

Die Gattung *Trochactaeon* in der ostalpinen Oberkreide. Zur Phylogenie der Actaeonellidae

Von HEINZ A. KOLLMANN¹⁾

(Mit 9 Tafeln und 7 Abbildungen im Text)

Manuskript eingelangt am 23. Mai 1967

Zusammenfassung

Aus der ostalpinen Oberkreide werden beschrieben: *Trochactaeon* (*Neocylindrites*) *gosaviensis* n. sp., *T. (N.) gradatus* n. sp., *Trochactaeon* (*Trochactaeon*) *lamarcki lamarcki* (Sow.), *T. (T.) lamarcki brandenbergensis* n. ssp., *T. (T.) projectiliformis* n. sp., *T. (T.) galloprovincialis* COSSM., *T. (T.) obtusus* (ZEK.), *T. (T.) sanctaerucis* (FUTTERER), *T. (T.) goldfussi* (d'ORB.), *T. (T.) kuehni* n. sp., *T. (T.) conicus* (MÜNSTER), *T. (T.) giganteus giganteus* (Sow.), *T. (T.) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). Diese Arten sind in den Ostalpen auf den Bereich Oberconiac — Untercampan beschränkt.

Ein heterostrophes Larvalgewinde und ein Analsinus bei hochgetürmten Formen, der auf einen rechts hinten in der Mantelhöhle liegenden After schließen läßt, kennzeichnen die Actaeonellidae als Opistobranchier. Da der Kopf—Fußabschnitt in das massive Gehäuse zurückgezogen werden konnte, muß es sich um eine primitive Familie innerhalb dieser Gruppe handeln. Die Actaeonellidae leiten sich von den Actaeoninidae ab, die die ältesten bekannten Opistobranchier sind. Ebenfalls von den Actaeoninidae sind die Nerineacea abzuleiten, die daher ebenfalls Opistobranchier sind.

Innerhalb der Actaeonellidae ist die Entwicklungsreihe *Cylindrites* — *Neocylindrites* festzustellen, von der sich sämtliche anderen Formen abspalten.

Summary

The following species are described from the Upper Cretaceous of the Eastern Alps: *Trochactaeon* (*Neocylindrites*) *gosaviensis* n. sp., *T. (N.) gradatus* n. sp., *Trochactaeon* (*Trochactaeon*) *lamarcki lamarcki* (Sow.), *T. (T.) lamarcki brandenbergensis* n. ssp., *T. (T.) projectiliformis* n. sp., *T. (T.) galloprovincialis* COSSM., *T. (T.) obtusus* (ZEK.), *T. (T.) sanctaerucis* (FUTTERER), *T. (T.) goldfussi* (d'ORB.), *T. (T.) kuehni* n. sp., *T. (T.) conicus* (MÜNSTER), *T. (T.)*

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. HEINZ KOLLMANN, Naturhistorisches Museum, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Burggring 7, 1014 Wien.

giganteus giganteus (Sow.), *T. (T.) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). These species in the Eastern Alps are restricted to the upper Coniacien to lower Campanien.

A heterostrophic embryonal spiral and in highly conical forms an anal sinus in the inner right part of the mantle cavity, indicate the Actaeonellidae as opisthobranchs. As the head — food section could be withdrawn into the massive shell, it must be a primitive family within this group. The Actaeonellidae are descendants of the Actaeoninidae, the oldest known opisthobranchs, which are also ancestral to the Nerineacea- also opisthobranchs.

Within the Actaeonellidae the developmental series *Cylindrites* — *Neocylindrites* may be distinguished, from which all other forms arise.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	200
II. Allgemeiner Teil	201
A) Gehäusemorphologie	201
1. Larvalwindungen	201
2. Mündung	201
3. Der innere Aufbau der Umgänge	204
4. Lösungserscheinungen an der Spindel	205
B) Veränderungen am Gehäuse	205
1. Mechanische Veränderungen am Gehäuse	205
2. Befall der Gehäuse durch Bohrschwämme	206
C) Über den Weichkörper	206
1. Orientierung des Schneckenkörpers	206
2. Die Mantelhöhle und ihre Organe	207
3. Mantelhöhle und Eingeweidesack	208
4. Retraktor-Muskel	209
5. Faltenbildung	210
D) Pathologische Bildungen an Trochactaeon	210
1. Lamellenbildung	210
2. Verminderung der Umgangshöhe	211
E) Zur Ökologie	212
F) Zur systematischen Stellung von Trochactaeon	212
III. Systematischer Teil	213
IV. Die systematische Stellung der Actaeonellidae	245
A) Zur phylogenetischen Entwicklung der Actaeonellidae	245
B) Die Ableitung der Actaeonellidae	249
V. Zur Entwicklung der ostalpinen Actaeonellidae	251
VI. Angeführte Literatur	254

I. EINLEITUNG

Nach der Bearbeitung der Gattung *Actaeonella* schien es wünschenswert, auch für die andere große, in den Ostalpen vorkommende Gruppe der Actaeonellidae, die Gattung *Trochactaeon*, ein Hilfsmittel zur Bestimmung zu schaffen. *Trochactaeon* ist in den Ostalpen in zahlreichen Fällen stark verdrückt oder an der Oberfläche verkrustet. Es muß wohl nicht näher erläutert werden, daß es kaum möglich ist, derartige Stücke nach der Morphologie der Gehäuse-

oberfläche zu bestimmen. Es wurde daher versucht, in Schnitten auch das Innere des Gehäuses zu erfassen. Die Inductura, die Höhe der Columellarlippe, die Retraktormuskel-Eindrücke und die Außenfalte erwiesen sich hier als verwertbar für die Systematik. Achsiale Schnitte durch Gehäuse geben auch die Möglichkeit, den Verlauf der Gehäusewände bei stark abgerollten Stücken anhand der inneren Schalenschichten zu rekonstruieren.

Neben der Bearbeitung der ostalpinen Vertreter von *Trochactaeon* wurde versucht, aus den Gehäusen der Actaeonellidae für die Systematik wichtige anatomische Merkmale abzuleiten.

II. ALLGEMEINER TEIL

A) Gehäusemorphologie

1. Larvalwindungen. Aus einem tonigen Sand des Gosaubeckens von Gams, der an Fossilien nur *Trochactaeon* (*Trochactaeon*) *lamarcki lamarcki* (Sow.) enthält, wurden durch Schlämmen Steinkerne von Schnecken mit gut erhaltenen Larvalwindungen gewonnen. Es ist wohl kaum daran zu zweifeln, daß diese Steinkerne von *T. lamarcki* stammen.

Die Protoconche sind 0,1 mm hoch. Sie sind linksgewunden und umfassen zwei, im Querschnitt runde Umgänge. Nach diesen zwei Umgängen ändert sich die Windungsrichtung und der Windungssinn (Abb. 1). Die Achse des Teleoconchs ist mit etwa 45° gegen die Achse des Protoconchs geneigt. Es tritt Heterostrophie ein, da der linksgewundene Protoconch in einen rechtsgewundenen Teleoconch übergeht. Der Windungsquerschnitt wird dabei länglich, wie dies beim adulten *Trochactaeon* beibehalten ist.

2. Mündung. Schliffe durch fossile Gastropodengehäuse zeigen, daß die äußere Schicht vom Ostracum im Sinne von THIELE (1892) gebildet wird und einen anderen Verlauf und Umfang hat als das später gebildete, zumeist im Inneren des Gehäuses liegende Hypostracum. Das die Außenfläche der Mollusken bedeckende Periostracum ist bei fossilen Schnecken nicht erhalten.

Die Mündung ist bei *Trochactaeon* im Vergleich zur Gesamthöhe hoch, aber nicht sehr weit und an der Basis flach gekerbt. Die Innenlippe läßt immer eine Trennung in Columellarlippe und Parietallippe zu. Die bei den einzelnen Arten verschieden hohe Columellarlippe besitzt fast immer drei Falten. Die oberste Falte ist immer am kräftigsten entwickelt. Sie tritt stets aus der Mündung heraus und verflacht hier gegen die Basis des Gehäuses (Abb. 2). Etwa mit dem Rand der Außenlippe scheint auch die mittlere Falte auf der Spindel auf, wenige Millimeter darauf, bereits im Inneren des Gehäuses, die unterste. Im Gehäuselängsschnitt äußert sich das nicht gleichzeitige Auftreten der Falten dadurch, daß diese durch verschiedene Schichten des Hypostracums gebildet sind. Die oberste Falte wird von früheren Schichten gebildet als die mittlere, diese wiederum früher als die untere. Da im Bereich der oberen Falte mehr Schichten des Hypostracums aufgewölbt sind, ist diese immer am kräftigsten. Die mittlere Falte besteht aus weniger Schichten und ist daher

schwächer. Am schwächsten ist natürlich die unterste Falte. Nach der Reihenfolge ihres Auftretens werden die Falten als 1., 2. und 3. Spindelfalte bezeichnet (Abb. 3).

An der Parietallippe tritt immer eine Inductura auf. Die innerste, auf dem vorhergehenden Umgang liegende Schicht der Inductura besteht aus dem Ostracum. Da diese Schicht zuerst entstanden ist, bildet sie auch den Rand der Inductura. Die höheren Schichten der Inductura, die oft beträchtliche Dicke aufweisen, gehören dem Hypostracum an. Die Inductura tritt zumeist

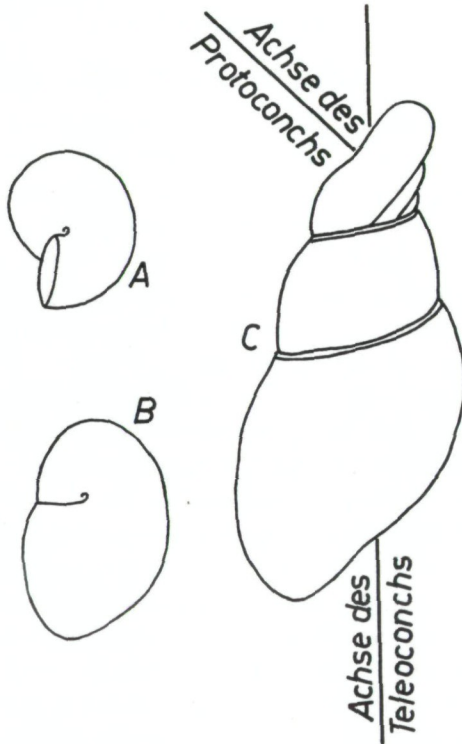


Abb. 1. Larvalwindung von *Trochactaeon lamarcki lamarcki*. A Protoconch, B Protoconch und $\frac{1}{2}$ Umgang des Teleoconchs, C die Achsen von Protoconch und Teleoconch schließen einen Winkel von 45° ein.

breit aus der Mündung hervor und umfaßt die Spindel. Die Merkmale dieses Gehäuseabschnittes sind folgendermaßen zu charakterisieren:

- a) Inductura gleichmäßig stark
 1. dick
 2. dünn
- b) Inductura ungleichmäßig stark
- c) Inductura-Außenrand parallel zur Gehäuseachse

d) Inductura-Außenrand nicht parallel zur Achse

1. Außenrand gleichmäßig bogenförmig
2. Außenrand mit Knick

Die Punkte a und b können mit den Punkten c und d die verschiedensten Kombinationen bilden.

Schliffe durch Gehäuse zeigen, daß sowohl das Ostracum der Innenlippe, als auch der Teil des Hypostracums, der an der Bildung der Inductura beteiligt ist, an der Sutura enden und hier nicht mit der Außenlippe verbunden sind (Abb. 3). Die Außenlippe biegt nämlich an der Sutura nach hinten um und läßt so einen Schlitz gegen die Parietallippe frei. Das Ostracum der Außenlippe

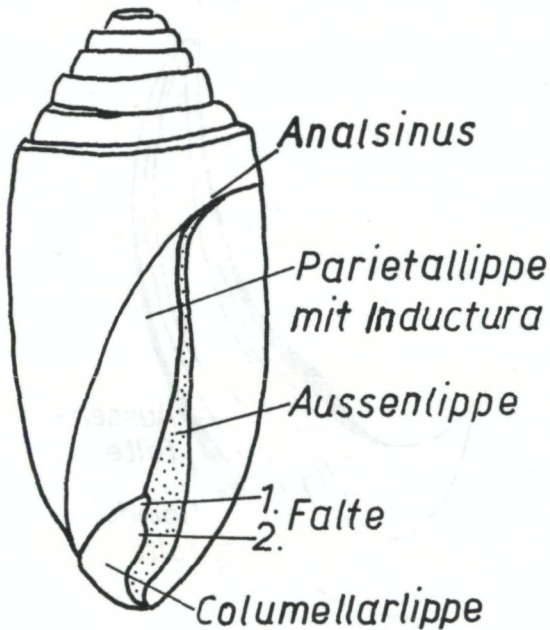


Abb. 2. Mündung von *Trochactaeon*. Die dritte Spindelfalte ist nicht sichtbar, da sie bereits in der Mündung gebildet wurde.

wird wie das der Innenlippe oben an dem Schlitz abgeschnitten. Der Schlitz unterbricht also die Verbindung dieser Schalenschicht im oberen Abschnitt von Außenlippe und Innenlippe. Erst nach etwa $1/6$ des Umganges wird er von der bei *Trochactaeon* stets vorhandenen Sutturampe geschlossen. Die Sutturampe wird vollständig aus Hypostracum gebildet. Es treten hier neben den frei endenden Schichten der Inductura hauptsächlich solche auf, die oben umbiegen, also Innen- und Außenlippe gemeinsam aufliegen. Das Abschneiden des Ostracums an dem Schlitz wird auch durch den Verlauf der zumeist deutlichen Anwachsstreifen sichtbar gemacht. Sie springen im obersten Abschnitt der Außenlippe weit zurück und setzen sich niemals auf die Rampe fort.

3. Der innere Aufbau der Umgänge. In bestimmten Abständen von der Mündung treten im Inneren des Gehäuses Veränderungen auf. Mit dem Weiterwachsen des Gehäuses verschieben sich die Zonen, in denen diese Veränderungen auftreten, ebenfalls. An der Columellarlippe wird Hypostracum im ganzen letzten Umgang abgelagert. Etwa $\frac{3}{4}$ des Umganges von der Mündung entfernt werden auch die Faltentäler auf der Spindel ausgefüllt. Die Anlagerung von Hypostracum ist hier im unteren Abschnitt der Columellarlippe wesentlich stärker als im oberen. Der ursprünglich in der Mündung ohne schärferen Knick verlaufende Übergang von der Columellarlippe zur Parietallippe wird dadurch mit einem immer deutlicher hervortretenden

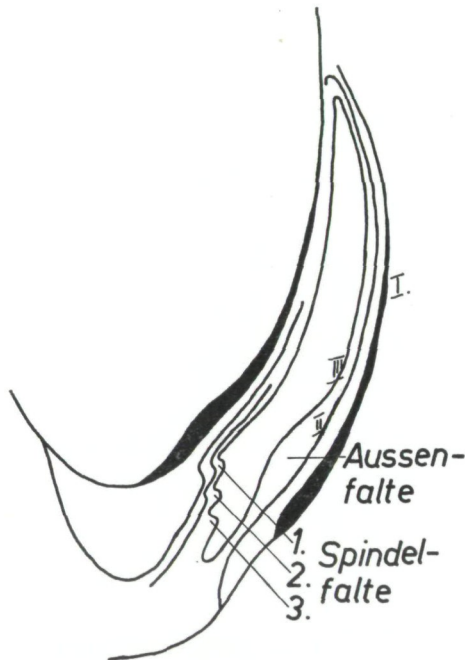


Abb. 3. Schnitt durch einen Umgang von *Trochactaeon*. I (schwarz eingezeichnet) ist das Ostracum, II eine früher gebildete Hypostracumschicht, III die zuletzt gebildete Hypostracumschicht.

Winkel betont. Bei Formen mit dicker Inductura ist diese in allen Teilen des Gehäuses vor der letzten Umganghälfte im oberen Abschnitt abgeflacht oder mit einer rinnenförmigen Einsenkung versehen. Eine Einsenkung ist besonders deutlich bei *Trochactaeon giganteus* ausgebildet (Taf. 8, Abb. 53). Bei den Arten mit dünner Inductura (*T. lamarcki*, *T. projectiliformis*, *Neocylin-drites*-Arten) ist das Hypostracum der Innenwand sehr dünn. An diesen Formen sind daher auch keine Einsenkungen oder Abflachungen am Hypostracum zu beobachten.

Auch an der Außenwand treten Veränderungen auf. Während hier in der äußeren Hälfte des letzten Umganges nur wenig Hypostracum abgelagert

wird, nimmt die Verdickung in den früheren Abschnitten des Gehäuses derartig zu, daß die Umgänge sowohl in der Höhe als auch in der Breite auf etwa die Hälfte eingengt werden. Wie aus den Schnitten zu sehen ist, tritt die stärkste Verdickung ungefähr gegenüber dem Zusammentreffen von Columellarlippe und Parietallippe auf. Je stärker nun der Winkel zwischen diesen beiden Abschnitten der Innenlippe ist, desto stärker ist auch die Verstärkung im gegenüberliegenden Abschnitt der Außenwand. Da die Verdickung durch eine Aufwölbung des Hypostracums entstanden ist und daher die gleiche Struktur wie die Spindelfalten hat, wird sie als Außenfalte bezeichnet. Die Außenfalte tritt bei *Trochactaeon* immer auf und ist auch bei *Actaeonella*, wenn auch etwas schwächer, entwickelt. Besonders wichtig ist das Vorhandensein der Außenfalte bei der Beurteilung von Steinkernen, bei denen die Abdrücke der Spindel nicht sichtbar sind. Falls die \pm starke Eindellung an der Außenseite, die den Abdruck der Außenfalte darstellt, nicht vorhanden ist, kann es sich auch nicht um den Steinkern eines *Trochactaeon* handeln. So ist beispielsweise das von PLÖCHINGER in den campanan Orbitoidenkalken von Grünbach gefundene und von POKORNY (1959) als Steinkern von *Trochactaeon goldfussi* beschriebene Stück auf keinen Fall ein *Trochactaeon*, da die Umgänge außen gleichmäßig rund sind. Der mir von Herrn Dr. B. PLÖCHINGER zur Untersuchung überlassene Steinkern scheint vielmehr von einer Schnecke aus der Gruppe der Naticidae zu stammen.

4. Lösungserscheinungen an der Spindel. In früheren Umgängen weist die Spindel keine Falten auf. Dünnschliffe und Schnitte durch *Trochactaeon* zeigen am Verlauf der Hypostracum-Schichten der Spira, daß auch hier ursprünglich Falten vorhanden waren. $1\frac{1}{2}$ Umgänge von der Mündung entfernt fehlen nämlich nur die obersten Abschnitte der Faltenstätle (die Faltenstätle sind hier wie beim letzten Umgang weitgehend ausgefüllt). Zwei Umgänge vor der Mündung sind nur mehr Spuren der dritten Falte an einer Biegung des Hypostracums der Spindel zu erkennen. Die anderen Schichten des Hypostracums verlaufen unter spitzem Winkel gegen den Rand der Spindel. Dies ist auch bei allen früheren Umgängen der Fall, sofern die Spindel überhaupt noch vorhanden ist. Wir können daraus ersehen, daß die Spindel in den früher entstandenen Umgängen weitgehend weggelöst wurde. Die Spindelfalten, die ursprünglich auch hier vorhanden waren, wurden natürlich zuerst weggelöst, da sie außen an der Spindel sitzen. Diese Lösungserscheinungen sind bei allen Formen von *Trochactaeon* zu finden.

B) Veränderungen am Gehäuse durch äußere Einflüsse

1. Mechanische Veränderungen am Gehäuse. Neben der oft sehr starken Abrollung treten häufig folgende mechanische Veränderungen an den Gehäusen auf:

1. Abbrechen der Außenlippe
2. Eindrücken der Spira.

Ad 1) Wie vorher ausgeführt, ist der äußere Teil der Außenlippe sehr dünn, da er fast nur aus dem Ostracum besteht, und außerdem oben nicht an der Innenlippe angeheftet ist. Da dieser Abschnitt dadurch sehr zerbrechlich ist, ist er nur bei ganz wenigen Exemplaren noch vorhanden. Wir haben größtenteils Gehäuse von *Trochactaeon*, deren Außenlippen bis zum Beginn der Suturrampen abgebrochen sind.

Ad 2) In Längsschnitten durch großwüchsige Gehäuse ist häufig zu beobachten, daß die Seitenwände nahe an der Spindel abgeknickt, oder die Spindeln im oberen Teil der Gehäuse vollkommen zertrümmert sind. Die Außenwände bleiben dagegen häufig nahezu unverletzt. Die Veränderungen weisen sich daher als Äußerungen eines ungefähr in Richtung der Gehäuseachse wirkenden Druckes aus, unter dem die Spira verkürzt wurde. Da die Bruchstellen keine Auskleidung mit später gebildeter Schalensubstanz zeigen, muß es sich hier um Veränderungen am Gehäuse handeln, die entweder nach dem Tod des Tieres entstanden sind, oder auch zu dessen Absterben geführt hatten.

