

Über Acanthinulinae aus dem Obermiozän Süddeutschlands

(Gastropoda: Pupillacea).

Von

GERHARD FALKNER,
München.

Mit Tafel 10-11 und 1 Karte.

Von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie wurden in den vergangenen Jahren umfangreiche Grabungen in den tortonen Braunkohlentonen von Undorf (Oberpfalz) und den Glazialablagerungen mit verschleppter Silvana-Fauna bei Zwiefaltendorf (Württemberg) durchgeführt. Die erste Fundstelle ist seit langem wegen ihrer reichen Vorkommen von Land- und Süßwassermollusken berühmt, die zweite, von der bisher nur wenige Arten bekannt waren, hat in neuen Aufschlüssen eine fast ebenso artenreiche Fauna geliefert. Undorf hat nach der Entdeckung durch AMMON (1871), dessen Material bereits von SANDBERGER in seine große Monographie (1870-1875) aufgenommen wurde, eine eingehende Bearbeitung durch CLESSIN erfahren, der die Molluskenfauna hauptsächlich in 4 Veröffentlichungen (1877, 1885, 1894, 1912) beschrieb, und ist auf diese Weise mit seinem einmaligen Artenreichtum Typuslokalität für zahlreiche wichtige und verbreitete Tertiärschnecken geworden, von denen allerdings viele bis heute mangelhaft bekannt sind oder taxonomische Probleme aufgeben. Das Ziel der neuen Aufsammlungen war vor allem die Gewinnung möglichst großer Serien der von hier beschriebenen Arten als Grundlage variationsstatistischer Untersuchungen und moderner Revisionen. Eine derartige Studie, die sich mit der innerartlichen Variabilität von Pupillacea des süddeutschen Obermiozäns (mit Schwerpunkt auf dem Undorfer Material) befaßt, ist in Arbeit.

Erfahrungsgemäß bringt die Aufarbeitung von Fossil-Großproben zusätzlich immer wieder Überraschungen in Form von Einzelstücken seltener oder gar neuer Arten. So fand sich in Zwiefaltendorf die erste tertiäre europäische Art der jetzt zirkumtropisch lebenden Gattung *Pupisoma*. Eine ebenfalls neue *Spermodea* wurde in zwei zunächst nicht deutbaren Jugendstadien im Zwiefaltendorfer Material entdeckt. Deren Zugehörigkeit klärte sich, als zufällig bald darauf in einer Undorfer Probe ein gut erhaltenes, vermutlich ausgewachsenes Exemplar der gleichen Art gefunden wurde, dem später noch ein weiteres folgte; die beiden Stücke erlauben eine sichere Beurteilung und Beschreibung. Beide Fundstellen lieferten ferner Material der aus dem süddeutschen Obermiozän noch nicht bekannten, bisher in die Gattung *Acanthinula* gestellten *Helix nana*

A. BRAUN. Dadurch wurde die Frage nach der Gattungszugehörigkeit dieser Schnecke, die schon SCHLICKUM & TRUC (1972: 189) aufgeworfen haben, aktuell.

Außer der weitverbreiteten (jedoch nirgends häufigen) *Acanthinula trochulus* (SANDBERGER) waren aus dem süddeutschen Torton noch keine Acanthinulinae bekannt. Diese gut charakterisierte und gut bekannte Art, die ebenfalls an beiden Grabungsstellen in schönen Stücken gefunden wurde, bleibt hier jedoch unberücksichtigt.

Da in Kürze bereits eine Gesamtdarstellung der Zwiefaltendorfer Silvana-Fauna (SCHLICKUM & ZÖBELEIN) erscheinen wird, sollen — damit für diese Arbeit die Namen zur Verfügung stehen — die beiden auffälligsten Neufunde aus dem übrigen Pupillacea-Komplex herausgegriffen und hier beschrieben werden. Für „*Helix*“ *nana* wird außerdem die Gattungszugehörigkeit diskutiert. Die Frage, ob diese langlebige und geographisch weitverbreitete Art Rassen ausgebildet hat (worauf Bemerkungen von KLIKA 1891: 42 und ANDREAE 1902: 10 hinzuweisen scheinen), soll dagegen im größeren Zusammenhang durch Untersuchung von Serien aus den verschiedenen Vorkommen beantwortet werden.

Für ständige Hilfe und wertvolle Ratschläge habe ich an erster Stelle Herrn Dr. H. K. ZÖBELEIN, München, zu danken. Weiterhin für Unterstützung durch Vergleichsmaterial, Bestimmungen oder Literatur sowie vielfältigen Gedankenaustausch Prof. Dr. R. DEHM, München; Dr. R. FECHTER, München; Dr. E. GITTENBERGER, Leiden; Prof. Dr. K.-J. GÖTTING, Gießen; Prof. Dr. W. JUNG, München; Dr. W. R. SCHLICKUM, Köln; Dr. A. ZILCH, Frankfurt a. M. Herr Dr. SCHLICKUM hat der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie dankenswerterweise wertvolles Vergleichsmaterial überlassen.

Die Mikroskulptur der hier behandelten Schnecken wurde mit dem Raster-Elektronen-Mikroskop (REM) untersucht (Fig. 5-12). Auf eine Gold- oder Kohlenstoffbedampfung mußte allerdings verzichtet werden, da Typen und Belegstücke unverändert erhalten bleiben sollten. Einige Aufnahmen wurden von der Firma Dr.-Ing. H. KLINGELE, München, angefertigt, der größere Teil am REM der geowissenschaftlichen Fakultät der Universität München. Frau M. WERNER (Institut für allgemeine und angewandte Geologie) hat viel Mühe und Geduld aufgewandt, trotz der Schwierigkeiten brauchbare Bilder zu schaffen.

Diese Veröffentlichung erfolgt im Rahmen eines größeren Forschungsvorhabens, das von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert wird.

Eine Vorbemerkung zur Grobsystematik erscheint notwendig. Die gemeinsame Kennzeichnung der hier besprochenen Schnecken als „Acanthinulinae“ ist provisorisch. Ich folge hierin z. T. THIELE (1931: 515), der *Pupisoma* neben *Acanthinula* (mit Subgenus *Spermodea*) bei den Valloniiden einordnete, bzw. ZILCH (1959: 173-176), der die drei Gattungen in seiner Subfamilia Acanthinulinae der Valloniidae unterbrachte, davon *Pupisoma* als fraglich. In einer späteren Veröffentlichung hat ZILCH (1969: 225) *Pupisoma* uneingeschränkt in diese Unterfamilie gestellt. Die Gattungen *Pupisoma*, *Spermodea* und *Planogyra* (mit „*Helix*“ *nana*) gehören zu einer Pupillacea-Gruppe mit einheitlich geringer Größe, die auch anatomisch recht einheitlich und im wesentlichen durch einen „zweigeteilten“ Penis (Penis-Epiphallus und ein unterschiedlich gestalteter Appendix) mit meist auch gespaltenem Retraktor ausgezeichnet ist. Ovoviviparie ist verbreitet und auch in verschiedenen Gruppen die Ausbildung aphallischer Individuen. Innerhalb dieser Gruppe (der „Valloniidae-Strobilopsidae-Pupillidae“) erscheinen nur *Strobilops-Enteroplax* und *Vallonia* hinreichend differen-

