousson, 1869)
(Fig. 369-371)

Gehäuse.— Siehe bei *M. striata*.

Melampus (Signia) striata (Pease, 1861)
(Fig. 358-368, 372-382)

Gehäuse.— Die mir bekannten und mit dem REM untersuchten *Signia* Gehäuse sind untereinander sehr ähnlich. Ob aus Kenia, SE-Asien oder Australien, es scheint, als ob im gesamten Indo-Pazifik nur eine Art vorkommt. Diese hat allerdings verschiedene Namen bekommen, die geographisch etwa folgendermaßen verteilt sind: *Signia granifer*, Thailand, Philippinen und SE-Asien; *S. striata*, Australien und Ozeanien; *S. semisulcatus*, Pazifik; *S. semiaratus*, Afrika und Indischer Ozean.

Gehäusegröße ca. $11 \times 5,5$ bis 13×7 mm. Die Oberfläche ist von tiefen Spiralriefen überzogen; diese kreuzen die Anwachsstreifung, was, vor allem oberhalb der Schulter, zu einem körnigen Eindruck führt. Die Ausprägung der Spiralriefen ist variabel, oft fehlen sie in der Mitte der Endwindung, auch kann der Abstand der Riefen unterschiedlich sein (Tafel 24, 25).

Die Innenlippe hat zwei bis sechs (meist vier) Falten. Die unterste endet auf dem Umschlag der Mündung. Die darüberliegende Spindelfalte ist die größte; sie ist flach und ragt leistenartig mit scharfer Abgrenzung, fast horizontal von der Innenlippe in die Mündung. Darüber liegen, meist in ungefähr gleichen Abstand voneinander, weitere feine und kleiner werdende Falten. Die Außenlippe ist scharf und trägt innen zwei ausgeprägte Leisten im mittleren Bereich; darüber können weitere, feinere Leisten entwickelt sein. Die Gehäuse sind einfarbig braun oder mit mehreren (oft zwei) hellen Bändern auf der Endwindung versehen.

Der Protoconch ähnelt dem von *Melampus fasciatus*. Allerdings sind bei *Signia* schon auf den ersten Windungen nach der Metamorphose durchgehende Riefen und keine Punktgrubenreihen entwickelt.

Radula (Fig. 383-386; 420-427).— Es wurden Radulae von stark und weniger stark geriefen sowie von Schnecken aus verschiedenfarbigen Schalen untersucht. Es wurden keine signifikanten Unterschiede festgestellt. Die Radula eines Tieres in einer mittelgroßen Schale ($7,5 \times 4$ mm) ist ca. 0,4-0,45 mm breit und ca. 1,1-1,2 mm lang; sie hat ca. 85 Zahnreihen und die Zahnformel variiert etwa von 1-12-23 bis 1-14-26 oder 1-13-27.

2. 7. 4. 1. 4. *Detracia* Gray in Turton, 1840

Detracia wird meist als eigene Gattung angesehen, seltener (wie hier) als Untergattung von *Melampus*. Das Gehäuse hat bei *Detracia* eine etwas kleinere Endwin-

dung, das Gewinde ist weniger kegelig und die Schalenform ist dadurch länglicher und schmaler als jene von *Melampus*. Es gibt keinen meßbaren Winkel oder eine Schulter im jeweils letzten Umgang, sondern dieser ist gerundet.

Detracia kommt nur im Atlantik vor. Die Gehäuseform ähnelt den Indopazifischen *Micromelampus* Arten. Es liegt nur wenig eigenes Material vor, das aus Santa Marta (Kolumbien) und Bermuda stammt (Bandel leg.). Weiteres Untersuchungsmaterial stammt aus Museen. In den asiatischen und afrikanischen Arten wurde keine *Detracia* erkannt.

Bei *Detracia* handelt es sich um mittelgroße Melampiden. Das länglich eiförmige Gehäuse ist ca. 6-12 mm hoch. Die Mündung entspricht etwa der halben Gehäusehöhe; sie ist oben spitz und unten verbreitert. Der Mündungsaußenrand ist scharf, und z.T. mit einer feinen Zähnchenleiste auf der Innenseite besetzt. Die Innenlippe trägt eine kräftige Spindelfalte und eine nicht ganz bis zum Mündungsrand reichende Parietalfalte.

Detracia hat nicht wie *Melampus* einen stark ausgeprägten Knick kurz unterhalb der letzten Nahtlinie, sondern ist an dieser Stelle gerundet. Das Gehäuse ist ungefähr in der Mitte am dicksten und verläuft zu beiden Seiten auf einer Kreisbahn. Eine Seite einer *Detracia* entspricht ca. einem Fünftel eines Kreisumfangs.

Die Gelege bestehen aus kleinen gelatinigen Massen. Die Larven sind pelagisch (Abbott, 1974).

Melampus (Detracia) bullaoides (Montagu, 1808)
(Fig. 343-348)

Lebensweise.— *D. bullaoides* lebt in Süd-Florida, der nördlichen Karibik und auf den Bermudas. Die Tiere sind häufig in schattigen Bereichen des Supra- und Intratidals nahe von Mangrovezonen oder Ästuaren zu finden. An trockeneren Plätzen akkumulieren sie nahe am Boden unter Steinen und Detritus.

Gehäuse.— Das Gehäuse ist glänzend braun mit weißer axialer flammenartiger Musterung; es wird 10-12 mm hoch (Abbott, 1974). Jüngere Schalen sind weniger länglich als ausgewachsene, da die Windungen anfangs noch weiter oben an die vorhergehende Windung ansetzen.

Radula (Fig. 441, 442).— Die Radula ist lang und schmal, der Anfangsteil ist konisch durch sich verbreiternde Zahnreihen. Die etwa 100 Reihen sind durch den Winkel zwischen den Lateral- und den Marginalzahnreihen etwas gewellt. Die Radula ist etwa $1,3 \times 0,5$ mm groß und hat etwa die Formel 1-15-25.

Dem nadelartigen kleinen Mittelzahn mit breiter dreieckiger Basis folgen die gleichartigen, größeren, einspitzigen Lateralzähne, denen die erst mit einer, dann mit mehreren Seitenspitzen versehenen Marginalzähne folgen.

Melampus (Detracia) floridana (Pfeiffer, 1856)
(Fig. 354-357)

Lebensweise.— *M. floridana* kommt von Delaware bis Louisiana und am Golf von Mexiko vor (Abbott, 1974). Die Tiere sind in Salzmarschen sehr häufig, teils finden sich Massenpopulationen (Abbott, 1974).

Gehäuse.— Das Gehäuse erreicht ca. 6-8 mm Höhe, ist dunkelbraun und hat im oberen Teil mehrere weißliche Bänder. Die Columella trägt einen Zahn sowie kurz darüber noch einen kleineren. In der Außenlippe befinden sich 7-10 feine horizontale Leisten.

Ontogenese.— Die Gelege bestehen aus ovoiden, hügelartigen, gelatinigen Massen, die meist mit Detritus bedeckt sind und 20-50 Eier enthalten. Die Larve ist freischwimmend (Abbott, 1974).

Melampus (Detracia) monile (Bruguière, 1789)
(Fig. 349-353)

Lebensweise.— Die Art lebt in Florida, in Zentral- und Südamerika bis Brasilien, in der Karibik und auf den Bermudas. Die Schnecken leben zusammen mit *Melampus coffeus* in Mangrovegebieten nahe der Hochwasserlinie, sowie mit *Tralia* und *Pedipes* unter Steinen an offenen Felsküsten nahe der Hochwasserlinie (Martins, 1996).

Gehäuse.— Das Gehäuse ist bis 17 mm hoch, am dicksten nahe der Mitte. Die Endwindung ist konvex. Das Gehäuse ist meist braun mit drei helleren Bändern.

2. 7. 4. 2. *Tralia* Gray in Turton, 1840

Tralia wird fast immer als eigene Gattung geführt (wie hier). Die Gehäusermündung hat eine etwas verdickte Innenlippe. Auch die Außenlippe der Mündung ist innen verdickt. Der Knick im letzten Umgang liegt tiefer als bei *Melampus*. Die Gehäuse sind oval langgestreckt und etwas dicker als bei *Melampus*; die Innenlippe hat meist drei Zähnen, die Außenlippe ist verdickt und im mittleren Bereich konvex nach innen verbogen.

Die Gattung wurde von Gray (1840) für karibische Gehäuse aufgestellt, die die einfache verdickte Außenlippe haben und sonst *Melampus* ähneln. Schon H. & A. Adams deuten an, daß *Tralia* vielleicht als Untergattung von *Melampus* aufzufassen sei.

Fossil ist *Tralia* aus der Bowden-Formation (Pliozän) von Jamaica (*Tralia vetula* Woodring, 1928), sowie aus der Cautare-Formation (U-Miozän) von Paraguana (Venezuela) (*Tralia ?ovula*; Gibson-Smith & Gibson-Smith, 1982) bekannt. Einige Schalen aus dem Tertiär Europas können ebenfalls als *Tralia* angesprochen werden.

Tralia ovula (Bruguière, 1789)
(Fig. 318-322)

Lebensweise.— *T. ovula* lebt auf den karibischen Inseln, in SE-Florida, Bermuda und in Mittelamerika bis Venezuela.

Gehäuse.— Die Gehäuse sind mittelgroß (10-15 mm), festschalig und glatt mit schimmernder brauner bis rotbrauner Färbung. Sie können jedoch auch tiefe Spirallinien (ca. 5) aufweisen, besonders auf den frühen Windungen. Nie aber hat *Tralia ovula* Periostracalhärchen, wie die Gehäuse vieler Arten von *Melampus*.

Die Spiralfurchen vermitteln zu der pazifischen Art *Tralia costata*, die stark berippte Windungen aufweist. Auch kann das Gewinde von *Tralia ovula* Grubenreihen aufweisen (Martins, 1996).

2.8. Fossile Archaeopulmonata

Die anatomischen Merkmale der Gastropoden sind fossil nicht erhaltungsfähig, es liegen nur Schalen zur Bearbeitung vor. Ein Stammbaum der Pulmonata kann also nur dann gezeichnet werden, wenn die fossilen Formen sich in dichter Reihe auf noch lebende Arten beziehen lassen. Dies ist aber, wegen der geringen Dichte der verwertbaren Fossilfunde, zum gegenwärtigen Zeitpunkt nur unzureichend möglich.

Die vorhandenen fossilen Schalen werden im folgenden in der Reihe ihres geologischen Auftretens vorgestellt. Es war nicht immer möglich, das Originalmaterial zu sehen, und wenn, scheiterte eine Aussage oft an der schlechten Erhaltung der Fossilien.

Paläozoikum

Heterostropha gibt es schon im Paläozoikum. Pentaganglionate Opisthobranchia des *Actaeonina/Cylindrobulla* Typus mindestens seit der Trias (Schröder, 1992). Die ebenfalls pentaganglionaten Pulmonata seit dem Ober-Karbon (Solem & Yochelsen, 1979), letztere sogar deutlich ökologisch geschieden im Übergangsbereich Land/Meer bzw. auf dem Land (Solem, 1981). Der geologische Befund zeigt also, daß die Pulmonata und Opisthobranchiata schon im Karbon getrennte Gruppen sind und sich vom Rest der Heterobranchier entfernt hatten.

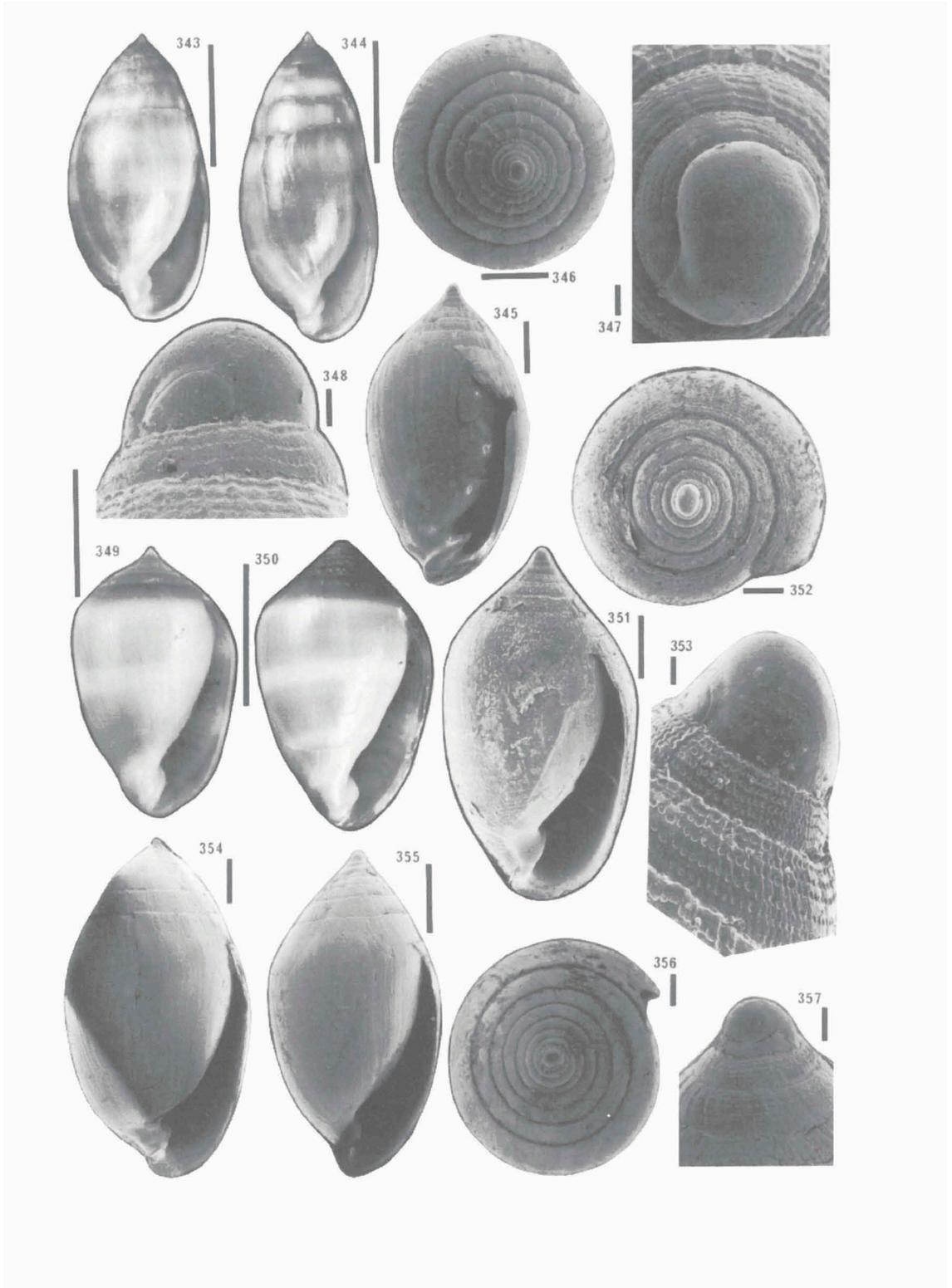
Mit den Gattungen *Anthracopupa*, *Maturipupa* und *Dendropupa* aus Karbon und Perm sind pulmonate Landschnecken nachgewiesen, die aber nicht klar den noch heute lebenden Archaeopulmonata zugeordnet werden können, da sie von der Gestalt des Gehäuses auch stylommatophore Pulmonaten darstellen könnten.

Bei den Anthracopupinae tritt keine Resorption der Innenwände auf (Solem, 1985), wie dies bei vielen Arten der Archaeopulmonata der Fall ist. Dies ist jedoch kein sicherer Hinweis, weil heute unter den Ellobiiden sowohl Formen auftreten, deren Innenwände völlig verschwunden sind, als auch solche, bei denen die Wände vollständig erhalten bleiben, dazu alle intermediären Formen, mit sekundär verdünnten oder teilweise aufgelösten Innenwänden.

Aus dem British Museum (Natural History), London, entliehenes Originalmaterial der karbonischen, vermeintlichen ältesten Ellobiiden (Zilch, 1959) wurde nachpräpariert. Es zeigte sich, daß die als *Dendropupa* und *Anthracopupa* (*Anthracopupinae*) bestimmten Gastropoden evtl. keine Archaeopulmonata oder gar Ellobiiden sind. Sie sind aber auch nur bedingt als Stylommatophora erkennbar, wie sie von Solem (1985) interpretiert werden. Auch ist es unsicher, sie einer anderen Gruppe der Landschnecken, wie etwa den Cyclophoridae, zuzuordnen. Das Material ist nicht gut genug erhalten, um klare Aussagen zu ermöglichen.

Tafel 23

Fig. 343-348: *Detracia bullaoides* (Montagu, 1808) (St. Marta, Kolumbien), Maßstab: 343, 344 = 0,5 cm; 345, 346 = 600 µm; 347, 348 = 30 µm. Fig. 349-353: *Detracia monile* (Bruguière, 1789) (Bermuda), Maßstab: 349, 350 = 0,5 cm; 351 = 600 µm; 352 = 300 µm; 353 = 30 µm. Fig. 354-357: *Detracia floridana* (Pfeiffer, 1856) (NMS 211208/18; Maryland, USA), Maßstab: 354, 355 = 1000 µm; 356 = 300 µm; 357 = 100 µm.



Maturipupa britannica (Cox, 1926) (*Anthracopupa*).— Das Original (U-Karbon von Clent Hill; BMGD 40355, Holotyp) hat vorgelegen. Es erinnert entfernt an *Carychium*. Die Mündung trägt eine kräftige Spindelfalte, 4 sichtbare Windungen sind ca. 3,5 mm hoch, die letzte Windung ist ca. 2 mm breit. Der Protoconch und die ersten Windungen fehlen. Über die systematische Stellung der Anthracopupinae sagt dieses Stück nichts aus.