Ein vollkommen achsiales Zusammendrücken bis zur Scheibenform ist bei *Trochactaeon* unmöglich. Die scheibenförmig zusammengepreßten Gastropoden aus dem Leithakalk bei Perchtoldsdorf und aus der Flösselmulde, die seit PAUL (1860) als *Trochactaeon giganteus* bezeichnet wurden, erwiesen sich im Anschnitt als Itruvien.

2. Befall der Gehäuse durch Bohrschwämme. Bereits SCHREMMER (1954) beschrieb Gehäuse von *Trochactaeon lamarcki lamarcki* (SOW.) aus Lunz, deren Kalksubstanz mehr oder minder von dünnen Gängen durchsetzt ist. Diese Erscheinungen deutete SCHREMMER als Bohrschwammbefall. Bei schwach befallenen Gehäusen sind in geraden Linien hintereinanderfolgende Bohrspuren zu beobachten, die ganz typisch für *Cliona* sind (SCHREMMER, 1954, BOEKSHOTEN, 1966).

C) Über den Weichkörper von *Trochactaeon*

1. Orientierung des Schneckenkörpers gegenüber dem Gehäuse. Bei *Trochactaeon* ist die Mündung im Vergleich zur Gehäusehöhe zumeist sehr hoch, im Vergleich zum Gehäusedurchmesser aber eng. Gehäuse mit derartigen Mündungen erfordern eine bestimmte Einstellung des Kopf—Fußabschnittes und geben damit Aufschluß über die ungefähre Bewegungsrichtung der Schnecke. Nach NAEF (1913) weicht die Bewegungsrichtung bei Formen mit stark seitlich übergreifenden Windungen nur wenig von der Richtung der Gehäuseachse ab. Wir können dies bei rezenten Gastropoden der verschiedensten systematischen Stellungen mit ähnlicher Gehäuseform wie *Trochactaeon* feststellen, etwa bei *Actaeon tornatilis* und bei den Coniden. *Actaeon tornatilis*, der einen hohen letzten Umgang besitzt, bewegt sich nach FRETTER & GRAHAM (1954) in Richtung der Längsachse grabend vorwärts. Bei *Conus*, wo die Mündung sehr hoch und eng ist, erfolgt die Fort-

bewegung in Richtung der Mündungslängsachse durch Vorwandern des Fußes und Nachziehen des großen Gehäuses. Dieses wird dann auf den Untergrund gestellt und der Fuß wandert wieder vor. NAEF führt weiters *Cypraea* an, wo der letzte Umgang die vorhergehenden vollkommen umhüllt. Hier erfolgt die Bewegung in Richtung der Gehäuselängsachse. Nach NAEF kann aus dem Gehäuse ungefähr die Orientierung des Kopf—Fußabschnittes bestimmt werden. Sie entspricht der Verbindungslinie zwischen der am weitesten nach unten vorspringenden Stelle der Wölbung des letzten Umgangs mit dem Mittelpunkt des Teiles der Mündung, aus dem das Tier hervorkriecht.

Bei *Trochactaeon* wäre daher der Mittelpunkt des erweiterten Abschnittes der Mündung, der zwischen Columellar- und Außenlippe liegt, zu bestimmen und mit der am weitesten nach unten vorspringenden Stelle zu verbinden.

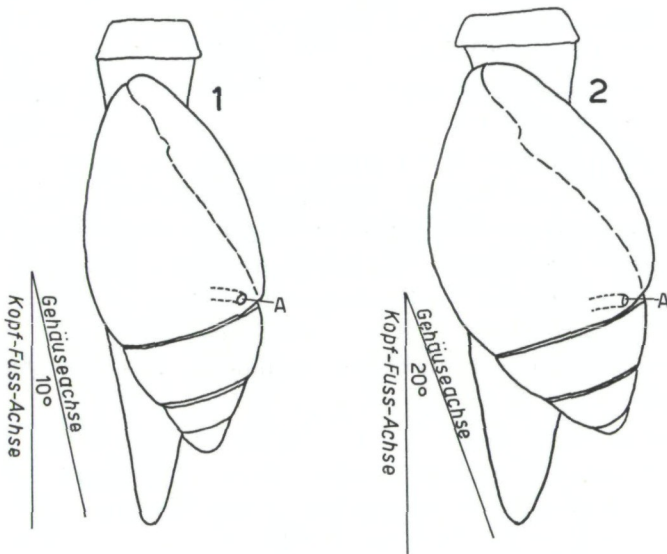


Abb. 4. Orientierung des Kopf-Fußabschnitts zum Gehäuse.
A = After.

Wie Abb. 4 zeigt, ergeben sich dabei Abweichungen von 10—20° zwischen Gehäuseachse und Kopf—Fußabschnitt. Bei den breiten Formen ist die Abweichung größer als bei den hochgewundenen.

2. Die Mantelhöhle und ihre Organe. Von MUTVEI (1963) wurde das Wachstum der Molluskenschale und dessen Zusammenhang mit dem Wachstum des Mantels eingehend behandelt. Das gehäuseabscheidende Epithel besetzt zuerst den Boden und die Wand der äußeren Falte des Mantels, der „Periostracum-Falte“. Es bildet hier das hornige Periostracum, das die äußere Schicht der Molluskenschale darstellt. Im Laufe des Wachstums wandert mit der ständigen Neubildung der Falten des Mantelrands das Epithel aus der Periostracum-Falte auf die Mantelaußenseite und bildet am Außenrand

die Prismenschicht (Ostracum). Weiter hinten an der Mantelaußenseite werden die inneren Schalenschichten, das Hypostracum, gebildet. Das Periostracum ist bei fossilen Formen nur selten erhalten. Der Rand des Ostracums gibt jedoch ein genaues Bild des Verlaufs des Mantelrands.

Bereits früher wurde auf die lange, schlitzförmige Verlängerung der Mündung hingewiesen, die durch die Suturrampe geschlossen wird. COSSMANN (1895), DELPEY (1941), TERMIER & TERMIER (1952) und POKORNY (1959) deuteten diesen Schlitz als Analsinus, ohne allerdings den Verlauf der Schalenschichten in diesem Abschnitt genauer zu untersuchen. Die bekannteste rezente Gruppe, die einen Analsinus besitzt, ist *Pleurotomaria*. Wie YONGE (1947) bei *Pleurotomaria beyrichii* zeigt, ist der Schlitz der Schale durch ein ebensolches Zurückbiegen des Mantelrandes bedingt. Das Schlitzband wird vom Hypostracum gebildet. Dies bedeutet, daß der Mantelrand hier nicht von schalenabsonderndem Epithel des Mantelrandes besetzt ist und daß das Schlitzband daher von der Manteloberfläche gebildet wurde. Der Schlitz dient dazu, die Abfuhr der Abfallprodukte durch einen Wasserstrom über den Kopf hinweg zu gewährleisten.

Wie bereits vorher beschrieben, besteht die den Schlitz an der Suture von *Trochactaeon* verschließende Suturrampe ebenfalls aus Hypostracum und muß daher gleich wie das Schlitzband von *Pleurotomaria* von der Manteloberfläche gebildet worden sein. Wie bei *Pleurotomaria* geht daher das schlitzförmige Zurückweichen des Mantels mit einem Fehlen von schalenabsonderndem Epithel im Bereich des Schlitzes gemeinsam. Der Schlitz an der Suture von *Trochactaeon* wird daher tatsächlich ebenfalls die Funktion eines Analsinus gehabt haben.

Bei *Pleurotomaria* sind nach YONGE die Organe in der Mantelhöhle zweiseitig symmetrisch angeordnet. Der Anus, und damit der Analsinus liegt in der Symmetrieebene annähernd in der Mitte der Außenlippe des Gehäuses. Anders liegt der Anus bei *Trochactaeon*. Aus der Abweichung der Kopf—Fußachse gegen die Gehäuseachse von 10—20° und der Lage des Schlitzes ergibt sich, daß

- a) der Analsinus rechts hinten im Mantel lag
- b) der After daher auch rechts hinten in die Mantelhöhle mündete (Abb. 4).

Wie wir noch sehen werden, ist diese Lage des Afters charakteristisch für die Opisthobranchier und erlaubt auch Rückschlüsse auf die Organisation der anderen Gastropoden, die einen sutural gelegenen Analsinus besitzen. Es sind dies neben den übrigen Arten der Actaeonellidae die Actaeoninidae und die Nerineacea.

3. Mantelhöhle und Eingeweidesack. Bereits im Abschnitt über die Schalenmorphologie wurde darauf hingewiesen, daß in der äußeren Hälfte des letzten Umgangs die Ablagerung von Hypostracum gering und die Schalendicke daher auch verhältnismäßig schwach ist. Der Hohlraum ist daher

wesentlich weiter als in früher gebildeten Gehäuseabschnitten, die durch eine dicke Hypostracumschicht stark eingeengt sind. Mit dem Weiterbau des Gehäuses an der Mündung wurde auch in einem Abstand von etwa einem halben Umgang die starke Hypostracumproduktion weiterverlegt. Es scheint daher wahrscheinlich, daß die äußere Hälfte des letzten Umgangs die Mantelhöhle beherbergte. Der enge und flache Abschnitt zwischen diesem Abschnitt und dem Apex war dagegen mit dem Eingeweidesack ausgefüllt. Wie die Schnitte zeigen, war die Weite des letzten Gehäuseabschnittes sicher ausreichend, um ein Zurückziehen des Kopf—Fußabschnittes zu erlauben.

4. Retraktor-Muskeln. Da sich das Tier in die Schale zurückziehen konnte, mußte es auch einen oder mehrere Muskeln besitzen, die diesen Vorgang ausführen konnten. Die Retraktormuskeln von Gastropoden haben ihre Ansatzstellen an der Innenlippe in einiger Entfernung von der Mündung. Da die äußere Hälfte des letzten Umgangs die Mantelhöhle beherbergte, muß die Ansatzstelle der Muskeln noch vor diesem Teil liegen. Es müßten daher an der Innenwand der Umgänge Eindrücke gefunden werden, die nach Lage und Form überhaupt dafür in Frage kommen.

Bei zahlreichen Gastropoden ist der Retraktor-Muskel an der Spindel angeheftet und wird dementsprechend auch als Columellarmuskel bezeichnet. Untersuchen wir die Spindel eines nicht umkristallisierten *Trochactaeon* im Dünnschliff, sehen wir die Falten von Beginn an von zahlreichen, ungefähr senkrecht auf die Außenfläche stehenden Fasern durchzogen. Da die Spindel vom Hypostracum gebildet wird, handelt es sich hier sicher um Muskelansätze der Manteloberfläche. Dennoch kann es sich hier nicht um Ansatzstellen der Retraktormuskeln handeln. Da nämlich die erste Falte aus der Mündung herausreicht, müßten die Retraktormuskeln bereits außerhalb des Gehäuses und an der 2. und der 3. Falte direkt in der Mündung fest sitzen. Dies ist jedoch unmöglich. Der Muskel wäre nämlich in diesem Fall sinnlos, da er ein Zurückziehen des Tieres sogar verhindern würde.

Eine andere Lage des Retraktormuskels finden wir bei *Actaeon tornatilis*. Nach Fig. 2 von FRETTER & GRAHAM (1954) liegt seine Ansatzstelle hier im Bereich der Sutura. Zum Unterschied von *Actaeon tornatilis* ist bei *Trochactaeon* das Hypostracum der Innenwand sehr dick. Dies ist insofern wichtig, als bei Muscheln mit dickem Hypostracum, das in gleicher Weise wie bei den Schnecken von der Manteloberfläche gebildet wird, die Ansatzstellen der Muskeln immer tief eingesenkt sind. Diese Einsenkung ist umso deutlicher bei Schalen mit pathologisch verstärkter Hypostracumbildung, wie sie beispielsweise von BACHMAYER & BINDER (1967) an der rezenten *Astarte (T.) borealis* CHEM. gezeigt wird. Da nun das Hypostracum bei Schnecken in gleicher Weise wie bei Muscheln gebildet wird, ist zu erwarten, daß hier bei mächtigem Hypostracum die Muskelansätze durch bandförmig verlaufende Einsenkungen an der Innenlippe kenntlich sind. Es könnte daher die bereits vorher beschriebene, durch eine flache Erhebung zweigeteilte breite Einsenkung im oberen Abschnitt der Umgänge bei *Trochactaeon giganteus* als Muskel-

ansatz gedeutet werden. Wie die Schnitte zeigen, ist diese Einbuchtung in der äußeren Hälfte des letzten Umgangs nicht vorhanden, sondern nur in den früheren Gehäuseabschnitten. Gerade das Fehlen dieser Einsenkung im nicht vom Eingeweidetasack ausgefüllten äußeren Abschnitt des Gehäuses scheint für die Deutung als Ansatz der Retraktormuskeln zu sprechen.

Nach der Form der Einsenkung ist anzunehmen, daß der Muskel bei *Trochactaeon giganteus*, ein breites Band mit zwei Strängen darstellte (Taf. 8, Abb. 53). Dies trifft auch für *T. galloprovincialis* zu, dessen bandförmige Einsenkung eine Gliederung in einen höher im Gehäuse liegenden breiteren und einen tiefer liegenden schmälern Abschnitt zeigt. Bei *T. goldfussi* und *T. conicus* war der Retraktormuskel zwar breit, aber nicht gegliedert. *T. kuehni* und *T. obtusus* hatten schmälere, aber anscheinend dickere Muskelstränge. Bei den Formen mit dünnem Hypostracum an der Innenlippe, *T. lamarcki*, *T. projectiliformis* und bei den alpinen Arten von *Neocylindrites*, konnten keine Muskelansätze gefunden werden. Auch bei *T. sanctaecrucis* war dies wegen des ungünstigen Erhaltungszustandes nicht möglich.

5. Faltenbildung. Die Spindelfalten und die Außenfalte sind Aufwölbungen des Hypostracums im Gehäuse. Es muß wohl nicht näher erläutert werden, daß sie durch Falten des Mantels gebildet wurden, deren Faltenäler von den Sätteln der Falten des Gehäuses ausgefüllt wurden. Die Täler des Gehäuses wurden von den Sätteln des Mantels bedeckt. Die Entstehung der Spindelfalten konnte nicht geklärt werden. Eine mechanische Erklärung, wie sie etwa DALL (1894) gibt, trifft hier kaum zu, da die Faltenbildung bereits außerhalb der Mündung beginnt. Bei der Außenfalte fällt dagegen die Lage gegenüber dem Knick zwischen Columellarlippe und Parietallippe auf. Außerdem hängt die Größe der Falte von der Stärke des Knicks ab. Es scheint hier der flache Eingeweidetasack in seiner ganzen Länge die Abknickung an der Innenseite auf die Außenseite zu übertragen. Die so entlang der Außenwand verlaufende Falte des Mantels wurde durch erhöhte Absonderung von Hypostracum ausgefüllt.

D) Pathologische Bildungen an *Trochactaeon*

1. Lamellenbildung. Bei zahlreichen Gehäusen von *Trochactaeon* treten in den Umgängen konkave, konzentrische Lamellen auf, die sich durch ihre braune Farbe und die verhältnismäßig weiten Abstände deutlich von den übrigen Gehäuseschichten abheben (Taf. 9, Abb. 57). Die ersten Umgänge werden durch die Lamellen zumeist vollständig ausgefüllt, spätere Umgänge werden in ihren abachsialen Abschnitten oft weitgehend ausgefüllt und dadurch stark verkürzt. Im letzten Umgang konnten diese Erscheinungen nicht beobachtet werden.

Lamellenbildung tritt nur bei Stücken auf, deren Schale bis tief in das Hypostracum abgerollt ist. Um diese Erscheinungen zu erklären, wollen wir wiederum auf die von BACHMAYER & BINDER (1967) angeführte *Astarte* (*T.*)

borealis verweisen. Hier reagierte der Mantel auf an der Schalenaußenseite bohrende Organismen durch die Bildung zahlreicher dünner, locker gelagerter Schichten im Inneren der Muschel. Da die Schichten von der Manteloberfläche gebildet werden, handelt es sich hier um eine pathologische Wucherung des Hypostracums.

Ähnlich sind die Lamellen bei *Trochactaeon* zu erklären: Die ständige Abrollung, mußte vor allem an den Suturen Angriffsflächen finden, wo das Hypostracum, das weicher als das Ostracum ist, an die Oberfläche tritt. Der Mantel wurde gereizt und reagierte durch die Bildung von Kalklamellen. Da im Apex oft ganze Umgänge ausgefüllt wurden, muß das Tier auch die Fähigkeit besessen haben, den Eingeweidesack aus diesen, am meisten gefährdeten Abschnitten zurückzuziehen, um sie vollständig ausfüllen zu können.

2. Verminderung der Umgangshöhe. In der Sammlung des Naturhistorischen Museums ist ein *Trochactaeon* aus Abtenau aufbewahrt (Akqu. Nr. 1856-47-198), bei dem es sich wohl um das pathologisch veränderte Gehäuse eines *Trochactaeon conicus* handelt (Tafel 6, Fig. 43, 44). Das Gehäuse ist 92 mm hoch und im letzten Umgang 28 mm breit. Die Spira ist gebogen. Die Umgänge sind niedrig und stark konvex. Die Außenwände der ersten Umgänge sind normal dick, die späteren Umgänge sind jedoch dünnwandig. Die Parietallippe ist dagegen immer dick. Während die Außenlippe und die Parietallippe im Vergleich zum normalen *T. conicus* sehr kurz sind, zeigt die Columellarlippe normales Wachstum und trägt auch drei Spindelfalten. Dadurch, daß die Columellarlippe so hoch ist, Außenlippe und Parietallippe aber so kurz, kommt die schon von außen sichtbare, für *Trochactaeon* äußerst gering hohe Umfassung der einzelnen Umgänge zu Stande. Auch die Zunahme des Innenraums ist dadurch weitaus geringer als beim normalen *T. conicus*. Eine Sutura wurde nicht gebildet. Im letzten Umgang, der etwas weniger als die anderen auskristallisiert ist, kann das Anschließen der Außenlippe an die Parietallippe beobachtet werden. Im Bereich der Sutura treten hier Verbiegungen der Außenlippe auf, die wohl nicht erst postmortal entstanden sind.

Diese abnormale Gehäuseform scheint folgendermaßen entstanden zu sein: Im juvenilen Alter wurde die Mündung verletzt. Es wurde sowohl der Rand der Außenlippe, als auch der obere Abschnitt der Parietallippe entfernt. Dadurch konnte der Mantel in diesem Abschnitt nur beschränkt weiterwachsen, was sich natürlich auch auf die Schale auswirkte. Die Columellarlippe konnte sich dagegen normal entwickeln. Die Innenwand wird größtenteils durch die bereits außerhalb der Mündung entstehende Inductura gebildet und zeigt daher keine Einschränkung in der Dicke. Dagegen wurde die Ablagerung von Hypostracum an der Außenwand weitgehend gedrosselt, um den Platz für den Eingeweidesack nicht noch mehr einzuengen.

Natürlich erforderte dieses hohe und schmale Gehäuse eine ganz andere Einstellung des Weichkörpers gegenüber der Schale als beim normalen *T. conicus*. Wahrscheinlich wurde das Gehäuse seitlich hängend nachgeschleift.

E) Zur Ökologie von *Trochactaeon*

Die Ökologie von *Trochactaeon* wurde bereits von KOLLMANN (1965) ausführlich behandelt. Es möge daher hier die Zusammenfassung der dortigen Ergebnisse genügen:

1. *Trochactaeon* kommt im polyhalinen bis ?pleiomesohalinen Wasser vor und zeigt sich damit wesentlich unempfindlicher gegen einen Wechsel im Salzgehalt als *Actaeonella*, die das Polyhalinikum, das Pleiomesohalinikum und das Meiomesohalinikum bewohnte. Aus dem bei *Trochactaeon* häufigen Befall durch den bohrenden Schwamm *Cliona* läßt sich der Lebensraum in marinem Milieu ableiten. Nach BOEKSCHOTEN (1966) ist neben zahlreichen marinen Vorkommen nur eines in schwach brackischem Wasser bekannt.

2. *Trochactaeon* ist eine Form des seichten Bereichs. Dies geht auch aus dem häufigen Befall durch *Cliona* hervor, die nach SCHREMMER (1954) vor allem Wassertiefen von 2–10 m bevorzugt.

3. Obwohl *Trochactaeon* zumeist auf sekundärer Lagerstätte gefunden wird, dürfte die Einbettung der Gehäuse in Ton und tonigem Sand auf die Bevorzugung weicher, größtenteils schlammiger Böden schließen lassen.

F) Zur systematischen Stellung von *Trochactaeon*

Ein kurzer Überblick soll die verschiedenen systematischen Zuordnungen zeigen, die die Actaeonellidae seit der Begründung der Gattung *Actaeonella* durch d'ORBIGNY (1842) erfahren haben. D'ORBIGNY stellte *Actaeonella*, und damit die erst später davon abgetrennte Gattung *Trochactaeon*, zusammen mit *Actaeon*, *Avellana* (d'ORBIGNY führt auch die heute als Untergattung von *Avellana* verstandene *Ringinella* an), *Ringicula* und *Globiconcha* zur Familie Actaeonidae. Ebenfalls zu dieser Familie gehört nach d'ORBIGNY die von COSSMANN zu den Volutidae gestellte Gattung *Volvaria*. Von ZITTEL (1881–1885) werden diese Gattungen an die Opisthobranchier (MILNE-EDWARDS, 1848) angeschlossen. Diese systematische Stellung wurde von den meisten Forschern beibehalten. Wir wollen hier nur FISCHER (1887), COSSMANN (1895), ZILCH (1960), PČELINTSEV & KOROBKOW (1960) und TAYLOR & SOHL (1962) erwähnen. Im Gegensatz dazu wurde von TERMIER & TERMIER (1952) im „Traité de Paléontologie“ und von POKORNY (1959) eine systematische Stellung der Actaeonellidae bei den Prosobranchiern vertreten.