ziert, vor allem gehäusemorphologisch, um als Vertreter eigener Unterfamilien oder Familien gelten zu können. Über die systematische Gruppierung der übrigen Gattungen gehen die Meinungen der verschiedenen Autoren außerordentlich weit auseinander, ohne daß sich Ansätze zu einer grundsätzlichen Klärung abzeichnen. Die Gattungen *Bothriopupa*, *Nesopupa* und *Pupisoma* stehen z. B. bei PILSBRY (1948: 1006-1012, als Unterfamilie Nesopupinae) bei den Vertiginidae, wie auch wieder bei GÖTTING (1974: 145); ZILCH (1959: 147, 151, 173) dagegen ordnete sie drei verschiedenen Unterfamilien in zwei Familien zu. Mir will scheinen, daß aus der Gestalt und Länge des Penis-Appendix keine Schlüsse für die Grobssystematik zu ziehen sind, man denke nur an die variable Gestaltung dieses Teils innerhalb der Gattung *Strobilops*. Auch ein Divertikulum am Pedunculus, das verschiedentlich z. T. in recht charakteristischer Gestaltung gefunden wird und dann manchmal für Gattung oder Art kennzeichnend ist, kann hier nicht herangezogen werden, da es, wie GITTENBERGER (1972: 65, Abb. 1-2) an *Planogyra* gezeigt hat, bei ein und derselben Art auftreten oder fehlen kann. Im Radula-Bau scheinen bei aller Variabilität noch keine zur taxonomischen Gliederung brauchbaren Merkmale gefunden worden zu sein. Einzig die Gattungen *Nesopupa*, *Bothriopupa* und *Pupisoma* heben sich durch die Ausbildung feinsten zusätzlicher Zwischenspitzchen an allen Zähnen ab. Ob dieses Merkmal aber eine nähere Verwandtschaft begründen kann, erscheint zumindest fraglich, seit HYLTON SCOTT (1960: 28) bei der von ihr beschriebenen Art *Pupisoma latens* einen erheblich abweichenden Radula-Bau nachweisen konnte. PILSBRY hat 1948 mangels anatomischer Unterschiede die Familien Strobilopsidae und Valloniidae (die Unterfamilie Acanthinulinae hatte er dabei eingezogen) ausdrücklich auf Gehäusemerkmale gegründet und zwar einerseits die seit dem Eozän nachgewiesene hochspezialisierte Mündungsarmatur der Strobilopsidae (: 849), andererseits das Merkmal der Zahnlosigkeit bei *Vallonia* und *Acanthinula* seit dem Paleozän (: 1019). Damit hat er übrigens als erster der Paläontologie ein Mitspracherecht bei der Einteilung der Pupillacea eingeräumt.

Die Frage, wo in der gewiß zusammengehörigen Gruppe der Valloniidae-Strobilopsidae-Pupillidae, die untereinander näher verwandt ist, als etwa mit den Vertiginidae, Chondrinidae oder Orculidae, Familien- oder Unterfamilien-grenzen zu ziehen und welche Kriterien dabei anzuwenden sind, erscheint noch völlig offen. Gerade die Nesopupinae und Acanthinulinae erweisen sich dabei als besonders problematische Gruppierungen. Die im folgenden behandelten Arten liefern einen Hinweis darauf, daß auch Fossilfunde einen Beitrag zur Klärung dieser Problematik liefern können.

***Spermodea candida* n. sp.**

Taf. 10 Fig. 1-2, Taf. 11 Fig. 5-6.

Diagnose: Eine sehr kleine Art der Gattung *Spermodea* WESTERLUND mit konischem Gewinde und ziemlich stark gewölbter Basis, fast geschlossenem Nabel, kallos verdickter Spindel und sehr eng stehenden Ripphen.

Beschreibung: Das Gehäuse (Fig. 1) ist in der Gesamtgestalt kugelig, mit erhobenem fast rein konischen Gewinde und ziemlich stark gewölbter Unterseite; die Seitenlinien fallen gleichmäßig schwach konvex ab. Die 4-8 gewölbten

Umgänge (bei vollständigen Stücken dürften es 5 sein) nehmen gleichmäßig zu und sind treppenartig abgesetzt; die Naht ist dementsprechend tief. Der letzte Umgang nimmt knapp $\frac{7}{10}$ der Gehäusehöhe ein. Die Mündung ist verhältnismäßig groß, durch den letzten Umgang gerade ausgeschnitten, dadurch etwa halbkreisförmig. Der Mundsaum ist beim Holotypus weggebrochen und daher nicht zu beurteilen, an der Spindel ist er stark umgeschlagen und bedeckt den sehr engen Nabel bis auf einen äußerst feinen Ritz (der Nabel mag manchmal sogar ganz geschlossen werden); die 3 Paratypen haben einen kreisförmig offenen Nabel. Die Spindel ist geschwungen, mit einer gestreckten kallosen Verdickung, die etwa $\frac{3}{4}$ des letzten Umgangs durchläuft und in der Mündung zu einem Spindelhöcker verstärkt ist¹). Bei dem fast erwachsenen Paratypus aus Undorf ist der Spindelkallus bereits in Bildung, der Nabel jedoch noch unbedeckt. Am ausgebrochenen Mündungsrand des Holotypus läßt sich erkennen, daß die Schnecke ziemlich starkschalig ist. Die Feinskulptur (Fig. 5-6) entspricht dem für *Spermodea* charakteristischen Aufbau aus kräftigen, regelmäßigen scharfen Rippchen, über die eine enge feine Spiralskulptur hinwegläuft; ferner sind schwache Zwischenrippen ausgebildet, von denen die vor den Hauptrippen liegenden meist verstärkt sind, wodurch der Eindruck von Doppelrippen entsteht; die Hauptrippe bleibt aber stets die wesentlich kräftigere. Die Abstände der Hauptrippen betragen auf dem letzten Umgang 0.04-0.06 mm, die der Spiralrillen 5-15 μ . Das mit 0.53 mm Durchmesser und 1.6 Umgängen ziemlich große Embryonalgewinde zeigt eine feine, unregelmäßige, im wesentlichen radial angeordnete Grübchenskulptur (Fig. 5). Die ganze Oberfläche weist einen gleichmäßigen schimmernden Seidenglanz auf.

Maße (in mm):

	Holotypus (Fig. 1)	Paratypus 1	Paratypus 2	Paratypus 3 (Fig. 2)
Anzahl d. Umgänge	4.8	4.7	3.0	2.8
größter Durchmesser	1.65	1.6	1.1	1.01
kleinster Durchmesser	1.55	1.53	0.86	0.8
Breite d. letzten Umgangs	0.15	0.16	0.25	0.25
Breite d. vorletzten Umgangs	0.2	0.21	0.2	0.2
Gehäusehöhe	1.6	1.55	(0.8)	0.71
Höhe d. Mündung	0.67	0.67	(0.5)	0.47
Breite d. Mündung	0.86	0.85	(0.65)	0.55
Gewindewinkel	95°	91°	120°	110°
Durchmesser d. Nabels	—	0.09	0.17	0.17
Zahl d. Hauptrippen auf 0.25 mm	2. Umgang	9	10	11
	3. Umgang	7	8	—
	4. Umgang	5	—	—

Locus typicus: Undorf w. Regensburg (Oberpfalz), Braunkohlentone des Torton; N- und S-Hang im Bahneinschnitt wsw. der Straßenbrücke Undorf-Nittendorf, Liegendes des unteren Braunkohlenflözes.

Material: Holotypus, Grabungsstelle 1 der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (BSPM), N-Hang; leg. ZÖBELEIN 14. 12. 1970

¹) Bei der Präparation war dem Holotypus der letzte Umgang weggebrochen (der wieder angesetzt wurde); dabei konnte man sehen, daß der Spindelkallus erst mit dem letzten Umgang gebildet wird und daß auch erst dessen Spindelumschlag das offene Nabelloch schließt.

(BSPM 1967 XI 25). Paratypus 1, Grabungsstelle 4 Schicht a, S-Hang; leg. FALKNER & ZÖBELEIN 31. 7. 1973 (BSPM 1967 XI 26). Paratypen 2 und 3, Zwiefaltendorf, Kiesgrube Kleine Reute-Ost (= „Fundpunkt 2“), glaziale Schwemmsande mit verschleppter Silvana-Fauna; leg. FALKNER & ZÖBELEIN 27.-30. 6. 1973 (BSPM 1970 VII 1).

Ableitung des Namens Von lat. *candidus*, hier im Sinne von „glänzend, strahlend“ — wegen des schönen seidigen Glanzes der neuen Schnecke.