Dendropupa vetusta Dawson, 1860
(Fig. 445-448)

Das erste Stück (U-Karbon, Coal Measures, Nova Scotia, Canada; BMGD 62169) ist etwas zerdrückt, ab $1\frac{3}{4}$ Windungen ist eine kräftige Anwachsstreifung entwickelt. Der Protoconch ist erhalten und ähnelt dem eines Pulmonaten mit direkter Entwicklung. Die erste Schale ist mit ca. 0,25 mm recht groß, könnte aber auch zu *Carychium* passen. Die typische Grubenstruktur fehlt allerdings, wäre wohl aber auch nicht erhalten geblieben.

Ein anderes Exemplar, das aus dem Gestein herauspräpariert (BMGD 44500) wurde, ist bei 8 Windungen ca. 9 mm hoch und knapp 3 mm breit. Auch hier, wie bei noch weiteren Stücken, läßt der Erhaltungszustand keine gesicherten Aussagen zu.

Ein Stück ist etwas größer (ca. 9 × 4 mm). Ein anderes, kleineres, hat eine *Carychium*-ähnliche Mündung (Nr. G 92). Die restlichen sind ähnlich: umkristallisiert, verdrückt und unvollständig.

Die Gattung *Dendropupa* ist nach dem Erscheinungsbild des vorliegenden Materials am besten als Cyclophoride anzusprechen.

Anthracopupa bigsbyi Dawson, 1860
(Fig. 443-444)

Dies Stück aus dem U-Karbon (Coal Measures, Nova Scotia, Canada; BMPD G96) ist etwa 3 × 1,5 mm groß, der obere Teil fehlt, die vorhandenen Windungen haben feine Anwachsstreifung. Die Mündung ist zum Großteil erhalten, gegenüber von zwei kräftigen Spindelfalten ist eine etwas kleinere Palatalfalte im inneren Mündungsaußenrand erkennbar (Fig. 444). Diese ist von Knight et al. (1960) nicht gezeichnet worden.

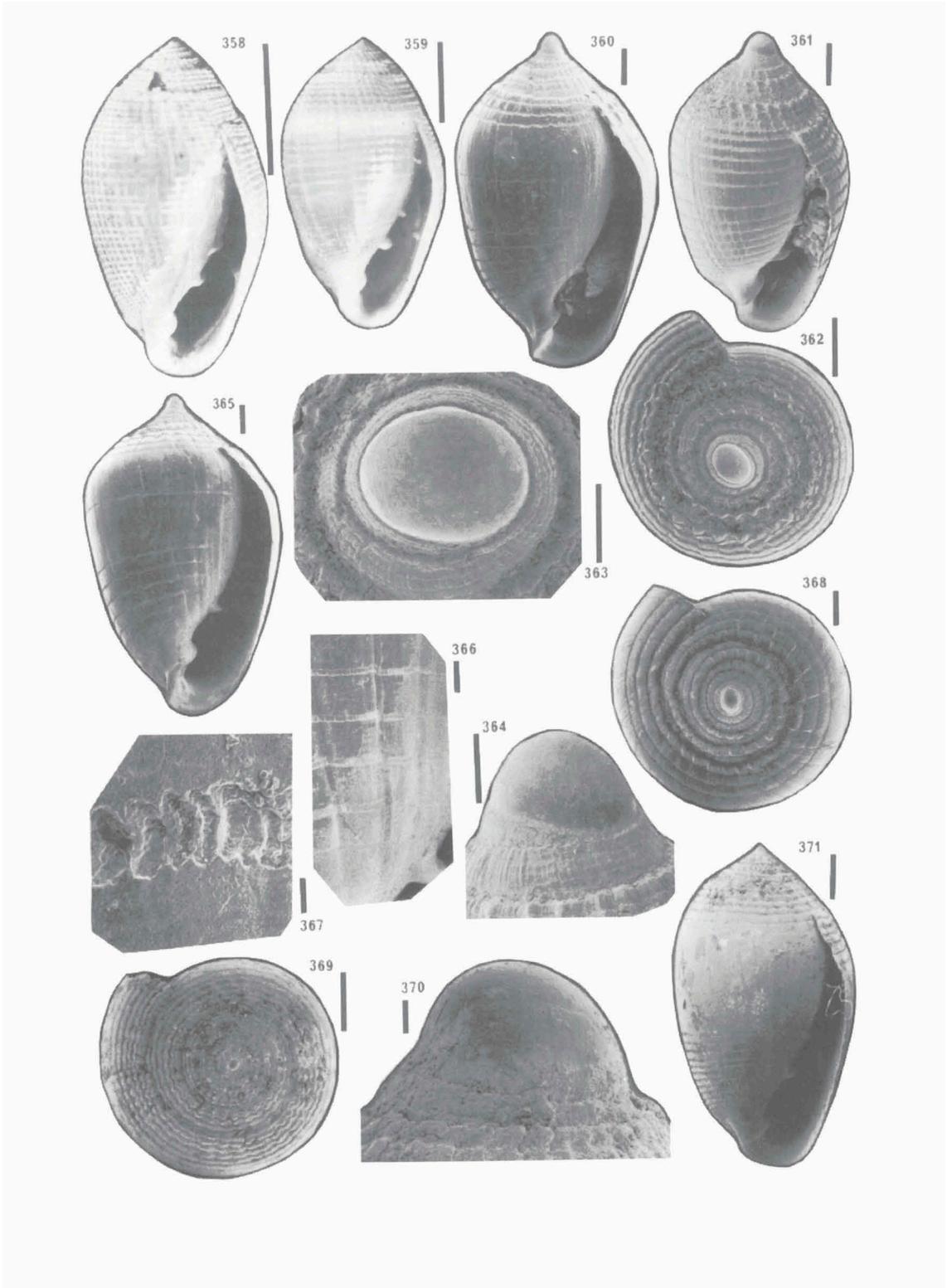
Das Stück ähnelt zwar *Carychium*, aber der gesicherte Nachweis paläozoischer Archaeopulmonata ist mit diesem Material nicht erbracht. Und es bleibt auch unklar, woher *Carychium* stammt, deren Gehäuse dem von *Anthracopupa* am ähnlichsten ist.

Mesozoikum

Möglicherweise lebten in der oberen Trias der Dolomiten schon weit entwickelte Ellobiiden aus der Verwandtschaft der linksgewundenen Gattung *Blauneria*. Die Gat-

Tafel 24

Fig. 358-368: *Signia striata* (Pease, 1861) (Bali, Indonesien), Maßstab: 358 = 0,5 cm; 359 = 0,25 cm; 360, 361, 362, 365, 368 = 300 µm; 363, 364, 366 = 100 µm; 367 = 10 µm. Fig. 369, 370, 371: *Signia granifer* (Mousson, 1869) (NMS 177218/6, Philippinen), Maßstab: 369, 371 = 1000 µm; 370 = 30 µm.



tung *Misurinella* Bandel, 1994, ist *Blauneria* sehr ähnlich.

Die Archaeopulmonata stellen zwar die ursprünglichsten Typen unter den Pulmonata dar, doch können sie bisher nur bis in die Jurazeit hinein verfolgt werden. Da lebten sie aber bereits im Übergangsbereich Land/Meer, in dem sie, bis auf wenige Ausnahmen, die in Süßwasser und in sehr feuchte Landbiotope vorgedrungen sind, geblieben sind.

Purbeck-Gastropoden des Französischen und Schweizer Jura wurden bearbeitet, die Tafeln mit den REM-Fotos sind von Bandel (1991) veröffentlicht worden. Dort werden die Gastropoden auch ausführlich beschrieben und systematisch eingestuft. Die Archaeopulmonata konnten so bis in den oberen Jura von Portugal, Mitteleuropa und England hinein klar belegt werden. Die Arten haben bei Bandel (1991) folgende Namen erhalten: *Melampoides jurassicus* Bandel, 1991 (Tafel 5, Fig. 4-11); *Proaurriculastra dubiensis* (de Loriol, 1865) (Tafel 4, Fig. 6-17); *Juramarinula durlstonensis* (Arkell, 1940) (Tafel 5, Fig. 12-18) und *Proaurricula jacardi* (de Loriol, 1865) (Tafel 7, Fig. 14-16, 19, 20). Dazu gibt es in dieser Zeit weitere Arten, die in den Sammlungen fast immer ohne Protoconch vorliegen, welche sehr wahrscheinlich den Ellobiiden und Archaeopulmonaten zuzuordnen sind.

Besonders interessant ist das Vorkommen einer Art der Gattung *Proaurricula*. Deren ausgewachsenes Gehäuse gleicht einer Ellobiide (z. B. *Ellobium*), das Embryonalgehäuse dagegen belegt eine Ontogenese des Typs, der für Basommatophora charakteristisch ist (z. B. *Lymnaea*, *Planorbarius*). Diese Schnecke ähnelt hinsichtlich ihres Adultgehäuses auch der modernen Süßwasserschnecke *Chilina* aus dem südlichen Südamerika, während sie in ihrer Ontogenese schon weiter den Basommatophora angenähert ist (Bandel, 1991).

Proaurricula könnte, zusammen mit dem *Chilina*-Zweig der modernen Archaeopulmonata des Süßwassers, von den gleichen Vorfahren wie die modernen Ellobiiden des Küstensumpfes abstammen. Dies läßt sich möglicherweise in der Ontogenese von *Chilina* erkennen.

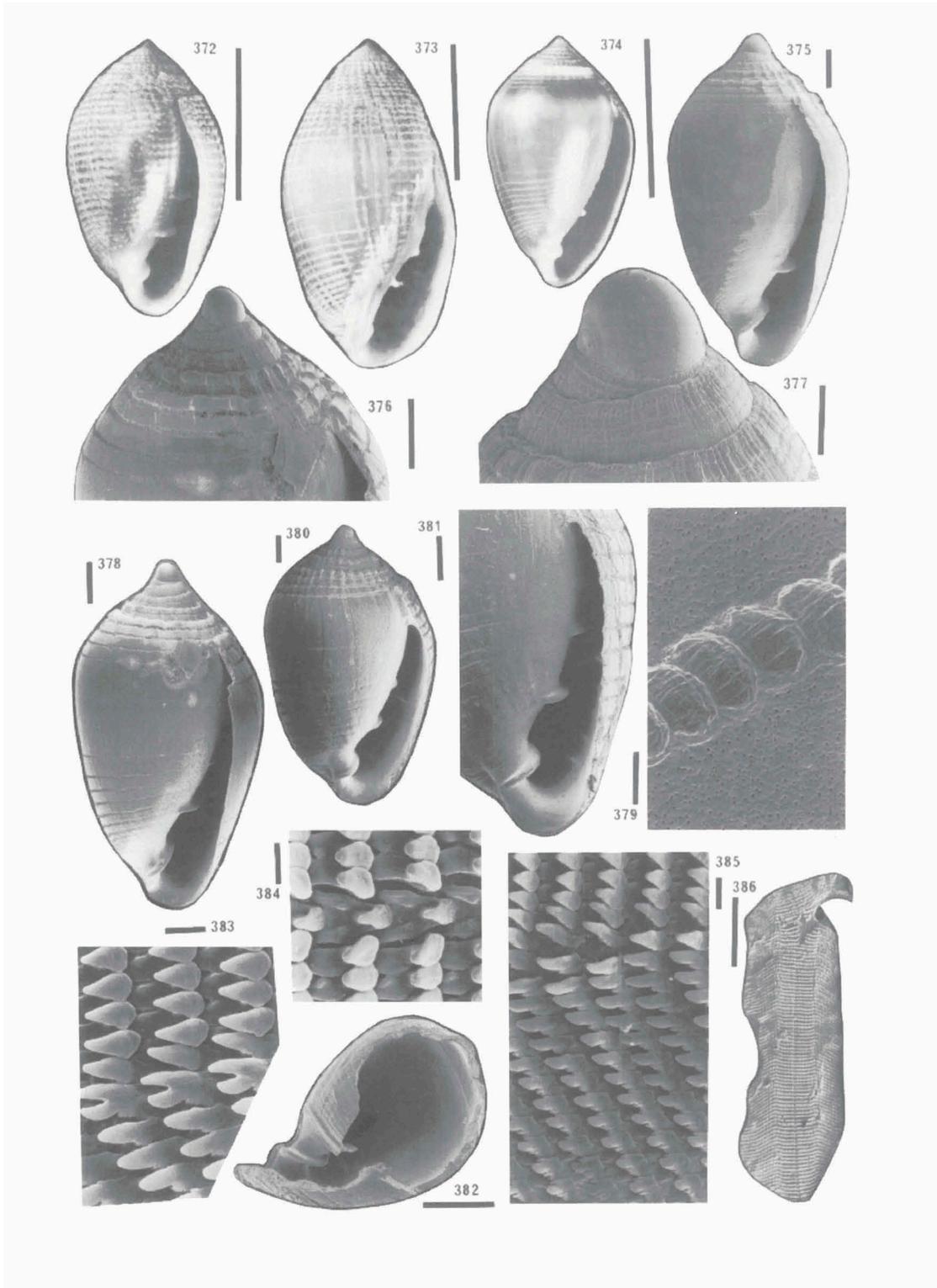
Basommatophora aus den Gruppen der Lymnaeiden, Planorbiden und Physiden sind bereits in den Purbeck-Ablagerungen Mittel- und Westeuropas wohlvertreten (s. o.). In der oberen Kreide kommen noch Ancyliiden hinzu (Huckriede, 1967), so daß die wesentlichen Elemente der modernen Süßwasserpulmonaten (Basommatophora) im Mesozoikum nachgewiesen sind.

Ellobiiden und die meisten anderen Archaeopulmonaten sind auf zerfallende Pflanzenreste und Algenkrusten als Nahrung angewiesen. Fossile Salzsümpfe und Mangroven können durch sie bis in die Zeit des Jura hinein gedeutet werden (Bandel, 1991). Die bisher älteste gesicherte Gattung stellte hierbei *Proaurricula* aus dem Wealden Norddeutschlands dar, die auch die charakteristische Auflösung der Innenwindungen zeigt (Huckriede, 1967).

Eine Auflösung der Innenwindungen ist bei der obercretazischen *Trochactaeon* aus der Gosaufazies der Nordalpen und der Tremp Formation der Südpirenen

Tafel 25

Fig. 372-382: *Signia striata* (Pease, 1861) (Kenia), Maßstab: 372, 373, 374 = 0,5 cm; 375, 376, 378, 380, 381, 382 = 300 µm; 377 = 100 µm; 379 = 10 µm. Fig. 383-386: Radula von *Signia striata* (Pease, 1861) (Kenia), Maßstab: 383, 384, 385 = 10 µm; 386 = 300 µm.



nicht entwickelt. Der größte Teil der Innenwindungen bleibt hier erhalten. Doch legt die Morphologie der Schale und der Ablagerungsraum in Küstensumpf und Lagune es nahe, daß es sich um einen engen Verwandten der heutigen Ellobiiden handeln könnte, allerdings wohl einer anderen Linie als die für *Proauricula* angenommene.

Die mesozoischen Actaeonelloidea, aus denen *Trochactaeon* hervorgegangen ist, nehmen im Maastricht und im Paläozän Formen an, die stark an rezente Melampiden erinnern. Auch ist der Protoconch mit der typischen, fast rechtwinkligen Heterostrophie bei rezenten und cretazischen Formen vergleichbar.

Die Ellobiiden aus dem Wealden ähneln dagegen mehr den rezenten Gattungen *Marinula*, *Pedipes* oder *Ovatella*. Das entspricht auch den verschiedenen Ablagerungsräumen, sowohl im fossilen als auch rezent. *Trochactaeon* und *Melampus* bevorzugen eher exponierte Küsten, mit Kalkstränden oder Riffen, was wegen der freien Veligerlarve, die sich im offenen Meer entwickelt, auch nötig ist, während die anderen Ellobiiden eher den ruhigeren Küstensumpf bevorzugen.

Das Material aus dem Bakonygebirge ist erstklassig in der aragonitischen Originalstruktur erhalten. Hier, wie auch im Becken von Treppe, sind Archaeopulmonata aber sehr selten und trotz der großen Materialmenge, die bei zwei Gelände- und Museumsaufenthalten beschafft worden ist, konnten nur die nachfolgend behandelten zwei Ellobiiden-Arten gefunden werden.