Es erscheint daher hier nötig, die in den vorhergehenden Kapiteln beschriebenen Schalenmerkmale und die sich daraus ergebenden anatomischen Details mit denen rezenter Prosobranchier und Opisthobranchier zu vergleichen, um eine möglichst sichere Zuordnung zu einer der beiden Unterklassen zu erhalten. Als wesentlich erscheinen uns hier folgende Punkte:

Larvalwindungen

Gehäuseform

Anal sinus

1. Larvalwindungen. Die Heterostrophie der Larvalwindun-

gen von *Trochactaeon*, die bisher nicht sicher bekannt war, spricht mit großer Sicherheit für die Zugehörigkeit zu den Opistobranchiern, da sie fast nur auf diese Gruppe beschränkt ist.

2. Gehäuseform. POKORNY (1959) wies darauf hin, daß das große und massive Gehäuse ein prosobranches Kennzeichen sei. Auch die Fähigkeit, den Kopf-Fußabschnitt in das Gehäuse zurückzuziehen, die wir bei *Trochactaeon* vermuten, ist vor allem bei Prosobranchiern verbreitet. Sie ist jedoch auch bei primitiven Opistobranchiern zu beobachten. Bei vielen Arten von *Trochactaeon* werden die früheren Umgänge fast vollständig von den späteren umhüllt. Die Mündung ist daher im Vergleich zur Gesamthöhe sehr hoch. Nach NAEF (1913) besteht bei Opistobranchiern die Tendenz, die Spira immer mehr einzuziehen und den Eingeweidesack immer mehr zu reduzieren. Die hohe Mündung bei *Trochactaeon* würde daher für eine systematische Stellung bei den Opistobranchiern sprechen. Ein weiteres Merkmal, das nach NAEF auf Opistobranchier hindeutet, ist die Flachheit des Eingeweidesacks, die aus der starken Einengung der früheren Umgänge durch Hypostracum abgeleitet werden kann.

3. Analsinus. Der Analsinus an der Sutura läßt, wie vorher beschrieben, auf einen rechts hinten in der Mantelhöhle liegenden After schließen. Es ist dies nach Untersuchungen an rezenten Gastropoden (FRETTER & GRAHAM, NAEF) ein opistobranches Merkmal.

Wir haben daher an *Trochactaeon*, und an den Actaeonellidae überhaupt, prosobranche und opistobranche Merkmale. Prosobranche ist das große, massige Gehäuse und die Fähigkeit, den Kopf-Fußabschnitt zurückzuziehen. Bedingt opistobranche ist das heterostrophe Larvalgewinde. Sicher opistobranche ist die hohe Mündung, die hinten in die Mantelhöhle mündende After und die Flachheit des Eingeweidesacks. Das gemeinsame Vorkommen von Merkmalen der beiden Unterklassen bedeutet dennoch keinen Widerspruch. Auch bei *Actaeon tornatilis* finden wir eine ähnliche Organisation wie bei *Trochactaeon*. Das große Gehäuse zeigt jedenfalls, daß *Trochactaeon* und die übrigen Vertreter der Actaeonellidae eine primitive Gruppe der Opistobranchier sind. In Analogie mit *Actaeon tornatilis* muß daher mit NAEF angenommen werden, daß im Nervensystem der Actaeonellidae die Torsion noch nicht weit so zurückgenommen war, wie dies bei den höher entwickelten Opistobranchiern der Fall ist.

III. SYSTEMATISCHER TEIL

Fam.: Actaeonellidae PČELINTSEV

Genus: *Trochactaeon* MEEK

Typus: *Trochactaeon renauxianus* (d'ORBIGNY) [= *Actaeonella*]

Diagnose (nach MEEK, 1863): Gehäuse turmförmig, ziemlich dick; am breitesten immer über der Mitte des letzten Umgangs. Letzter Umgang groß, oben gerundet, läuft von der Nähe der Spitze mit konvexen oder aufge-

blähten Seitenwänden zur Basis. Spira im allgemeinen niedrig. Sie erhebt sich manchmal kaum über den letzten Umgang und kann sogar eingesunken sein. Wenn sie erhaben ist, sind die Flanken zumeist konkav. Suturen manchmal tief. Oberfläche nahezu glatt. Apertur sehr eng und lang, unten im allgemeinen fast spitz oder nur wenig gerundet. Außenlippe scharf oder stumpf, innen glatt. Innenlippe unten verdickt und in drei Falten gelegt, die sich von Umgang zu Umgang an der Spindel fortsetzen. (Übersetzt aus dem Englischen.)

Bemerkungen: Bereits SOWERBY (1835) ordnete die Vertreter der später von d'ORBIGNY (1842) unter dem Namen *Actaeonella* zusammengefaßten Formen, die er aus den Ostalpen beschrieb, verschiedenen, allerdings rezenten Gattungen zu. Formen mit Spira stellte er zu „*Tornatella*“ (= *Actaeon*), involute Formen zu *Volvaria*. Auch MÜNSTER (1844) stellt die von ihm abgebildeten und beschriebenen Formen zu „*Tornatella*“. Erst d'ORBIGNY erkannte die Eigenständigkeit der Kreideformen gegenüber den rezenten und vereinigte sowohl die Formen mit Spira als auch die involuten in der Gattung *Actaeonella*. Eine abermalige Trennung der Gattung in involute (*Actaeonella*) und Formen mit Spira (*Trochactaeon*) nahm MEEK (1863) vor. *Trochactaeon*, ob er jetzt als Genus oder als Subgenus aufgefaßt wird, hat daher die Priorität vor allen späteren Namen, unter denen die gleiche Gruppe ebenfalls beschrieben wurde. So versteht STOLICZKA (1865), dem *Actaeonella* im Sinne von d'ORBIGNY ebenfalls zu divergent erscheint, ohne die Arbeit von MEEK zu kennen, unter *Actaeonella* Formen mit Spira, unter *Volvaria* dagegen die involuten. 1867 anerkennt STOLICZKA jedoch die Priorität von *Trochactaeon* MEEK. QUENSTEDT (1881–1884) wiederum behält für involute Formen den Namen *Volvaria* LAMARCK bei, die „Riesenformen der Gosau und Abtenau“ faßt er unter *Tornata* zusammen. Er begründet dies damit, daß *Tornatella* LAM. infolge der Wortendung kleine Formen bezeichnet, was im Widerspruch zur Größe der Gosauformen steht. Diese „erhebt“ er daher zu *Tornata*. Da dieser Name ohnehin zugunsten von *Trochactaeon* einzuziehen ist, mag hier nur der Hinweis auf das im Sinne der Nomenklaturregeln ungültige Vorgehen genügen. Da QUENSTEDT außerdem noch *Actaeonella voluta* anführt, die dem *Trochactaeon lamarcki* entspricht, mag er wohl den Namen *Actaeonella* für kleine Formen mit Spira beibehalten haben.

Dem gegenüber verwenden ZEKELI (1852) und RÆUSS (1853) *Actaeonella* in dem von d'ORBIGNY geprägten Umfang. ZILCH (1959) und POKORNY (1959) betrachten *Actaeonella* MEEK (non d'ORBIGNY) und *Trochactaeon* MEEK als Subgenera von *Actaeonella* d'ORBIGNY. Wir haben bereits 1965 darauf verwiesen, daß wir die beiden Gattungen MEEK's als den Gegebenheiten am besten entsprechend betrachten. Bei der Bearbeitung von *Trochactaeon* wurde diese Ansicht noch bestärkt, da der vorher beschriebene Gehäuseaufbau eine andere Struktur des Weichkörpers bei *Trochactaeon* und bei *Actaeonella* bedingt. Außerdem lassen sich innerhalb der Gattung *Trochactaeon* ver-

schiedene Gruppen deutlich voneinander unterscheiden, denen zweifellos der Rang von Subgenera zu kommt. Es sind dies:

Trochactaeon MEEK

Neocylindrites SAYN

Eine dritte Untergattung wird wahrscheinlich durch mehrere nordamerikanische Arten gebildet (siehe Seite 249).

Trochactaeon und *Neocylindrites* kommen in der ostalpinen Oberkreide vor und werden daher in den folgenden Kapiteln näher behandelt. Die folgende Tabelle soll eine Übersicht über die Gehäusemerkmale der beiden Gruppen vermitteln:

Merkmale	<i>Trochactaeon</i>	<i>Neocylindrites</i>
Gehäuseform	rettichförmig—kugelig	zylindrisch
Seitenwände	stark gewölbt	flach gewölbt
Spira	lang—sehr kurz	immer sehr kurz
Schalendicke	sehr dick	mäßig dick
Anwachsstreifen	bogenförmig	s-förmig
Umgänge	seitlich angelagert	stark überlappend
Mündung	unten stark erweitert	unten nur schwach erweitert
Spindelfalten	3—(4)	(2)—3

MEEK (1863) beschrieb außerdem *Spiractaeon*, den er als Subgenus von *Trochactaeon* betrachtet. Darunter wären nach MEEK Formen mit Spiren zu verstehen, die etwa die Hälfte der Gesamthöhe ausmachen. Wie bereits POKORNY feststellte, ist es kaum möglich, derartige Formen von solchen mit kürzerer Spira zu trennen. Schon der von MEEK als Typus für *Spiractaeon* angegebene *Trochactaeon conicus* weist derartig große Unterschiede in der Spirenhöhe auf, daß dessen Extremformen verschiedenen Subgenera zugeordnet werden müßten.

Subgenus: *Neocylindrites* SAYN (1932).

Typus: *Trochactaeon (Neocylindrites) barremicus* SAYN 1932.

Diagnose (hier erstellt): *Trochactaeon* mit zylindrischen oder nahezu zylindrischen Seitenwänden, dessen Umgänge die vorhergehenden zu mehr als $\frac{2}{3}$ umschließen. Die Mündung ist unten nur wenig erweitert. 2—3 Spindelfalten.

Bemerkungen: Die Aufstellung des Subgenus *Neocylindrites* wurde von SAYN (1932) für zylindrische Formen von *Trochactaeon* vorgeschlagen. Nach Artikel 42b der „Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur“ wäre dieser Name allerdings ungültig, da von SAYN nicht ausdrücklich eine Typusart genannt wird. Da *Neocylindrites* als Subgenus aber bei der Beschreibung von *Trochactaeon barremicus* vorgeschlagen ist, betrachtet der Autor diese Form als typisch. Der Name wird daher beibehalten.

Arten von *Neocylindrites* treten erstmals im Barrême auf und sind bis in die oberste Kreide nachzuweisen. Aus dem Barrême macht COSSMANN

(1895, 1900) *Neocylindrites boutillieri* bekannt, der nur zwei Spindelfalten besitzt. Die übrigen Arten besitzen alle drei Falten. Von *Trochactaeon* i. e. S. unterscheidet sich *Neocylindrites* durch seine annähernd zylindrische Form und die enge, auch unten nur wenig erweiterte Mündung (siehe Tabelle). COSSMANN (1895, 1900) und SAYN (1932) wiesen auf die große Übereinstimmung zwischen den Gehäusen von den jetzt zu *Neocylindrites* gestellten Formen und von *Cylindrites* hin, der im Jura und in der Unterkreide mehrere Arten bildet. Der typische *Cylindrites*, dessen Gehäuse außen von *Neocylindrites* kaum zu unterscheiden ist, besitzt jedoch immer nur eine Spindelfalte, *Neocylindrites* dagegen zwei bis drei. Wie hier noch ausgeführt wird, handelt es sich bei *Cylindrites* um die Vorläuferform von *Neocylindrites* und damit von sämtlichen Actaeonellidae.

Trochactaeon (Neocylindrites) gosaviensis n. sp.

Tafel 1, Abb. 3, Tafel 6, Abb. 35—37

Name: Nach dem Auftreten in den Gosauschichten.

Holotypus: Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Akqu. Nr. 1967, Nr. 724/1.

Paratypoiden: Ebendort, Akqu. Nr. 1967, Nr. 724/2—5.

Locus typicus: Gams bei Hieflau, Steiermark. Fahrweg zum Gallerbauern (Punkt 1672 bei KOLLMANN 1964).

Diagnose: Schlanker *Neocylindrites* mit \pm hoher konkaver Spira. Letzter Umgang mit breiter schwieliger Suturrampe.

Beschreibung: *Trochactaeon (Neocylindrites) gosaviensis* hat eine länglich-spindelförmige Gestalt. Es liegen Stücke mit Gehäusehöhen von 30—68 mm vor. Kleine Formen sind seitlich etwas gewölbt, mit zunehmender Größe tritt aber immer stärkere Annäherung an die Zylinderform auf. Die Spira ist kurz und besitzt konkave Flanken. Bei kleineren Stücken verhält sich die Höhe der Spira zur Gesamthöhe wie 1 : 4 bis 1 : 6, bei größeren verändert sich der Quotient auf 1 : 10. Bei Stücken aus Brandenburg überwiegen solche mit höherer Spira, bei dem Material aus Gams sind sie in der Minderzahl. Bei großen Stücken hat der letzte Umgang eine tief eingesenkte Sutur. Er umfaßt die vorhergehenden Umgänge fast vollständig. Da er höher ist als der vorletzte Umgang, ist dieser von der Seite überhaupt nicht zu sehen. Bei den früheren Umgängen sind die Suturrampen sehr schmal und abgescrängt, beim letzten ist die Rampe jedoch immer breit und steht vollkommen horizontal. Die Breite der Suturrampe beträgt hier etwa 3 mm. Die Columellarlippe ist sehr hoch. Die Spindelfalten sind kräftig und vom übrigen Gehäuse durch eine tiefe Einschnürung abgesetzt. An dieser Stelle sind die Gehäuse zumeist abgebrochen. Bei einem Großteil des Materials liegt daher nur der obere Abschnitt der Gehäuse vor. Die erste Spindelfalte ist kräftig und scharf. Die beiden unteren sind rund und flach. Die Außenlippe ist sehr zerbrechlich und bei keinem Stück

vollständig erhalten. Die Innenlippe ist mit einer dünnen Inductura besetzt, die vom oberen Rand der Mündung nahezu parallel zur Gehäuseachse nach unten verläuft. Die enge Mündung erweitert sich nur im Bereich der Columellarlippe ein wenig.

Bemerkungen: Aus den Ostalpen wurden Vertreter von *Neocylindrites* bisher nicht erwähnt, obwohl gerade von *Neocylindrites gosaviensis* zahlreiche Stücke in den Wiener Sammlungen liegen. Von dem ebenfalls hier beschriebenen *Neocylindrites gradatus* unterscheidet sich *N. gosaviensis* durch das höhere und schlankere Gehäuse und die weitaus höhere Columellarlippe. Die Spira ist bei *N. gradatus* konvex. Die Umgänge sind bei *N. gradatus* deutlich abgesetzt, bei *N. gosaviensis* nicht. Die Inductura ist bei *N. gradatus* viel stärker zur Achse geneigt.

Bei Kartierungsarbeiten in der Gosau von Gams konnte ich *T. (N.) gosaviensis* dort finden und führte sie in Fossillisten als *Actaeonella (Trochactaeon) crisminensis* CHOFFAT an (KOLLMANN, 1964). Die Gosauform kann aber mit der portugiesischen nicht verglichen werden, da sie weitaus stärkere Spindelfalten besitzt. *T. (N.) barremicus* SAYN ist wesentlich kleiner, ebenso *T. (N.) boutillieri* COSSM., der außerdem nur zwei Spindelfalten besitzt. Ähnlich unserer Art ist auch *T. (N.) angustatus* PČEL. Auch hier umschließt der letzte Umgang den vorletzten fast vollständig und bildet eine horizontale Suturrampe. Diese Form ist aber im Verhältnis zur Höhe wesentlich breiter. Dies trifft auch für *T. (N.) cylindraceus* (STOLICZKA) zu.

Vorkommen: Gams bei Hieflau, Akogl (Punkt 1672 bei KOLLMANN, 1964), Haspelgraben, Punkt 1284.

Brandenberg, Krummbachgraben (Tirol).

Einstufung: In Gams „concovata“-Zone (= Santon?). In Brandenberg nach SCHULZ (1952) Santon.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
a) Holotypus	47	18	4
b) Paratypoide aus Gams	68	25	6
	47	23	3
	45	19	4
	37	15	3
	30	11	5
	42	18	4
	47	20	5
	52	20	5
	32	12	3
	25	11	3
	36	14	7

	Höhe	Breite	Spira
Brandenberg	37	15	7
	31	12	6
	35	13	8
	32	12	3
	36	13	9
	30	12	3

Trochactaeon (Neocylindrites) gradatus n. sp.

Tafel 1, Abb. 4, Tafel 6, Abb. 39, 40

Name: *gradatus* = lat. abgestuft. Nach der getreppten Spira.

Holotypus: Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung. Akqu. Nr. 1967, Nr. 726/1.

Paratypepoide: Ebendort, Akqu. Nr. 1967 Nr. 726/2—4, 1967, Nr. 727, 1967, Nr. 728.

Locus typicus: Vorderstoder.

Stratum typicum: Gosauschichten, „*concovata*“-Zone.Diagnose: *Neocylindrites* mit mäßig hoher konvexer Spira. Die Umgänge besitzen nahezu horizontale Suturrampen und sind deutlich voneinander abgesetzt.

Beschreibung: Die Gehäusehöhe beträgt bei *T. (N.) gradatus* 28—60 mm. Die Zone größter Dicke liegt im oberen Drittel des Gehäuses. In der Gehäusemitte ist eine flache Einschnürung zu beobachten. Die Spira ist immer konvex. Sie nimmt etwa $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ der Gesamthöhe ein. Die Umgänge besitzen breite, schwach nach außen abfallende Suturrampen und sind deutlich voneinander abgesetzt. Die Außenlippe ist bei keinem Stück vollständig erhalten. Die Columellarlippe ist mäßig hoch. Die darauf liegenden Falten sind nicht sehr scharf. Die Einschnürung oberhalb der ersten Spindelfalte ist schwach. An der Parietallippe zieht vom oberen Abschnitt der Mündung eine dünne Inductura nach unten. Ihr Rand ist mit etwa 30° gegen die Gehäuseachse geneigt. Im unteren Abschnitt umfängt sie die Spindel.

Bemerkungen: Allein durch den verschiedenen Verlauf des Inductura-Randes sind *T. (N.) gradatus* und *T. (N.) gosaviensis* gut zu trennen. Dieser verläuft bei *T. gradatus* schräg zur Gehäuseachse, während er bei *T. gosaviensis* nahezu parallel dazu angeordnet ist. Falls die Inductura nicht vorhanden ist, kann zur Abtrennung die verschiedene Gehäuseform herangezogen werden. *T. gradatus* ist kürzer und dicker, die Columellarlippe ist kürzer als bei *T. gosaviensis*. Die Spira ist getreppt, während sie bei *T. gosaviensis* glatt und zumeist konkav ist.

Vorkommen: Vorderstoder (gefunden von Dr. W. JANOSCHEK), Schindelgraben bei St. Gallen, Steiermark (gefunden von Förster L. SCHÜSSLER, St. Gallen), Gams bei Hiefalau.

Einstufung: W. JANOSCHEK gibt für den Fundort in Vorderstoder

„*concovata*“-Zone an. Die gleiche Einstufung gilt für Gams. Das Vorkommen von St. Gallen konnte bisher nicht genauer eingestuft werden.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Holotypus	47	18	8
Paratypoide Hinterstoder	60	7	8
	50	21	8
	44	21	6
	40	26	5
	42	19	6
	37	14	6
	28	11	4
Gams	41	18	10
St. Gallen	58	23	6
	50	24	5

Subgenus: *Trochactaeon* MEEK 1863.

Typus: MEEK 1963: *Trochactaeon renauxianus* (D'ORBIGNY) [= *Actaeonella*].

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Bereits im Abschnitt über die Gattung *Trochactaeon* wurde auf die Charakteristika der Untergattungen hingewiesen. Zum Unterschied von *Neocylin-drites* ist bei *Trochactaeon* i. e. S. das Gehäuse immer breit bis sehr breit. Die Umgänge sind immer stark nach außen gewölbt. Die Suturrampe ist deutlich ausgebildet. Die Mündung ist unten immer weit. Die Anzahl der Spindelfalten beträgt fast immer drei. BOESE führt aus Argentinien auch Formen mit vier Falten an.

Trochactaeon (*Trochactaeon*) *sanctae-crucis* (FUTTERER)

Tafel 3, Abb. 16—18, Tafel 5, Abb. 24—26

1852 *Actaeonella Renauxiana* ZEKELI p. 41, pl. 7, fig. 1—5.