Beziehungen: Der auffällige Spindelkallus von *S. candida* läßt sich wegen seiner spiralen Anlage am besten als rudimentäre Spindellamelle interpretieren, womit zum ersten Mal eine Spur von „Mündungsarmatur“ bei einem Vertreter der Acanthinulinae im engeren Sinne nachgewiesen ist. Ebenso kommt bei der Beurteilung dieser Art dem fast geschlossenen Nabel eine besondere Bedeutung zu. SCHLICKUM & TRUC (1972: 193) stellen die beiden von ihnen entdeckten pliozänen Arten *puisseguri* und *demarcqui* mit der lebenden *lamellata* in eine untereinander enger verwandte Gruppe, die sie der chattisch-tortonen²⁾ *plicatella* (REUSS) gegenüberstellen. Ein erneuter Vergleich unter Einbeziehung der neuen Art hat gezeigt, daß *plicatella*, *puisseguri* und *lamellata* ziemlich sicher eine eng verwandte Gruppe bilden, wobei *puisseguri* ein direkter Nachkomme von *plicatella* zu sein scheint. *S. demarcqui* hebt sich dagegen durch die geringe Größe und das aufgetürmte Gewinde deutlich ab; ihre Merkmale können nun durch den Fund der neuen tortonen Art besser interpretiert werden. Sie dürfte sich durch gänzlichen Verlust der Spindellamelle und Ausbildung einer geringeren Rippendichte aus *candida* entwickelt haben. Die oberflächliche Ähnlichkeit mit *puisseguri-lamellata* ist also als Konvergenz anzusehen. Im Anschluß an PILSBRY'S Hypothese, daß die Valloniidae (und mit ihnen die Acanthinulinae) in der Evolution des großen Pupillacea-Stammes von dessen zahnloser Ausgangsart abgezweigt wären, bevor die charakteristisch bezahnte („pentodonte“) Mündung erworben wurde (1948: 1019), müßten die Merkmale von *S. candida* als progressiv gewertet werden im Sinne eines Ansatzes zur Entwicklung von der zahnlosen zur bewehrten Mündung (parallel zu den übrigen Pupillacea), deren Vertreter dann jedoch erloschen sind. Die offensichtlichen Beziehungen zwischen *candida* und *demarcqui* zeigen jedoch in einem kleinen Ausschnitt eine entgegengesetzte evolutive Tendenz. Der für *Spermodea* charakteristische offene, „bohrlochartige“ Nabel und der einfache, scharfe, nicht oder nur schwach erweiterte Mundsaum bilden, verglichen mit anderen Pupillacea, juvenile Merkmale, die auf eine Ableitung von Formen mit besonderen Mündungsbildungen durch vorzeitige Reife und Fixierung des entsprechenden Gehäusestadiums hinweisen (Pädomorphose, GOULD 1968: 93). Unter diesem Gesichtspunkt ist die neue Art als Abkömmling einer Ausgangsform von *Sper-*

²⁾ Unter dem reichen, zum Teil einzigartigen Material tertiärer Land- und Süßwassermollusken, das die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie aus der Sammlung von OSKAR VON TROLL-OBERGFELL, Wien (1882-1972), erworben hat, befinden sich zwei Serien dieser Art aus den tortonen Landschneckenmergeln von Königl. Neudorf in Schlesien, 3 km sö. Oppeln (heute: Nowa Wieś Królewska, Woiwodschaft Opole), mit zusammen 10 Exemplaren. Ein sorgfältiger Vergleich mit Tüchöficer Topotypen ergab die einwandfreie Zugehörigkeit zu dieser, übrigens in der Gewindehöhe und Rippendichte recht variablen Art. Damit wird es auch wahrscheinlich, daß das andere tortone Vorkommen bei Rein in der Steiermark, von WENZ (1923: 976) als „*Acanthinula* cf. *plicatella*“ gesondert angeführt, uneingeschränkt zu dieser Art zu stellen ist.

modea mit charakteristischem Pupilliden-Habitus und einer (wie auch immer beschaffenen) Mündungsbewehrung sowie geschlossenem oder fast geschlossenem Nabel zu sehen, der neben der stärker evoluierten *plicatella*-Reihe weiterexistiert hat. Hierfür könnte als Argument auch ihre geringe Größe angeführt werden. Der Hinweis auf das mögliche Vorhandensein einer Mündungsarmatur bei Vorfahren von *Spermodea* stellt eine allzuenge Verwandtschaft dieser Gattung mit der wohl ursprünglich zahnlosen *Vallonia* infrage und läßt eine engere Anbindung an die Pupillidae sensu strictu natürlicher erscheinen. Allerdings muß offen bleiben, ob dies für alle Acanthinulinae zutrifft.

***Pupisoma (Ptychopatula) distans* n. sp.**

Taf. 10 Fig. 3, Taf. 11 Fig. 7-8.

Diagnose: Eine sehr kleine Art der Gattung *Pupisoma* STOLICZKA, Unter-gattung *Ptychopatula* PILSBRY, mit leicht abgeflachten Umgängen, etwas erwei-tertem Mundsäum, einem schwachen Spindelhöcker und fein-grubiger Ober-flächenskulptur.

Beschreibung: Das mäßig festschalige Gehäuse ist kurz-kegelförmig mit breitem, stumpf gerundetem Apex, geraden Seitenlinien und abgeschrägter Basis. Die 3·2 stark gewölbten Umgänge nehmen rasch zu und sind durch eine tiefe Naht getrennt. Die embryonalen Umgänge sind gleichmäßig gerundet, die post-embryonalen etwas abgeflacht; der letzte nimmt knapp $\frac{8}{10}$ der Gehäusehöhe ein und ist gegen die Mündung recht stark erweitert. Die Mündung ist annähernd kreisförmig, nur wenig durch den vorletzten Umgang ausgeschnitten und gegen die Spindelachse recht schief gestellt. Der nicht zusammenhängende Mundsäum ist scharf und unten und außen deutlich erkennbar erweitert; besonders am Unterrand und gegen die Spindel hin trägt er eine leichte Schmelzaufgabe. Die Spindel ist im Ganzen gesehen schwach konkav, etwas stärker gebogen in den unteren Mundrand übergehend; auffällig ist eine höckerartige Verdickung in der Mitte. Der enge Nabel ist etwa zu $\frac{1}{3}$ vom Spindelumschlag bedeckt. Auf dem sehr großen Embryonalgewinde besteht die Feinskulptur aus unregelmäßig netzartig radial angeordneten engen tiefen Grübchen von 1-2 μ Durchmesser (Fig. 7), die auf den postembryonalen Umgängen flacher und gröber werden, Durchmesser 3-4 μ , und durch ziemlich scharfe Grate getrennt sind (Fig. 8).

Maße (in mm):

	<i>P. distans</i> (Fig. 3)	<i>P. orcula</i> (zum Vergleich)	
Anzahl d. Umgänge	3·2	3·3	3·5
größter Durchmesser	1·12	1·66	1·8
kleinster Durchmesser	0·91	1·3	1·46
Gehäusehöhe	1·22	1·66	1·77
Anzahl d. Umgänge d. Embryonalgewindes	1·4	1·6	1·7
Durchmesser d. Embryonalgewindes	0·56	0·8	0·9
Höhe d. Mündung	0·61	0·9	0·9
innere Breite d. Mündung	0·55	0·85	0·9
äußere Breite d. Mündung (einschl. Spindelumschlag)	0·7	1·1	1·08
Gewindewinkel	60°	70°	67°
Winkel d. Mündungsebene gegen d. Gehäuseachse	32°	35°	40°
größter Durchmesser d. Nabels	0·1	0·12	0·12

Locus typicus und Material Es liegt nur der Holotypus vor aus Zwiefaltendorf (Württemberg), Kiesgrube Kleine Reute-Ost (= „Fundpunkt 2“), glaziale Schwemmsande mit verschleppter *Silvana*-Fauna; leg. FALKNER & ZÖBELEIN, 27.-30. 6. 1973 (BSPM 1970 VII 2).

Ableitung des Namens: Von lat. *distans*, entfernt — wegen der großen Entfernung in Zeit und Raum dieser Art von ihren heutigen Verwandten.