Auriculinella whitei Tausch, 1886

(Fig. 449-452)

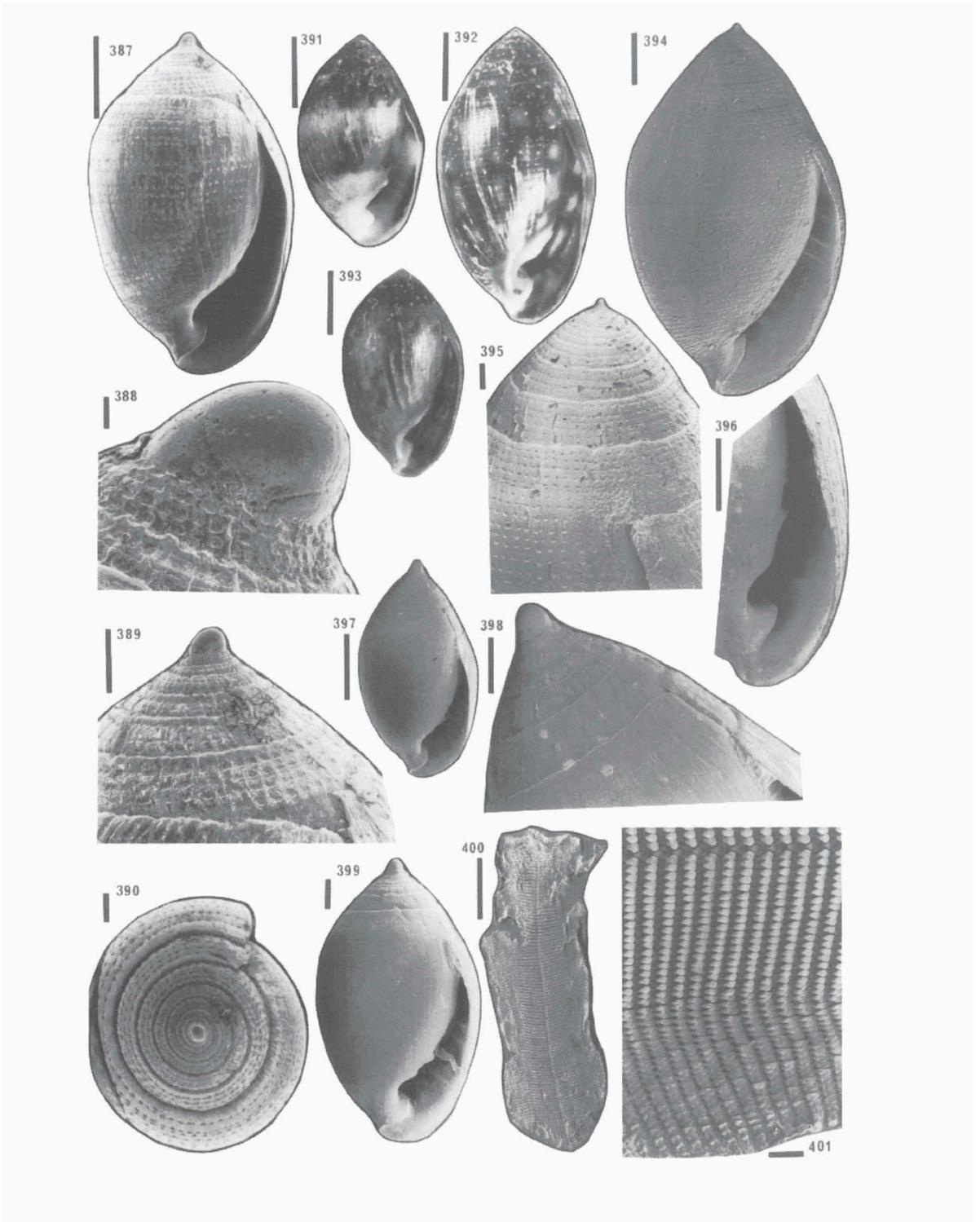
Gehäuse.— Die Windungen des Gehäuses haben in der oberen Hälfte große Querrippen, die sich in etwa gleichen Abständen befinden; die untere Hälfte und die Endwindung sind, bis auf feinere Längsstreifung und Anwachsstreifung, glatt. Die Mündung ist schief-eiförmig; der Mundrand ist nicht verdickt, sondern scharf. Es gibt zwei Spindelfalten, die auf einer Mündungsschwiele liegen; die untere ist schwächer.

Die Gehäuse sind bei Tausch (1886: Tafel II, Fig. 26a, b, c, 27) und auch bei Zilch (1959: Abb. 243) abgebildet und bei Tausch ausführlich beschrieben. Sie sind etwa 5 × 3 mm groß, bei 5½ Windungen (Tausch, 1886). Ergänzend dazu sind die Protoconch-Ergebnisse neu und werden hier vorgestellt.

Der Protoconch ist flach heterostroph. Der allererste sichtbare Schalenteil ist fast glatt, hat aber nach nur ca. ¼ Windung schon feinste Anwachsstreifung. Diese wird nur wenig kräftiger, bis nach ca. ¾ Windung ein flacher Absatz den Metamorphosezeitpunkt dokumentiert. Jetzt beginnt sofort deutliche Längsriefung und nach etwas mehr als einer halben Adultwindung beginnt sich die Querberippung langsam herauszuheben. Diese ist nach 1½ Windungen schon voll ausgeprägt.

Tafel 26

Fig. 387-393: *Micromelampus pulchellus* (Petit, 1842, *Auricula*) (Bali, Indonesien), Maßstab: 387 = 1000 µm; 388 = 30 µm; 389, 390 = 300 µm; 391, 392, 293 = 0,25 cm. Fig. 394-396: *Micromelampus pulchellus* (Petit, 1842, *Auricula*) (Singapur), Maßstab: 394, 396 = 1000 µm; 395 = 300 µm. Fig. 397-399: *Micromelampus pulchellus* (Petit, 1842, *Auricula*) (Kenia), Maßstab: 397 = 1000 µm; 398, 399 = 300 µm. Fig. 400, 401: Radula von *Micromelampus pulchellus* (Petit, 1842) (Singapur), Maßstab: 400 = 300 µm; 401 = 30 µm.



Leopoldium Bandel, 1994

Typusart: *Leopoldium balatonicum* (Tausch, 1886).

Tausch (1886: Tafel II Fig. 24 a,b,c). hat die Art *Auricula balatonica* beschrieben und sich dabei auf *Auricula* Lamark, 1799 bezogen. Als *Auricula hungarica* Tausch, 1886 beschriebene Gehäuse sind etwas schlanker ($3,0 \times 1,8$ mm), sonst aber gleich (siehe-Tausch, 1886: Tafel II Fig. 25 a,b,c). Der Name *Auricula* wurde durch *Ellobium* Röding, 1798 ersetzt. Die von Tausch (1886) beschriebenen Arten haben aber nichts mit den rezenten *Ellobium* Arten zu tun. Deshalb muß für die fossilen Taxa ein anderer Name gewählt werden.

Der Protoconch und die Schalenoberfläche ähneln jenen bei Arten der Gattung *Auriculinella*, nur fehlen die ausgeprägten Querrippen. Im Vergleich entspricht der Protoconch dem der Gattung *Ovatella* (vgl. Fig. 455 und 218) und die kugelige Schalenform am ehesten *Marinula* und *Pedipes*. Die inneren Windungen sind aufgelöst.

Tausch (1886) vergleicht '*Auricula balatonica* mit *A. remiensis* Boissy, 1848, aus dem Unter-Eozän von Rilly, Frankreich, stellt aber fest, daß Erstere weniger Umgänge und einen dickeren Mundrand hat. Die Art ähnelt auch Arten der eozänen Gattung *Promarinula* (Fig. 498).

Leopoldium balatonicum (Tausch, 1886)
(Fig. 453-456)

Beschreibung.— Das glatte, fast kugelige Gehäuse wird bei $4\frac{1}{2}$ bis 5 Windungen ca. $2,5 \times 2,0$ mm groß. Die Nähte sind etwas eingesenkt. Die letzte Windung ist bauchig und mehr als $\frac{3}{4}$ der Gesamthöhe groß. Es gibt feine Anwachs- und Spiralstreifung. Die Mündung ist eiförmig; darin liegt eine kräftige Falte in der Mitte und eine kleinere darunter. Der Mundrand ist scharf oder etwas verdickt.

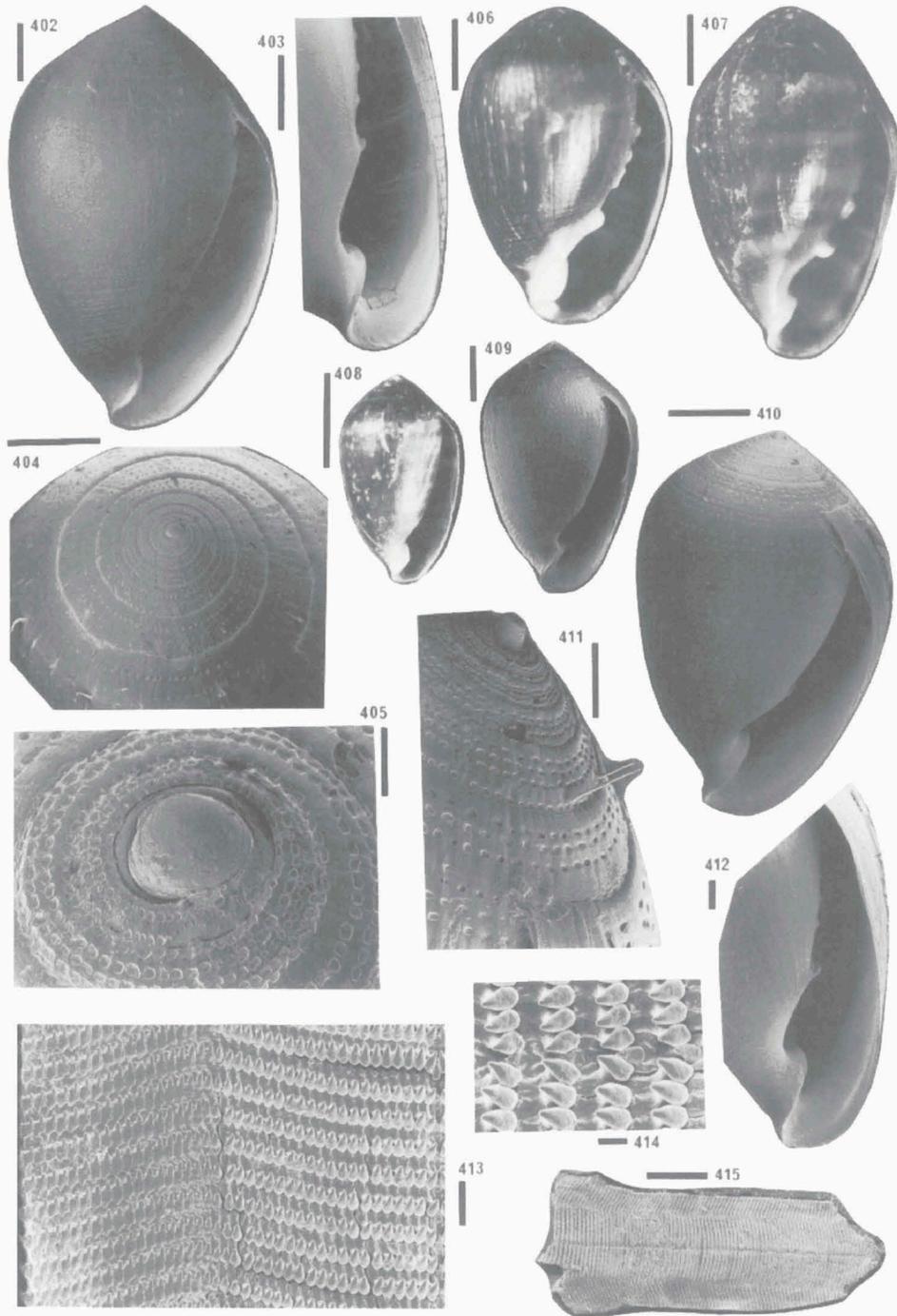
Problematische Mesozoische Formen

Bei den Gastropoden, die aus den Gosau-Schichten Österreichs stammen, sind die großen Mengen selbst gesammelten Materials durch Leihgaben aus dem Paläontologischen Institut München (Prof. Herm) und dem Naturhistorischen Museum Wien (Dr. Kollmann) ergänzt worden. Aus diesem Material ist besonders die Gattung *Trochactaeon* Meek, 1863, zu erwähnen, die jetzt mit erhaltenem Protoconch gefunden und mit dem REM belegt werden konnte (Tafel 31).

Bisher steht *Trochactaeon* systematisch bei den Actaeonellidae mit den Gattungen *Actaeonella*, *Trochactaeon* und *Cylindrites* (Kollmann, 1967). Sohl & Kollmann (1985) beschreiben *Actaeonella* und *Trochactaeon*, wobei von *Trochactaeon* vier Untergattungen unterschieden werden (*Trochactaeon*, *Neocylindrites*, *Sevanella* und *Mexicotrochactaeon*).

Tafel 27

Fig. 402-412: *Micromelampus siamensis* Martens, 1865 (Singapur), Maßstab: 402, 403, 404, 409, 410 = 1000 µm; 405 = 100 µm; 406, 407, 408 = 0,25 cm; 411, 412 = 300 µm. Fig. 413-415: Radula von *Micromelampus siamensis* Martens, 1865 (Singapur), Maßstab: 413 = 30 µm; 414 = 10 µm; 415 = 300 µm.



Die systematische Stellung der Actaeonellidae ist traditionell umstritten. Lange Zeit wurden sie als Opisthobranchiata klassifiziert, ehe sie den Prosobranchiata zugeordnet wurden. Schon D'Orbigny (1842) vereinigte die Actaeonellen mit *Ringicula*, *Actaeon*, *Globiconcha*, *Volvaria* und *Avellana*; er schloß die Gruppe an die Pyramidelliden an. Ältere Forscher (siehe D'Orbigny 1842: 106) dagegen stellten die Actaeonellen schon in die Nähe der Auriculiden (= Ellobiiden).

Die Zuordnung zu den Pyramidelliden wurde durch die Ähnlichkeit der Gehäuseform und den Besitz von Spindelfalten wahrscheinlich gemacht. Die Größe und die Dickschaligkeit, gute Merkmale der Actaeonellen, unterscheiden diese aber deutlich sowohl von den kleinwüchsigen Pyramidelliden als auch von den pelagischen Opisthobranchiata.

Meek (1863) zerlegte die Gattung *Actaeonella* in die Gattungen *Actaeonella* s.s. und *Trochacteon*. Diese Trennung in vollkommen volute Formen und solche mit offener Spira wurde beibehalten, vor allem weil keine Übergangsformen gefunden wurden (Pokorny, 1959).

Bemerkenswert bei manchen Actaeonellen (z. B. *Actaeonella gigantea*, aus den Gosau-Schichten, Österreich) sind Lamellenbildungen im oberen Teil der Spira. Diese sekundären Kalkablagerungen im Inneren der Windungen sind wohl milieubedingte Anpassungen. Ähnliche Bildungen finden sich bei den zeitgleich lebenden Nerineen.

Actaeonellen gab es vom Alb bis zur allerersten Kreide. In den Schichten der Österreichischen Gosau-Formation, aus denen viele Actaeonellen beschrieben wurden, finden sie sich im Senon (Santon und Campan). An anderen Orten sind sie aber auch bis in jüngere Schichten hinein vorhanden, so finden sich z. B. unzweifelhafte Actaeonellen (*Trochactaeon* spec.; Fig. 466-468) in den brackischen Ablagerungen des Isona-Members innerhalb der Tremp-Formation (Rio Barcedana, Becken von Tremp, Südpirenen); diese Schichten haben ein Alter von Untermaastricht bis Paläozän (Harbeck, 1989). Ähnliche, noch etwas jüngere (Paläozän) Schnecken (*Trochactaeon* sp.; Fig. 507) aus Sueterana (Becken von Tremp), sind leider genauso schlecht bis noch schlechter erhalten.

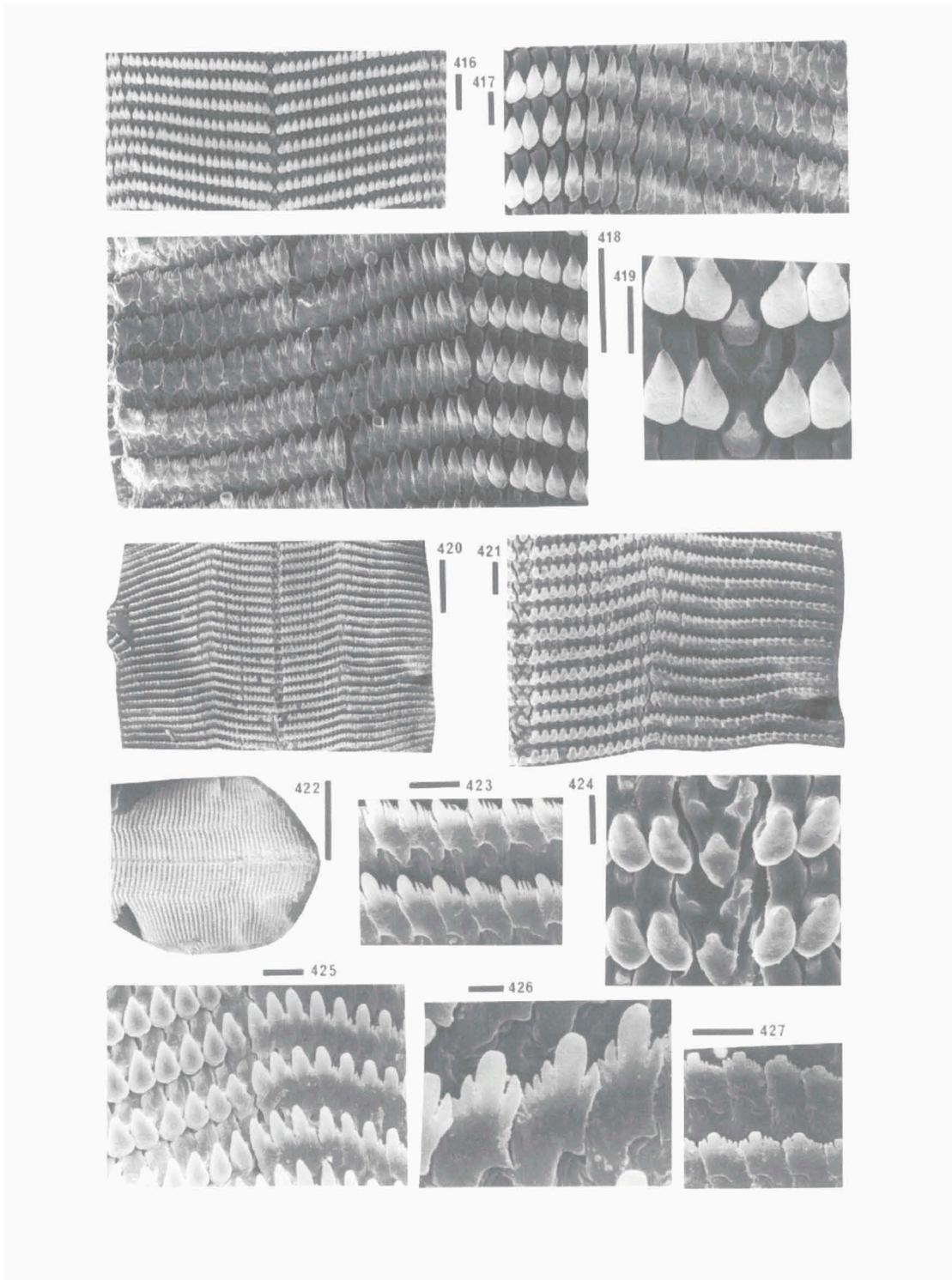
Trochactaeon lamarckii (Sowerby, 1832)
(Fig. 457-465, 506)

Gehäuse.— Bis zum Beginn der dritten Adultwindung hat die Mündung keine Spindelfalte, dann gibt es erst eine und etwas später meist zwei (eine doppelte) Spindelfalten (Fig. 461, 463, 465).