1852 *Actaeonella glandiformis* ZEKELI p. 43, pl. 7, fig. 9a—c.

1853 *Actaeonella Renauxiana* REUSS p. 16.

1865 *Actaeonella gigantea* STOLICZKA p. 36.

1884 *Actaeonella Renauxiana* (QUENSTEDT) p. 457, pl. 202, fig. 122, 126, 127.

1892 *Actaeonella Sanctae-Crucis* FUTTERER p. 119, pl. 12, fig. 1—7, 8?

1895 *Actaeonella Sanctae-Crucis* BÖHM p. 143, pl. 14, fig. 3.

1896 *Trochactaeon Renauxianus* COSSMANN p. 245, pl. 1, fig. 5.

1959 *Actaeonella* (*Trochactaeon*) *renauxiana* POKORNY p. 961, pl. 1, fig. 2.

non: 1901—1902 *Trochactaeon giganteus* var. *glandiformis* CHOFFAT, p. 113, pl. 1, fig. 20, 21 = *T. galloprovincialis* COSSM.

1919 *Trochactaeon giganteus* var. *glandiformis* HOJNOS p. 95.

Material: 4 Stück aus dem Wegscheidgraben, Becken von Gosau (Naturhistor. Mus. Wien, Akqu. Nr. 1967, Nr. 735/1—3), 5 Stück aus dem Schnecken-

graben bei Piesting, NÖ. (Naturhistor. Mus. Wien, Akqu. Nr. 1967, Nr. 736/1—4).

Zum Vergleich stand Material vom Lago di Santa Croce in den Venetianer Alpen zur Verfügung (Naturhistorisches Museum, Akqu. Nr. 1888 Nr. 22).

Diagnose: FUTTERER (1892) gibt keine Diagnose. Sie wird daher hier erstellt: Großer, eiförmiger *Trochactaeon*, dessen Schale im oberen Teil stark bauchig, nach unten jedoch konisch verlängert ist. Die Inductura ist in der oberen Mündungshälfte sehr dick und wulstförmig, im unteren Abschnitt wesentlich dünner.

Beschreibung: In den Nördlichen Kalkalpen ist *T. sanctaerucis* etwas kleiner als die Originalstücke aus dem Senon des Lago di Santa Croce. Die Größe adulter Exemplare aus den Nordalpen schwankt zwischen 29 und 75 mm, die aus Norditalien erreichen dagegen Werte um 100 mm. Das Gehäuse ist nach unten spitz konisch ausgezogen und annähernd eiförmig. Die Spira beträgt etwa $\frac{1}{6}$ der Gesamthöhe des Gehäuses. Die Umgänge besitzen breite, nach außen geneigte Suturrampen, die in einigen Fällen auch flache Rinnen bilden. Der letzte Umgang ist in seinem oberen Drittel aufgebläht. Die Außenlippe ist bei keinem meiner Stücke vorhanden. Die Columellarlippe ist hoch und besitzt drei kräftige Falten. Adulte Gehäuse zeigen eine sehr dicke Inductura. Diese ist im oberen Abschnitt der Mündung außerordentlich dick, wird aber unter der Gehäusemitte um ca. $\frac{3}{4}$ dünner. Der Außenrand der Inductura schließt mit der Gehäuseachse einen Winkel von 25° ein. In der Höhe der ersten Spindelfalte biegt der Außenrand der Inductura nach unten um, so daß er parallel zur Gehäuseachse steht. Die Spindel wird von der Inductura umfaßt.

Achsiale Schnitte zeigen, daß die Inductura nicht so hoch ist wie der letzte Umgang, sondern etwas unterhalb der Sutura ziemlich abrupt endet (Abb. 16). Im letzten Umgang besteht zwischen Parietallippe und Columellarlippe nahezu kein Knick. Die Außenfalte ist daher nur flach und undeutlich. Die Spindel ist dünn, in den früheren Umgängen ist sie größtenteils überhaupt weggelöst. An den Flanken der Spira ist hier viel Kalk abgesetzt.

Im Schneckengarten bei Piesting treten in großer Masse kleinwüchsige Exemplare von *T. sanctaerucis* auf. Es handelt sich hier ebenfalls um Formen mit hohen Umgängen, die sich \pm umschließen, und daher auch verschiedenen hohe Spiren besitzen. Wie in den frühen Umgängen der großen Exemplare ist die Inductura hier dünn. Die Columellarlippe ist lang und parallel zur Gehäuseachse. Die Spindel ist immer dünn.

Bemerkungen: Zweifellos handelt es sich bei *T. sanctaerucis* um die Formen, die ZEKELI und POKORNY als *Actaeonella renauxiana* beschrieben. Nach D'ORBIGNY müßte der Name richtig *Actaeonella renauxi* heißen, doch hat sich die andere Endung eingebürgert. Wie D'ORBIGNY selbst ausführt, ist die der Erstbeschreibung dieser Art beigefügte Abbildung aus zwei verschiedenen Stücken zusammengezeichnet. Ein Stück, das der Sammlung RENAUX entstammt, wurde von POKORNY untersucht und zum Typus für

T. renauxi erklärt. Das andere, kleinwüchsigeres Stück, ist in der Sammlung D'ORBIGNY am Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris aufbewahrt. Dieses konnte ich dort untersuchen. Während bei dem Stück aus der Sammlung RENAUX die Spira nahezu vollständig abgerieben ist, besitzt das Exemplar des Museums eine stumpfwinkelige Spira, die etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamthöhe ausmacht. Die Flanken der Spira sind schwach konkav, jedoch niemals so stark, wie dies D'ORBIGNY darstellt. Das Stück aus dem Museum ist daher gut mit dem von ROMAN & MAZERAN (1920) zu vergleichen. Für das aus der Sammlung RENAUX wurde das von POKORNY bestritten, obwohl es infolge seines äußerst schlechten Erhaltungszustandes nur sehr bedingt Schlüsse auf die ursprüngliche Gehäuseform zuläßt. Auch ich konnte bei Aufsammlungen im „Grés rouge“ von Uchaux, der Typlokalität von *T. renauxi* ein Stück dieser Art finden, das mit dem von ROMAN & MAZERAN übereinstimmt (Naturhistor. Mus. Akqu. Nr. 1966 Nr. 688/11).

Vergleiche zwischen *T. renauxi* und *T. sanctaegrucis* zeigen nun, daß Unterschiede bestehen, die die Zuordnung zur gleichen Art nicht gestatten. Die einzelnen Umgänge überlappen sich bei *T. renauxi* nicht in dem Maß wie bei *T. sanctaegrucis*. Das Gehäuse ist bei *T. sanctaegrucis* im oberen Abschnitt wesentlich stärker aufgebläht. Die Columellarlippe ist viel höher. Die Seitenwände laufen bei *T. sanctaegrucis* unten unter einem sehr spitzen Winkel zusammen, bei *T. renauxi* unter einem wesentlich stumpferen. Auch die dicke Inductura des letzten Umgangs fehlt bei *T. renauxi*. Die Inductura ist dort vielmehr dünn und überzieht die Außenwand des vorhergehenden Umgangs mit gleichmäßiger Stärke.

Ähnlichkeiten mit *T. giganteus*, mit dem *T. sanctaegrucis* bei uns vielfach zusammengezogen wurde, bestehen wenige. Schon auf den ersten Blick ist *T. sanctaegrucis* mit seinem unten spitz konischen Gehäuse von dem stark aufgeblähten *T. giganteus* zu unterscheiden. Als kleinwüchsige Form von *T. sanctaegrucis* muß *Actaeonella glandiformis* ZEKELI angesehen werden, die ZEKELI aus dem Schneckengarten bei Piesting beschrieb. Wie bereits ZEKELI ausführte, wechselt die Form der Spira sehr stark, da die letzten Umgänge die früheren verschieden stark umfassen. Die Ähnlichkeit mit kleinwüchsigen Exemplaren von *T. giganteus* ist hier sehr groß. Im Anschluß sind jedoch beide Arten immer deutlich zu unterscheiden, da *T. sanctaegrucis* eine dünne, beiderseits parallele Spindel besitzt, *T. giganteus* jedoch immer eine dicke, unten konisch zusammenlaufende. Die Spindel ist außerdem bei *T. giganteus* wesentlich kürzer. Auf keinen Fall zu *T. sanctaegrucis* gehören *T. giganteus* var. *glandiformis* CHOFFAT und die unter dem gleichen Namen von HOJNOS beschriebene Form. Wie später noch erläutert wird, fallen die von CHOFFAT beschriebenen Stücke unter die Variationsbreite von *T. galloprovincialis* COSSM. COSSMANN (1896) beschrieb dagegen aus dem Senon von Lauradel (Aude, Frankreich) einen *Trochactaeon*, den er zu *T. renauxi* stellt. Er weist hier vor allem auf die große Übereinstimmung mit den von ZEKELI beschriebenen Gosauformen hin.

Vorkommen: In den Nordalpen ist *T. sanctaerucis* aus dem Wegscheidgraben, dem Stöckelwaldgraben und der Traunwand im Becken von Gosau, aus dem Schneckengarten bei Piesting, aus Gams bei Hieflau und aus Brandenberg bekannt.

In den Südalpen kommt *T. sanctaerucis* in Calloneghe im Bereich des Lago di Santa Croce vor.

Das von COSSMANN beschriebene Vorkommen von Lauradel konnte nicht überprüft werden.

Einstufung: Von FUTTERER wurde die Lokalität Calloneghe in das Turon eingestuft. BÖHM (1895) berichtete dies auf Grund einer Rudistenfauna auf Untersenon. Der von ihm abgebildete Rudist dürfte ein *Hippurites oppeli santoniensis* KÜHN sein, der eine Einstufung in das Obersanton wahrscheinlich macht.

Santon dürfte auch die Einstufung für die Vorkommen des Beckens von Gosau sein, die unterhalb des Rudistenriffes des Obersanton liegen (FELIX, 1908). Oberhalb des gleichen Horizontes liegt in Piesting der „Schneckengarten“. Diese Schichten werden daher von PLÖCHINGER (1962) in das Unter-campan eingestuft. Nachgewiesen konnte diese Altersstellung allerdings nicht werden.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Wegscheidgraben	75	42	12
	58	33	10
	28	15	6
	29	17	7
	64	37	12
Piesting	33	16	2
	29	17	5
	30	19	5
	19	9	4
	16	8	3

Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki (SOWERBY)

Typus: *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki lamarcki* (SOWERBY) [*Tornatella*].

Diagnose: Kleiner bis mittelgroßer *Trochactaeon* mit konkaver bis leicht konvexer Spira, deren Höhe $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Gesamthöhe ausmacht. Die Umgänge besitzen breite Suturrampen.

Es ist nötig, hier eine Diagnose zu erstellen, da SOWERBY (1835) keine gab. Die Diagnose von MÜNSTER, die auch POKORNY (1959) wiedergibt, ist

derartig weit gefaßt, daß darunter ein großer Teil aller *Trochactaeon*-Arten fallen müßte.

Bemerkungen: *T. lamarcki* kann auf Grund seiner verhältnismäßig geringen Größe, der breiten Suturrampen und der hohen Spira jederzeit leicht identifiziert werden. Einige Verwirrung kam jedoch in die Fassung dieser Art, da MÜNSTER (1841–1844) einen großen, seitlich stark aufgeblähten *Trochactaeon*, der später von D'ORBIGNY (1850) *Acteonella goldfussi* benannt wurde, als *Tornatella lamarcki* beschrieb. Den richtigen *Trochactaeon lamarcki* benannte MÜNSTER *Tornatella voluta*. D'ORBIGNY (1850) führte im „Prodrome de Paléontologie Stratigraphique“ neben *Actaeonella lamarcki*, als dessen Typus er die von SOWERBY beschriebene Form ansieht, noch *Actaeonella voluta* GOLDF. an. Auf Unterschiede zwischen beiden Formen wird nicht eingegangen. ZEKELI (1852) übernimmt von MÜNSTER den Namen *Actaeonella voluta* für *Trochactaeon lamarcki* im Sinne SOWERBY's. Unter *Actaeonella lamarcki* versteht ZEKELI dagegen Formen, die wir zu *Trochactaeon giganteus subglobosus* (MÜNSTER) und zu *T. goldfussi* (D'ORB.) rechnen müssen. Erst REUSS (1853) zieht *Actaeonella voluta* zugunsten des älteren Synonyms *Actaeonella lamarcki* ein. STOLICZKA (1865) zieht zwar *Trochactaeon lamarcki* mit den von ZEKELI unter dem Namen *Actaeonella voluta* beschriebenen Formen zusammen, bezweifelt aber die Zugehörigkeit von „*Actaeonella*“ *voluta* MÜNSTER zur gleichen Art. Es ist jedoch sicher, daß es sich um ein und dieselbe Art handelt. Wie POKORNY (1959) ausführt, ist das Original MÜNSTER's schlecht erhalten, so daß die stufenweisen Absätze der Spira abgerollt sind. Dadurch wird eine andere Form vorgetäuscht, als ursprünglich vorhanden war.

Bisher von *Trochactaeon lamarcki* nicht abgetrennt wurden Formen, die in Brandenburg in anderen Schichten als der typische *Trochactaeon lamarcki* gefunden wurden. Wie folgende Tabelle zeigt, unterscheidet sich diese, hier als *T. lamarcki brandenburgensis* neu beschriebene Form, in vielen Details vom Typus, wobei aber die charakteristische Gehäuseform mit hoher getreppter Spira beibehalten ist.

Merkmale	<i>T. lamarcki lamarcki</i>	<i>T. lamarcki brandenburgensis</i>
Größe	klein bis mittelgroß	mittelgroß
letzter Umgang	nicht aufgebläht, Eindellung oder Verflachung in der Gehäusemitte	etwas aufgebläht. Verflachung in der Gehäusemitte
Spira	$\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Gesamthöhe	$\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ der Gesamthöhe
Suturrampen	waagrecht oder wenig nach außen geneigt	stark nach außen geneigt, rinnenförmig
Mündung	eng	etwas erweitert
Inductura-Rand	geradlinig. Trifft oberen Rand der 1. Spindelfalte unter spitzem Winkel	umschließt Spindel. Knick in der Mitte des Umgangs

Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki lamarcki (SOWERBY)

Tafel 1, Abb. 7, Tafel 5, Abb. 29—31

- 1835 *Tornatella Lamarcki* SOWERBY p. 418, pl. 39, fig. 16.
 1844 *Tornatella voluta* MÜNSTER p. 49, pl. 177, fig. 14.
 1850 *Acteonella Lamarcki* d'ORBIGNY p. 220, Nr. 179.
 1850 *Acteonella voluta* d'ORBIGNY p. 220, Nr. 182.
 1852 *Actaeonella voluta* ZEKELI p. 42, pl. 7, fig. 6a—d.
 1853 *Actaeonella Lamarcki* REUSS p. 15.
 1865 *Actaeonella Lamarckii* STOLICZKA p. 37.
 1867 *Actaeonella syriaca* FRAAS p. 95, pl. 1, fig. 2.
 1867 *Actaeonella Salomonis* FRAAS p. 96, pl. 1, fig. 1.
 1884 *Tornata voluta* QUENSTEDT p. 452, pl. 202, fig. 123.
 1884 *Actaeonella voluta* QUENSTEDT p. 452, pl. 202, fig. 115.
 1903 *Actaeonella Salomonis* DACQUE p. 383, pl. 35, fig. 3—6.
 1921 *Actaeonella Salomonis* DACQUE p. 185, fig. 43.
 1921 *Actaeonella voluta* DACQUE p. 185, fig. 54.
 1954 *Actaeonella lamarcki* SCHREMMER p. 297.
 1957 *Actaeonella giganteus* var. *glandiformis* PEJOVIČ p. 77, pl. 6, fig. 3.
 1959 *Acteonella (Trochactaeon) lamarcki* POKORNY p. 963, pl. 2, fig. 7.
 1964 *Acteonella (Trochactaeon) lamarcki* KOLLMANN p. 86, 88.
 1966 *Acteonella (Trochactaeon) lamarcki* MARINCAS p. 27, pl. 3, fig. 6.
 non: 1844 *Tornatella Lamarckii* MÜNSTER p. 418, pl. 177, fig. 10 (= *Trochactaeon goldfussi* d'ORBIGNY).
 1852 *Actaeonella Lamarckii* ZEKELI p. 40, pl. 6, fig. 2—5 (fig. 2, 3 = *Trochactaeon giganteus subglobosus*, fig. 4, 5 = *T. goldfussi*).
 1884 *Tornata Lamarckii* QUENSTEDT p. 456, pl. 202, fig. 130 (= *Trochactaeon goldfussi*).
 1951 *Actaeonella lamarcki* PASIČ p. 70, pl. 3, fig. 1 (= *Trochactaeon giganteus subglobosus* MÜNSTER).

Typus: Das von SOWERBY (1835) pl. 39, fig. 16 abgebildete Stück aus dem British Museum (Nat. Hist.), aufgestellt von POKORNY (1959).

Locus typicus: Gams bei Hieflau, Steiermark. Lokalität Noth.

Stratum typicum: Gosauschichten, Sande und Sandsteine im Hangenden der kohleführenden Mergel. Oberes Santon.

Material: Zahlreiche Stücke aus Gams, Windischgarsten, Brandenburg und Lunz.

Diagnose: Kleiner bis mittelgroßer *Trochactaeon*, dessen gerade bis konkave Spira $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Gesamthöhe ausmacht. Die breiten Suturrampen sind waagrecht oder wenig nach außen geneigt. Der Rand der Inductura verläuft parallel zur Achse.

Beschreibung: An der Typlokalität, im Gosaubecken von Gams, tritt *T. lamarcki lamarcki* in großer Häufigkeit auf. Neben gut erhaltenen Stücken kommen hier auch vollständig von Bohrschwämmen zerfressene vor, wie sie SCHREMMER (1954) auch aus Lunz beschreibt. Aus Sedimenten der gleichen Lokalität konnten auch die vorher beschriebenen heterostrophen Larvalwindungen herausgeschlämmt werden. Neben der Gamser Gosau lieferte vor allem der Weißenbach bei Brandenburg gut erhaltene Stücke.

Die Größenverhältnisse variieren bei der Gamser Fauna sehr stark. Die Gehäusehöhen liegen zwischen 22 und 66 Millimetern bei sieben Umgängen. Der Anteil der Spira an der Gesamthöhe beträgt $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{4}$. Anschlüsse von Stücken, bei denen die Spira eine geringere Höhe aufweist, zeigten, daß hier eine achsiale Zusammenstauchung aufgetreten ist. Der Apicalwinkel erreicht Werte zwischen 50 und 75°. Wie bei den meisten *Trochactaeen* ist auch hier die zarte Außenlippe in den meisten Fällen abgebrochen. Die nahezu parallelen Seitenwände zeigen in der Gehäusemitte eine Verflachung oder eine schwache Eindellung. Bei einem Exemplar aus Brandenburg ist überdies die ursprüngliche Schalenzeichnung erhalten geblieben. Am letzten Umgang treten parallele Zacken auf, deren Spitzen in die Aufrollungsrichtung zeigen. Die gleiche Zeichnung führen **TERMIER** und **TERMIER** (1952) auch von *Trochactaeon ghazirensis* an. Bei einigen anderen, ebenfalls aus Brandenburg stammenden Stücken, konnte die gleiche Zeichnung unter dem UV-Licht beobachtet werden.

Die Gehäusemündung ist eng und unten nur ganz wenig erweitert. Die Columellarlippe ist mit drei nahezu gleich starken Falten besetzt. Die erste Spindelfalte biegt in der Mündung nach unten um und verschmilzt mit der Basallippe. Nach Wegbrechen der Außenlippe ist festzustellen, daß die beiden unteren Falten im letzten Abschnitt vor der Mündung immer flacher werden, aber niemals darüber hinausgehen. Zunächst verschwindet die mittlere Falte, 3–4 mm später auch die untere. Aus der Gehäusemündung tritt nur die erste Spindelfalte hervor. Die dünne Inductura ist bei einigen Stücken aus Gams und aus Brandenburg zu sehen. Sie verläuft vom oberen Rand der Mündung nahezu oder ganz parallel zum Rand der Außenlippe bis zur 1. Spindelfalte, mit der sie sich unter einem Winkel von ca. 50° trifft. Ihr Rand ist mit 0–15° zur Gehäuseachse geneigt.

Bemerkungen: Bei schlechtem Erhaltungszustand ist *Trochactaeon lamarcki lamarcki* naturgemäß nur in beschränktem Umfang von *T. lamarcki brandenbergensis* abzutrennen. Im allgemeinen wird jedoch auch hier die Bestimmung möglich sein, da sich *T. lamarcki lamarcki* zumeist durch geringere Größe, gerade bis konkave Spira und ebene Suturrampen von *T. lamarcki brandenbergensis* unterscheidet. Falls die Mündung erhalten ist, ist der nicht über die Außenlippe hinaustretende Rand der Inductura und dessen spitzwinkeliges Abschneiden an der ersten Spindelfalte ein eindeutiges Kennzeichen von *T. lamarcki lamarcki*, während bei *T. lamarcki brandenbergensis* die Inductura, deren Rand einen deutlichen Knick in der Gehäusemitte aufweist, über die Außenlippe hinausgeht und die Spindel umschließt.