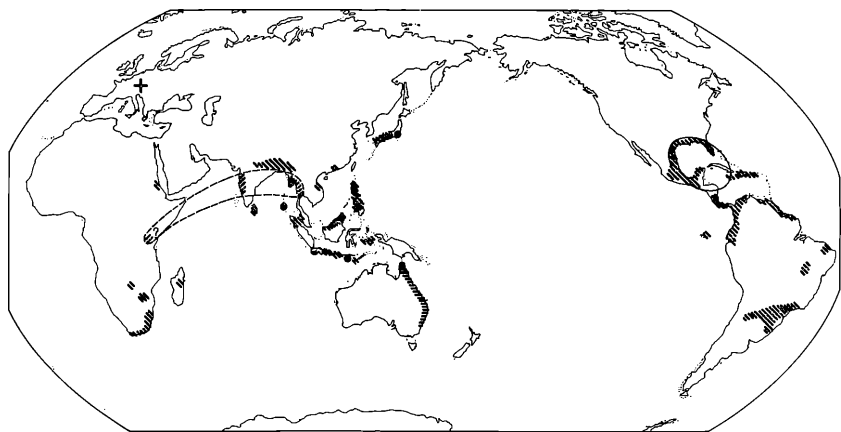
Beziehungen: Die Beurteilung der fossilen *Pupisoma*-Art ist von der Kenntnis der rezenten Vertreter abhängig. Diese ist aber äußerst mangelhaft, wie PILSBRY (1920: 20), der die erste und einzige monographische Darstellung gab, betont hat. Er räumte auch die Möglichkeit ein, daß es sich um eine phyletische Gruppe handelt (: 21). Seither wurden lediglich weitere Arten beschrieben: BAKER (1927: 224), PILSBRY (1934: 114, 116), PFEIFFER (1952: 90³), BENTHEM-JUTTING (1958: 103), HYLTON SCOTT (1960: 26, 29). PILSBRY, der sich bisher am eingehendsten mit *Pupisoma* befaßt und wohl auch von allen Bearbeitern das umfangreichste Material in Händen gehabt hat, unterscheidet drei „Sektionen“ (1920: 21-22): (1) *Pupisoma* s. str., (2) *Ptychopatula* und (3) eine unbenannt gebliebene tropisch-amerikanische Gruppe, die die Arten *minus*, *macneilli* und *mediamericanum* umfaßt. Die letztere ist wohl als eine (gut abgegrenzte) Artengruppe innerhalb des Subgenus *Ptychopatula*, dem sie in der Gehäusegestalt gleicht, anzusehen. Es ist auffällig, daß die neue Art gerade zu dieser letzten Gruppe nähere Beziehungen aufzuweisen scheint, als zum südostasiatischen *orcula*-Kreis. Mit *P. minus* verbindet sie die geringe Größe, das vollständige Fehlen von Spirallrillen und die kennzeichnende Grübchenskulptur, die PILSBRY als „pitted-granulose“ (: 21) bzw. „shallow confluent pits“ (: 40) beschreibt. Überdies wurde bei dieser, unserer europäischen ähnlichsten Art gelegentlich ein ähnlicher Spindelhöcker gefunden (PILSBRY 1920: 41; Taf. 4 Fig. 10). Da jedoch kein Vergleichsmaterial zur Verfügung stand, bedarf die Verbindung mit dem amerikanischen Verwandtschaftskreis von *P. minus* noch der Erhärtung.

Zum Vergleich standen mir einstweilen nur 2 Exemplare von *P. (Ptychopatula) orcula* (BENSON) aus Bengalen zur Verfügung (Zoologische Staatssammlung, München, Slg. J. R. ROTH ex L. PFEIFFER). Mit dieser häufigsten und weitest verbreiteten Art der Gattung, der nach PILSBRY eine große Zahl weiterer nomineller Arten der alten und neuen Welt unterzuordnen sind oder äußerst nahe stehen, verbindet *P. distans* die wesentliche Übereinstimmung im Gesamthabitus (siehe Maßtabelle) bei allerdings erheblich geringerer Größe. Die Untersuchung mit dem REM ergab auf dem Embryonalgewinde von *orcula* eine Feinskulptur, die im Charakter vollkommen mit der von *distans* übereinstimmt, nur sind die Grübchen mit 7-9 μ Durchmesser größer. Diese Grübchen ordnen sich mit dem Übergang zum postembryonalen Gewinde allmählich regelmäßiger an und gehen unmerklich in die aus Anwachsstreifen und Spirallinien gebildete Gitterskulptur über. Die „Übergangsskulptur“ weist große Ähnlichkeit mit der Grübchen-Skulptur des postembryonalen Gewindes von *P. distans* auf. Die Spiralen schwächen sich stellenweise ab und bleiben dann gegen die Mündung zu nur auf der Unterseite erhalten; sie werden oben und außen durch mit niedrigen Conchinelamellen akzentuierte Anwachsstreifen abgelöst, zwischen denen feine, netz-

³) Die Zugehörigkeit der Art *renschii* K. L. PFEIFFER zu *Pupisoma* erscheint mir fraglich.

artige Conchinleisten schräg verlaufen, ähnlich wie dies GITTENBERGER (1972: 63; Abb. 10-12) von *Vallonia* beschrieben hat. Für die fossile Art ist wohl ebenfalls eine Akzentuierung der stärkeren Anwachsstreifen mit Conchin anzunehmen, jedenfalls machen diese bei oberflächlicher Betrachtung einen ganz und gar „acanthinulinen“ Eindruck. Die möglicherweise taxonomisch recht bedeutende Netzkulptur ist als reine Periostrakumbildung an fossilen Gehäusen natürlich nicht nachweisbar.

Über die Ökologie der Gattung *Pupisoma* finden sich in der Literatur nur spärliche Angaben. Sie ist in ihrer Verbreitung sehr deutlich an die humiden tropisch-subtropischen Regionen gebunden (siehe Karte). Sie ist arboricol und zum Teil wohl auch in manchen Arten ausgeprägt folicol, jedoch mit einer recht weiten ökologischen Amplitude: kurze Trockenzeiten können in Ritzen der



Verbreitung der Gattung *Pupisoma* STOLICZKA.

- /// *Pupisoma* s. str.; die disjunkten Vorkommen sind durch Strichellinie (---) verbunden.
- /// *Ptychopatula* PILSBRY; wegen der vermuteten nahen Beziehungen zu *distans* ist das Verbreitungsgebiet der *minus*-Gruppe mit ausgezogener Linie (—) hervorgehoben.
- angebliches jungquartäres Vorkommen von *P. orcula* auf Hawaii.
- + *P. (Ptychopatula) distans* n. sp. Obermiozän).
- ≡ *Imputegetula* IREDALE; vermutlich identisch mit *Ptychopatula* und der *orcula*-Gruppe nahestehend (PILSBRY 1920: 35).
- *Salpingoma* HAAS.

Die Karte stellt die heutige, wesentlich zirkumpazifische Verbreitung der Gattung in den Mittelpunkt und demonstriert so die Randlage des europäischen obermiozänen Vorkommens. Hauptzentren sind einerseits Süd- und Südostasien und andererseits das tropische Amerika. Die übrigen Gebiete, Afrika, Australien, Ozeanien, sind vermutlich erst in geologisch jüngster Zeit bzw. synanthrop besiedelt worden.

(Den Eintragungen liegen die Angaben der zitierten Literatur sowie Belege des SMF zugrunde.)