Die Morphologie des Gehäuses, mit dem für Ellobiiden typischen heterostrophen Protoconch und ausgeprägten, in der Anzahl variablen Spindelfalten sowie der Reduzierung der Innenwindungen (bei den spanischen Formen) deutet darauf hin, daß *Trochactaeon* ein Vorläufer von Vertretern der heutigen Ellobiiden sein könnte. Er ist morphologisch und in der Lebensweise z. B. ähnlich zu Vertretern der Gattungen *Melampus*, *Tralia*, *Ophicardelus* oder *Cassidula*.

Tafel 28

Fig. 416-419: Radula von *Micromelampus pulchellus* (Petit, 1842, *Auricula*) (Singapur), Maßstab: 416, 418 = 30 µm; 417, 419 = 10 µm. Fig. 420-427: Radula von *Signia striata* (Pease, 1861) (Bali, Indonesien), Maßstab: 420 = 100 µm; 421 = 30 µm; 422 = 300 µm; 423, 424, 425, 427 = 10 µm; 426 = 3 µm.



Trochactaeon spec.

(Fig. 466-468)

Gehäuse.— Gehäuse mit stumpf kegeligem Gewinde, nach unten spitz zulau-
fend. Der Mundsaum bedeckt die Spindel; meist drei (2 bis 6) Spindelfalten im unte-
ren Teil der Mündung, Innenwände verdünnt, aber vorhanden.

Die Embryonalgewinde sind meist zerstört. Das Material deutet eine kleine hete-
rostroph aufgewundene erste Schale an, wie sie auch bei *T. lamarckii* (s. o.) und bei *T.*
(Mexicotrochactaeon) sp. (Sohl & Kollmann, 1985: Plate 3 Fig. 1-4) vorkommt.

Verbreitung.— Die Schalen stammen aus den randmarinen Ablagerungen der
lagunären bis terrestrischen Tresp-Formation, die zwischen der marinen Oberkreide
und dem marinen Eozän in Nordspanien und Südfrankreich (Garumnium) sedimen-
tiert wurden (Harbeck, 1989).

Känozoikum

Aus dem Pariser Becken stammende Gastropoden tertiären Alters konnten bei A.
W. Janssen, Nationaal Natuurhistorisch Museum (vorher Rijksmuseum van Geologie
en Mineralogie), Leiden, Niederlande (RGM) entliehen werden. Das Material wurde
durch neu aufgesammelte Proben ergänzt. Es konnten so eine Reihe von Hetero-
strophia sowie Neritomorpha gewonnen werden; die Ausbeute an Ellobiiden ist aller-
dings sehr gering und nur wenige Arten sind sicher bewertbar. Die vorwiegend aus
dem Eozän stammenden Schalen lassen sich nicht sicher auf noch lebende Gattun-
gen beziehen.

Das eigene Material, das z. T. auch mit den ersten Windungen vorliegt, wird auf
Tafel 32 dargestellt. Hier sind auch nur spekulative Aussagen möglich, da sich die
vorgestellten Schalen nicht direkt auf rezente Arten beziehen lassen (s.o.). Einen
Überblick über die Formenvielfalt der erwachsenen Schalen gibt die Tafel 33; genaue
Angaben zur systematischen Stellung dieser Gehäuse sind wegen der fehlenden Pro-
toconche nicht möglich.

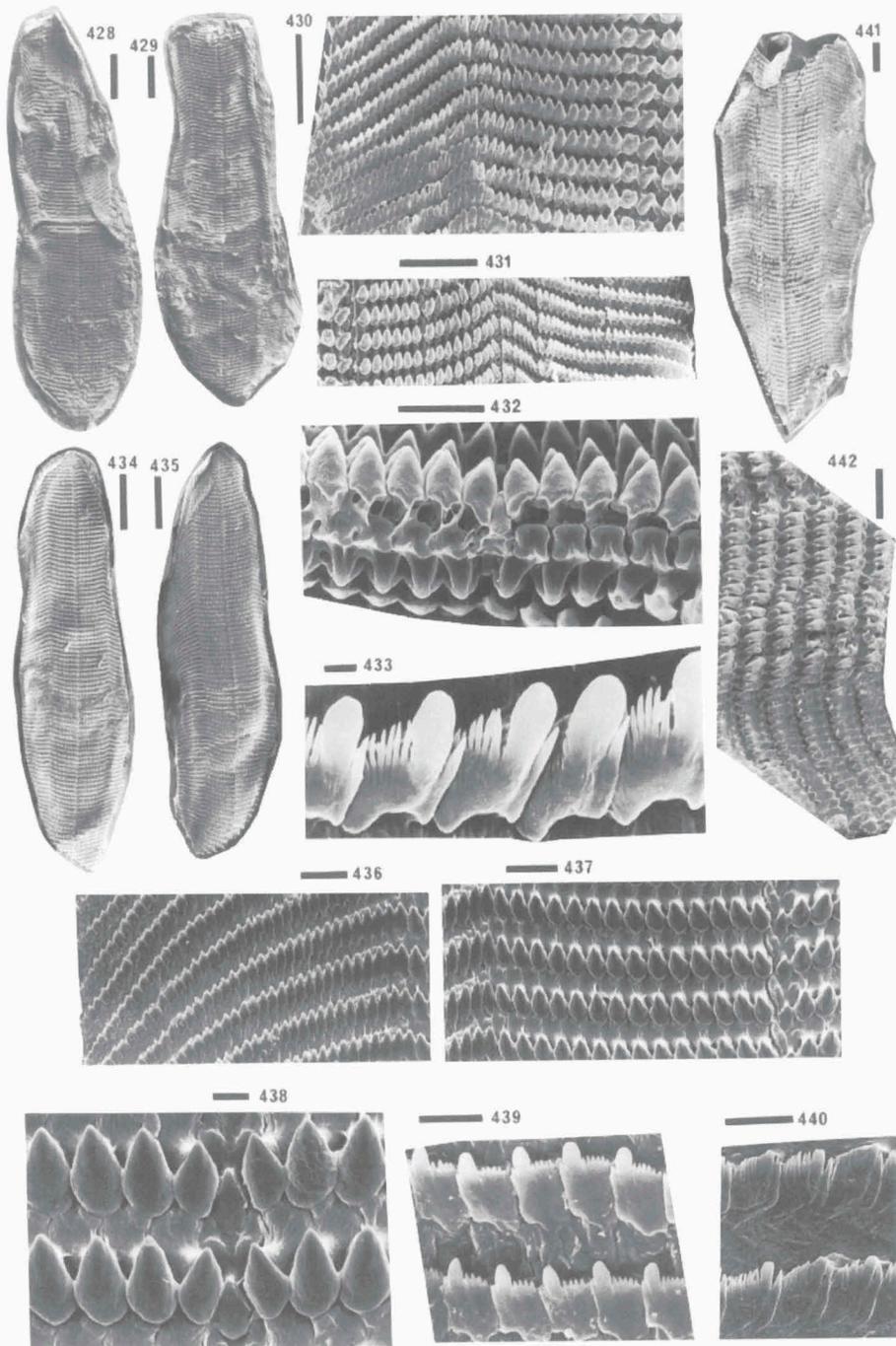
Pythiopsis lamarki (Deshayes, 1866)

(Fig. 482-489)

Gehäuse.— Der Protoconch besteht aus ca. zwei sehr klein anfangenden links-
gedrehten Windungen, die in einem Winkel von ca. 45 Grad heterostroph auf das
Adultgehäuse aufgesetzt sind. Er ähnelt stark dem der *Actaeon*-Arten. Die folgenden
Windungen nehmen schnell an Größe zu, so daß ein kegeliges Gewinde entsteht. Die
Mündung macht ca. die Hälfte der Gehäusehöhe aus und ist mit zwei starken Parie-
talfalten versehen. Der Mündungsaußenrand ist bei kleinen Schalen glatt, kann bei
größeren (älteren) aber auch verdickt sein und im oberen Drittel einen Knoten nach
innen besitzen.

Tafel 29

Fig. 428-433: Radula von *Melampus fasciatus* (Deshayes, 1830) (Bali, Indonesien), Maßstab: 428, 429 = 300
µm; 430, 431 = 100 µm; 432 = 30 µm; 433 = 3 µm. Fig. 434-440: Radula von *Melampus fasciatus* (Deshayes,
1830) (Kenia), Maßstab: 434, 435 = 300 µm; 436, 437 = 30 µm; 438, 439, 440 = 10 µm. Fig. 441, 442: Radula
von *Detracia bullaoides* (Montagu, 1808) (St. Marta, Kolumbien), Maßstab: 441 = 100 µm; 442 = 30 µm.



Promarinula pfeifferi (Deshayes, 1866)
(Fig. 469-481)

Gehäuse.— Der Protoconch ist bei dieser Art flach in den späteren Windungen eingesenkt. Es ist nur ca. eine halbe Windung sichtbar, dann folgt ein feiner Absatz und es beginnt eine feine Spiralfiefen- Musterung. Der Protoconch erinnert an den der rezenten Ellobiide *Cylindrotis quadrasi*. Die folgenden Windungen verlaufen normal orthostroph. Die Mündung trägt drei Falten auf der Innenseite, etwa in der Art wie bei den rezenten Gattungen *Pythia*, *Pedipes* und *Marinula*. Die Innenseite der Außenmündung hat 3-4 ins Innere der Schale reichende Leisten. Die Schalen adulter Tiere zeigen alle 180 Grad Varices, die in genau derselben Weise angelegt sind, wie bei der rezenten *Pythia*.

Weitere Känozoische Formen

Aus dem Oligozän (Rupel) des Mainzer Beckens beschreibt Wenz (1920) vier Arten von Ellobiiden. Davon ist *Alexia boettgeri* O. Meyer, 1879 (bei Wenz: *Tralia b.*) wohl der Gattung *Ovatella* zuzuordnen, denn sie ist der rezenten *Ovatella myosotis* sehr ähnlich. *Alexia depressa* Boettger, 1877 (bei Wenz: *Nealexia d.*) hat einen Zahn mehr auf der Innenlippe und ähnelt eher der rezenten *Ovatella firminii*; allerdings finden sich hier je $\frac{1}{2}$ Umgang deutliche Varices, die eher an die rezente *Pythia* erinnern. *Alexia mucronata* Boettger, 1874 (bei Wenz: *Nealexia m.*) hat eine lang ausgezogene Spitze und ist rezent so nicht vorhanden; sie ähnelt eher den fossilen Formen aus dem Eozän von Saffre, die im rezenten am ehesten an *Pythia* erinnern. Die äußere Form von *Auricula glandina* Boettger, 1874 (bei Wenz: *Stolidoma (Stolidomopsis) g.*) erinnert eher an Melampiden wie *Melampus* oder *Tralia*.

Noch jüngere Schalen aus dem Oligozän (Eger) von Mariahalom, Ungarn, sind durch A.W. Janssen (1981) bekannt geworden. Die Originalschalen von Janssen, die wohl zur Gattung *Ellobium* gehören, sind auf Fig. 502 und 503 abgebildet.

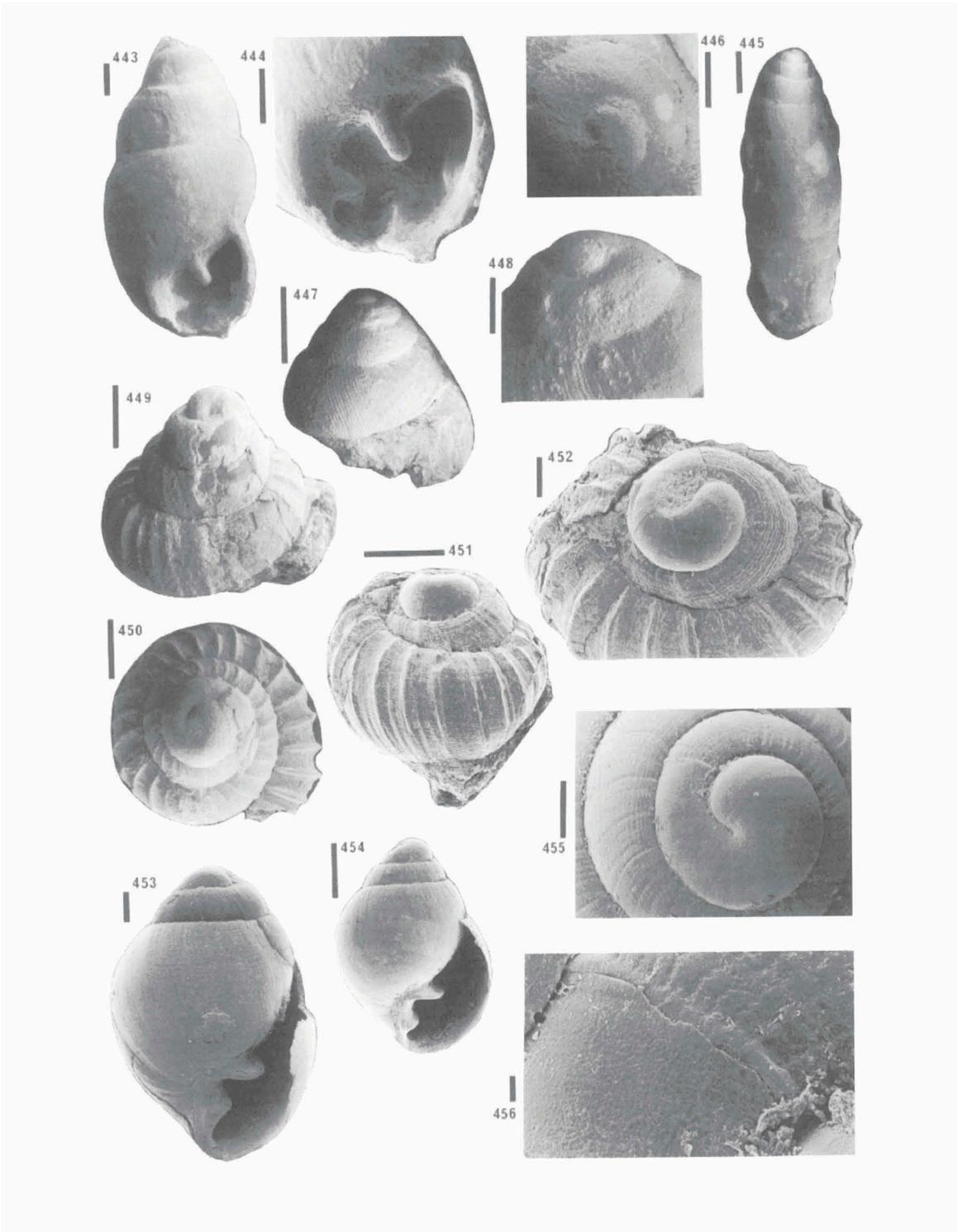
Aus dem Pliozän stammt *Melampus pyramidalis*, von dieser Art sind Schalen sowohl aus Leiden als auch aus dem Britischen Museum entliehen worden. Ob diese tatsächlich zur Gattung *Melampus* gestellt werden können, ist sehr fraglich, auch fehlt bei allen Stücken der Protoconch (Fig. 499, 500).

Noch jüngere bis subrezente Schalen stammen aus Zeeland in den Niederlanden und sind zahlreich im RGM entliehen worden. Die Schalen gleichen jene der rezenten *Ovatella myosotis* bis ins Detail, allerdings vermitteln sie auch zu den Stücken aus dem Eozän. Weitere hier nicht erwähnte fossile Archaeopulmonata wurden bei der Diskussion der rezenten Gattungen angeführt.

Fossil sind Ellobiidae vergleichsweise selten (z. B. im Gegensatz zu marinen

Tafel 30

Fig. 443, 444: *Anthracopupa bigsbyi* Dawson, 1860 (BMPD, G 96), Maßstab: 443, 444 = 300 µm. Fig. 445, 446: *Dendropupa vetusta* Dawson, 1860 (BMGD, 44500), Maßstab: 445 = 1000 µm; 446 = 300 µm. Fig. 447, 448: *Dendropupa vetusta* Dawson, 1860 (BMGD, 62169), Maßstab: 447 = 1000 µm; 448 = 300 µm. Fig. 449-452: *Auriculinea whitei* Tausch, 1886 (Ajka, Ungarn), Maßstab: 449, 450, 451 = 300 µm; 452 = 100 µm. Fig. 453-456: *Balatonica balatonica* (Tausch, 1886) (Ajka, Ungarn), Maßstab: 453, 455 = 100 µm; 454 = 300 µm; 456 = 10 µm.