Zweifellos zu *T. lamarcki lamarcki* zu stellen sind *Actaeonella salomonis* FRAAS und *Actaeonella syriaca* FRAAS, aber nicht *Actaeonella syriaca* CONRAD, die wirklich eine *Actaeonella* ist. Die engen Beziehungen dieser aus dem Turon Libyens und Ägyptens angeführten Formen zu *T. lamarcki* betont bereits **DACQUE** (1903), ohne sie zu dieser Art zu stellen. **DACQUE** hebt als Unterschied zu „*Actaeonella voluta* MÜNSTER“, die mit *Trochactaeon lamarcki lamarcki* synonym ist, die nach außen geneigten, ebenen Suturrampen hervor. Wie

soeben ausgeführt wurde, ist gerade dieses Merkmal charakteristisch für *T. lamarcki lamarcki*. Bei *Actaeonella syriaca* handelt es sich um einen kleineren Vertreter der Unterart, bei *Actaeonella salomonis* um einen größeren. Sicherlich zu der Gruppe des *Trochactaeon giganteus* gehören die von PASIČ (1951) als *Actaeonella lamarcki* beschriebenen großen runden Formen.

Vorkommen: Gams, Brandenburg, Lunz, Grünbach, Gosau, Windischgarsten; Syrien, Ägypten, Rumänien (Sebes, Cluj), Jugoslawien (Pocuta).

Einstufung: Die Vorkommen von Gams und von Brandenburg sind in das Santon einzustufen. Die kohleführende Serie, in der *T. lamarcki lamarcki* in Grünbach auftritt, liegt über dem obersantonen Rudistenriff und könnte daher schon untercampanes Alter haben.

Die Vorkommen von Syrien und Ägypten besitzen nach DACQUE (1903) oberturonen Alter.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Maximalwert	62	33	27
Minimalwert	21	10	6
Mittelwerte	44	23	21
	45	25	15
	34	17	14
	43	21	20
	27	13	14
	32	17	10
	40	22	8
	36	17	14
Durchschnittswert aus 30 Messungen:	37	16	15

Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki brandenbergensis n. ssp.

Tafel 1, Abb. 1—2, Tafel 5, Abb. 32—33

Name: Nach dem Vorkommen in Brandenburg/Tirol.

Holotypus: Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung. Akqu. Nr. 1967, Nr. 734/1.

Paratypoiden: Ebendort, Akqu. Nr. 1967, Nr. 734/2—4, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Nr. 1795.

Locus typicus: Brandenburg, Zöttbachalm.

Stratum typicum: Gosauschichten, wahrscheinlich santoner Anteil.

Material: Zahlreiche Stücke aus Brandenburg. 1 Exemplar vom Scharrergraben bei Piesting (Naturhistor. Mus. Akqu. Nr. 1861-I-53).

Diagnose: Mittelgroßer *Trochactaeon* mit etwas aufgeblähtem letztem Umgang. Die gerade bis konvexe Spira ist nie größer als $\frac{1}{3}$ der Gehäusehöhe.

Suturrampen breit, rinnenförmig nach außen geneigt. Inductura-Rand in der Mitte abgeknickt und schräg zur Achse.

Beschreibung: Aus älteren Beständen des Naturhistorischen Museums und aus der Sammlung des Paläontologischen Instituts der Universität Wien (leg. Dr. O. HÖLZL) stand eine größere Anzahl von gut erhaltenen Gehäusen zur Verfügung. Die Variationsbreite ist groß: Großwüchsigen Formen mit über 60 mm Gehäusehöhe stehen solche mit nur 25 mm gegenüber. Der letzte Umgang ist immer etwas aufgebläht. Das Verhältnis Höhe der Spira zu Gesamthöhe schwankt zwischen $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{4}$. Der Apicalwinkel zeigt eine Öffnung von 60–90°. Die für *T. lamarcki* charakteristische getreppte Spira ist hier insoferne modifiziert, als die breiten Suturrampen flache, nach außen geneigte Rinnen aufweisen. Unter dem UV-Licht zeigen einige Stücke die Zickzack-Zeichnung. Die Mündung ist unten etwas erweitert. Von den Spindelfalten ist die 1. kräftig und scharf, die unteren sind rund und flach. Die Inductura ist dünn und an nahezu allen Stücken gut sichtbar. Ihr Außenrand ist im oberen Abschnitt gegenüber der Gehäuseachse mit etwa 30° geneigt. An der Verflachung der Gehäusemitte ist ein deutlichen Knick im Rand der Inductura zu beobachten. Von hier verläuft dieser mit einer Neigung von etwa 25° in die Basallippe. Die Inductura umschließt dabei die Spindel von außen.

Bemerkungen: Die Unterschiede zwischen *T. lamarcki lamarcki* und *T. lamarcki brandenbergensis* wurden bereits auf Seite 225 aufgezeigt.

Von dem ebenfalls in Brandenburg vorkommenden *Trochactaeon obtusus* unterscheidet sich *T. lamarcki brandenbergensis* durch die geringere Größe, niedrigere Umgänge und eine viel weniger konvexe Spira.

Vorkommen: Brandenburg (Zöttbachalm), Scharrergraben bei Piesting.

Einstufung: Das Vorkommen von Brandenburg ist in das Santon einzustufen. Für den Scharrergraben gibt PLÖCHINGER (1959) untercampanes Alter an.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Holotypus	50	27	16
Paratypoide			
Maximum	62	31	25
Minimum	25	19	13
Mittelwerte	58	32	19
	56	29	18
	51	29	15
	50	25	15
	46	25	11
	57	30	23
	45	24	13
	53	28	18

Trochactaeon (Trochactaeon) obtusus (ZEKELI)

Tafel 2, Abb. 13, Tafel 6, Abb. 41, 42

1852 *Actaeonella obtusa* ZEKELI p. 42, pl. 7, fig. 7.1853 *Actaeonella goldfussi* REUSS p. 15 (pars).1865 *Actaeonella gigantea* STOLICZKA p. 36 (pars).1957 *Actaeonella conica* PEJOVIČ p. 76, pl. 6, fig. 1–2.1959 *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* POKORNY p. 966.1964 *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* KOLLMANN p. 88.1965 *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* LUPU p. 10, pl. 4, fig. 33.non: 1901–02 *Trochactaeon giganteus* var. *obtusus* CHOFFAT p. 113, pl. 1, fig. 19
(= *T. galloprovincialis*).1951 *Actaeonella obtusa* PASIČ p. 71, pl. 3, fig. 6 (= *Neocylindrites* sp.).1956 *Actaeonella obtusa* BRUNN p. 117, pl. 14, fig. 3 (= *Actaeonella crassa* DUJ.).

Neotypus: Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Akqu. Nr. 1909, Nr. 45.

ZEKELI (1852) gibt als Aufbewahrungsort die „Sammlung der Geologischen Reichsanstalt“, der jetzigen Geologischen Bundesanstalt an. Dank dem Entgegenkommen von Herrn Prof. SIEBER war es mir möglich, das Material aus den Gosauschichten zu durchsuchen. Das Originalmaterial ZEKELI's mit dessen handgeschriebenen Etiketten war jedoch nicht zu finden. Es dürfte in den Kriegswirren verloren gegangen sein. Aus diesem Grund wird hier aus Material des Naturhistorischen Museums ein Neotypus gewählt.

Locus typicus: Steinbergklamm bei Kaiserhaus (Brandenberg, Tirol).

Stratum typicum: Gosauschichten, Bereich Obersanton-Untercampan.

Material: 6 Stück Brandenberg, 2 Stück Randobach, 3 Stück Gams bei Hieflau.

Diagnose (nach ZEKELI, 1852): Vollkommen eiförmig, nach oben und unten zugespitzt, zuweilen in der Mitte der letzten Windung flaschenförmig leicht verengt, mit wellenförmig von der Naht aus sehr schief verlaufenden Längsstreifen bedeckt. Die Windungen sind sehr schmal abgestuft und sehen, obwohl vermittels einer Kante und eines sehr flachen Kanals zur Naht absetzend, im ganzen doch eher konvex gebogen, als vierseitig gekantet aus, und bilden ein stumpfes konvex-bauchiges Gewinde.

Beschreibung: Wie ZEKELI angibt, ist das Gehäuse von *T. obtusus* fast ideal eiförmig. Die Spira ist bei nicht abgerollten Stücken immer deutlich konvex, doch sehr unterschiedlich lang. Sie nimmt $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{3}$ der Gehäusehöhe ein. Charakteristisch sind die hohen Umgänge, deren Flanken nahezu parallel sind. Auch der letzte Umgang ist nur wenig seitlich aufgebläht. Bei mehreren Stücken tritt die von ZEKELI angeführte Abflachung oder Eindellung in der Gehäusemitte auf. An den Suturen befinden sich sehr schmale, schräg stehende Rampen, die bei stark abgerollten Gehäusen eine flache Vertiefung aufweisen. Die Anwachsstreifen sind zumeist deutlich sichtbar. Sie sind mit etwa 20° zur Gehäuseachse geneigt. Die Mündung ist weit. Die Außenlippe biegt völlig gleichmäßig ohne Knick in die runde Basallippe um. Die Außenfalte ist deutlich ausgeprägt. Während bei den frühen Umgängen der Raum oberhalb

der Außenfalte stark eingeengt ist, zeigt er unterhalb eine stärkere Erweiterung. Die Columellarlippe ist nicht hoch. Die Inductura ist dünn. Ihr Außenrand weist an der Abflachung der Gehäusemitte einen schwachen Knick auf. Eindrücke des Retraktormuskels konnten nicht beobachtet werden.

Bemerkungen: REUSS (1853) bezweifelte die Eigenständigkeit des von ZEKELI (1852) beschriebenen *T. obtusus* und stellte die Art zu *T. goldfussi*. Dieser Zuordnung folgt später auch POKORNY (1959). Es bestehen aber zahlreiche Unterschiede zu *T. goldfussi*. Zuerst fällt die stets geringere Größe von *T. obtusus* bei gleicher Anzahl der Umgänge auf. Die Seitenwände sind bei *T. obtusus* nahezu parallel, bei *T. goldfussi* dagegen immer stark gebauht. Die Außenlippe ist bei *T. obtusus* unten rund, bei *T. goldfussi* bildet sie mit der Columellarlippe einen spitzen Winkel. Die Suturrampen sind bei *T. goldfussi* wesentlich breiter.

Nicht zu *T. obtusus* gerechnet werden kann *Trochactaeon giganteus* var. *obtusus* CHOFFAT (1901–02). Es ist dies eine Form mit einer mittelhohen Spira aus der Gruppe des *Trochactaeon galloprovincialis* COSSM. Auch der von BRUNN (1956) aus Griechenland abgebildete „*Trochactaeon obtusum*“ gehört sicher nicht zu dieser Art und auch nicht zur gleichen Gattung. Es handelt sich hier vielmehr um eine Actaeonella, wahrscheinlich um *Actaeonella crassa* (DUJ.). Die von LUPU (1956) aus Cherghes unter dem Namen *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* beschriebene Form ist dagegen zu *T. obtusus* zu stellen, wie die unten runde Außenlippe zeigt.

Vorkommen: In den Ostalpen kommt *T. obtusus* in der Steinbergklamm bei Brandenburg, im Randobach und in Gams bei Hieflau vor.

Außer-alpine Vorkommen: Cherghes, Rumänien; Jugoslawien.

Einstufung: Die *Trochactaeon*-führenden Ablagerungen des Randobaches sind nach WEIGEL (1937) in das Obersanton-Untercampan zu stellen. In Gams liegen die Vorkommen von *T. obtusus* im Bereich des Hippuritenriffes des Obersanton. LUPU (1965) gibt aus Cherghes cenomanes Alter an.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Neotypus	68	41	24
Paratypoide	73	45	28
	80	50	35
Randobach	80	42	25

Sämtliche anderen Stücke sind stark beschädigt.

Trochactaeon (Trochactaeon) conicus (MÜNSTER)

Tafel 3, Abb. 20, Tafel 4, Abb. 21, 22, Tafel 6, Abb. 43–45, Tafel 7, Abb. 46–48

1844 *Tornatella conica* MÜNSTER i. GOLDFUSS p. 48, pl. 177, fig. 11.

1850 *Acteonella conica* d'ORBIGNY p. 220

1852 *Actaeonella conica* ZEKELI p. 40, pl. 6, fig. 1, 6.

1852 *Actaeonella elliptica* ZEKELI p. 41, pl. 6, fig. 7.

1853 *Actaeonella conica* REUSS p. 15.

1865 *Actaeonella conica* STOLICZKA p. 37.

1959 *Actaeonella (Trochactaeon) conica* POKORNY p. 965, pl. 1, fig. 4.

1965 *Actaeonella (Trochactaeon) conica* LUPU p. 56, pl. 4, fig. 31 a, b.

1966 *Actaeonella (Trochactaeon) conica* MARINCAS p. 25, pl. 2, fig. 3, 3a, 3b.

non: 1881–84 *Tornata conica* QUENSTEDT.

1892 *Actaeonella conica* FUTTERER p. 121, pl. 12, fig. 8 = *Neocylindrites* sp.).

1957 *Actaeonella conica* PEJIVOČ p. 76, pl. 4, fig. 1–2 (= *T. obtusus*).

Typus (nach POKORNY): Das von MÜNSTER in GOLDFUSS (1844) auf Tafel 177, Fig. 11 abgebildete Stück. Staatssammlung für Paläontologie und histor. Geologie in München.

Locus typicus: Abtenau.

Stratum typicum: Gosauschichten.

Material: Zahlreiche Stücke aus Abtenau, Gams, Windischgarsten, Grünbach, Dreistätten.

Diagnose (nach MÜNSTER): Verlängert-eiförmig, mit einem kegelförmigen Gewinde, welches fast so lang ist wie der letzte Umgang. Die Windungen sind flach-konvex, der Länge nach grob gestreift, und stumpf kantig gerandet.

Beschreibung: In den Wiener Sammlungen liegen zahlreiche Stücke von *Trochactaeon conicus* von der Traunwand bei Abtenau, wo auch das Original MÜNSTER's herkommt. An dem mir zur Verfügung stehenden Material konnten bei ausgewachsenen Gehäusen Höhen von 106–160 m gemessen werden. Die Spira ist mit geringen Abweichungen halb so hoch wie die Gesamthöhe. Die Flanken der Spira sind gerade oder konvex. Der Apicalwinkel ist nie größer als 60°. Die Umgänge sind aufgebläht. Sie treten an der Spira deutlich als runde Stufen hervor. Sie schließen mit einer kragenförmigen Suturrampe an den vorhergehenden Umgang an. In der Mitte des Umganges tritt eine geringfügige Abflachung ein. Die Anwachsstreifen sind zumeist deutlich sichtbar. An der Innenlippe fällt die dicke, etwas schwielige Inductura auf, deren Rand mit 40–50° gegen die Vertikale geneigt ist. Wenig oberhalb der Spindel biegt sie in einem Winkel von 90° gegen die Basis des Gehäuses um. Dieses Umbiegen konnte ansonsten bei keinem Trochactaeon beobachtet werden und muß daher als artcharakteristisch betrachtet werden. Die Retraktormuskeleindrücke sind breit und flach. Die Spindelfalten gehen in die Inductura allmählich über. Nicht geklärt werden konnte anhand des vorhandenen Materials, ob, und wie weit der freie Rand des Mantels über die Mündung hinausging, da die Außenlippe niemals erhalten ist. Ein juveniles Exemplar mit ganzer Mündung liegt jedoch vor, bei dem die Inductura breit aus der Mündung austritt (Tafel 6, Fig. 45).

Die Mündung verbreitert sich stark gegen unten und erreicht auf der Höhe der 3. Spindelfalte ihre größte Weite. Von dort biegt die Außenlippe unter einem abgerundeten stumpfen Winkel gegen die Spindel um. Die Mün-

dung hat also annähernd dreieckige Form. Die Außenfalte ist breit aber nicht hoch.

Neben den Stücken mit schwach konvexen Umgängen treten solche auf, bei denen die Spira glatt ist. Bei manchen Exemplaren ist dagegen wieder eine außergewöhnlich starke Konvexität der Umgänge zu beobachten. Bei beiden Erscheinungen handelt es sich um besondere Erhaltungsformen. Wie Schnitte durch außen glatte Formen zeigen, sind diese stark abgerollt. Bei den grob konvexen Umgängen fehlen dagegen nur die äußeren Schichten knapp oberhalb der Suturen. Dadurch sind die Seitenwände oberhalb der Suturen stärker eingebuchtet, was den Anschein stärkerer Konvexität hervorruft. Diese Erscheinung wird wohl durch Lösung bedingt, die an den Suturen am besten auf das weichere Hypostracum einwirken konnte.

Bemerkungen: Unter den ostalpinen *Trochactaeon*-Arten könnte *T. conicus* am ehesten mit *T. goldfussi* verwechselt werden. Dieser hat jedoch eine niedrigere Spira und stärker aufgeblähte Umgänge. Außerdem biegt bei *T. conicus* der Rand der Inductura oberhalb der Spindel um 90° nach unten um, bei *T. goldfussi* geht er dagegen gleichmäßig in die Basis über. Eine andere Methode zum Abgrenzen der beiden Arten, die vor allem bei schlecht erhaltenem Material anzuwenden ist, ist das Messen der Apicalwinkel. Dieser beträgt bei *T. conicus* nie mehr als 60° , bei *T. goldfussi* dagegen $75-100^\circ$. Dies wird durch Abb. 5 veranschaulicht. Bei 10 Exemplaren von *T. goldfussi* und bei 17 Exemplaren von *T. conicus* wurden die Gehäusehöhen und die Apicalwinkel gemessen und auf die Abszisse und die Ordinate aufgetragen.

Der schlechte Erhaltungszustand des MÜNSTER'schen Typus erschwerte von jeher die genaue Fassung von *T. conicus*. ZEKELI (1852) beschreibt neben *T. conicus* auch eine *Actaeonella elliptica*. Auch diese ist ein *T. conicus*, er besitzt jedoch eine stark konvexe Spira, wie dies durchaus in die Variationsbreite dieser Art fällt. REUSS (1853) will das von ZEKELI als *T. conicus* abgebildete Stück überhaupt nicht mit dem Typus MÜNSTER's zusammenziehen. Er betrachtet beide als verschiedene Arten. STOLICZKA (1865) zieht *Actaeonella conica* ZEKELI und *Actaeonella elliptica* ZEKELI zusammen und setzt sie der „*Actaeonella voluta*“ gleich, die mit *Trochactaeon lamarcki lamarcki* synonym ist. Die Auffassung STOLICZKA's, daß *Trochactaeon lamarcki* eine Jugendform von *T. conicus* ist, kann schon anhand des Größenunterschieds bei gleicher Umgangszahl widerlegt werden. POKORNY (1959) beschrieb das Original MÜNSTER's neu und bildete es auch ab. *Actaeonella elliptica* ZEKELI stellt er jedoch nicht zu *T. conicus*, sondern zu *T. goldfussi*. Auf die Gründe, warum diese Form hier mit *T. conicus* zusammengezogen wird, wurde schon vorher verwiesen.

Vorkommen: In den Ostalpen kommt *T. conicus* bei der Traunwand und im Randobach im Becken von Gosau, im Haspelgraben bei Gams und in Dreistätten vor. Als außeralpine Vorkommen sind Cherghes und Sébes in Rumänien beschrieben.

Einstufung: In den Gosauschichten oberes Santon bis Untercampan. MARINCAS (1966) gibt von Sebes senones Alter an. Das Vorkommen von Cherges ist nach LUPU (1965) in das Cenoman einzustufen.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Traunwand			
Maximum	160	85	72
Minimum	67	36	28
Mittelwerte	130	60	68
	117	65	60
	113	47	59
Dreistätten	123	50	63
Gams	84	42	42

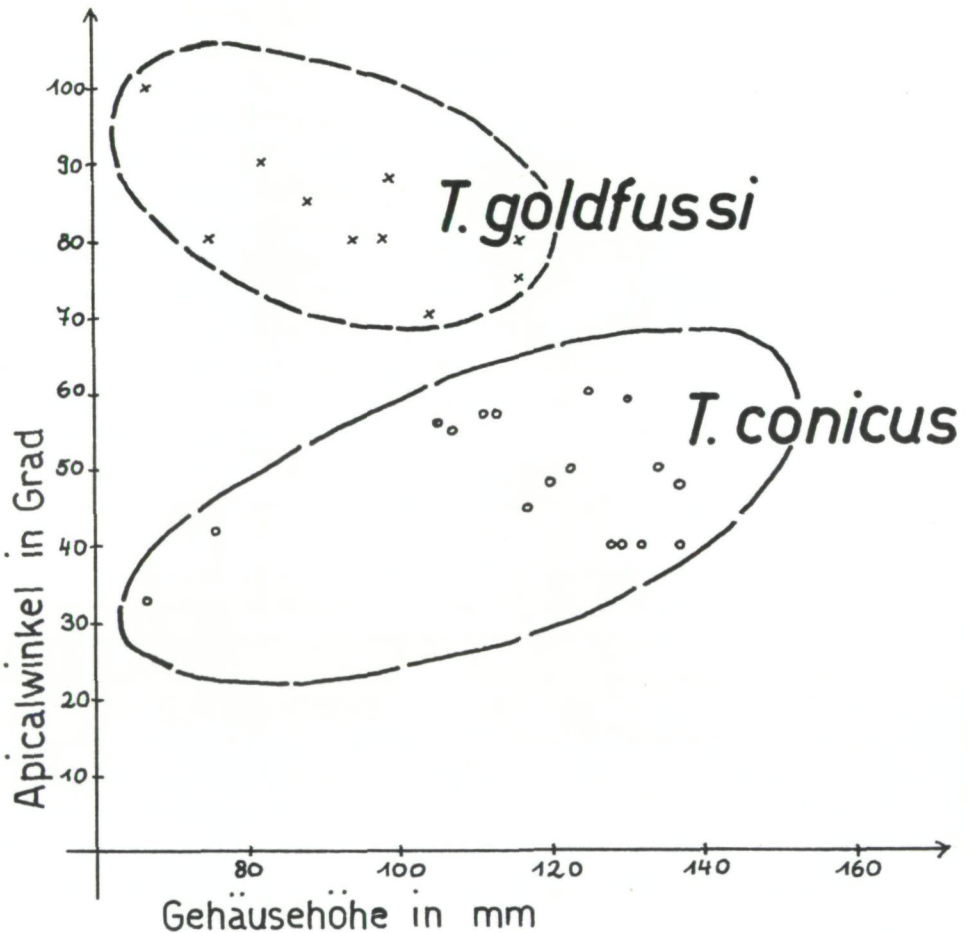


Abb. 5. Diagramm der Wertpaare Gehäusehöhe — Apicalwinkel von *T. conicus* und *T. goldfussi*.