Baumrinde überstanden werden, ebenso Ruheperioden laubabwerfender Gehölze. Ob die Reparaturstelle über der Mündung des fossilen Gehäuses im Sinne einer bei verschiedenen rezenten Arten auftretenden Wachstumspause (PILSBRY 1920: 29) gedeutet werden kann, ist nicht zu entscheiden, da die Mündung an dieser Stelle zusätzlich ausgebrochen war. Das Gehäuse wird in der Regel mit Kot und Schleim überkrustet, womit wohl eine Tarnung, aber sicher auch ein zusätzlicher Verdunstungsschutz gegeben sind. Hier mag der Oberflächenskulptur eine funktionelle Bedeutung zukommen. Die Vermehrung findet hauptsächlich in den Regenzeiten statt, wobei es zu Massenaufreten kommen kann. Als Aufenthaltspflanzen werden hauptsächlich nur Magnolien, Orangenbäume, Mangobäume, Yams und Palmen genannt. Zumindest Magnolien und Palmen waren noch im Jungtertiär auch bei uns heimisch. Besonders in den letzten Jahren konnten im oberpfälzer Braunkohlenmiozän Pflanzengesellschaften, die heute in feuchtwarmen Subtropen und Tropen vor allem Süd- und Südostasiens anzutreffenden in Zusammensetzung und klimatischen Ansprüchen weitgehend analog sind, eingehend erforscht werden (JUNG & KNOBLOCH 1971, JUNG 1972, JUNG & GREGOR 1974). Eine derartige „gemäßigte und spezielle Form des tropischen Regenwaldes“ (mixed mesophytic forest) (1974: 17) ist sehr gut als Biotop für *Pupisoma* denkbar. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß es sich dabei nicht um eine Formation der kohlenführenden Talzüge handelt, sondern offenbar um einen in einiger Entfernung von den Ablagerungsstätten gedeihenden Hangwald, dessen Überlieferung von der zufälligen Einschwemmung der Reste in andersartige Fossilagerstätten abhängig ist (1972: 104). Es ist gut vorstellbar, daß für die baumbewohnenden Schnecken eines solchen Biotops die Erhaltungsbedingungen noch erheblich schlechter sind, vor allem wegen der ungemein raschen Kalklösung im humos-sauren Milieu. Die Erhaltung der pflanzlichen Reste ist, wie JUNG und Mitarbeiter zeigen konnten, an die Aufschüttungen größerer Flüsse gebunden. Das Vorkommen von *Theodoxus*, *Pseudamnicola*, *Brotia*, *Melanopsis* und weiteren Wassermollusken, die ihr Optimum in größeren, sauerstoffreichen Fließgewässern finden, in der Zwiefaltendorfer Fauna (eine Gesellschaft, die z. B. in Undorf vollständig fehlt) könnte darauf hinweisen, daß entsprechende Bedingungen bei der ersten Ablagerung dieser (pleistozän noch einmal umgelagerten) Thanatozönose vorhanden waren. Nachdem die Zugehörigkeit von *Pupisoma distans* geklärt war, habe ich aus verschiedenen bekannten Landschneckenvorkommen vom Oberoligozän bis Unterpliozän (Hochheim, Donaurieden, Tuchořic, Oppeln, Rein, Undorf, Mörsingen, Steinheim, Leobersdorf) Serien von Pupillacea-Jugendstadien durchgesehen (zusammen mehr als 5 000 Exemplare) um festzustellen, ob *Pupisoma* vielleicht noch anderwärtig vorkommt, wo sie, wegen der leichten Verwechselbarkeit mit jungen Stücken von *Gastrocopta*, *Abida*, *Vertigo* u. a., von früheren Bearbeitern übersehen worden sein könnte — jedoch mit negativem Ergebnis. Dies mag als weiterer Hinweis auf die Seltenheit des Fundes gelten, die sich schon theoretisch aus den mutmaßlichen Biotopverhältnissen ergibt.

Pupisoma zeichnet sich durch eine Reihe spezialisierter Besonderheiten aus: Die geringe Zahl der Umgänge (und damit das insgesamt „juvenile Merkmalsgepräge“), Ovoviviparie (worauf im Gehäusebau beispielsweise das auffallend große Embryonalgewinde hinweist), die zarte Schale und schließlich die starke Schiefstellung der Mündung, die eine Vergrößerung der Mündungsfläche und

des Fußes und damit verbesserte Anheftungsmöglichkeiten bietet, wie auch der außerordentlich zähe, schwer lösliche Schleim (ähnlich wie bei unseren baumwohnenden Arten *Lauria sempronii* und *Balea perversa*) — alles Merkmale der Anpassung an die arboricole Lebensweise im tropisch-subtropischen Regenwald. Der Fund einer in allen Gehäusemerkmalen vollkommen charakteristischen *Pupisoma*-Art im europäischen Miozän, die sich nur unwesentlich von ihren rezenten Verwandten unterscheidet, zeigt, daß wir es mit einer alten Gattung zu tun haben, die sich ausgesprochen konservativ verhält, wohl bedingt durch die leichte Verbreitbarkeit, die die genetische Isolation von Populationen verhindert. In Anbetracht der paläoklimatischen Gegebenheiten — im wesentlichen ununterbrochen humid-tropisch-subtropische Verhältnisse seit dem Ende der Kreide mit langsamem, fast kontinuierlichem Temperaturabfall vom Mitteleozän an — ist daher eine wesentlich frühere Spezialisierung anzunehmen. Die Klärung der umstrittenen systematischen Stellung von *Pupisoma* wird von einem eingehenden Studium der lebenden Arten abhängen, wobei zunächst besonders die Frage nach der Monophylie dieser Gattung im Vordergrund stehen muß. Dies wird auch eine sicherere Bewertung der fossilen Art ermöglichen. Soviel dürfte aber schon feststehen: Die begründete Annahme eines geologisch hohen Alters (zumindest für einen Teil der Gattung) läßt die von PILSBRY vermutete Ableitung von bezahnten Vorläufern der pazifisch-neuweltlichen⁴⁾ Gattungen *Nesopupa* oder *Bothriopupa* weniger wahrscheinlich und eine systematische Stellung nahe dem „ancestral stock“ der Pupillacea, wie BAKER (1927: 226) vermutet hat, begründeter erscheinen. Das bedeutet, daß im derzeit gebräuchlichen System der Pupillacea *Pupisoma* mit mehr Berechtigung zu den „Acanthinulinae“ als zu den Vertiginidae zu stellen ist.

Die Gattungszugehörigkeit von *Helix nana* A. BRAUN.

Taf. 10 Fig. 4, Taf. 11 Fig. 9-10.

Die auffällige und unter den europäischen Tertiärschnecken isoliert dastehende *Helix nana* ist, nach mehreren bloßen Erwähnungen, 1851 von A. BRAUN (: 1140) aus dem chattischen Landschneckenkalk von Hochheim im Mainzer Becken gültig beschrieben und erstmals von SANDBERGER (1874: 374) mit der Gruppe von *Acanthinula aculeata* (damals Subgenus von *Patula*) in Verbindung gebracht worden. Unangefochten stand sie bei *Acanthinula*, bis kürzlich SCHLICKUM & TRUC (1972: 189) anlässlich einer Überprüfung dieser Gattung im Anschluß an die Zusammenstellung von WENZ im Fossilium Catalogus (1923: 968-979) feststellten, daß *nana* nicht hierher gehört. In der Tat unterscheidet sie sich von allen *Acanthinula*-Arten, trotz übereinstimmender Skulptur der post-embryonalen Umgänge (Fig. 10), durch ihre „punctiforme“ Gestalt. Dies ist bereits von SANDBERGER, KLIKA (1891: 42) und PILSBRY (1926: 189) zum Ausdruck gebracht worden. SANDBERGER und KLIKA vergleichen sie mit *Patula pusilla* (LOWE) von Madeira. Ich selbst war nach der ersten Bekanntschaft mit dieser Art, noch ohne Kenntnis der zitierten Textstellen, überzeugt, daß *Helix*

⁴⁾ Die europäischen tertiären Nesopupinae (sensu ZÜLCH) stehen z. T. völlig isoliert da, bzw. sind Ableger einer eigenen Gruppe (*Indopupa*), und kommen als Vorfahren oder nächste Verwandte von *Pupisoma* nicht in Frage.

nana zu *Pleuropunctum* GERMAIN 1929 zu stellen sei⁵). Die Tatsache, daß GIUSTI (1969: 96-97) *Pleuropunctum micropleuros* zu den Acanthinulinae verwiesen hatte, gab mir dabei die Beruhigung, daß diese Art sich nicht weit von dem Verwandtschaftskreis entfernen würde, in den sie die wichtigsten früheren Autoren gestellt hatten. Die Veröffentlichung von GITTENBERGER (1972: 66), der nachwies, daß GIUSTI nicht *Pleuropunctum* sondern *Planogyra* vor sich hatte und dies u. a. mit eindrucksvollen REM-Photos der Feinskulptur belegte, veranlaßte mich, ähnliche Untersuchungen an der tertiären Art vorzunehmen. Die beiden hier in Frage kommenden Gattungen, die immerhin verschiedenen Überfamilien angehören (Pupillacea und Endodontacea), zeigen in der Gehäusegestalt eine auffallend große Übereinstimmung. Obwohl die fossile Art wesentlich kleiner und höher und enger aufgewunden ist, weist sie doch gewisse unübersehbare Analogien zu ihnen auf. Insbesondere sehen Jugendstadien von *nana* wie verkleinerte Ausgaben von *Pleuropunctum* oder *Planogyra* aus. Es erschien also sicher, daß diese Art ihren systematischen Platz im Umkreis einer dieser beiden Gattungen würde finden müssen.