Gruppen), so daß die Restauration der alten Stammlinien nicht möglich ist. Die Präsenz einiger indopazifischer Gattungen im Eozän von Europa zeigt, daß die Gruppe im frühen Känozoikum tethysweit verbreitet war. Im Mesozoikum gibt es die nordamerikanischen Gattungen *Rhytoporus* und *Melampoides* aus der Oberkreide von Wyoming (White, 1895), sowie die europäischen aus dem Wealden (Bandel, 1991), die Arten aus der Oberkreide von Ajka, sowie die *Trochactaeon*-Arten aus der Gosau und dem Becken von Tresp. Aus dem Eozän, Miozän und dem Pleistozän von Nordamerika sind die rezenten Gattungen *Melampus*, *Marinula*, *Tralia* und *Pedipes* bekannt (Martins, 1996). Diesen entsprechen die europäischen Schalen aus vorwiegend dem Eozän und Miozän des Pariser Beckens.

3. Diskussion

3. 1. Die Embryonalentwicklung der Archaeopulmonata

Wichtige Ergebnisse der Untersuchungen liegen in der erstmaligen Darstellung der Embryogenese von Vertretern aller Gruppen der neu definierten Ordnung Archaeopulmonata. Die Aufstellung dieser Ordnung Archaeopulmonata wird mit der gemeinsamen Embryogenese begründet, welche sie von den anderen Pulmonatengruppen unterscheidet. Die Archaeopulmonata haben ein Spektrum innerhalb der Embryonalentwicklung, welches zwischen dem der Caenogastropoda und Opisthobranchiata (z. B. Cephalaspidea) auf der einen Seite, und dem der Pulmonata (Stylommatophora und "höhere limnische Basommatophora") auf der anderen Seite liegt.

Im Rahmen dieser Studie wurden von Bandel und vom Autor, die Embryogenesen der folgenden Arten beobachtet (erstmalig untersucht oder nachuntersucht): *Siphonaria zelandica*, *Siphonaria* sp., *Onchidella patelloides*, *Onchidella celtica*, *Onchidium coreaceum*, *Amphibola crenata*, *Salinator solidus*, *Latia neritoides*, *Chilina* cf. *fluctuosa*, *Carychium tridentatum*, *Otina otis*, *Pythia scarabaeus*, *Pythia plicata*, *Auriculastra subula*, *Melampus fasciatus*, *Melampus* sp., *Cassidula sulcolosa* und *Ovatella myosotis*.

Die Beobachtungen sind innerhalb der Diskussion der jeweiligen Art in Kap. 2 wiedergegeben. Hier soll zuerst ein Überblick gegeben werden und dann ein genauer Ablauf- und Zeitplan der Organentwicklung, anhand der sehr gut untersuchten Art *Ovatella myosotis*, aufgestellt werden.

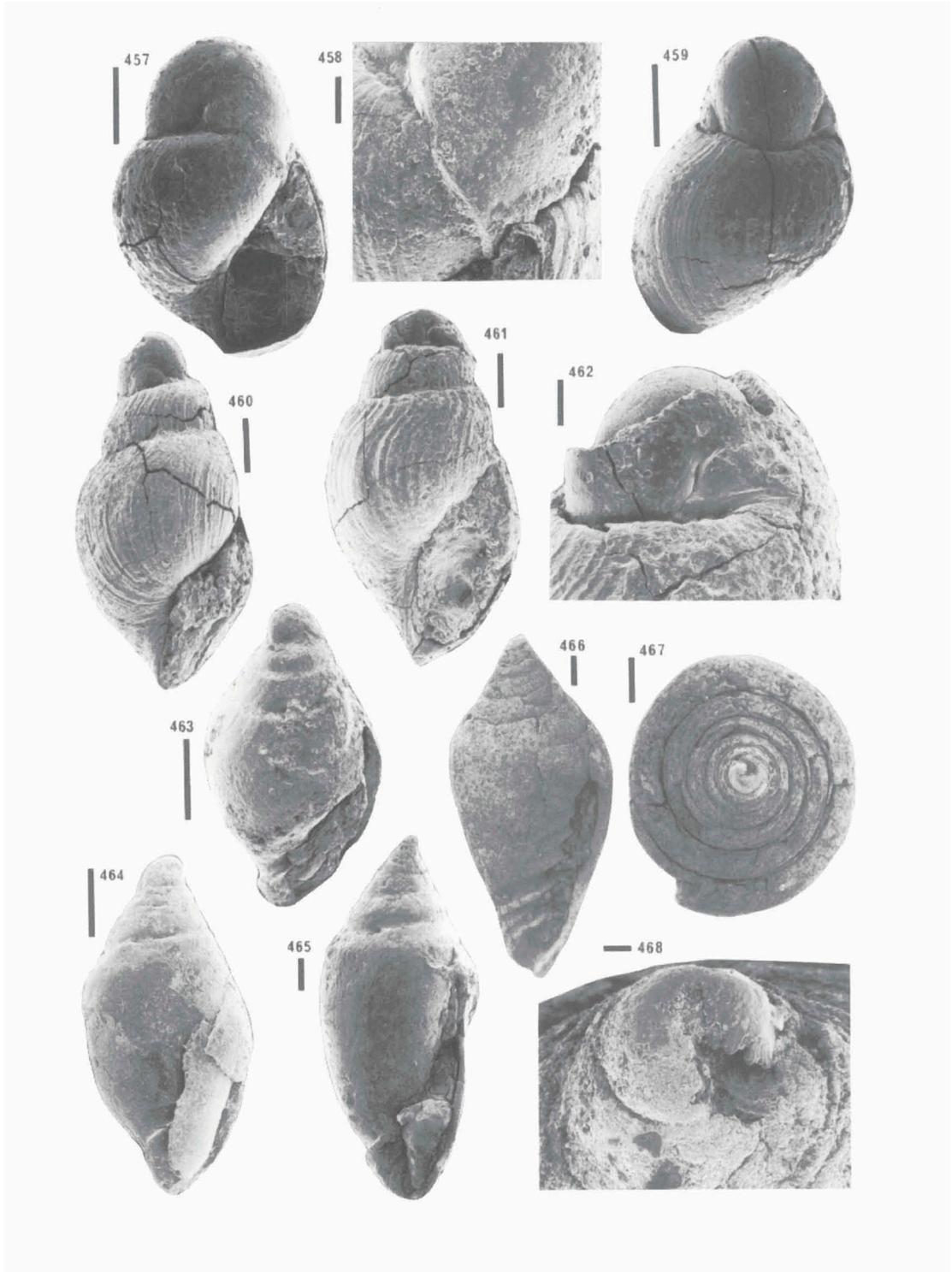
Die Eizellen der Pulmonata sind je nach Dottergehalt minimal 0,06-0,07 mm (z. B. *Amphibola* 0,07-0,1 mm, *Punctum pygmaeum* 0,06 mm) und maximal ca. 0,27 mm (z. B. Heliciden, *Helix pomatia* 0,20 mm) groß. Sie gleichen in dieser Hinsicht weitgehend den Opisthobranchiata. Die Eizellen der Pulmonata und Archaeopulmonata sind aber in der Regel von einer dicken Dotterschicht umgeben, in der die Dotterpartikel so fein sind, daß sie glasklar erscheinen (Eiklar).

Den Stylommatophora und Basommatophora fehlt eine frei herumschwimmende Larvenform und das Veligerstadium wird durch ein Dotterfreßstadium innerhalb der Eikapsel vertreten.

Bei Archaeopulmonata und Opisthobranchiata kann es eine freie planktonfres-

Tafel 31

Fig. 457-465: *Trochactaeon lamarckii* (Sowerby, 1832) (Gosau, Oesterreich), Maßstab: 457, 459, 460, 461 = 100 µm; 458, 462 = 30 µm; 463, 464, 465 = 300 µm. Fig. 466-468: *Trochactaeon* sp. (Rio Barcedana, Becken von Tresp, Spanien), Maßstab: 466, 476 = 300 µm; 468 = 30 µm.



sende Veligerlarve geben. Daneben ist aber auch die Strategie des Eiklar- oder Eigelbfressens innerhalb der Eikapsel verwirklicht. Bei direkter Entwicklung bis zur Adultorganisation ist bei den Archaeopulmonata das Veligerstadium in der Eikapsel aber gut erkennbar.

Die Entwicklungszeit im Ei ist von zwei Faktoren abhängig: zum einen ist die Temperatur wichtig und zum anderen die Größe der Eizelle und die Menge des Dotters (Eiklar) in der Eikapsel. Je geringer die Temperatur und je mehr Dotter, um so länger verbleibt der Embryo in der Eikapsel. Die Temperaturkorrelation ist sehr wichtig, wie Versuche bei *Carychium*, *Onchidella celtica* und anderen gezeigt haben, bei denen sich die Entwicklung im Kühlschrank erheblich verlangsamten ließ, ohne daß Defekte in der Embryogenese auftraten. Andererseits bringt Temperaturerhöhung, bis zum Optimum der einzelnen Arten, eine Beschleunigung der Embryogenese.

Der Ablauf der Ontogenese von *Ovatella myosotis* kann als Grundlage zum Vergleich mit den anderen Archaeopulmonata dienen. Die sehr ausführliche Beschreibung der Verhältnisse bei dieser Art, die von Ruthensteiner (1991) stammt, geht weit über die eigenen Untersuchungen hinaus. Keine andere Embryogenese einer Archaeopulmonate ist so gut untersucht worden. Weitere Embryogenesearbeiten gibt es nur von *Amphibola crenata* (siehe Pilkington & Pilkington, 1982 a, b; Little et al., 1985), *Melampus bidentatus* (siehe Russel-Hunter et al., 1972) und *Carychium tridentatum* (siehe Doll, 1979, 1982; Doll & Sander, 1985).

Die Embryogenese von *Ovatella myosotis* wurde schon von Meyer (1955) beobachtet und konnte auch innerhalb dieser Studie mehrfach betrachtet werden, sie läuft nach Ruthensteiner (1991) etwa folgendermaßen ab.

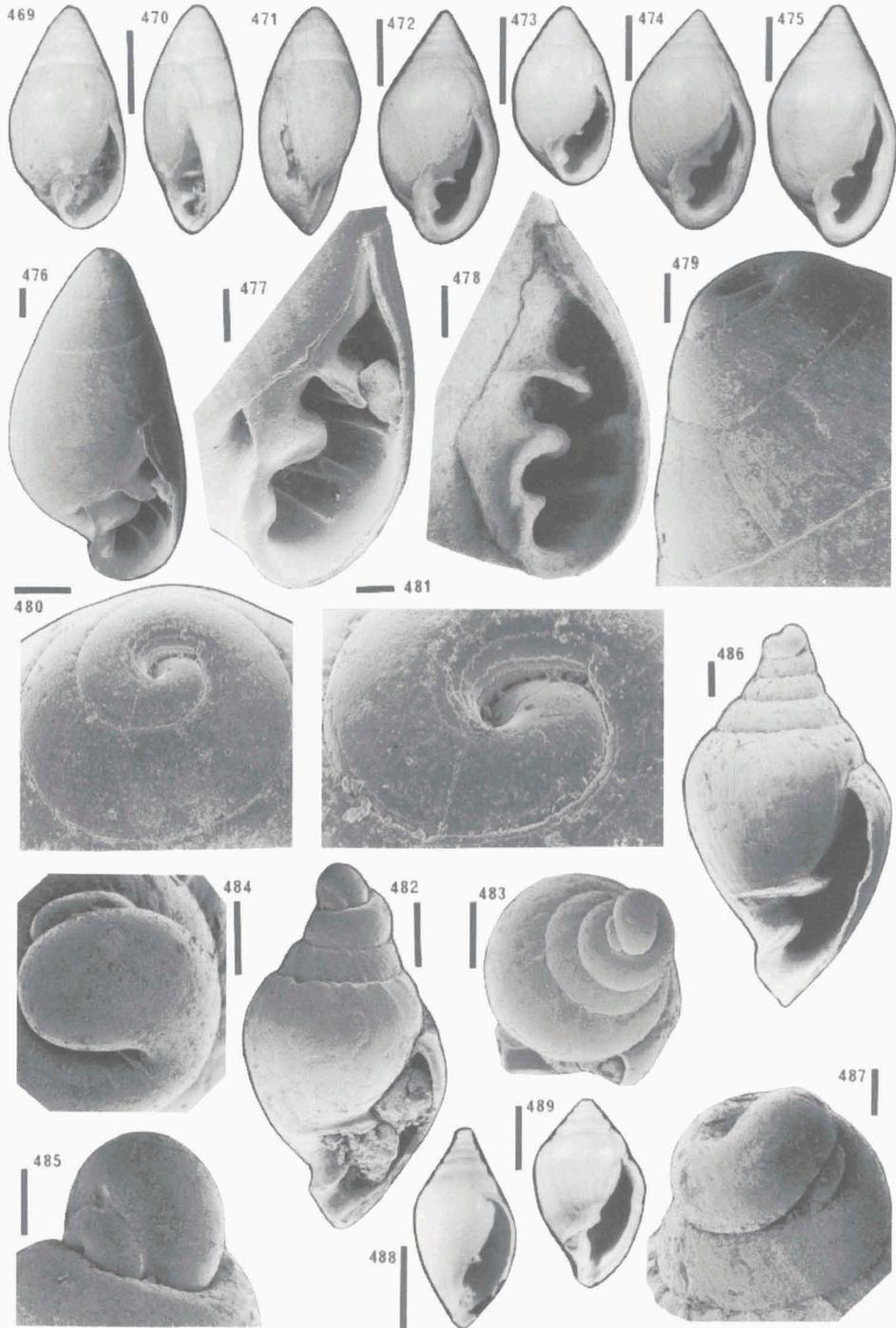
Die Gastrulation beginnt zwei Tage nach der Eiablage. Ein erstes Darmrohr tritt nach 52 Stunden auf und während des fünften Tages wird der Darm komplett. Mit dem Beginn der Gastrulation verschieben sich die Proportionen des Embryos. Der terminale Abschnitt, aus dem sich der Fuß und der Visceralteil entwickelt, vergrößert sich stark. Dadurch gelangt der animale Pol mit dem Polkörper weiter nach vorn und ursprünglich animaler und vegetativer Pol liegen jetzt nebeneinander. Etwa am fünften Tag hat diese Torsion dafür gesorgt, daß die Analzellen von der Mitte unten nach rechts vorn gelangen. Die Analzellen bilden den Verschluß des Enddarmes und dienen als Schleuse für die Verdauungsendprodukte nach außen, die solange benötigt wird, bis die Analöffnung mit Muskulatur versehen ist. Sie treten schon nach ca. 95 Stunden in Erscheinung und bleiben bis kurz vor dem Schlüpfen aus der Eikapsel vorhanden. Erst dann bildet sich der muskulöse Anus.

Am fünften Tag (erste Bewegung nach 102 Stunden) beginnt der Embryo in der Eikapsel zu rotieren und der Vorderdarm und die Mundöffnung sind bis zum Mitteldarm hin dicht bewimpert.

Während des fünften Tages (nach ca. 100 Stunden) erscheinen eine erste kappenförmige Schale und das Operkulum. Das Mantelgewebe ist schon früher sichtbar

Tafel 32

Fig. 469-481: *Promarinula pfeifferi* (Deshayes, 1866) (Eozän (Biaritzian) Saffre, Le Bois Gouet), Maßstab: 469-475 = 0,5 cm; 476, 477, 478 = 300 µm; 479, 480 = 100 µm; 481 = 30 µm. Fig. 482-487, 489: *Pythiopsis lamarki* (Deshayes, 1866) (Eozän (Thanet) Chalon sur Vesle), Maßstab: 482, 483, 486 = 300 µm; 484, 485, 487 = 100 µm; 489 = 1 cm. Fig. 488: *Pythiopsis lamarki* (Deshayes, 1866) (BM, G 57 68), Maßstab = 0,25 cm.



(nach ca. 65 Stunden) und scheidet dann die Schale ab. Es stellt also den zweiten, nach dem Darm, gebildeten Organkomplex dar. Die Statozysten entstehen schon am vierten Tag und am fünften ist in ihnen ein Statolith erkennbar. Das Velum tritt am sechsten Tag bei ca. 0,19 mm Körperlänge in Erscheinung; allerdings sind wulstförmige Erhebungen, die den späteren Rändern der Velarlappen entsprechen, schon während des fünften Tages zu erkennen. Am achten Tag sind die Velarlappen randlich schon kontraktile. Das Veligerstadium endet mit dem 14. bis 15. Tag mit der Einschmelzung des Velums und der Metamorphose zum Kriechtier.

Ebenfalls zu Beginn des fünften Entwicklungstages bilden sich die paarigen Nervenbereiche der Cerebral- und Pleuralganglien in der Nähe des Vorderdarms. Noch am gleichen Tag bilden sich erste Nervenverbindungen zwischen den entstehenden Pedalganglien zum Cerebralganglion. Die Statozysten sind schon am vierten Tag entstanden. Mit dem fünften Tag werden Statolithen erkennbar und am sechsten auch nach innen ragende Zilien. Die Pedalganglien werden erst am achten Tage funktionell, bis dahin sind die Statozysten als Gleichgewichtsorgane nur mit dem Cerebralganglion verbunden. Am siebten Tag entwickelt sich die Anlage des Supraintestinalganglions und seine Verbindung zum Pleuralganglion. Das Visceralganglion entsteht am achten Tag und ist am 12. Entwicklungstag mit dem Supraintestinalganglion verbunden.