Trochactaeon (Trochactaeon) goldfussi (d'ORBIGNY)

Tafel 2, Abb. 14, Tafel 4, Abb. 23, Tafel 7, Abb. 49—50, Tafel 8, Abb. 51

1844 *Tornatella Lamarckii* MÜNSTER p. 48, pl. 177, fig. 10.1850 *Acteonella Goldfussi* d'ORBIGNY p. 220.1850 *Acteonella Toucasiana* d'ORBIGNY p. 220.1852 *Actaeonella Lamarcki* ZEKELI p. 40 pl. 6, fig. 4, 5 (non fig. 2, 3 = *T. giganteus subglobosus* MÜNSTER).1853 *Actaeonella Goldfussi* REUSS p. 15.1865 *Actaeonella conica* STOLICZKA p. 37.1884 *Tornata conica* QUENSTEDT p. 454, pl. 202, fig. 124.1884 *Tornata gigantea* QUENSTEDT p. 456, pl. 202, fig. 128.1884 *Tornata Lamarcki* QUENSTEDT p. 456, pl. 202, fig. 130.1959 *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* POKORNY p. 966, pl. 1, fig. 1.1966 *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* MARINCAS pl 26, pl. 1, fig. 1—1a.non: 1965 *Actaeonella (Trochactaeon) goldfussi* LUPU p. 56, pl. 4 fig. 33
(= *Trochactaeon obtusus*).

Arttypus (nach POKORNY, 1959): Das von MÜNSTER in GOLDFUSS (1844) auf Tafel 177, Figur 10 abgebildete Stück aus der Staatssammlung für Paläontologie und histor. Geologie in München.

Locus typicus: MÜNSTER gibt „Wienerisch Neustadt“ an. Es handelt sich daher um das Gosaubecken von Grünbach und der Neuen Welt bei Wiener Neustadt.

Stratum typicum: Gosauschichten, obersantonner bis untercampaner Anteil.

Diagnose (nach MÜNSTER, 1844): Eiförmig, glatt, dickschalig, mit vorstehendem Gewinde, welches halb so lang ist als der letzte Umgang. Die Ränder der Windungen sind eingezogen, so daß sie eine abgerundete Kante bilden.

Beschreibung: Das Gehäuse von *T. goldfussi* ist zumeist eiförmig mit ausgezogener Spitze, die durch die Spira gebildet wird. Es konnten Gehäusehöhen bis zu 116 m gemessen werden. Die Anzahl der Umgänge beträgt 7. Diese sind seitlich stark aufgebläht und umfassen die vorhergehenden zu etwa $\frac{3}{4}$. Die stark konvexe Spira nimmt $\frac{2}{5}$ der Gehäusehöhe ein. Der Apicalwinkel erreicht Werte zwischen 75 und 100°. Die oft undeutlichen Suturrampen fallen stark nach außen ab. Die bei den meisten *Trochactaeon*-Arten in der Gehäusemitte zu beobachtende Abflachung tritt bei *T. goldfussi* nicht auf. Die Mündung ist groß und weit. Die 1. Spindelfalte ist stark entwickelt, die unterste ist immer sehr flach. Die Inductura ist dick. Ihr Rand verläuft auf der Parietallippe vom oberen Mündungsabschnitt mit 40° Neigung gegen die Gehäuseachse nach unten und biegt im unteren Gehäusedrittel allmählich stärker nach unten um, bis er an der Spindel parallel zur Gehäuseachse steht. Bei schlecht erhaltenen Exemplaren sind die vorher behandelten Gehäuseproportionen nur im Schnitt zu erfassen. Die früheren Umgänge zeigen eine

überaus starke Verdickung der Außenwand. Die kräftige Außenfalte liegt auf der Höhe der 1. Spindelfalte oder etwas darüber. Der Retraktormuskel-Eindruck ist breit, aber nicht eingesenkt.

Bemerkungen: Der Typus des *Trochactaeon goldfussi* wurde von MÜNSTER als *Tornatella Lamarckii* beschrieben. D'ORBIGNY (1850) erkannte, daß das Exemplar MÜNSTER's keinesfalls der von SOWERBY unter dem selben Namen beschriebenen Art entspricht. Er benannte daher die Art MÜNSTER's *Actaeonella goldfussi*. Untersuchungen am Originalmaterial d'ORBIGNY's ergaben, daß *Actaeonella toucasiana* d'ORBIGNY 1850 ebenfalls zu *T. goldfussi* zu stellen ist. Die beiden unter der Nummer 6813 am Muséum National d'Histoire Naturelle Paris aufbewahrten Stücke zeigen, daß diese Form ebenso wie das alpine Material eine hohe konvexe Spira besitzt.

Besonders bei schlechtem Erhaltungszustand ist *T. goldfussi* von den anderen großen *Trochactaeon*-Arten der Gosauschichten manchmal schwer zu trennen. Auf die Unterschiede gegenüber *T. conicus* wurde bereits bei der Beschreibung dieser Art verwiesen. *T. giganteus* unterscheidet sich durch die nahezu parallelen Seitenwände und die niedrige Spira. Der Retraktormuskel-Eindruck ist hier immer eingesenkt und zweigeteilt. *T. obtusus* (ZEKELI) wurde von REUSS (1853), POKORNY (1959), LUPU (1965) und MARINCAS (1966) ebenfalls mit *T. goldfussi* zusammengezogen. Dies ist jedoch sicher eine selbständige Art, die wenig aufgeblähte Umgänge und schmale Rampen an der Sutura besitzt. Auch die Spira ist bei *T. obtusus* immer höher.

Vorkommen: Traunwand, Becken von Gosau ohne genaue Fundortangabe, Grünbach, Brandenburg, Le Beausset (Frankreich), Sebes (Rumänien).

Einstufung: *T. goldfussi* kommt in Le Beausset im oberen Turon vor. Die alpinen Vorkommen sind in den Bereich Obersanton—Untercampan einzustufen.

Maße:	Höhe	Breite	Spira
Traunwand	113	60	48
Becken von Gosau			
(ohne genauen Fundort)	116	69	44
	110	67	38
	116	74	34
	88	57	29
	75	50	23
	99	67	42
	65	50	16
Brandenburg	100	58	34
	82	56	33

Trochactaeon (Trochactaeon) projectiliformis n. sp.

Tafel 1, Abb. 5, 6, Tafel 5, Abb. 27, 28

Typus: Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung. Akqu. Nr. 1967, Nr. 729/1.

Paratypoiden: Ebendort, Akqu. Nr. 1967, Nr. 729/2—4, 1967, Nr. 730.

Locus typicus: Windischgarsten, Freitgraben; 500 m oberhalb der Mündung.

Stratum typicum: Gosauschichten, Obere Kreide, Anteil: Coniac-Untercampan.

Name: Nach der projectilähnlichen Gestalt des Gehäuses.

Diagnose: Schlanker kleinwüchsiger *Trochactaeon*, dessen Spira $\frac{1}{2}$ der Gesamthöhe einnimmt. Die Umgänge sind rund und besitzen schmale schräge Suturrampen.

Beschreibung: Von 26 gut erhaltenen Stücken dieser neuen Art, die mir Herr Ing. PERESSON, Enns, in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte, beträgt die Länge der Spira bei 25 Exemplaren $\frac{1}{2}$ der Gehäusehöhe, bei einem Stück $\frac{2}{3}$. Der Apicalwinkel schließt 30—40° ein. Die Gehäuse sind sehr schlank. Die 6—8 Umgänge sind immer deutlich konvex. Die Suturrampen sind schmal. Die Columellarlippe ist hoch. Die 1. Spindelfalte biegt auf der Columellarlippe nach unten um und verläuft in einen deutlichen Wulst. Die 1. Spindelfalte ist immer weitaus am kräftigsten und schärfsten. Die Inductura ist dünn und etwas kürzer als die weite Mündung. Die Außenwände sind dick.

Bemerkungen: *T. projectiliformis* wurde bisher nicht beschrieben. Dennoch handelt es sich hier um eine eigenständige Art und um keine Unterart einer altbekannten Form. Allein *T. lamarcki* und *T. conicus* besitzen gewisse Ähnlichkeiten mit der neuen Art, die aber nur durch die bei allen drei Formen auftretenden hohen Spiren bedingt sind. *T. lamarcki* ist immer breiter. Die Spira ist durch breite horizontale Suturrampen untergliedert. Auch *T. conicus* ist immer breiter. Die Inductura ist hier immer sehr dick, während sie bei *T. projectiliformis* immer dünn ist. Die Gehäusegröße beträgt bei *T. projectiliformis* höchstens $\frac{1}{3}$ der von *T. conicus*.

Vorkommen: Freitgraben bei Windischgarsten.

Einstufung: Nach PREY, RUTTNER & WOLETZ „Untere Gosau“, das würde einem Bereich Coniac—Untercampan entsprechen.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Holotypus	37	14	20
Paratypoiden			
Maximum	72	32	40
Minimum	31	14	17
Mittelwerte	60	27	28
	37	16	20

	Höhe	Breite	Spira
	32	16	19
	50	38	24
	64	30	30
Durchschnitt aus 16 Exemplaren	47	22	26

Trochactaeon (Trochactaeon) kuehni n. sp.

Tafel 1, Abb. 8, Tafel 2, Abb. 11—12, Tafel 9, Abb. 58

1844 *Tornatella gigantea* MÜNSTER p. 48, pl. 177, fig. 12.

Typus: Naturhistorisches Museum, Geologisch-Paläontologische Abteilung Akqu. Nr. 1967, Nr. 737.

Paratypoide: Ebendort, Akqu. Nr. 1905, Nr. 39, 1967, Nr. 738.

Locus typicus: Wegscheidgraben, Becken von Gosau.

Stratum typicum: Gosauschichten, Obere Kreide.

Name: Herrn Univ.-Prof. Dr. Dr. hc. mult. O. KÜHN gewidmet.

Material: 1 Exemplar vom Wegscheidgraben, 2 Exemplare aus Dreistätten.

Diagnose: Großer dickbauchiger *Trochactaeon*, dessen hohe Spira konkave Flanken besitzt.

Beschreibung: Ausgewachsene Formen von *Trochactaeon kuehni* erreichen Gehäusehöhen zwischen 93 und 110 mm, stehen also an Größe den übrigen alpinen *Trochactaeon*-Arten nicht nach. Die Gehäusebreite beträgt $\frac{2}{3}$ der Gehäusehöhe. Die Spira ist spitz kegelig mit einem Apicalwinkel von 50—60°. Sie nimmt etwa $\frac{1}{3}$ der Gesamthöhe ein. Bei den letzten Umgängen nimmt der Winkel, den die Flanken einschließen, stark zu. Er erreicht hier Werte zwischen 85 und 100°: Mit dem Wechsel des Winkels nimmt auch die Steigung der Aufrollungsspirale ab. Man sieht dies deutlich, wenn man die Basis der letzten Umgänge im achsialen Schnitt in Taf. 2, Fig. 12 verbindet. Die so entstehende Gerade nimmt gegen die Horizontale einen wesentlich geringeren Winkel ein, als wenn man die gleiche Konstruktion bei früheren Umgängen ausführt. Die ersten Umgänge sind daher höher gewunden als die letzten, die sich mehr seitlich anlagern. An den Suturen liegen breite, flach eingesenkte Rampen. Die Mündung ist weit. Die dicke Inductura umfaßt die Spindel in weitem Bogen. Der Retraktormuskel-Eindruck ist nicht breit, aber tief eingesenkt.

Bemerkungen: *Tornatella gigantea* MÜNSTER, die sich durch ihre konkave spitze Spira von *Trochactaeon giganteus* (SOW.) unterscheidet, ist zu *T. kuehni* zu stellen. Zum Unterschied zu *T. kuehni* ist die Spira bei *T. goldfussi* immer stark konvex. Der Apicalwinkel beträgt bei dieser Form 75 bis 100°, bei *T. kuehni* dagegen 50 bis 60°. Extremformen von *Trochactaeon giganteus subglobosus* zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit *T. kuehni*. Das Gehäuse ist

aber hier wesentlich gedrungener. Auch ist der Retraktormuskel-Eindruck hier immer breit und zweigeteilt.

Vorkommen: Wegscheidgraben, Dreistätten, Windischgarsten (Freitgraben).

Einstufung: Santon bis Untercampan.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Holotypus (Wegscheidgraben)	112	71	31
Paratypoide (Dreistätten)	115	80	30
	89	62	27

Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus (SOWERBY)

Arttypus: Das von SOWERBY (1831) abgebildete Stück aus dem British Museum (Natural History) durch Monotypie.

Locus typicus: Nach der Originaletikette am British Museum: Maiersdorf.

Stratum typicum: Gosauschichten.

Diagnose: Mittelgroßer bis sehr großer *Trochactaeon*. Die seitlich stark aufgeblähten Umgänge umfassen sich fast vollständig. Die kräftige Inductura ist gleichmäßig dick.

(Eine Diagnose muß hier erstellt werden, da SOWERBY (1835) keine gab, die von d'ORBIGNY (1842), die auch POKORNY (1959) übernimmt, sich auf eine andere Art bezieht. Darauf wird weiter unten genauer eingegangen).

Bemerkungen: *Trochactaeon giganteus* umfaßt zwei Unterarten:

T. giganteus giganteus (SOWERBY)

T. giganteus subglobosus (MÜNSTER).

Beiden Formen ist die zumeist sehr große Gestalt gemeinsam. Die Seitenwände sind stark aufgebläht, die Spira ist kurz. Im achsialen Schnitt sind folgende Gehäusemerkmale zu beobachten: Die Inductura ist dick. Sie endet an der Krümmung des vorhergehenden Umgangs. Der Retraktormuskel-Eindruck ist sehr breit, flach eingesenkt und durch eine Erhebung zweigeteilt (Tafel 8, Fig. 53). Dieses Kennzeichen, das außer bei *T. giganteus* nur bei dem wesentlich kleineren und schmäleren *T. galloprovincialis* auftritt, ist wichtig für die Identifizierung dieser Art, da die großen Gehäuse oft stark zerstört und verkrustet sind und die ursprüngliche Form in vielen Fällen kaum mehr erkennen lassen.

Die nicht sehr gute Abbildung SOWERBY's und das Fehlen einer dazugehörigen Beschreibung mag dazu beigetragen haben, daß in der älteren Literatur die Artfassung von *T. giganteus* stark variiert. Wie schon REUSS (1853) bemerkte, entsprechen dieser Art sowohl *Tornatella subglobosa* MÜNSTER, als auch die von ZEKELI (1852) als *Actaeonella gigantea* beschriebenen Formen, und ein Teil der *Actaeonella lamarcki* ZEKELI (non SOWERBY). STOLICZKA (1865)

geht so weit, alle großen Formen ZEKELI's, wie *Actaeonella gigantea*, *A. renauxiana*, *A. goldfussi*, *A. lamarcki*, *A. obtusa* und *A. glandiformis*, zu *Actaeonella gigantea* zu stellen. Nach STOLICZKA würde daher *Trochactaeon* überhaupt nur *T. giganteus* und *T. lamarcki* umfassen. Dieser Standpunkt hat sich leider auch in den letzten 100 Jahren weitgehend durchgesetzt. So findet man in den Wiener Sammlungen kaum einen anders bestimmten *Trochactaeon*.

POKORNY (1959) faßte *Trochactaeon giganteus* wieder enger. Er gliederte diese Art in die Unterarten *Actaeonella (Trochactaeon) gigantea subglobosa* (MÜNSTER), *A. (T.) gigantea ventricosa* HOJNOS und *A. (T.) gigantea gigantea* (SOWERBY). Wie weiter unten noch begründet wird, handelt es sich bei *Trochactaeon giganteus ventricosus* HOJNOS um eine Form, die nicht von *T. giganteus subglobosus* (MÜNSTER) abgetrennt werden kann. *T. giganteus ventricosus* wird daher zu Gunsten von *T. giganteus subglobosus* eingezogen.

D'ORBIGNY beschrieb einen *Trochactaeon* aus der französischen Kreide als *Acteonella gigantea*. Diese Form hat aber mit dem Original SOWERBY's nur wenig gemeinsam. Die Art, deren Vorkommen hier auch aus den Ostalpen beschrieben wird, muß nach COSSMANN (1896) *Trochactaeon galloprovincialis* benannt werden. Zu dieser Art gehören auch die zahlreichen „Varietäten“ von „*Trochactaeon giganteus*“, die CHOFFAT (1901–02) aus Portugal beschrieb.

Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus giganteus (SOWERBY)

Tafel 1, Abb. 9, 10, Tafel 6, Abb. 38, Tafel 8, Abb. 52

- 1835 *Tornatella gigantea* SOWERBY p. 418, pl. 38, fig. 9.
 1865 *Actaeonella gigantea* STOLICZKA p. 36 (pars).
 1884 *Tornatella gigantea* QUENSTEDT p. 456, pl. 202, fig. 129.
 1957 *Actaeonella renauxiana* PEJović p. 77, pl. 6, fig. 4, 5.
 1959 *Acteonella (Trochactaeon) gigantea gigantea* POKORNY p. 958.
 non: 1842 *Acteonella gigantea* D'ORBIGNY p. 109, pl. 165, fig. 1 (= *T. galloprovincialis*).
 1850 *Acteonella gigantea* D'ORBIGNY p. 220 (= *T. galloprovincialis*).
 1852 *Actaeonella gigantea* ZEKELI p. 39, pl. 5, fig. 8 (= *T. giganteus subglobosus*).
 1844 *Tornatella gigantea* MÜNSTER p. 48, pl. 177, fig. 12 (= *Trochactaeon kuehni*).
 1884 *Tornatella gigantea* QUENSTEDT p. 456, pl. 202, fig. 128 (= *T. goldfussi*).
 1901–02 *Trochactaeon giganteus* CHOFFAT (sämtliche Varietäten) p. 113, pl. 1, fig. 16–21 (= *T. galloprovincialis*).
 1911 *Acteonella gigantea* FRIČ p. 30, fig. 131 (= *Neocylindrites* sp.).
 1906 *Actaeonella (Trochactaeon) aff. gigantea* BOESE p. 82, pl. 17, fig. 1 (= aufgeblähte Form von *T. coniformis* BOESE).

Typus: Siehe Arttypus.

Diagnose (nach POKORNY): Gehäuse hoch, gleichmäßig gewölbt; Spira im Umriß gleichmäßig in die letzte Windung übergehend.

Beschreibung: *T. giganteus giganteus* gehört zu den am weitesten verbreiteten Gastropoden der ostalpinen Oberkreide. Ausgewachsene Stücke er-

reichen oft erhebliche Größen. So beträgt die Gehäusehöhe bei einem Stück aus Grünbach 137 mm. Von außen sind bei diesem Stück 6 Umgänge festzustellen, doch ist die genaue Anzahl nicht erkennbar. Selbst im Schnitt ist dies nie möglich, da die ersten Umgänge vollständig aufgelöst sind. Kleine Stücke, die ungefähr so groß sind wie der Teil des Gehäuses mit den aufgelösten Umgängen, weisen ebenfalls 6 Umgänge auf. Man kann daraus wohl schließen, daß ausgewachsene Gehäuse etwa 12 Umgänge ausbildeten. Die Gehäusebreite beträgt $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Höhe. Die Spira nimmt etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{6}$ der Gesamthöhe ein. Der Apicalwinkel beträgt um 120° . Die ersten Windungen besitzen nahezu vollkommen parallele Seitenwände, später sind diese oben etwas aufgebläht. Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung werden aber die Seitenwände in ihren oberen Abschnitten abermals parallel und biegen erst in der Gehäusemitte allmählich nach unten zur Achse um.