Zum Vergleich wurden frische Gehäuse von *Planogyra asteriscus* (Maine, Zoologische Staatssammlung München, Slg. OTTING) sowie angewitterte Gehäuse (ohne Schalenoberhaut) von *P. astoma* (Tscheppaschlucht, Kärnten, leg. DEHM, BSPM 1957 XII 1) und *Pleuropunctum micropleuros* (Akro-Tiryns, Peloponnes, leg. ZÖBELEIN, BSPM 1973 XX 1) herangezogen. Von *nana* wurden Stücke von Tuchořic (Burdigal) und Zwiefaltendorf (Torton) untersucht. Es ergab sich in jeder Hinsicht eine auffallende Übereinstimmung der Skulptur von *Helix nana* mit *Planogyra*. Besonders zwischen *nana* und *astoma* erwies sich die Skulptur des Embryonalgewindes als fast identisch (Fig. 9 und 11). Anscheinend ist sie bei frischen *astoma*-Gehäusen vom Periostrakum überkleidet, so daß das Embryonalgewinde beinahe glatt wirkt (GITTENBERGER 1972: Abb. 8). Diese Art ist jedoch die am schwächsten skulptierte, und es war sehr schwer, die Skulpturen überhaupt sichtbar zu machen. Auch auf dem Embryonalgewinde von *asteriscus* zeigten die REM-Aufnahmen die erwartete Grübchenskulptur, allerdings in einer Ausbildung, die mehr der von GITTENBERGER (1972: Abb. 7) für *clappi* gegebenen Abbildung entspricht; diese Skulptur unterliegt also einer gewissen Variabilität. Die charakteristische Spiralskulptur des Embryonalgewindes von *Pleuropunctum micropleuros* war dagegen am angewitterten Gehäuse nicht mehr nachweisbar und scheint daher (anders als z. B. bei *Acanthinula*) eine reine Conchin-Bildung zu sein. Das Embryonalgewinde zeigte beim untersuchten Exemplar lediglich eine unregelmäßig zerklüftete Oberfläche ohne besondere Strukturen. Auch auf den postembryonalen Umgängen fanden sich Unterschiede: Während bei *Planogyra* (*asteriscus* und *astoma*) und *H. nana* recht scharfe Rillen unregelmäßig gewellt über Anwachsstreifen und Rippen hinweglaufen (bei *astoma* am wenigsten tief und etwas weitläufig), erzeugen bei *Pleuropunctum* Radial- und Spiralfurchen eine gleichmäßige Felderung, deren Gitter wesentlich enger ist als bei den anderen Arten.

⁵) Vermutlich ist *Helix micropleuros* PAGET 1854, die Typusart dieser Gattung, ein jüngeres Synonym von *Helix pusilla* LOWE 1831. Wahrscheinlich muß der Name *Pleuropunctum* jedoch durch *Toltecia* PILSBRY 1926 ersetzt werden (wie bereits von PILSBRY 1948: 649 angenommen). Der Gattung *Toltecia* sind wohl außerdem noch eine Reihe weiterer afrikanischer und ostasiatischer "*Punctum*"-Arten zuzuordnen. Diese Zusammenhänge bedürfen jedoch noch genauerer Untersuchung.

Hiernach erscheint die Zugehörigkeit von *Helix nana* zu den Valloniidae, bzw. Acanthinulinae (in ihrer derzeitigen Umgrenzung) gesichert. Offenbar hat sie auch ihre nächsten Verwandten in der Gattung *Planogyra*; ein Vergleich mit den übrigen hierher gerechneten Gattungen — *Spermodes*, *Acanthinula*, *Zoogenetes*, *Pupisoma* — macht dies ganz deutlich. Da nun aber zweifellos die drei rezenten *Planogyra*-Arten näher untereinander verwandt sind als mit *nana*, ist zu fragen, ob für die fossile Art ein eigenes Genus neben *Planogyra* zu errichten sei. Dies würde eine stärkere Bewertung der Unterschiede bedeuten. Demgegenüber halte ich es für richtig, mehr Gewicht auf die augenfälligen Gemeinsamkeiten zu legen, auch wenn dies hinsichtlich der Größe und Gewindehöhe eine Erweiterung der Gattungsdiagnose von *Planogyra* erfordert. Die um die fossile Art erweiterte Gattung zeigt immer noch eine größere gehäusemorphologische Geschlossenheit als zahlreiche andere anatomisch gut begründete und anerkannte Gattungen. Ein zu enger Gattungsbegriff ist auch aus praktischen Gründen abzulehnen, weil dessen konsequente Anwendung zu einer Vielzahl zusätzlicher Namen führen müßte und Zusammenhänge unkenntlich würden.

Es fragt sich nun, welche Beziehungen zwischen der fossilen *Planogyra* und den rezenten Arten bestehen. Muß eine vor-chattische Stammart angenommen werden oder ist auch eine Ableitung einer oder aller heutigen Arten von *nana* denkbar? Hier möchte ich noch einmal den Begriff der Pädomorphose heranziehen, den GOULD (1968) so erfolgreich zur Klärung der evolutiven Ereignisse innerhalb der pleistozän-rezenten Landschneckengattung *Poecilozonites* auf Bermuda angewandt hat. Freilich konnte er die Beziehungen zwischen kleineren, eng und hoch aufgewundenen Vorfahren und großen, flachen Nachkommen durch Zwischenformen belegen. Auch wenn es für *Planogyra* keinerlei Anhaltspunkte in dieser Richtung gibt, ist ein derartiger Zusammenhang nicht von vornherein auszuschließen, weshalb ich vorerst auf die Errichtung eines besonderen Subgenus verzichte. Sollte sich jedoch durch Fossilfunde eine lange selbständige Entwicklung der rezenten Arten einerseits und der fossilen Art anderseits erweisen, wäre eine eigene Untergattung für letztere berechtigt.

Verbreitung von *Planogyra nana* (eingesehenes Belegmaterial in Klammern angegeben): Chatt: Hochheim-Flörsheim, Landschneckenkalk (Slg. Jooss Mus. Stuttgart, SMF 151293); ?Offenbach a. M., Cyrenenmergel (ZINNDORF 1901: 111)⁶; — Aquitan: Mainz, Hydrobienschichten (WENZ 1923: 973); — Burdigal: Tuchořic, Landschneckenkalk (BSPM 1966 XXVI 4, Slg. Jooss Mus. Stuttgart, SMF 151294-5); — Torton: Oppeln, Landschneckenmergel (BSPM 1966 XXVI 3, SMF 151296); Undorf: Braunkohlenton (BSPM 1967 XI 27-30, SMF 234898); Zwiefaltendorf, glaziale Schwemmsande mit verschleppter *Silvana*-Fauna (BSPM 1970 VII 3).