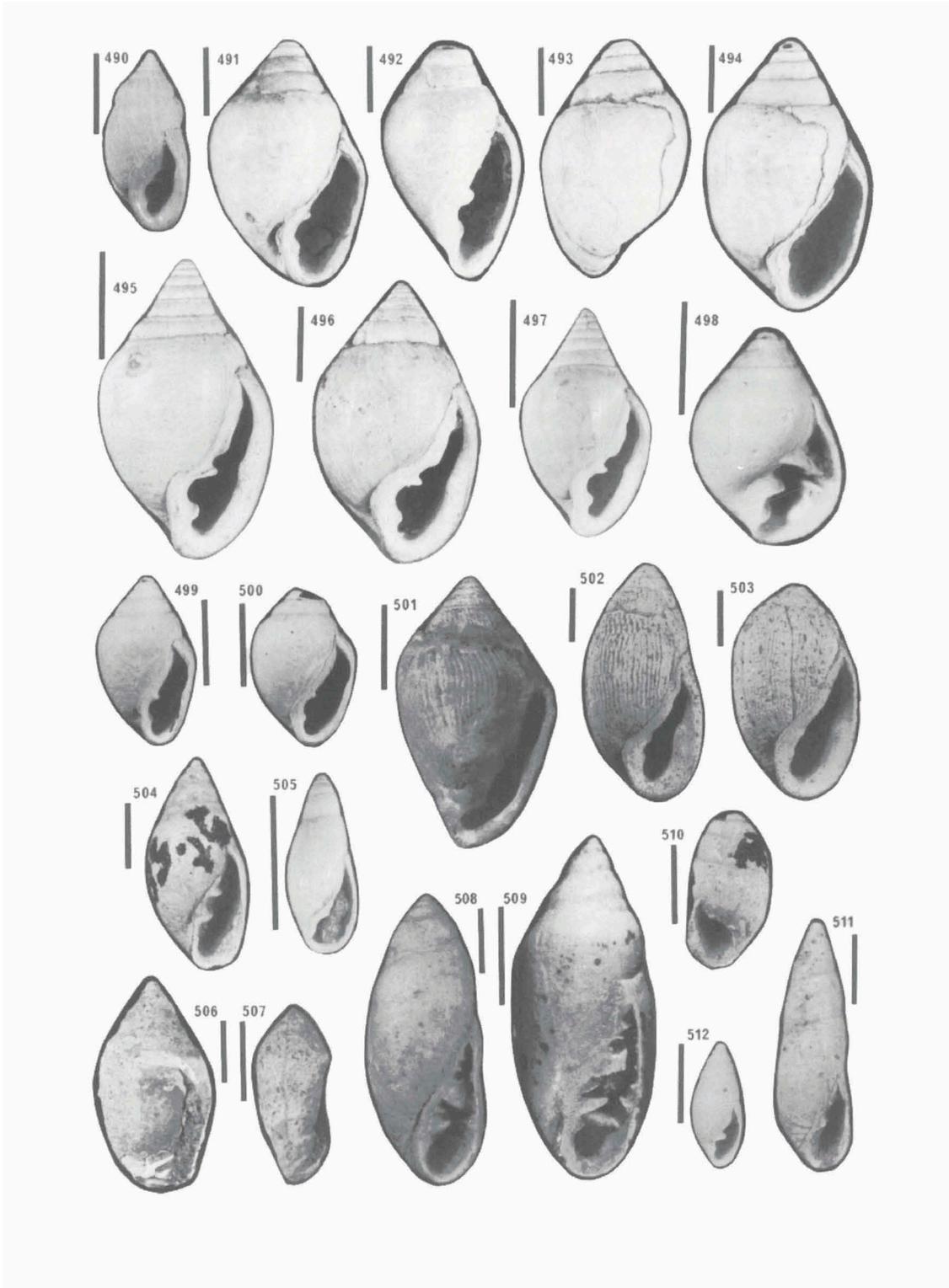
Beim Schlupfzeitpunkt (19. Tag) liegt das Pleuralganglion noch näher beim Cerebralganglion als beim Pedalganglion (epithroider Zustand). Der hypathroide Zustand stellt sich erst einige Zeit nach dem Schlüpfen ein (Ruthensteiner, 1991).

Muskelzellen, die zum Retraktormuskelapparat gehören, sind ab dem siebten Entwicklungstag erkennbar. Ab dem achten Tag sind sie innen an der Schale befestigt. Am 10. Tag wird der Muskel zweigeteilt und ab dem 11. Tag verläuft ein kräftiger Zweig in den Fuß und sitzt dem Operkulum breitflächig an. Der andere Zweig reicht in die Basisbereiche des Velums. Aus dem Larvalretraktor entwickelt sich später der Columellarmuskel.

Auch die Entwicklung des Radulaapparats beginnt früh, etwa ab dem sechsten

Tafel 33

Fig. 490: *Pythiopsis lamarki* (Deshayes, 1866) (Eozän (Biaritzian) Saffre, Le Bois Gouet, Frankreich), Maßstab = 1 cm. Fig. 491-494: "*Melampus pyramidalis*" (BM, G 6911-G 6688; Coralline Crag), Maßstab: 491, 492, 493, 494 = 0,5 cm. Fig. 495-497: "*Auricula douvillei*" (Vasseur) (BM, G 15395; Eocene, Lutet, Bois Gouet), Maßstab: 495, 496, 497 = 0,5 cm. Fig. 498: "*Marinula (Promarinula) glabra*" (BM, Eocene, Lower Barton Beds, High Cliff), Maßstab = 0,5 cm. Fig. 499: "*Melampus pyramidalis*" (RGM, ohne Nr.; Westerschelde, angespült am Strand (?Pliozän)), Maßstab = 1 cm. Fig. 500: "*Ellobium pyramidalis*" (RGM 2210; Westerschelde, Pliozän), Maßstab = 1 cm. Fig. 501: "*Melampus* sp." (BM, ohne Nr.; Eocene (Lutet), Southampton), Maßstab = 1 cm. Fig. 502, 503: *Ellobium* cf. *subjudae* d'Orbigny (RGM 224052; Oligozän (Eger, Mariaholon, Ungarn), Maßstab: 502, 503 = 1 cm. Fig. 504: "*Auricula adversa*" (RGM 58965, Eocene (Thanet), Chalon sur Vesle, Frankreich), Maßstab = 0,5 cm. Fig. 505: "*Auricula acuta*" (BM 33190; Miocene, Touraine, Frankreich), Maßstab = 0,5 cm. Fig. 506: *Trochactaeon lamarckii* (Sowerby, 1832) (Brandenberg, Tirol), Maßstab = 1 cm. Fig. 507: *Trochactaeon* spec. (Sueterana, Becken von Tresp, Spanien, Paläozän), Maßstab = 1 cm. Fig. 508: *Traliopsis crassidens* (RGM 58971; Eocene (Thanet)), Maßstab = 0,5 cm. Fig. 509: *Traliopsis crassidens* (BM, G 19365; Eocene (Thanet), Chalon sur Vesle, Frankreich), Maßstab = 0,5 cm. Fig. 510: *Rillya rilliensis* Boissy, 1848 (RGM 58928; Eocene (Thanet), Chalon sur Vesle, Frankreich), Maßstab = 1 cm. Fig. 511, 512: *Stolidoma crassidens* Deshayes (RGM 58955; Eocene (Thanet), Chalon sur Vesle, Frankreich), Maßstab: 511, 512 = 0,5 cm.



Tag. Die ersten Zähne erscheinen am 14. Tag. Erst nach der Metamorphose und kurz vor dem Schlüpfen wird die Radula am 17. Tag funktionell (Ruthensteiner 1991).

Zu Beginn des Veligerstadiums ist der Fuß noch nicht vom Kopfabschnitt getrennt und ein Wimperband verläuft vom Vorderfuß in den Mundtrichter. Die Fußsohle erscheint am 12. Tag und ab dem 13. ist sie bewimpert.

Ein Paar Protonephridien liegen innen an der Basis der Velarlappen, diese sind vom achten Entwicklungstag bis zur Metamorphose vom Veliger zum Kriechtier funktionell.

Die Tentakel sind erst frühestens ab dem 11. Tag als flache Erhebungen zwischen den Velarlappen erkennbar. Ihre sowie die Anlagen der Augen sind schon am achten Tag im Schnittbild feststellbar. Die Augen sind ab dem 10. Tag funktionell.

Beginnend am siebten Entwicklungstag werden Vakuolen in die Entodermzellen des Mitteldarmbereichs eingelagert. Diese Eiklarzellen dienen der Speicherung und Aufnahme des geschluckten Kapselinhalts. Nach der Metamorphose hat dieser Körperabschnitt seine maximale Ausdehnung erreicht und macht ca. $\frac{2}{3}$ des Volumens des Embryos aus. Danach erfolgt der Abbau der Reserven, wobei beim Schlüpfen noch ein Teil vorhanden ist.

Schon am sechsten Entwicklungstag werden die Zellen einer Mantelranddrüse erkennbar, die später einen größeren Drüsenkomplex auf der Innenseite der Mantelfalte bilden und nach dem Schlüpfen wieder verschwinden. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um Hypobranchialdrüsen, die, falls eine Kieme entstünde, mit dieser verbunden würden.

Die Mantelhöhle beginnt sich ab dem 10. Tag auf der rechten Seite des Veligers, zwischen Mantel und Nacken, auszubilden. Jetzt beginnt auch der Rückzug des Tieres in die Schale bei Störung. Am 12. Tag hat die Mantelhöhle ihre funktionelle Größe erreicht. In ihrem vordersten Bereich liegt das Osphradium und ein Zilienstreifen, der für einen Atemstrom in die Mantelhöhle sorgt. Schon vor dem Schlüpfen ist das Osphradiumgewebe am 18. Tag wieder verschwunden.

Ab dem 14. Entwicklungstag, mit Beginn der Metamorphose, tritt das Herz mit regelmäßigem Pumpen auf. Die Herzanlage führte schon vom 12. Tag an pumpende Bewegungen aus. Jetzt wachsen die beiden Herzkammern von gegenüberliegenden Seiten in das Pericard ein und nehmen dann Kontakt miteinander auf. Die Anlage der Niere fällt mit der des Herzens zusammen (11. Tag), die Niere wird am 13. Tag funktionell.

Nach der Metamorphose, bevor ein kriechendes Jungtier nach 19-21 Entwicklungstagen schlüpft, verlängert sich die Fußsohle und der Kopfabschnitt bildet sich schnauzenförmig aus. Das Operkulum wird erst nach dem Schlüpfen abgeworfen. Die Öffnung des Mantelraums wird allmählich verkleinert, indem eine Falte vom Analbereich aus weit nach vorn wächst. Dazu bildet sich Muskelgewebe im Bereich des späteren Pneumostoms. Im Mantelhöhlendach bilden sich allmählich Lakunen. Der Zeitablauf der Embryogenese bei *Ovatella myosotis* ist demnach wie folgt:

1. Tag: Polkörper, Furchung
2. Tag: Furchung
3. Tag: Gastrulation, Analzellen, Mantelanlage
4. Tag: Fuß, Statozysten
5. Tag: Schale, Velum, Operkulum, Torsion, Nervenzellenbereiche um Ösophagus, Statolith, Protonephridien, Darm komplett, Radulaanlage

- 6. Tag: Mantelranddrüse
- 7. Tag: Visceralkonnektiv rechts, Augenanlage, Eiklarvakuolen
- 8. Tag: Nervensystem weitgehend ausgebaut, Protonephridien funktionell
- 9. Tag: Augen werden funktionell
- 10. Tag: Mantelhöhle beginnt sich zu bilden
- 11. Tag: Osphradium, Tentakel, Pericardialkomplex und Niere
- 12. Tag: Propodium und funktioneller Kriechfuß
- 13. Tag: Funktionelle Niere
- 14. Tag: Metamorphose
- 15. Tag: Herz komplett
- 16., 17., 18. Tag: Osphradium verschwindet
- 19. Tag: Schlüpfen
- 25. Tag: Operkulum wird abgeworfen

Diskussion.— Das Osphradium von *Ovatella* ist nach Ruthensteiner (1991) als phylogenetische Remineszenz zu betrachten, da ähnliche Osphradien auch bei embryonalen Stylommatophora auftreten (z. B. *Helix*, *Limax*). Ebenfalls sind die Drüsen im Mantelbereich der Hypobranchialdrüse der Caenogastropoda homolog (Ruthensteiner, 1991) und kommen bei den Ellobiiden nur noch bei der Larve zur Ausbildung.

Ein Larvalherz tritt bei *Ovatella* nicht auf (eigene Daten; Ruthensteiner, 1991). Dieses tritt bei anderen Gastropoden gelegentlich als voluminöse dorsale Ausbuchtung des Ektoderms, die von muskulösen Entodermzellen unterlagert wird, hinter dem Velumbereich auf. Nach der Einsenkung des Mantelraums befindet es sich dann meist im Mantelraumboden. *Amphibola* z. B. hat ein Larvalherz (eig. Daten; Little et al., 1985).

Die Anlage der Zahnreihen unterscheidet sich in der Abfolge und Entstehung bei *Ovatella* weitgehend von jener, die bei Stylommatophora und Basommatophora anzutreffen ist (Ruthensteiner, 1991).

Die Lungenhöhle der Ellobiiden ist nach Ruthensteiner (1991) dem Mantelraum der Caenogastropoda und Opisthobranchiata homolog. Innerhalb des Mantelraumes befinden sich meist Kiemen, Hypobranchialdrüsen, Osphradien, Exkretionsöffnungen und die Analöffnung.

Die Lungenhöhle der Onchidien wird von Fretter (1943) als sekundäre terminale Einstülpung gedeutet. *Onchidella celtica* soll demnach verwandtschaftlich von den Pulmonata abrücken. Ruthensteiner (1991) widerspricht dieser Aussage und vermutet, daß die Lunge der Onchidien der Lunge der Ellobiiden homolog ist. Diese Vermutung kann anhand der Beobachtungen der Embryogenese dreier Onchidien-Arten innerhalb dieser Studie bestätigt werden (Kap. 2. 4.).

3. 2. Protoconch

Einhergehend mit der Embryonal- und Larvalentwicklung ist die erste Schale ein wichtiges Merkmal. Wie alle Heterostropha haben die Archaeopulmonata die Potenz, bei der Metamorphose einen Windungswechsel des Gehäusedrehsinnes vorzunehmen. Das heißt, der Protoconch ist meist deutlich heterostroph. Dies verbindet

sie mit den Allogastropoda. Bei den höheren Pulmonaten ist dieses Merkmal durch die nährstoffreiche Embryonalentwicklung sekundär unterdrückt.

Alle Archaeopulmonata haben Anzeichen der Heterostrophie, auch die Nacktschnecken der Onchidien, die eine erste linksgewundene und teilmineralisierte Embryonalschale noch in der Eikapsel verlassen und ohne Schale nach relativ langer Entwicklungszeit schlüpfen. Die Arten die eine freie Veligerphase haben, geben die Schale nach der Metamorphose auf, wenn sie zum Adultleben übergehen.

Die Napfschnecken der Siphonarioidea haben alle eine linksgewundene Embryonal- und Larvalschale mit ein bis drei Windungen. Dann beginnen sie eine typische Napfschale zu bauen.

Ebenfalls vom Napftyp sind *Otina* und *Latia*, hier ist jedoch eine relativ große Embryonalschale mit nur knapp einer Windung vorhanden. Diese entspricht der nährstoffreichen Embryogenese. Nach der Metamorphose entsteht kein regelmäßig nach unten gebauter Napf, vielmehr entspricht die Napfschale einer stark erweiterten, nach oben gewölbten Endwindung. Der Apex sitzt dem letzten Umgang seitlich hinten auf.

Chilina hat einen typischen heterostrophen Protoconch, wie er auch bei vielen Ellobiiden verwirklicht ist. Sehr ähnlich ist auch die erste Schale von Amphiboliden. Die linksgewundene flach trochospirale Larvalschale wird nach der Metamorphose von der rechtsgewundenen Adultschale zum Teil überwachsen. Später ist nur der letzte Teil der Embryonalschale auf dem Gewinde sichtbar.

Bei den Carychiiden ist die nährstoffreiche direkte Embryogenese sehr weit fortgeschritten, d. h. weit von der ursprünglichen Veligerentwicklung entfernt. Dieses drückt sich auch in der Schale aus. Bei erwachsenen Tieren ist kein Anzeichen einer linksgewundenen Embryonalschale erkennbar. Der Protoconch ist rechtsgewunden, relativ groß, wirkt etwas aufgebläht und ähnelt dem anderer Pulmonata. Das ändert sich jedoch, wenn man die ersten Entwicklungsstadien der Embryogenese betrachtet: die allererste Schale ist konisch zapfenförmig, wird dann etwas länger und leicht verdreht mit einer großen, fast runden, bei Orientierung des Zapfens nach oben, links unten stehenden Öffnung. Jetzt ändert sich die Drehrichtung, die folgenden Windungen umwachsen die erste Schale rechtssinnig und lösen noch innerhalb der Eikapsel die zuerst gebauten Anteile wieder auf. Die Tiere schlüpfen dann, ohne daß die Schale ein Anzeichen der Heterostrophie zeigt.

Die Ellobiiden haben alle einen heterostrophen Protoconch. Die Embryonalschale ist dabei ca. eine Windung groß, und je nachdem ob eine freie Veligerphase vorliegt, werden noch ein bis zwei weitere Windungen gebaut. *Melampus* z. B. ist ca. 14 Tage im Plankton, und erst nach ca. 2 $\frac{1}{2}$ Embryonal- und Larvalwindungen erfolgt die Metamorphose und das Adultgehäuse beginnt. *Ovatella* dagegen ist ein sogenannter Direktentwickler; hier wird nur die -allerdings etwas größere- Embryonalschale gebaut. Diese macht nur etwas mehr als eine Windung aus, bevor die Adultschale beginnt. Der Übergang mit einem leichten Absatz und dem Wechsel des Windungsinnes ist aber bei beiden gleich. Das gilt auch, soweit beobachtet, für alle Ellobiiden. Der Protoconch umfaßt ein bis drei Windungen und steht mehr oder weniger schräg (ca. 30-90 Grad) auf dem Teleoconch. Der Protoconch ist auch ein sehr gutes Merkmal um fossile Ellobiiden zu erkennen.