Viel deutlicher noch kommt die Gehäusemorphologie im Achsialschnitt zum Ausdruck. Es ist so vor allem möglich, die Proportionen von Gehäusen verschiedener Größen und Altersstadien zu vergleichen. Taf. 1, Abb. 10 zeigt den Schnitt durch eine Jugendform aus Brandenburg. Vergleicht man damit den Schnitt durch den großen *T. giganteus giganteus* aus dem Randobach (Abb. 9), sieht man, daß hier die ersten noch vorhandenen Windungen, die größtmäßig dem vorletzten Umgang der zuletzt genannten Jugendform entsprechen, wie diese oben aufgebläht sind. Die späteren Umgänge sind dagegen in ihrer oberen Hälfte gleichmäßig breit.

Die Außenfalte ist stark entwickelt. Die Spindel ist dick, erreicht aber niemals die Breite des *Trochactaeon giganteus subglossus*. Von den 3 Spindelfalten ist die 1. im letzten Umgang sehr kräftig. Bei großen Stücken erscheint sie etwas nach oben aufgebogen. Die Spindelfalten sind mit $40-50^\circ$ gegen die Horizontale geneigt. Die Inductura ist gleichmäßig und von ziemlicher Dicke. Ihr Außenrand ist nur selten erhalten. Er zieht sich vom oberen Abschnitt der Mündung unter einem Winkel von 35° gegen die Vertikale bis zur Spindel.

Bemerkungen: Jugendformen von *Trochactaeon giganteus giganteus* und *T. giganteus subglossus* sind nicht zu unterscheiden. Bei großen Formen von *T. giganteus giganteus* sind die Seitenwände im oberen Abschnitt des Gehäuses nahezu zylindrisch und laufen im unteren Abschnitt allmählich zusammen, während sie bei *T. giganteus subglossus* stark gewölbt und nahezu kugelig sind. Die Umgänge lagern sich bei *T. giganteus giganteus* immer seitlich aneinander, während sie sich bei *T. giganteus subglossus* auch von oben umfassen. Dadurch besitzt *T. giganteus giganteus* immer eine deutlich konvexe Spira, während diese bei *T. giganteus subglossus* immer sehr kurz, oft auch eingesenkt ist. Die Spindel ist bei *T. giganteus giganteus* weitaus zarter. Bei dieser Unterart beträgt der Neigungswinkel der Spindelfalten $40-50^\circ$, bei *T. giganteus subglossus* jedoch 20° .

Vorkommen: In den Ostalpen: Randograb, Traunwand im Becken von Gosau, Dreistätten, Grünbach, Brandenburg, Windischgarsten; Außer-alpin: Sebes (Rumänien), Jugoslawien.

Einstufung: Santon bis Untercampan.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira	
Randograben	93	65	28	
	82	55	16	
Traunwand	42	29	8	
Dreistätten	88	60	30	
Grünbach	39	29	5	
	51	39	12	
	122	75	42	
	Brandenberg	39	22	13
		31	21	8
22		17	5	
	28	20	5	

Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus (MÜNSTER)

Tafel 3, Abb. 15, 19, Tafel 8, Abb. 53—55, Tafel 9, Abb. 56—57

1844 *Tornatella subglobosa* MÜNSTER p. 49, pl. 177, fig. 13a, b.1850 *Acteonella subglobosa* D'ORBIGNY p. 220.1852 *Actaeonella gigantea* ZEKELI p. 39, pl. 5, fig. 8a.1852 *Actaeonella lamarcki* ZEKELI p. 40, pl. 6, fig. 2 (fig. 4, 5 = *T. goldfussi*, fig. 2 = ? *T. kühni*).1853 *Actaeonella gigantea* REUSS p. 14 (pars).1865 *Actaeonella gigantea* STOLICZKA p. 36.1901—02 *Trochactaeon Cossmanni* CHOFFAT p. 114, pl. 1, fig. 22, 23, Textfig. 24.1919 *Trochactaeon giganteus* Sow. var. *ventricosus* HOJNOS p. 95.1919 *Trochactaeon*, Typus II. HOJNOS pl. 1.1919 *Trochactaeon transylvanicus* HOJNOS p. 95, pl. 1.1951 *Actaeonella gigantea* PASIC p. 70, pl. 2, fig. 5.1959 *Acteonella (Trochactaeon) gigantea subglobosa* POKORNY p. 959, Textfig. 1, pl. 1, fig. 3.1959 *Actaeonella (Trochactaeon) gigantea ventricosa* POKORNY p. 958, pl. 2, fig. 5, 6.non: 1860 *Actaeonella gigantea* PAUL p. 16 (= *Itruvia cycloidea*).1913 *Actaeonella gigantea* GRENGG & WITEK p. 421 (= *Itruvia cycloidea*).1956 *Actaeonella gigantea* ROSENBERG p. 167 (= *Itruvia cycloidea*).1966 *Acteonella (Trochactaeon) gigantea ventricosa* MARINCAS p. 23, pl. 3, fig. 5, 5a (= *Trochactaeon giganteus giganteus*).

Typus (aufgestellt von POKORNY, 1959): Das von MÜNSTER (1844) auf Tafel 177, Fig. 13a, b abgebildete Stück aus der Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie.

Locus typicus: MÜNSTER gibt „Grumbach an der Wand“ an. Es handelt sich hierbei um Grünbach am Schneeberg in Niederösterreich.

Stratum typicum: Gosauschichten, stratigraphischer Anteil Obersanton-Untercampan.

Material: Zahlreiche Stücke aus Grünbach, Piesting, Dreistätten und vom Waaggraben bei Hieflau.

Diagnose (laut MÜNSTER): Eiförmig—kugelig, mit eingedrücktem, aus 6 Umgängen bestehendem, Gewinde und kugeligler letzter Windung.

Beschreibung: Gut erhaltene, nicht verdrückte Exemplare besitzen eine annähernd kugelförmige Gestalt. Die Gehäusebreite ist ungefähr gleich der Gehäusehöhe. Die Außenwände sind gleichmäßig gewölbt. Die Umgänge biegen im oberen Abschnitt des Gehäuses stark nach innen um und umfassen die vorhergehenden in der Spira fast vollkommen. Dadurch kommt auch der oft deutliche Winkel zwischen der Spira und den Seitenwänden zustande. Wie Tafel 3, Fig. 15 zeigt, ist die Umhüllung der Umgänge selbst bei ein und demselben Stück oft verschieden stark. Die Spiren sind schwach konvex, oft auch eingesenkt. Das Verhältnis Spira zur Gesamthöhe beträgt $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$. Die Apicalwinkel erreichen Werte zwischen 120 und 150°. Die Umgänge besitzen unregelmäßige, zumeist deutlich sichtbare Suturrampen. Die Mündung ist bei keinem Stück vollständig erhalten. Schnitte zeigen, daß die Mündung sehr weit und halbmondförmig ist. Die Inductura ist dick. Sie zeigt im oberen Abschnitt die für *T. giganteus* charakteristischen Retraktormuskel-Eindrücke. Die Spindel ist sehr dick. An den Spindelfalten kann ein Neigungswinkel von 20° gemessen werden. Das Hypostracum der Seitenwände ist stark entwickelt. Es bildet gegenüber dem Knick Columellarlippe-Parietal-lippe eine sehr kräftige Innenfalte. Diese teilt den Umgang in einen unteren, ovalen Abschnitt und einen oberen, länglichen Abschnitt mit parallelen Wänden. Das Hypostracum füllt den gesamten oberen, nach innen gebogenen Abschnitt der Umgänge aus. Bei großen, stark beschädigten Stücken, ist extrem starke Lamellenbildung in der Spira zu beobachten. Dadurch werden vielfach die ersten Umgänge vollkommen ausgefüllt.

Da *Trochactaeon giganteus subglobosus* zu den größten fossilen Schnecken der Ostalpen zählt, bot das Gehäuse große Flächen für mechanische Einwirkungen von außen, wie sie durch Wasserbewegung im Ablagerungsraum und durch die alpine Gebirgsbildung bedingt sind. Die meisten Stücke sind daher einseitig verpreßt, oder die Spira ist stark abgerollt. Schnitte durch große Stücke zeigen, daß hier die Spira immer zusammengedrückt ist, wie dies im allgemeinen Teil beschrieben wurde. Oft werden die Seitenwände bis zum letzten Umgang abgeknickt. Dadurch werden die äußeren Umgänge oben stark auseinandergetrieben, während sie unten einigermaßen in der ursprünglichen Lage bleiben (Tafel 9, Abb. 57). Der so vermittelte Eindruck extremer Auftreibung im oberen Gehäuseabschnitt beruht daher nur auf dem Erhaltungszustand, wurde aber vom lebenden Tier niemals erreicht.

Bemerkungen: Auf die Unterschiede zwischen *Trochactaeon giganteus subglobosus* und *T. giganteus giganteus* wurde bereits bei den Bemerkungen zu *T. giganteus giganteus* ausführlich eingegangen. *T. kuehni* besitzt zum Unterschied zu *T. giganteus subglobosus* eine hohe konkave Spira und nur einen tiefen Retraktormuskel-Eindruck.

Unter die Synonymie von *T. giganteus subglobosus* müssen auch *Trochactaeon giganteus* var. *ventricosa* HOJNOS und *Actaeonella gigantea ventricosa*

POKORNY fallen. Zahlreiche Schnitte durch Stücke, die infolge ihrer starken Aufblähung im oberen Gehäuseabschnitt zu dieser Unterart zu stellen wären, wurden angefertigt. Diese ergaben, daß die „rettichförmigen“ Gehäuse nur durch eine mehr oder minder starke Zusammenpressung, annähernd in Richtung der Gehäuseachse, entstanden sind. Unverletzte Stücke aus dem Waaggraben bei Hieflau zeigten eindeutig die von MÜNSTER in die Diagnose aufgenommene Ei-Kugelform. Daneben treten hier in großer Anzahl die zusammengepreßten, oben erweiterten Gehäuse auf, deren Seitenwände an der Spindel abgeknickt wurden. Über die Zugehörigkeit dieser Formen zu der selben Unterart besteht kein Zweifel. Zu *T. giganteus subglobosus* muß daher auch *Actaeonella gigantea* ZEKELI, die ebenfalls aus dem Waaggraben stammt, gestellt werden, und teilweise auch *Actaeonella lamarcki* ZEKELI (Tafel 6, Fig. 2). Bei dem auf Tafel 6, Fig. 3 von ZEKELI abgebildeten Stück dürfte es sich um einen *T. kuehni* mit stark abgerollter Spira handeln. Die Arten und „Varietäten“ von HOJNOS (1919) dürften durchwegs zu *T. giganteus subglobosus* zu zählen sein. HOJNOS bezeichnet das Verhältnis Spira zu Gesamthöhe allein als charakteristisch für eine taxionomisch zusammengehörige Gruppe. Da die Höhe der Spira, aber nicht die Form, bei einer Art sehr veränderlich ist, kann dieses Unterscheidungsmittel nur sehr beschränkt angewandt werden. *T. transsylvanicus* scheint überdies an der Spira stark abgerollt zu sein, wie es auch in den Ostalpen häufig vorkommt. Bei der Abrollung bleibt der Teil um die Spindel zurück, während die randlichen Abschnitte stärker entfernt werden. Dadurch kommt der Eindruck großer Spirenhöhe zustande. *T. transsylvanicus* HOJNOS fällt daher ebenfalls unter *T. giganteus subglobosus*. *Trochactaeon cossmanni* CHOFFAT ist ebenfalls zu *T. giganteus subglobosus* zu stellen. Dafür sprechen die sich stark überlappenden Ausfüllungen der Umgänge bei dem abgebildeten Steinkern. Bei den von CHOFFAT abgebildeten Schalenstücken ist die Spira stark abgerollt, beim Steinkern überhaupt nicht vorhanden. Sie dürfte kurz gewesen sein, entspricht aber kaum dem noch erhaltenen Rest.

Als *Trochactaeon giganteus subglobosus* führt POKORNY im Leithakalk von Perchtoldsdorf (NÖ.) auf sekundärer Lagerstätte vorkommende Formen und die Stücke aus dem „Actaeonellenkalk“ bei Kaltenleutgeben an. Das Vorkommen von Kaltenleutgeben beschreibt ROSEBERG (1956) genauestens. In dieser Arbeit ist auch die ältere Literatur angeführt.

Bereits STOLICZKA (1863) erwähnt, daß es sich bei den Stücken aus Perchtoldsdorf um „*Actaeonella abbreviata* PHIL.“ handelt, die nach der neueren Nomenklatur *Itruvia abbreviata* heißt. Nach Schnitten von zahlreichen Stücken aus Perchtoldsdorf muß es sich bei diesen Formen um *Itruvia cycloidea* PČELINTSEV handeln. Um die selbe Art handelt es sich auch in Kaltenleutgeben. Dieses Vorkommen konnte ich unter der Führung von Herrn Prof. ROSENBERG besuchen, wofür an dieser Stelle herzlichst gedankt sei. Über beide Vorkommen wird an anderer Stelle ausführlich berichtet.

Vorkommen: Aus den Ostalpen ist *T. giganteus subglobosus* aus dem Waaggraben bei Hieflau, aus Piesting, Dreistätten, Grünbach (Segen Gottes-

Schacht), Frankenhof, Garsteneck bei Windischgarsten bekannt. Außer-alpine Vorkommen: Rtanj, Jugoslawien (nach PASTIČ), Mira, Portugal (nach CHOFFAT), Konop und Odvos in Ungarn (nach HOJNOS).

Einstufung: Die *Trochactaeon*-Bank im Waaggraben bei Hieflau kommt in einer Schichtfolge mit *Hippurites exaratus* ZITTEL vor, der nach KÜHN (1947, 1965) in das Oberconiac einzustufen ist. Die übrigen alpinen Vorkommen sind in den Bereich Obersanton-Untercampan einzustufen.

Die außer-alpinen Vorkommen haben senones Alter. Das Vorkommen von Mira wird von CHOFFAT in das Campan eingereiht.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Piesting	78	80	0
	106	86	22
	88	89/65	0
	60	56	0
	99	81	24
	88	74	0
Waaggraben	66	49	13
	72	60	18
	100	113	22
	85	73	8
	91	86	11
	117	92	7

Trochactaeon (Trochactaeon) aff. galloprovincialis COSSMANN

Tafel 5, Abb. 34

1842 *Acteonella gigantea* D'ORBIGNY p. 109, pl. 165, fig. 1.

1850 *Acteonella gigantea* D'ORBIGNY p. 220

1895 *Acteonella (Trochactaeon) gigantea* COSSMANN p. 75.

1897 *Trochactaeon giganteus* (SOW.) var. *Gallo provincialis* COSSMANN p. 246, pl. 1, fig. 13.

1901–02 *Trochactaeon giganteus* CHOFFAT p. 113, pl. 1, fig. 18, 19, 20, 21.

Typus: Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Sammlung D'ORBIGNY Nr. 7238 (Maße: Höhe = 64 mm, Breite = 42 mm, Spira = 7 mm).

Locus typicus: Le Beausset, Var (Frankreich).

Stratum typicum: Senonien.

Diagnose: Ovaler Umriß, Form wenig gebaucht. Durchmesser niemals größer als $\frac{2}{3}$ der Höhe. Spira hervorspringend und spitz. Letzter Umgang und Mündung nehmen $\frac{9}{10}$ bis $\frac{5}{6}$ der Gesamthöhe ein.

Material: 4 Stück vom Klausgraben ENE Brandenburg, 3 Stück vom Krumbachgraben bei Brandenburg, 1 Stück aus Gams bei Hieflau.

Beschreibung: Einige *Trochactaeon* aus den Gosauschichten zeigen in ihren Gehäuseproportionen Übereinstimmung mit *T. galloprovincialis*

COSSMANN. Da jedoch bei allen die Mündung und der unterste Abschnitt der Spira fehlt, ist diese Zuordnung nicht ganz sicher. Die Gehäuse sind 53—56 mm hoch, ihre Breite beträgt etwa $\frac{2}{3}$ der Höhe. Die Spiren sind durchwegs etwas abgerollt. Es läßt sich jedoch eindeutig feststellen, daß die Suturrampen breit sind. In der Gehäusemitte sind alle Exemplare schwach eingedellt. Anschliffe zeigen, daß die Inductura sehr dünn ist. Die Außenfalte ist spitz. Zusätzlich zu dieser Falte tritt im oberen Abschnitt der Umgänge noch eine zweite Falte auf, die aber weniger hervortritt. Der Retraktormuskel-Abdruck ist breit und wird durch eine Kante in einen breiten oberen und einen um etwa die Hälfte schmälere unteren Abschnitt geteilt. Zwei Stücke aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums von Le Beausset, der Typlokalität von *T. galloprovincialis*, wurden zum Vergleich axial geschnitten. Da bei diesem Material die Schalensubstanz vollkommen umgewandelt und zersetzt ist, wurde auch die Innenstruktur vollkommen zerstört.

Bemerkungen: *Trochactaeon galloprovincialis* unterscheidet sich von *T. giganteus giganteus* durch das im Vergleich zur Höhe wesentlich schmalere Gehäuse. Die Gehäusebreite beträgt hier $\frac{2}{3}$ der Höhe, gegenüber $\frac{3}{4}$ bei *T. giganteus giganteus*. Die Inductura ist bei *T. galloprovincialis* dünn, bei *T. giganteus* immer dick. *T. sanctaecrucis* läuft im Gegensatz zu *T. galloprovincialis* unten spitz konisch zusammen. Außerdem tritt hier bei großen Formen die oben stark angeschwollene Inductura auf.

Da COSSMANN (1896) nicht genügend Vergleichsmaterial zur Verfügung stand, um mit absoluter Sicherheit die verschiedene Artzugehörigkeit von *T. giganteus* SOWERBY und der französischen Form zu beweisen, half er sich, indem er letztere als *Trochactaeon giganteus* var. *galloprovincialis* beschrieb. Auf Grund der Gehäusemerkmale handelt es sich hier aber um eine andere Art, die daher *Trochactaeon galloprovincialis* heißen muß. Aus der Kreide Portugals beschrieb CHOFFAT (1901—02) einige „Varietäten“ von „*T. giganteus*“, nämlich *T. giganteus* var. *glandiformis*, *T. giganteus* var. *obtusa*, *T. giganteus* var. *intermedia*. Diese drei Formen fallen unter die Variationsbreite von *T. galloprovincialis*. Es treten hier nur geringe Modifikationen in Höhe und Breite auf. Um eine andere Art handelt es sich dagegen bei *T. giganteus* var. *ouremensis* CHOFFAT. Das schlanke, kleinwüchsige Gehäuse weist auf die Verwandtschaft mit *T. lamarcki* hin.

Vorkommen: Alpen: Brandenberg (Krummbachgraben, Klausgraben), Gams bei Hiefalau; Außeralpine Vorkommen: Zouparria, Ourem (Portugal), Le Beausset (Frankreich).

Einstufung: Das Vorkommen vom Klausgraben ist nach SCHULZ (1952) in das Obersanton einzustufen. Bei dem Stück aus Gams ist der Fundort unbestimmt. Die Vorkommen von Portugal liegen nach CHOFFAT (1901—02) im Oberturon. Die von D'ORBIGNY aus Le Beausset beschriebenen Vorkommen sind nach TOUCAS (1873) in das mittlere Senon einzustufen.

Nach der Literatur ergibt sich daher eine stratigraphische Reichweite vom Oberturon bis in das Santon.

Maße:

	Höhe	Breite	Spira
Klausgraben	46	22	8
Krummbachgraben	53	37	17
	53	38	abgebrochen
	55	34	16
Gams	47	27	8

IV. ZUR SYSTEMATISCHEN STELLUNG DER ACTAEONELLIDAE INNERHALB DER OPISTOBRANCHIER

A) Zur phylogenetischen Entwicklung der Actaeonellidae

Die Familie Actaeonellidae PČELINTSEV & KOROBKOW (1960) stellt eine Aufwertung der Actaeonellinae ZILCH (1959) dar. Die Gruppe wird von ZILCH folgendermaßen definiert:

„Gehäuse eizylindrisch bis spindelförmig; Gewinde kurz oder involut; Endwindung groß, glatt; Mündung sehr eng, mit parallelen Rändern, unten nur wenig erweitert; Außenrand scharf; Spindel mit 1–3 Falten“. Als wichtige Kennzeichen müssen noch das heterostrophe Larvalgewinde, die massive Spindel und das Vorhandensein des Analsinus hinzugefügt werden. Unter die Diagnose fallen damit folgende Gattungen und Untergattungen:

Gattung	Untergattung
<i>Cylindrites</i>	<i>Cylindrites</i> <i>Actaeonellina</i> <i>Volvocylindrites</i> <i>Ptychocylindrites</i>
<i>Actaeonella</i>	
<i>Trochactaeon</i>	<i>Trochactaeon</i> <i>Neocylindrites</i>

Um die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Actaeonellidae aufzuzeigen, ist es zuallererst nötig, die Subgenera abzugrenzen und ihre stratigraphischen Reichweiten festzustellen.

Genus *Cylindrites*.

Subgenus *Cylindrites* SOWERBY 1824. Subzylindrisches, kleines bis mittelgroßes Gehäuse. Spira sehr kurz, 1 wenig vorspringende Spindelfalte. Reichweite: Charmouth-Unterkreide.