⁶) Sehr wahrscheinlich ist *Punctum oligocaenicum* ZINNDORF (1901: 135) ein Synonym von *Helix nana*. Ihr Autor vergleicht die Gehäusegestalt dieser Art mit *Pyramidula rupestris* und erwähnt ferner weitläufige Anwachsrippchen, sowie die schiefgestellte, mondförmige, etwas nach unten gezogene Mündung. Auch die recht unbeholfene Abbildung (Taf. 5 Fig. 8) weist auf *nana* hin. — Aus der Aufzählung der Fossilien (: 111) geht hervor, daß die Beschreibung auf einem Stück basiert (= Holotypus); dieses liegt nicht im Senckenberg-Museum, wie WENZ (1932: 56) angibt, sondern dürfte sich noch in der Privatsammlung ZINNDORF in Offenbach a. M. befinden (freundliche Auskunft von Dr. A. ZILCH).

(Lieferungswerke werden im Text mit dem Erscheinungsjahr der jeweiligen Lieferung zitiert.)

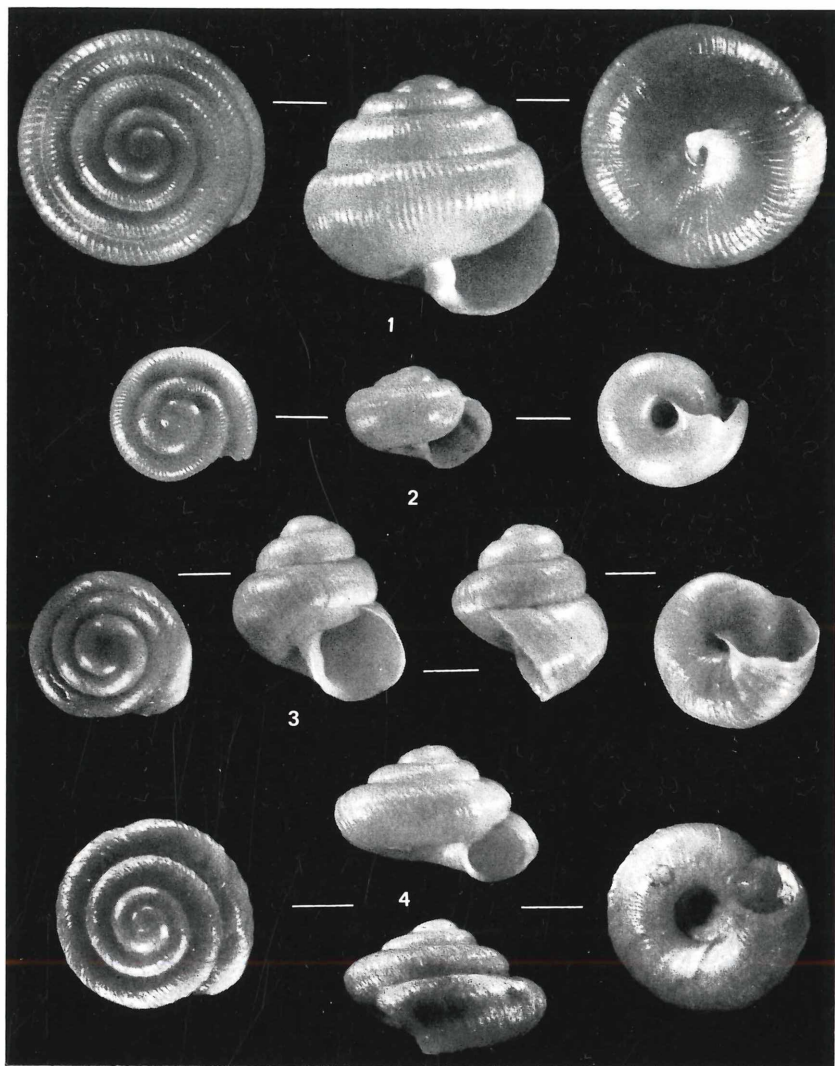
- AMMON, L. VON (1871): Der Durchstich bei Undorf. — Corr.-Bl. zool.-mineral. Ver. Regensburg, 25: 122-124. Regensburg.
- ANDREAE, A. (1902): Zweiter Beitrag zur Binnenconchylienfauna des Miocäns von Oppeln in Schlesien. — Mitt. Roemer-Mus., 18: 1-31. Hildesheim.
- BAKER, H. B. (1927): Minute Mexican land snails. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 79: 223-246. Philadelphia.
- — — (1935): Review of the anatomy of Pupillidae and related groups. In: H. A. PILSBRY, Manual of Conchology, (2) 28 (112): 191-209. Philadelphia.
- BENTHEM JUTTING, W. S. S. VAN (1958): Landmollusken von Sumba. — Verh. naturf. Ges. Basel, 69 (1): 90-117. Basel.
- BRAUN, A. (1851): Die fossile Fauna des Mainzer Beckens. Wirbellose Tiere. — In: F. A. WALCHNER (1846-1851): Handbuch der Geognosie, Lieferung 7/8: 1112-1141 (Sep. 28-57). Karlsruhe.
- CLESSIN, S. (1877): Die tertiären Binnenconchylien von Undorf. — Corr.-Bl. zool.-mineral. Ver. Regensburg, 31: 34-41. Regensburg. [= I].
- — — (1885): Die Conchylien der obermiocaenen Ablagerungen von Undorf. — Malak. Bl., (NF) 7 (2. Lief.): 71-95, Taf. 7. Kassel. [= II].
- — — (1894): Die Conchylien der obermiocaenen Ablagerungen von Undorf bei Regensburg. III. Ergänzung. — Ber. naturwiss. Ver. Regensburg, 4 (1892/1893): 25-37 (Sep. 1-13), Taf. 1. Regensburg.
- — — (1912): Die Conchylien der obermiocaenen Ablagerung von Undorf. IV. Mitteilung. — Ber. naturwiss. Ver. Regensburg, 13 (1910/1911): 101-114. Regensburg.
- CONNOLLY, M. (1939): A monographic survey of South African non-marine Mollusca. — Ann. S. Afr. Mus., 33 (1938): 1-660, Taf. 1-19. Kapstadt.
- GITTENBERGER, E. (1972): Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea. 2. Die Gattung *Planogyra* (Valloniidae) in Europa. — Basteria, 36 (2-5): 63-74. Lisse.
- GIUSTI, F. (1969): Nuovi dati sulla posizione sistematica e sulla distribuzione geografica in Italia del genere *Pleuropunctum* (GERMAIN, 1929). Notulae malacologicae III. — Boll. Zool., 36 (1): 95-98. Turin.
- GÖTTING, K.-J. (1974): Malakozoologie. Grundriß der Weichtierkunde. — Stuttgart (G. FISCHER).
- GOULD, S. J. (1968): Ontogeny and the explanation of form: An allometric analysis. — J. Paleontol., 42 (5. Suppl.): 81-98.
- HAAS, F. (1932): Neue und kritische Pupilliden. — Arch. Moll., 69 (1/2): 2-18. Frankfurt a. M.
- HYLTON SCOTT, M. I. (1960): Sobre la presencia del género *Pupisoma* en la Argentina. — Neotropica, 6 (19): 25-29. La Plata.
- IREDALE, T. (1937): A basic list of the land Mollusca of Australia. — Austr. Zool., 8 (4): 287-333. Sydney.
- JAECKEL, S. G. A. (1969): Die Mollusken Südamerikas. — Biogeography and Ecology in South America: 794-827. Den Haag.
- JUNG, W. (1972): Neue paläobotanische Untersuchungen an den Braunkohlen der Oberpfalz. — Ber. bayer. bot. Ges., 43: 97-108. München.
- JUNG, W. & GREGOR, J. (1974): Karpologische Untersuchungen an der Oberpfälzer Braunkohle. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 10: 12-18. Frankfurt a. M.