3. 3. Radula

Die Radula besteht immer aus einem Band, das mit vielen Zähnen, die in vielen Reihen angeordnet sind, besetzt ist. Die Zahnzahl liegt bei 20 bis mehr als 100 pro Hälfte, mit 50-150 Zahnreihen.

Ein Mittelzahn ist immer vorhanden, meist klein mit einer nadelartigen Spitze und einer breiten dreieckigen Basis. Es gibt auch größere mehrspitzige Mittelzähne; z. B. die Amphiboliden haben eine breite Mittelschneide und mehrere Seitenspitzen.

Vom Mittelzahn bis zu den Randzähnen können die Seitenzähne völlig gleichartig und gleichgroß sein (z. B. Onchidien). Meist sind jedoch verschiedenartige Lateral- und Marginalzahntypen entwickelt. Oft mit einigen Übergangszähnen dazwischen.

Die Zahnreihen können auf einer geraden Linie liegen, bzw. die Lateralzahnreihen sind gerade und nur die Marginalzahnreihen sind etwas angewinkelt. Im prinzipiell anderen Fall stoßen die Zahnreihen beim Mittelzahn winklig aneinander und bilden ein V-förmiges Muster auf dem Radulaband.

Zwischen den großen Gruppen der Archaeopulmonata kann es erhebliche Unterschiede in der Radula-Morphologie geben. Innerhalb der Gruppen können die Radulae dann sehr ähnlich sein; bemerkenswert ist die Ähnlichkeit der Zahntypen von *Chilina* und *Latia*. Die Radula-Untersuchungen bestätigen die Verwandtschaft der Archaeopulmonata untereinander, wenn auch Konvergenzen zu anderen Schnecken Gruppen vorhanden sind.

Zur Unterscheidung von verschiedenen Gattungen und zur Bildung von Unterfamilien ist die Radula als ein anatomisches Merkmal gut einsetzbar. Um jedoch verschiedene Arten einer Gattung zu unterscheiden, ist die Radula nach unseren Erfahrungen nicht immer geeignet. Es zeigte sich, daß die Variation in Zahnzahl, Zahnform und Anzahl der Zahnreihen innerhalb einer Art genauso groß sein kann wie die Unterschiede zwischen zwei verschiedenen Arten (vergleiche z. B. 2.7.4.1.1 *Melampus* und 2.7.4.1.2. *Signia* oder 2.7.1.7. *Ovatella*).

Es wurden Untersuchungen an 33 Arten vorgenommen, wobei leider nicht genügend Exemplare der einzelnen Arten untersucht werden konnten, um auch die Entwicklung der Radula vom Jungtier an zu erfassen. Es konnte in den meisten Fällen auch die angesprochene Variabilität der Zahnmorphologie nicht im ganzen erfaßt werden. Hierzu müßten ca. 20-30 Tiere präpariert werden. Wir haben zwar oft ausreichende Materialmengen, meist aber nur 2 oder 3 Radulae präpariert, da weitere Untersuchungen zeitlich nicht möglich waren. Andererseits konnten von einigen Arten aus allen Gruppen der Archaeopulmonata erstmals Radula-Ergebnisse bekannt gemacht werden.

3. 4. Ökologie und geographische Verbreitung

Lebensraum

Der ursprüngliche Lebensraum der Gastropoden ist das Meer. Viele Großgruppen, z. B. die Archaeogastropoda haben diesen Lebensraum nie verlassen. Andere Vertreter aus systematisch verschiedenen Gruppen haben auch das Brackwasser, das

Land und Süßwasserhabitate besiedelt. Dieser Schritt ans Land ist mehr als einmal im Laufe der Erdgeschichte geglückt. Nicht nur die Pulmonata, sondern auch eine Reihe von Prosobranchiata-Familien haben limnische und terrestrische Vertreter hervorgebracht, z. B. *Pomatias* (Littorinoidea), *Theodoxus* (Neritomorpha), *Bithynia* (Rissoidea) usw..

Die Masse der nichtmarinen Gastropoden gehört jedoch zu den Pulmonata. Das namensgebende Organ dieser Gruppe, der Lungsack, sorgt für den Gasaustausch, ohne daß noch eine Kieme vorhanden ist. Es gibt keine marinen Basommatophora und Stylommatophora, wohl aber leben viele Vertreter der Archaeopulmonata im marinen Milieu. Archaeopulmonata gibt es sowohl in terrestrischen, limnischen, brackischen als auch in vollmarinen Habitaten.

Eigene Beobachtungen

Rezente Archaeopulmonata wurden an ihren natürlichen Lebensorten in den Küstengebieten von Nord- und Ostsee, Ärmelkanal, Mittelmeer, Neuseeland, Australien, Indonesien (Bali), Malaysische Halbinsel, Singapur und in Kenia gesammelt.

In Argentinien wurden Flüsse und Seen nach Chiliniden abgesehen. Außerdem wurden in Kolumbien und auf den Bahamas Schnecken beobachtet und gesammelt. So, daß Vertreter aus allen Gruppen innerhalb der Archaeopulmonata beobachtet und gesammelt worden sind.

Europa

Die europäische Art *Ovatella myosotis* konnte an der Nord- und Ostseeküste Deutschlands sowie an der französischen Mittelmeerküste und an der Meeresstation Roscoff/Bretagne gesammelt werden. Die ins Aquarium nach Hamburg gebrachten Tiere leben bereits seit dem Sommer 1989 und werden weiterhin erfolgreich nachgezüchtet. Bezüglich der Lebensweise und der Ontogenese konnten die Ergebnisse von Meyer (1955) und Ruthensteiner (1989, 1991) nachuntersucht und bestätigt werden. Wir nutzten die Ontogenese von *Ovatella* als Grundlage zum Vergleich mit der Entwicklung anderer Archaeopulmonata.

Unter den einzigen rein terrestrisch lebenden Gattungen der Archaeopulmonata, *Carychium* und *Zospeum*, haben wir von der Art *Carychium minimum* in einem Feuchtgebiet südlich Hamburgs (Nordheide bei Weihe) in dauerfeuchtem Laub (Mull) einen reichen Fundpunkt ausgemacht und periodisch beprobt. Die Schalen aller Nachschlüpfphasen konnten mit dem REM belegt werden.

Es gelang auch nach einigen Fehlversuchen, die Ontogenese der Art zu beobachten. Es gibt über die Ontogenese von *Carychium tridentatum* gute Arbeiten von Doll (1979, 1982) und Doll & Sander (1985). Bei Doll bleibt aber unklar, ob nicht doch ein embryonales Operkulum angelegt wird; dieses konnte jedoch auch von uns nicht beobachtet werden.

Das Bestreben, *Otina otis* an der Kanalküste Frankreichs aufzufinden, ist erst beim wiederholten Versuch gelungen. Der Forschungsaufenthalt von Bandel und Nützel an der Meeresstation Roscoff, Bretagne (Juli 1991), bei dem es gelang, *Otina otis* im Lebensraum zu beobachten und auch Gelege dieser kleinen Napfschnecke zu

finden, hat weitere Ergebnisse zu den Ontogenese-Studien erbracht. Daneben wurden *Onchidella celtica*, *Ovatella firminii* und *Leucophytia bidentata* gesammelt und lebend nach Hamburg gebracht, wo sie zum Teil noch weitere Gelege produziert haben.

Australasien: Bali, Malaysia und Singapur

Die Sammelreise nach SE-Asien mit den Stationen Bali (mit Bandel), Malaysia und Singapur fand im März und April 1990 statt. Vertreter der meisten dort lebenden Archaeopulmonata-Gattungen wurden gefunden.

Folgende Arten konnten lebend nach Hamburg gebracht werden: *Ellobium aurismidae*, *A. aurisjudae*, *Cassidula aurisfelis*, *C. multiplicata*, *C. sulcolosa*, *Melampus div. spp.*, *Auriculastra subula*, *Onchidium (Platvindex) coreaceum*, *O. spp.*, *Pythia plicata*, *P. scarabaeus*, *Laemodonta div. spp.* und *Cylindrotis siamensis*, *C. quadrasi*. Zum großen Teil leben diese Schnecken heute noch, z.T. vermehren sie sich. Die Zucht gelingt aber nur bei den Arten, die eine direkte Entwicklung besitzen.

Besonders intensiv konnten in SE-Asien die ausgedehnten Küstengebieten mit Mangroven, Flußmündungen, Steilküsten usw. studiert werden. Die aus der Rezentbeobachtung gewonnenen Daten erleichtern die Faziesinterpretation fossiler Lebensräume oder machen diese überhaupt erst möglich.

Neuseeland, Australien

Die Forschungsreisen nach Neuseeland und Australien im Februar und März 1990 sowie 1991 nach Sydney, Otago und Rarotonga wurden alle von Bandel durchgeführt. Dabei konnte von den meisten der dort lebenden Gattungen eine oder mehrere Arten im Gelände beobachtet und gesammelt werden. Darüberhinaus konnten an der marinen Forschungsstation in Wellington die Ontogenesen von *Latia neritoides*, *Onchidella patelloides* und *Siphonaria zelandica* erstmals untersucht werden. Dazu wurde die Ontogenese von *Amphibola crenata* nachuntersucht und die Ergebnisse von Pilkington & Pilkington (1982, 1984 a, b) wurden bestätigt. Im Frühjahr 1991 wurden in Sydney zudem die Ontogenesen von *Salinator solidus*, *Gadinia conica* und *Ophicardelus sp.* studiert.

Afrika

In Kenia wurde im Juli-August 1991 (3 Wochen) weiteres Rezentmaterial gesammelt.

Hier konnten sieben Ellobiidenarten (*Auriculodes gaziensis*, *Auriculastra subula*, *Cassidula labrella*, *Melampus fasciatus*, *Micromelampus pulchellus*, *Melampus (Signia) cf. striata* und *Laemodonta cf. octanfracta*), einige Siphonariiden und Onchidien, sowie verschiedene Neritomorpha gefunden und nach Hamburg gebracht werden. Viele der Schnecken, besonders die Melampiden, haben bisher überlebt. Einige andere, besonders *Cassidula labrella*, die auf Schlammflächen im Intertidal lebt, sind schnell eingegangen. Diese Bedingungen konnten im Labor nicht geschaffen werden.

Entsprechend den in Australasien gemachten Erfahrungen wurden in Afrika an den verschiedenen Fundorten jeweils die selben Arten in sehr ähnlichen Lebensräu-

men angetroffen. Die Kenianische Küste wurde von der Grenze zu Tanzania bis zum Sabaki-Fluß nördlich von Malindi bereist. An fast der gesamten Küste finden sich Korallen-Kalkriffe, die durch die relative Hebung Ostafrikas über den Meeresspiegel aufgestiegen sind. Diese entsprechen den heute fast überall den Küsten vorgelagerten Korallenriffen. Die Siedlungsmöglichkeit der schalentragenden Gastropoden auf den Kalkfelsen ist gut und die Anzahl der Individuen groß.

Nur wenn große Flüsse sehr viel terrestrische Sedimente in das Meer entlassen, ändert sich die Lage. Im Mündungsbereich des Sabaki hat die wohl fast kalkfreie Schwebfracht aus der terrestrischen Verwitterung auf dem Kontinent allen Kalk in der Nähe des Meeres bedeckt. Hier gibt es entsprechend fast keine Brackwassergastropoden, obwohl eine Mangrovezone entwickelt ist. Am Rand des zusedimentierten Ästuars ist dann wieder eher Kalk vorhanden, der den Bewohnern bessere Lebensmöglichkeiten bietet.

Dieser Fall ist anders als z. B. auf Bali, wo die kalziumreichen vulkanischen Gesteine (Andesite und Tuffe), aus denen die Insel besteht, von den Flüssen erodiert und zum Meer transportiert werden. Die entsprechenden Küstensumpf- und Ästuarbereiche sind daher auch kalkhaltig und die calciphilen Organismen sind nicht auf Kalkstrände bzw. Kalkterrassen angewiesen.

In einem hypothetischen Küstenprofil sind die Ellobiiden aus Kenia folgendermaßen verteilt: *Melampus fasciatus*, an mittel- bis schwach energetischen Riffkalkküsten, direkt über der mittleren Hochwasserlinie in Bereichen, die von allen Springtiden erreicht werden. *Melampus (Signia) striata*, an Übergangszonen zwischen Kalkstrand und Mangrovezone. *Micromelampus pulchellus*, auf dem feinkörnigen Sediment im Intertidal der Mangrovegürtel, relativ nahe der Hochwasserlinie, oder an angeschwemmten Holz und nahe der Mangrovewurzeln bis ins mittlere Intertidal. Hier hat *Cassidula labrella* ihr Verbreitungsmaximum; diese Art vergräbt sich bei aufkommender Flut in das Sediment. *Auriculastra subula* lebt vor allem in solchen Küstensümpfen, die nahe an Flüssen gelegen sind und vom Süßwasser berührt werden. Hier lebt die Schnecke zwischen feuchten Steinen und Pflanzen knapp oberhalb der Hochwasserlinie. Bei Trockenheit vergräbt sich die Schnecke in das Sediment, nach Regenfällen ist sie besonders aktiv. *Auriculodes gaziensis* lebt am landwärtigen Rand von ausgedehnten Verlandungsgebieten.

4. Literaturverzeichnis

- Abbott, R.T., 1974. American Seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pazific coasts of North America (2nd ed.): 1-663— New York.
- Adams, H. & A. Adams, 1853-1858, The genera of Recent Mollusca, arranged according to their organisation.— London. Vol. 1-3.
- Bandel, K., 1975. Embryonalgehäuse karibischer Meso- und Neogastropoden (Mollusca).— Abhandl. d. Mathem.— Naturw. Klasse/Akad. d. Wissensch. und d. Lit. Nr. 1: 133. S., 16 Abb., 21 Taf., 28 Schemata; Mainz.
- Bandel, K., 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. *Facies*, 7: 1-198, Taf.1-22, 109 Abb., 6 Tab.— Erlangen.
- Bandel, K., 1991. Gastropods from brackish and fresh water of the Jurassic-Cretaceous transition (a systematic reevaluation).— *Berl. geowissensch. Abh. Reihe A*, 134: 9-55, 2 Abb., 7 Taf.
- Bandel, K., 1994. Triassic *Euthyneura* (Gastropoda) from St. Cassian Formation (Halian Alps) with a discussion on the evolution of the Heterotropha.— *Freiberger Forschungsheft C452*: 79-100.

- Bandel, K. & E. Wedler, 1987. Hydroid, amphineuran and gastropod zonation in the littoral of the Caribbean Sea, Columbia.— *Senckenbergiana maritima* 19: 1-129.
- Bandel, K. & F. Riedel, 1994. The late Cretaceous gastropod fauna from Hjúk (Bahony Mountains, Hungary).— *Annl. naturh. Mus. Wien* 96A: 1-65.
- Bartha, F., 1962. Examen biostratigraphique du complexe houiller du crétacé supérieur de la partie méridionale de la Montagne Bakony.— *Acta Geologica, Acad. Sc. Hung.* 7: 359-398.
- Berry, A.J., 1977. Gastropoda: Pulmonata: 181-226. In: Giese, A.C. & J.S. Pearce (ed.). *Reproduction of marine invertebrates*, 4, Mollusca: Gastropods and Cephalopods.— New York.
- Berry, A.J., Loong, S.C. & H.H. Thum, 1967. Genital systems of *Pythia*, *Cassidula* and *Auricula* (Ellobiidae, Pulmonata) from Malayan mangrove swamps.— *Proc. Malac. Soc. London* 37: 325-337.
- Beu, A.G. & P.A. Maxwell, (Drawings by R.C. Brazier), 1991. *Cenozoic Mollusca of New Zealand*.— *New Zealand Geol. Survey Paleont. Bull.* 58: 1-518.
- Boettger, C., 1944. Basommatophora. In: G. Grimpe & A. Remane (ed.).— *Tierw. Nord- & Ostsee*, IXb2: 241-478.
- Brace, R.C., 1983. Observations on the morphology and behaviour of *Chilina fluctuosa* Gray (Chiliniidae), with a discussion on the early evolution of pulmonate gastropods.— *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B* 300: 463-491.
- Brandt, R.A.M., 1974. The non-marine aquatic Mollusca of Thailand.— *Archiv. Moll.* 105 (I-IV): 1-423, 30 plates.
- Brown, D.S., 1971. Ecology of Gastropoda in a South African mangrove swamp.— *Proc. Malac. Soc. London* 39 (4): 263-279.
- Brown, D.S., Brown, D.S., 1980. *Freshwater Snails of Africa and their Medical Importance*: 1-487.— London.
- Brown, D.C. & N.B. Pullan, 1987. Notes on the shell, radula and habitat of *Chilina* (Basommatophora) from the Falkland Islands.— *J. Moll. Stud.*, 53/1: 105-108.
- Climo, F.M., 1982. The systematic status of *Auricula (Alexia) meridionalis* Brazier, 1877 and *Rangitotoa insularis* Powell, 1933 (Mollusca: Pulmonata: Ellobiidae) in Australasia.— *Nat. Mus. New Zealand Rec.* 2 (6): 43-48.
- Cossmann, M., 1885. Description d'espèces du terrain tertiaire des environs de Paris.— *J. Conch.* 33: 106-136.
- Cossmann, M., 1886-1889. *Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'éocène des environs de Paris*.— *Ann. Soc. r. Malac. Belgique* I, 21-IV, 24.
- Dall, W.H., 1885. Notes on some Floridian land and freshwater shells, with a revision of the Auriculacea of the Eastern United States.— *Proc. U. S. nat. Mus.* 8: 255-289.
- Deshayes, P.G., 1866. *Description des animaux sans vertèbres du Bassin de Paris*.— Paris.
- Doll, W., 1979. Embryonalentwicklung von *Carychium tridentatum* RISSO (Gastropoda, Pulmonata, Ellobiidae).— *Staatsexamensarbeit Freiburg/Br.*
- Doll, W., 1982. Beobachtungen über Lebensweise und Fortpflanzung von *Carychium tridentatum* RISSO im Oberrheingebiet.— *Archiv. Moll.* 112 (1981) (1/6): 1-8.
- Doll, W. & K. Sander, 1985. Primitivmerkmale am Embryo der terrestrischen Basommatophore *Carychium tridentatum* RISSO (Gastropoda, Pulmonata, Ellobiidae): Intracapsuläre Veligerstadien und rudimentäre Heterostrophie.— *Zool. Jb. Anat.* 113: 497-511.
- Eales, N.B., 1923. Part V. Anatomy of Gastropoda (except the Nudibranchia). *British Antarctic ("Terra Nova") expedition, 1910*.— *Nat. Hist. Reports, Zoology* 7: 1-46.
- Ewald, J.J., 1963. Living examples of *Auriculastra pellucens* and its larval history.— *Nautilus* 77: 11-14.
- Fretter, V., 1943. Studies on the functional morphology and embryology of *Onchidella celtica* (Forbes & Hanley) and their bearing on its relationship.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 25: 685-720.
- Fretter, V. & Peake, J. (eds.), 1975. *Pulmonates. Vol. 1, Functional Anatomy and Physiology*: 1-417.— London.
- Fretter, V. & Peake, J. (eds.), 1978. *Pulmonates. Vol. 2A, Systematics, evolution and Ecology*: 1-540.— London.
- Gittenberger, E., 1980. Three notes on Iberian terrestrial gastropods.— *Zool. Med. Leiden* 55: 201-213.
- Götting, K.J., 1974. *Malakozologie*: 1-320.— Stuttgart.