- JUNG, W. & KNOBLOCH, E. (1971): Die Braunkohle von Wackersdorf. Ein Dokument aus der Geschichte der Pflanzenwelt. — Bayer. Braunkohlen Bergbau, 80: 1-11. Schwandorf.
- KLIKA, G. (1891): Die tertiären Land- und Süßwasser-Conchylien des nordwestlichen Böhmen. — Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, 7 (4): 1-122. Prag.
- PFEIFFER, K. L. (1952): Neue Landschnecken aus Ostafrika. — Arch. Moll., 81 (4/6): 89-104. Frankfurt a. M.
- PILSBRY, H. A. (1920-1934): Manual of Conchology. Second Series. — [Pupisoma:] (1920) 26 (101): 19-43; (1921) 26 (104): 235; (1926) 27 (108): 228; (1934) 28 (111): 114-116. [Acanthinulinae:] (1926) 27 (108): 186-198. Philadelphia.
- — — (1948): Land Mollusca of North America. — Monogr. Acad. nat. Sci. Philad., 3, 2 (2). Philadelphia.
- SANDBERGER, F. VON (1870-1875): Die Land- und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt. Wiesbaden.
- SCHLICKUM, W. R. & TRUC, G. (1972): Neue jungpliozäne Arten der Gattungen *Acanthinula* BECK und *Spermodea* WESTERLUND. — Arch. Moll., 102 (4/6): 189-193. Frankfurt a. M.
- TESTUD, A.-M. (1965): Mollusques terrestres de Madagascar. Sur quelques espèces introduites dans l'île. — Bull. Mus. nation. Hist. nat., (2) 37 (1): 151-154. Paris.
- THIELE, J. (1931): Handbuch der systematischen Weichtierkunde. — 1 (2). Jena (G. FISCHER).
- WENZ, W. (1923-1930): Gastropoda extramarina tertiaria. — Fossilium Catalogus. Berlin.
- — — (1932): Wirbellose Metazoa des Neozoikums. — Oberrhein. Fossilkat. (Hrsg. W. SALOMON-CALVI), 7: 1-95. Berlin.
- YEN, T.-C. (1939): Die chinesischen Land- und Süßwasser-Gastropoden des Natur-Museums Senckenberg. — Abh. senckenberg. naturf. Ges., 444: 1-234. Frankfurt a. M.
- ZILCH, A. (1959-1960): Gastropoda, Euthyneura. In: W. WENZ, Handbuch der Paläozoologie, 6 (2). Berlin (Gebr. BORNTRAEGER).
- — — (1969): Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 43: Mollusca, Pupillacea 2 (Valloniidae, Pleurodiscidae). — Arch. Moll., 99 (3/4): 221-245. Frankfurt a. M.
- ZINNENDORF, J. (1901): Mitteilungen über die Baugrube des Offenbacher Hafens. — Ber. offenb. Ver. Naturk., 37-42 (1895-1901): 87-146. Offenbach.
- ZÖBELEIN, H. K. (1973): Über das Pleistozän um Zwiefaltendorf an der Donau (Baden-Württemberg). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, 15: 251-302. Freiburg i. Br.

Erklärungen zu Tafel 10.

Phot.: M. DRESSLER, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München. Vergr. 20/1.

- Fig. 1-2. *Spermodea candida* n. sp.
 1) Holotypus, Torton, Undorf (BSPM 1967 XI 25).
 2) Paratypus (juv.) Torton, Zwiefaltendorf (BSPM 1970 VII 1).
- Fig. 3. *Pupisoma (Ptychopatala) distans* n. sp., Holotypus.
 Torton, Zwiefaltendorf (BSPM 1970 VII 2).
- Fig. 4. *Planogyra nana* (A. BRAUN).
 Torton, Zwiefaltendorf (BSPM 1970 VII 3).



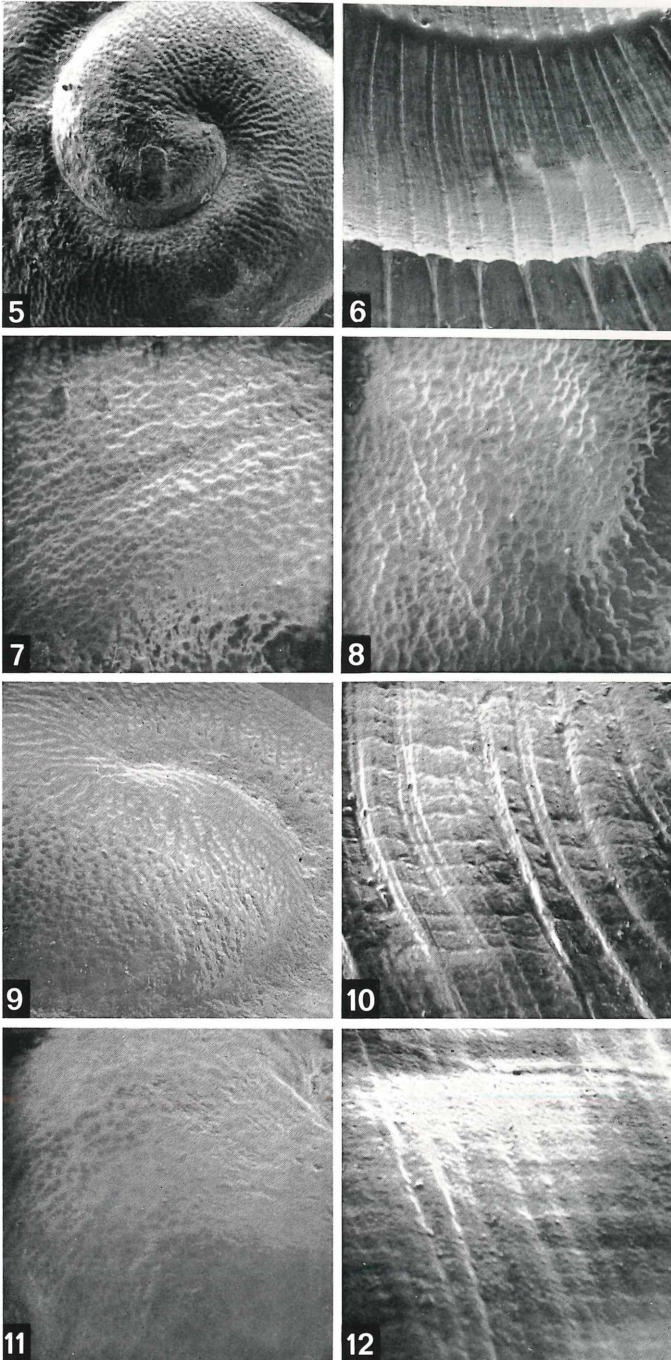
G. FALKNER: Acanthinulinae aus dem Obermiozän Süddeutschlands.

Erklärungen zu Tafel 11.

Phot.: Fa. H. KLINGELE, München (Fig. 6 u. 9). M. WERNER, Institut für allgemeine und angewandte Geologie der Universität München (übrige Fig.).

Mikroskulpturen.

- Fig. 5-6. *Spermodea candida* n. sp. Holotypus.
5) Embryonalgewinde, $\times 120$.
6) Postembryonale Umgänge, $\times 120$.
- Fig. 7-8. *Pupisoma (Ptychopatula) distans* n. sp., Holotypus.
7) Embryonalgewinde nach dem 1. Umgang, $\times 500$.
8) Postembryonale Umgänge nach dem 2. Umgang, $\times 500$.
- Fig. 9-10. *Planogyra nana* (A. BRAUN).
9) Burdigal, Tuchořic (BSPM 1966 XXVI 4). Embryonalgewinde, $\times 250$.
10) Torton, Zwiefaltendorf (gleiches Gehäuse wie Fig. 4). Postembryonale Umgänge nach dem 3. Umgang, $\times 250$.
- Fig. 11-12. *Planogyra astoma* (O. BOETTGER).
Rezent, Tschepaschlucht, Kärnten (BSPM 1957 XII 1).
11) Embryonalgewinde, $\times 250$.
12) Postembryonale Umgänge nach dem 3. Umgang, $\times 250$.



G. FALKNER: Acanthinulinae aus dem Obermiozän Süddeutschlands.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [104](#)

Autor(en)/Author(s): Falkner Gerhard

Artikel/Article: [Über Acanthinulinae aus dem Obermiozän Süddeutschlands \(Gastropoda: Pupillacea\). 229-245](#)