- Harbeck, K., 1989. Palökologische und mikrofazielle Untersuchungen an Küstensumpfablagerungen aus dem Maastricht bei Isona (Becken von Tresp, Südpirenen, Spanien): 1-167, 60 Abb., 11 Taf.—Diplomarbeit Geol.-Pal. Inst., Univ. Hamburg.
- Harbeck, K., 1993. Zur Stammesgeschichtlichen Entwicklung der Archaeopulmonata.—Dissertation Universität Hamburg: 1-139, Tafeln 1-33.—Selbstverlag, April 1993.
- Harry, H.W., 1964. The anatomy of *Chilina fluctuosa* Gray reexamined, with prolegomena on the phylogenie of the higher limnic Basommatophora (Gastropoda: Pulmonata).—*Malacologia*, 1 (3): 355-386.
- Haszprunar, 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with spezial reference to the Streptoneura.—*J. Moll. Studies* 54: 367-441.
- Haven, N., 1973: Reproduction, Development and Feeding of the Australien Marine Pulmonate, *Trimusculus (Gadinia) conica*.—*Veliger*, 16 (1): 61-65.
- Heally, J.M., 1986. Electron microscopic observations on the spermatozoa of a marine "pulmonate" slug, *Onchidium damellii* (Gastropoda, Onchidiacea).—*J. submicrosc. Cytol.* 18: 587- 594.
- Heally, J.M., 1988. Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda.—*Malac. Rev. Suppl.* 4: 251-266.
- Herm, D., 1977. Zyklische Regressions-Sedimentation und Fossilvergesellschaftungen in der Gosau (Santonium) von Brandenberg/Tirol.—*Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.* 17: 257- 277.
- Holle, P.A. & C.F. Dineen, 1957. Life history of the salt-marsh snail, *Melampus bidentatus* Say.—*Nautilus* 70: 90-95.
- Holle, P.A. & C.F. Dineen, 1959: Studies on the Genus *Melampus* (Pulmonata).—*Nautilus* 73 (1): 28-35, 46-51.
- Hubendick, B., 1947. Phylogenie und Tiergeographie der Siphonariidae. Zur Kenntniss der Phylogenie in der Ordnung Basommatophora und des Ursprungs der Pulmonatengruppe.—*Zool. Bidr. Uppsala* 24: 1-216.
- Hubendick, B., 1956. A Conchological Survey Of The Genus *Plecotrema*, (Gastropoda, Ellobiidae).—*Proc. malac. Soc., London* 32 (3): 110-126.
- Hubendick, B., 1978. Systematics and comparative morphology of the Basommatophora: 1-47. In: Fretter, V. & Peake, J. (eds). *Pulmonates, 2A*, — London.
- Huckriede, R., 1967. Molluskenfaunen mit limnischen und brackischen Elementen aus Jura, Serpultit und Wealden NW-Deutschlands und ihre paläogeographische Bedeutung.—*Beih. Geol. Jahrb.* 67: 1-263, 32 Abb., 25 Taf.
- Hrubesch, K., 1965. Die santone Gosau-Landschneckenfauna von Glanegg bei Salzburg, Österreich.—*Mitt. bayer. Staatssaml. Paläont. hist. Geol.* 5: 83-120, München.
- Janssen, A.W., 1981. Late Oligocene Molluscs From A Sand-Pit Near Mariahalom (Hungary): A Preliminary Study.—*Ann.-Sectio Geologica XXIV*, Budapest.
- Kay, E.A., 1979. Hawaiian Marine Shells. Reef and Shore Fauna of Hawaii, Section 4: Mollusca.—*B.P. Bishop Museum Special Publications No. 64* (4): 1-653.
- Keen, A.M., 1971. Sea shells of tropical west America: Marine mollusks from Baja California to Peru. 2nd ed: 1-1064.—Stanford.
- Knight, J.B., Cox, L.R., Keen, A.M., Batten, R.L., Yochelsen, E.L., Robertsen, R., Yonge, C. & R.C. Moore, (Eds.) 1960. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Molluska* 1: 1169-1330.—*Geological Society of America and University of Kansas Press, (Gastropoda)*.
- Knipper, H. & K.O. Meyer, 1956. Biologische und anatomische Betrachtungen an ostafrikanischen Ellobiiden (Moll., Gastrop., Basommatophora).—*Zool. Jahrb. Syst.* 84: 99-112.
- Kollmann, H.A., 1965. Actaeonellen (Gastropoda) aus der ostalpinen Oberkreide.—*Annln naturhist. Mus. Wien.* 68: 243-264.
- Kollmann, H.A., 1967. Die Gattung *Trochacteon* in der ostalpinen Oberkreide. Zur Phylogenie der Actaeonellidae.—*Annln naturhistor. Mus. Wien* 71: 199-261.
- Kollmann, H.A. & E.L. Yochelsen, 1976. Survey of Paleozoic gastropods possibly belonging to the subclass Opisthobranchia.—*Annln naturhist. Mus. Wien.* 80: 207-220, 1 Taf.
- Kollmann, H.A. & N.F. Sohl, 1980. Western Hemisphere Cretaceous Iteriidae gastropods.—*Prof. Pap. U. S. geol. Surv., 1125-A*: 1-15.

- Koslowsky, F., 1933. Zur anatomie der Auriculide *Melampus boholensis*.— Jena. Z. Naturwiss. 68: 117-192.
- Little, C., Sterling, P., Pilkington, M. & J. Pilkington, 1985. Larval development and metamorphosis in the marine pulmonate *Amphibola crenata* (Mollusca: Pulmonata).— J. Zool., Lond. (A) 205: 489-510.
- Marcus, Ernst, 1965. Über Ellobiiden (Basommatophora).— Sitzungber. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin, (N.F.) 5, 3: 124-128.
- Marcus, Eveline d. B.-R., 1978. The Western Atlantic Species Of *Onchidella* (Pulmonata).— Sarsia, 63: 221-224.
- Marcus, E. & E. Marcus, 1960.— Bol. Fac. Fil., Cien. Letr. Univ. S. Paulo, Zoologia 260, 23: 107-139.
- Marcus, E. & E. Marcus, 1963. On brazilian supratidal and brackish water snails.— Bol. Inst. Ocean. 13: 41-52.
- Marcus, E. & E. Marcus, 1965a. On Brazilian supratidal and estuarine snails.— Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. Univ. S. Paulo, Zoologia, 287, 25: 19-82.
- Marcus, E. & E. Marcus, 1965b. On two Ellobiidae from southern Brazil.— Bol. Fac. Fil., Cien. Letr. Univ. S. Paulo, Zoologia, 287, 25: 425-453.
- Marshall, B.A., 1981. The genus *Williamia* in the western Pacific (Mollusca: Siphonariidae).— New Zeal. J. Zool. 8: 487-492.
- Martins, A.M.F. de, 1996. Anatomy and systematics of the western Atlantik Ellobiidae.— Malacologia 37: 163-332. (Manuscript im September 1992 erhalten).
- Meek, F.B., 1863. Remarks of the family Actaeonidae, with descriptions of some new genera and subgenera.— Am. J. Sci., (2) 35: 89-94.
- Meyer, K.O., 1955. Naturgeschichte der Strandschnecke *Ovatella myosotis*.— Arch. Moll. 84:1-43.
- Morrison, J.P.E., 1958. Ellobiid And Other Ecology In Florida.— Nautilus 71 (4): 118-124.
- Morrison, J.P.E., 1964. Notes on American Melampidae.— Nautilus 77 (4): 119-121.
- Morton, J.E., 1955a. The functional morphology of *Otina otis*, a primitive marine pulmonate.— J. mar. biol. Ass. U.K. 34: 113-150.
- Morton, J.E., 1955b. The evolution of the Ellobiidae with a discussion on the origin of the Pulmonata.— Proc. zool. Soc. London 125: 127-168.
- Morton, J.E., 1955c. The functional morphology of the British Ellobiidae with special reference to the digestive and reproductive systems.— Phil. Trans. R. Soc. B. 661, 239: 89-160.
- Morton, J.E. & M.C. Miller, 1968. The New Zealand Sea Shore.— London.
- Odhner, N.H., 1925. *Marinula juanensis* n. sp. nebst Bemerkungen über die Systematik der Ellobiiden.— Ark. Zool. 17A (6): 1-15.
- Oppenheim, P., 1895. Beiträge zur Binnenfauna der provenzalischen Kreide.— Palaeontographica 42: 309-378, 4 Taf.
- Orbigny, A. d., 1842. Paleontologie Francaise. Description zoologique et geologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de France. 1. ser. Animaux invertébrés. Terrains crétacés.— Paris 1842-43.
- Pelseneer, P., 1901. Etudes sur des Gasteropodes Pulmones.— Mem. Cour. Mem. Acad. r. Belgique Cl. Sci., 54: 1-76.
- Pelseneer, P., 1906. Lankaster's Treatise on Zoology, V. Mollusca.— London.
- Pilkington, M.C. & J.B. Pilkington, 1982. The planktonic veliger of *Amphibola crenata* (Gmelin).— J. Moll. Stud., 48: 24-29.
- Pilkington, M.C. & J.B. Pilkington, 1984a. The stimulus for metamorphosis of a high-shore pulmonate, *Amphibola crenata*.— J. R. Soc. New Zeal. 14 (2): 139-143.
- Pilkington, M.C. & J.B. Pilkington, 1984b. Settlement in the New Zealand mud snail, *Amphibola crenata*.— J. R. Soc. New Zeal. 14 (2): 145-149.
- Plate, L., 1897. Über primitive (*Pythia scarabaeus*) und hochgradig differenzierte (*Vaginula gayi*) Lungenschnecken.— Verh. Deutsch. zool. Ges. 7. Versammlung: 119-140.
- Pokorny, G., 1959. Die Actaeonellen der Gosauformation.— Sitzungsber. math. naturw. Kl., Abt. I, 168 (10): 945-978.
- Ponder, W.F. & A. Waren, 1988. Classification of the Caenogastropoda and Heterostrophoda—a list of family-group names and higher taxa.— Malac. Rev. Suppl. 4: 288-326.

- Powell, A.W. B., 1933. The high tidal mollusca of Rangitoto Islands, Auckland; with descriptions of a new genus and two new species.— Trans. Proc. New Zeal. Inst. 63 (2): 144- 152.
- Quadras, J.F. & Moellendorff, O.F. von, 1894. Diagnoses specierum novarum ex insulis Philippinis.— Nachr. Bl. Deutschen malakol. Ges., 26 & 27 (1895).
- Regondaud, J., 1973. Premires observations sur le developpement de *Chilina fluctuosa* Gray (Gasteropode, pulmone, basommatophore).— Bull. Soc. zool. Fr. 98: 157-163.
- Remane, A., 1958. Die biologischen Grenzen Meer-Süßwasser und Meer-Land.— Geol. Rundschau 47: 11-24.
- Riedl, R., 1983. Fauna und Flora des Mittelmeeres (Dritte Auflage): 1-836.— Hamburg.
- Russel-Hunter, W. & M.L. Apley, 1966. Quantitative aspects of early life history in the salt-marsh pulmonate snail, *Melampus bidentatus*, and their evolutionary significance.— Biol. Bull. 131: 392-393.
- Russel-Hunter, W.D., Apley, M.L. & D. Hunter, 1972. Early Life-History of *Melampus* and the significance of Semilunar synchrony.— Biol. Bull. 143: 623-656.
- Ruthensteiner, B., 1989. Development of *Ovatella (Myosotella) myosotis* (Draparnaud) (Pulmonata, Ellobiidae).— Abstr. 10th Int. malac. Congr. Tübingen: 216.
- Ruthensteiner, B., 1991. Beiträge zur Entwicklung der Ellobiidae (Pulmonata, Gastropoda).— Dissertation, Universität Wien.
- Schenk, V., 1970. Zur Gastropodenfauna und Biofazies der mittleren Gosau (O.-Kreide) von Brandenburg in Tirol.— Inauguraldissertation, 197 S., 3 Taf., München.
- Schenk, V., 1972. Zur Regressionsfazies (Biofazies und Ökologie) der mittleren Gosau von Brandenburg.— N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1972: 236-256.
- Schröder, M., 1992. Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen.— Dissertation Univ. Hamburg.
- Schröder, M., 1995. Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen.— Palaeontographica A238: 1-95.
- Schumann, W., 1911. Über die Anatomie und die systematische Stellung von *Gadinia peruviana* Sowerby und *Gadinia garnoti* Payraudeau.— Zool. Jb. Suppl. 13: 1-88.
- Sohl, N.F. & H.A. Kollmann, 1985. Cretaceous Actaeonellid Gastropods from the Western Hemisphere.— Prof. Pap. U. S. geol. Surv. 1304: 1-95.
- Solem, A., 1981. Landsnail biogeography: A true snails pace of change. In: G. Nelson & D. E. Rosen (eds). Vicariance Biogeography: a critique: 197-237.— New York.
- Solem, A., 1985. Origin and diversification of pulmonate land snails.— Mollusca 10: 269-293.
- Solem, A. & E.L. Yochelson, 1979. North-American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic nonmarine snails.— Prof. Pap. U. S. geol. Surv. 1072: 1-42.
- Tausch, L., 1886. Über die Fauna der nicht marinen Ablagerungen der oberen Kreide des Csingerthal bei Ajka am Bakony (Veszpremer Comitatus, Ungarn) und über einige Conchylien von Aigen bei Salzburg.— Abh. k. k. geol. Reichsanstalt Wien 12: 1-32.
- Tillier, S., 1984. Relationship of Gymnomorph Gastropods (Gymnomorpha: Gastropoda).— Zool. J. Linn. Soc. 82: 345-362.
- Tillier, S., 1989. Comparative morphology, phylogeny and classification of land snails and slugs (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora).— Malacologia 30: 1-303.
- Tillier, S. & W.F. Ponder, 1992. New species of *Smeagol* from Australia and New Zealand, with a discussion of the affinities of the genus (Gastropoda: Pulmonata).— J. Moll. Stud. 58: 135-155
- Ten Broek, A.N.Ch., 1950. On some brackish water mollusca from the Lake of Maracaibo.— Zool. Med. Leiden 31: 79-86.
- Thiele, J., 1931. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde: 1-778.— Jena.
- Voss, N.A., 1959. Studies on the pulmonate gastropod *Siphonaria pectinata* (Linnaeus) from the southeastern coast of Florida.— Bull. Mar. Sci. Gulf, Caribbean 9: 84-99.
- Waren, A., 1989. "Das Gebiss der jungen Schnecken", or ontogenetic changes in radular morphology of some archaeogastropods and their use in classification.— Abstr. 10th Int. malac. Congr., Tübingen: 265.
- Warme, J.E., 1971. Paleoecological aspects of a modern coastal lagoon.— Univ. Calif. Publ. geol. Sciences 87: 1-192, 10 Karten, 8 Fig., 10 Tab.

Wenz, W., 1920. Die Ellobiiden des Mainzer Beckens.— *Senckenbergiana* 2: 189-192.

Wenz, W., 1938-1944. Handbuch der Paläozoologie. *Gastropoda* 6 (1): 1-1639, 4211 Abb.— Berlin.

White, C.A., 1895. The Bear River formation and its characteristic fauna.— *Bull. U. S. geol. Surv.* 128: 1-108.

Yochelson, E.L., 1972. Monogahela and Dunkard nonmarine gastropods.— *Proc. First I.C. White Memorial Symposium*: 249-263, West Virginia.

Zilch, A., 1959. Handbuch der Paläozoologie. *Gastropoda* 6 (2): 1-834, 2515 Abb.— Berlin.

Received: 26.vii.1993

Accepted (after revision): 16.viii.1996

Edited: E. Gittenberger. [Diese Arbeit ist ein Arbeitsbericht, teilweise heterogener Natur, in der Methodik wie auch in den Daten. Eine Veröffentlichung erschien sinnvoll, weil nur so gesichert wird, dass die bereits gewonnenen wichtigen Ergebnisse nicht verloren gehen.]