Subgenus *Actaeonellina* PČELINTSEV 1963. Kleine, ovale Gehäuse. Die äußeren Umgänge bedecken zur Gänze die kleine Spira im Inneren, die im oberen Viertel des Gehäuses liegt. 1 dreikantige Spindelfalte. Reichweite: Ob. Oxford (Raurac).

Subgenus *Volvocylindrites* COSSMANN 1895. Kleine, zylindrische, vollkommen involute Form. 1 Spindelfalte. Reichweite: ? Raurac, Sequan-Neokom.

Subgenus *Ptychocylindrites* COSSMANN 1895. Zylindrisches Gehäuse mit eingesenkter Spira. Suturen schwach gekörnt. 2 Spindelfalten. Reichweite: Kimmeridge.

Genus *Actaeonella* D'ORBIGNY 1842. Involutes Gehäuse, 3 Spindelfalten. Reichweite: Apt-Maastricht.

Genus *Trochactaeon*.

Subgenus *Trochactaeon* MEEK 1863. Breites großes Gehäuse mit \pm hoher Spira. 3–4 Spindelfalten. Reichweite: Cenoman-Maastricht.

Subgenus *Neocylindrites* SAYN 1932. Mittelgroßes, hohes schlankes zylindrisches Gehäuse mit niedriger Spira. 2–3 Spindelfalten. Reichweite: Barrême-Maastricht.

Gegenüber ZILCH ergeben sich Unterschiede in der Rangstufe von *Actaeonella* und *Trochactaeon* (bei ZILCH Untergattungen von *Actaeonella*), die Einführung von *Actaeonellina* PĀELINTSEV als Untergattung von *Cylindrites*, und von *Neocylindrites* als Untergattung von *Trochactaeon*. Die von ZILCH ebenfalls zu der gleichen Gruppe gestellte Gattung *Troostella* WADE fällt vollkommen aus der Diagnose und wird daher ebenso wie bei TAYLOR & SOHL (1962) nicht zu den Actaeonellidae gestellt. Ebenso dürfte *Cylindritella* WHITE 1887, die ein zylindrisches Gehäuse mit kurzem Gewinde besitzt, nicht zu den Actaeonellidae gehören. Nach den Abbildungen WHITE's, die ja Steinkerne darstellen, muß es sich hier um unten deutlich ausgeschnittene Formen handeln, da der von ZILCH als Spindel gedeutete Abschnitt des Gehäuses nur die Ausfüllung des letzten Umgangs sein kann. Möglicherweise ist *Cylindritella* eine Form aus der Familie Marginellidae, deren Spindelfalten von unten nach oben an Stärke abnehmen, wie dies die Beschreibung von WHITE an *Cylindritella* auch hervorhebt. Eine sichere Aussage dürfte allerdings selbst an Hand des Originalmaterials schwierig sein. Bei Peruviella OLSSON 1944 (= Peruvia OLSSON 1934) handelt es sich wohl um einen nahen Verwandten der Itruvien, der daher zu den Itruvien gestellt werden muß.

Tragen wir die Reichweiten der einzelnen Subgenera und Genera der Actaeonellidae in die geologische Zeitskala ein (Abb. 6), haben wir die ersten Anhaltspunkte für die phylogenetische Entwicklung dieser Gruppe im Laufe von Jura und Kreide. Im vorhergehenden Abschnitt wurde bereits erläutert, daß *Trochactaeon* auf Grund des Analsinus im hinteren Teil des Mantels und auf Grund des heterostrophen Larvalgewindes als Opisthobranchier bezeichnet werden muß. Diese Kennzeichen treten bei sämtlichen Vertretern der Actaeonellidae auf, die eine Spira besitzen.

Die Formengruppe, von der die übrigen Vertreter der Actaeonellidae ausgehen, wird durch die Reihe *Cylindrites-Neocylindrites* gebildet, die vom oberen Lias bis in die höchste Kreide zu verfolgen ist. Beiden Untergattungen ist die schmale, zylindrische Form und das kurze Gewinde gemeinsam. Mit

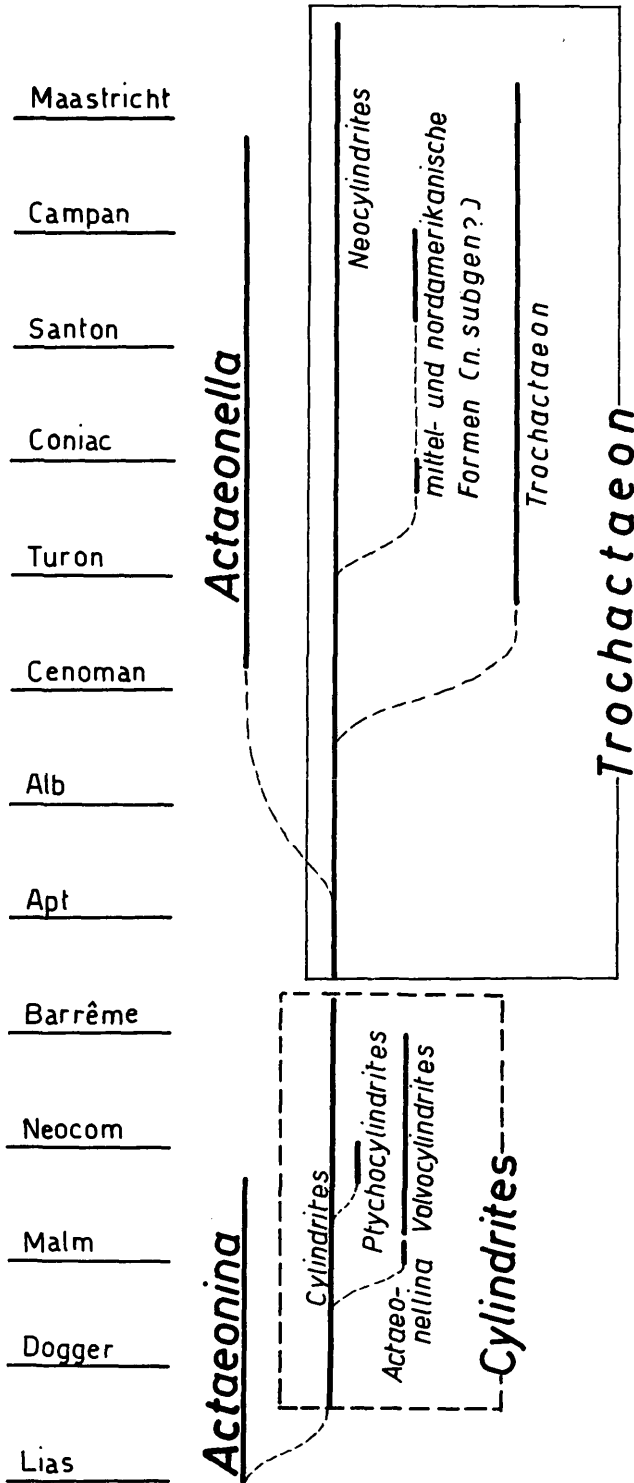


Abb. 6. Stammbaum der Actaeonellidae

dem Aufsteigen im geologischen Profil nimmt die Gehäusegröße zu und die Spindelfalten werden vermehrt. Der kleinwüchsige *Cylindrites* besitzt nur eine Spindelfalte. Mit dem Barrême stirbt diese Form aus. In der gleichen Kreidestufe haben wir bereits das erste Auftreten von *Neocylindrites*, dessen Gehäuse von außen kaum von *Cylindrites* zu unterscheiden ist. Als primitivster Vertreter dieser Gruppe ist wohl der von COSSMANN (1895) beschriebene *Neocylindrites boutillieri* zu betrachten. Er besitzt zwei Spindelfalten und stellt damit den Übergang zu den ebenfalls aus dem Barrême erstmals bekannten Formen von *Neocylindrites* mit 3 Spindelfalten her, die in allen Kreidestufen über dem Barrême vorkommen und nahezu weltweite Verbreitung haben.

Aus *Cylindrites-Neocylindrites* gehen zwei Gruppen von involuten Formen hervor: Die Reihe *Actaeonellina-Volvocylindrites* und *Actaeonella*. Die involuten Formen zeigen, so weit sich dies aus dem Gehäuse erkennen läßt, eine Veränderung der Lage des Anus innerhalb der Mantelhöhle. Es ist anzunehmen, daß sich der Anus noch weiter nach hinten verlagert. Ein Analsinus war im Mantel nicht vorhanden. Wie NAEF (1913) nachweist, ist bei Opisthobranchiern mit involutem Gehäuse die Detorsion der Nervenstränge weiter fortgeschritten als bei Formen mit Spira. Die involuten Actaeonellidae sind also von solchen mit Spira abzuleiten. Dies läßt sich dadurch nachweisen, daß die ersten Windungen bei involuten Actaeonellidae noch hochgetürmt sind, während sich die späteren vollkommen umhüllen (Taf. 9, Abb. 59).

Der Seitenzweig, der von *Cylindrites* über *Actaeonellina* zu *Volvocylindrites* führt, spaltet sich im Raurac ab. *Actaeonellina* besitzt wie *Cylindrites* eine einzige Spindelfalte. Während die ersten Umgänge noch eine Spira ausbilden, sind die letzten involut. Diese von PČELINTSEV (1963) aus der Krim beschriebenen Formen stellen somit einen Übergang zu dem vielleicht ebenfalls schon im Raurac, aber sicher bereits im Sequan erstmals auftretenden vollkommen involuten *Volvocylindrites* dar. Im Apt spaltet sich die ebenfalls involute Gattung *Actaeonella*, die drei Spindelfalten besitzt, von *Neocylindrites* ab. Aus dieser Kreidestufe beschrieb BENKÖ-CZABALAY *Actaeonella baconica*, eine sicher primitive *Actaeonella*, wie noch später näher ausgeführt wird. Daß *Actaeonella* von *Neocylindrites* abzuleiten ist, scheint uns durch die im Schriff festgestellte zylindrische Gestalt und die kurze Spira der ersten Umgänge von *Actaeonella laevis* gesichert (Taf. 9, Abb. 59). Da die Anzahl der Spindelfalten im hochgetürmten juvenilen Abschnitt ebenfalls 3 ist, scheint uns eine Verbindung mit dem ebenfalls involuten *Volvocylindrites* nicht wahrscheinlich. Gegen die von COSSMANN (1895) angenommene Entwicklungsreihe *Ptychocylindrites-Actaeonella* spricht vor allem der große Zeitintervall, der zwischen dem Aussterben von *Ptychocylindrites* im Kimmeridge und dem Einsetzen von *Actaeonella* im Apt liegt.

Im Malm spaltet sich der durch zwei Spindelfalten gekennzeichnete, nicht involute, *Ptychocylindrites* von *Cylindrites* ab. Er ist nur auf das Kimmeridge beschränkt. Im Cenoman erfolgt schließlich die Abtrennung von

Trochactaeon im engeren Sinn von *Neocylindrites*. PČELINTSEV (1953) beschreibt aus dem Kaukasus neben einigen Arten, die zu *Neocylindrites* gestellt werden müssen, auch Formen, die durch eine Verminderung der Umgangshöhe, höhere Spiren und gleichzeitige Verbreiterung des Gehäuses als *Trochactaeon* gekennzeichnet sind (*T. dolioliformis*, *T. tumidus*, *T. ovalis*, *T. matensis*, *T. schirabadensis*, *T. subobtusus*). Diese Entwicklung zur Verbreiterung des Gehäuses wird in den höheren Stufen der Oberkreide fortgesetzt und erreicht ihren Höhepunkt in den großen Formen des Senons. Aus dem Senon Mexikos machte BOESE auch eine Form bekannt, die nicht wie die übrigen *Trochactaeon*-Arten drei, sondern vier Spindelfalten besitzt. Es ist dies die höchste Anzahl von Spindelfalten, die wir bei Actaeonellidae kennen.

Aus dem unteren Senon Mexikos beschrieb BOESE eine Reihe von „Arten“, die hohe konvexe Spiren und schräg stehende, kragenförmige Suturrampen besitzen. BOESE führt folgende neue „Arten“ aus Cardenas an:

- Trochactaeon coniformis*
- Trochactaeon acutissimus*
- Trochactaeon occidentalis*
- Trochactaeon inconstans*
- Trochactaeon irregularis*
- Trochactaeon brevis*
- Trochactaeon planilateralis*
- Trochactaeon potosianus*
- Trochactaeon variabilis*

Da BOESE die Arten äußerst eng faßte, dürfte deren Anzahl bei einer Neubearbeitung stark vermindert werden. Eine Verwandtschaft mit europäischen Formen ist nicht festzustellen. Die untersenonen Arten Mexikos dürften von *T. franzierensis* (ANDERSON) und *T. rusticus* (ANDERSON) herzuleiten sein, die aus dem Turon der amerikanischen Pazifikküste beschrieben wurden. Es ist wahrscheinlich, daß diese Formen von dem im Turon Nord-Kaliforniens auftretenden *Neocylindrites packardi* (ANDERSON), der ebenfalls Kragen an der Sutur besitzt, herzuleiten sind. *Neocylindrites packardi* ist nach ANDERSON wiederum nahe verwandt mit *N. oviformis* (GABB.). Es dürfte daher die Reihe *Neocylindrites oviformis*-*N. packardi*-*Trochactaeon frazierensis* und *T. rusticus*-untersenone Arten von Cardenas bestehen, die nur auf Amerika beschränkt ist, und möglicherweise einen von *Trochactaeon* i. e. S. abzutrennenden Subgenus darstellt.

B) Die Ableitung der Fam. Actaeonellidae

Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung tritt also bei den Actaeonellidae eine Vergrößerung der Gehäuse und eine Zunahme der Anzahl der Spindelfalten auf. Wie vorher ausgeführt, ist von *Cylindrites* mit einer Spindelfalte eine Reihe bis zu *Actaeonella* und *Trochactaeon* zu verfolgen, die zumeist drei Falten, bei einer in Mexiko vorkommenden Art von *Trochactaeon*

sogar vier Falten bilden. Eine ähnliche Entwicklung ist nach TERMIER & TERMIER (1952) bei den Nerineen zu verfolgen, die ebenfalls eine Vermehrung der Spindelfalten im Laufe der phyllogenetischen Entwicklung bis auf vier aufweisen, und daneben auch Außen- und Basalfalten bilden. Während die Entstehung der Außenfalten bei Trochactaeon mechanisch erklärt werden kann, ist sie bei *Nerinea* durch nicht näher erklärbare Einfaltungen des Mantels bedingt.

Natürlich ist es problematisch, Schalenmerkmale für die phyllogenetische Abfolge heranzuziehen, deren Bildungsursache durch den Weichkörper unklar ist. Daß die Zunahme der Anzahl der Spindelfalten bei Actaeonellidae und Nerineacea mit dem Aufstieg in stratigraphisch höhere Niveaus erfolgt, spricht aber doch dafür, daß es sich hier um eine phyllogenetische Entwicklung handelt, die bei beiden Gruppen annähernd gleich abgelaufen ist. Bei den Actaeonellidae ist die Vermehrung der Spindelfalten während der stammesgeschichtlichen Entwicklung die auffallendste Veränderung. Der Bauplan der Gehäuse variiert ansonsten nur sehr wenig. Es kann daher wohl angenommen werden, daß der Vorläufer dieser Familie ebenfalls ein ähnliches Gehäuse besessen hat, in Analogie mit der späteren Entwicklung aber keine Spindelfalten.

Wie der phyllogenetischen Entwicklung der Nerineidae zu entnehmen ist, muß deren gemeinsame Stammform, und damit die Stammform der Nerineacea, ebenfalls eine Schnecke ohne Spindelfalten gewesen sein. Die Nerineacea umfassen nach TAYLOR & SOHL außer den Nerineidae noch die Itieriidae, die Ceritellidae und die Nerinellidae. Sowohl Actaeonellidae, als auch Nerineacea besitzen heterostrophe Larvalgewinde und einen Analsinus an der Sutura. Da es unwahrscheinlich ist, daß die Heterostrophie in Verbindung mit dem Analsinus von zwei Gruppen unabhängig voneinander gebildet wurde, muß man wohl für Nerineacea und Actaeonellidae einen gemeinsamen Stamm annehmen, in dem bereits beide Kennzeichen auftreten, dessen Vertreter aber keine Spindelfalten besitzen. Es folgt daraus, daß die Nerineacea ebenso wie die Actaeonellidae Opisthobranchier sind, wie dies bereits von TAYLOR & SOHL (1962) vertreten wurde.

Eine Ableitung der Actaeonellidae von den zu den Nerineacea gehörigen Itieriidae, wie dies POKORNY (1959) annimmt ist allerdings nicht möglich. Die kleinwüchsigen, primitiven Actaeonellidae treten ja schon im oberen Lias auf, die Itierien nach COSSMANN aber erst im oberen Oxfordien. Als einzige Gruppe für die Ableitung von Nerineacea und Actaeonellidae kommt nur die Familie Actaeoninidae PĚLINTSEV (1960) (= *Cylindrobullininae* ZILCH 1959) in Frage. Nach ZILCH umfaßt diese Gruppe Formen mit den Kennzeichen: „Gehäuse eiförmig bis kugelig, auch verkehrt kegelförmig, mit treppenförmig abgesetztem Gewinde, meist glatt oder höchstens mit sehr feinen Spiralstreifen; Mündung länglich, eng; Spindel verdickt, ohne Falten.“ Die typische Gattung *Actaeonina* hat nach ZILCH und COSSMANN eine Verbreitung vom unteren Karbon (Tournai) bis in den oberen Malm (Portland). Sie stellt somit auch

die ursprünglichste bekannte Gattung der Opisthobranchier dar und dürfte nach TERMIER & TERMIER von den Murchisoniidae abzuleiten sein. Von Actaeonina leitet COSSMANN (1895) daher die gesamten Opisthobranchier ab, denen wir mit TAYLOR & SOHL noch die Nerineacea und die davon abstammenden Pyramidellacea (zusammen Entomotaeniata COSSMANN) hinzuzufügen müssen.

Durch den Besitz des Analsinus weisen sich daher sowohl die Actaeonellidae, als auch die Nerineacea als von der Stammform Actaeonina wenig abweichend und daher als primitive Vertreter der Opisthobranchier aus.

V. Zur Entwicklung der ostalpinen Actaeonellidae

Aus den Ostalpen sind bisher nur kretazische Actaeonellidae der Arten *Actaeonella* und *Trochactaeon* bekannt. Von *Trochactaeon* treten die Subgenera *Trochactaeon* und *Neocylindrites* auf.

Neocylindrites ist nur durch die beiden hier beschriebenen Arten *Neocylindrites gradatus* und *Neocylindrites gosaviensis* vertreten, die beide im Santon der Gosauschichten vorkommen. Im Gegensatz zu den Formen der Unter- und Mittelkreide handelt es sich um große Arten. Da die Gehäuse der *Neocylindrites*-Arten alle sehr ähnlich sind, ist nicht zu entscheiden, von welchen außeralpinen Formen die beiden ostalpinen Arten abstammen. Verbindungen dieser Arten mit *Trochactaeon* bestehen keine, da sich diese Gruppe bereits im Cenoman von *Neocylindrites* abspaltete.

Von *Actaeonella* sind aus den Ostalpen die Arten und Unterarten bekannt:

Actaeonella sublaevis BRIART & CORNET

Actaeonella laevis laevis (SOW.)

Actaeonella laevis zekelii KOLLM.

Actaeonella elongata KOLLM.

Actaeonella crassa (DUJ.)

Actaeonella caucasica styriaca KOLLM.

Die meisten der hier vorkommenden Arten sind von außeralpinen Fundorten bekannt und zeigen insgesamt weit größere stratigraphische Reichweiten als in den Alpen. *Actaeonella caucasica*, die bei uns mit der Lokalform *A. caucasica styriaca* vertreten ist, tritt erstmals im Cenoman des Kaukasus auf. *A. crassa* ist aus dem Turon und aus dem Senon nahezu des gesamten Tethys-Bereichs bekannt. Diese Form dürfte im Turon bis an die afrikanische Westküste vorgedrungen sein. Auch die in den Gosauschichten sehr häufige *Actaeonella laevis* ist weit verbreitet. Von den vorher genannten Arten unterscheidet sie sich schon durch ihre kleine, schlanke Form. Neben ihrem Auftreten in den Gosauschichten wurde *A. laevis* aus dem oberen Cenoman und dem unteren Turon von Portugal beschrieben (CHOFFAT, 1901–02), aus dem Turon von Kučlin (REUSS, 1845), aus dem Turon Westafrikas (RIEDEL, 1932, DARTEVILLE & BREBION, 1956) und aus dem Turon Frankreichs, aber auch aus dem Senon von Aachen (HOLZAPFEL, 1887). Es gibt daher eine nahezu durchgehende

Verbreitung dieser Art vom oberen Cenoman bis in das Untercampan. *A. laevis zekelii* ist nur eine lokale Form aus den Gosauschichten, die aus Brandenburg beschrieben wurde, jetzt aber auch in Windischgarsten nachzuweisen war (nach einigen Funden von Herrn Ing. PERESSON). Bei *A. elongata* dürfte es

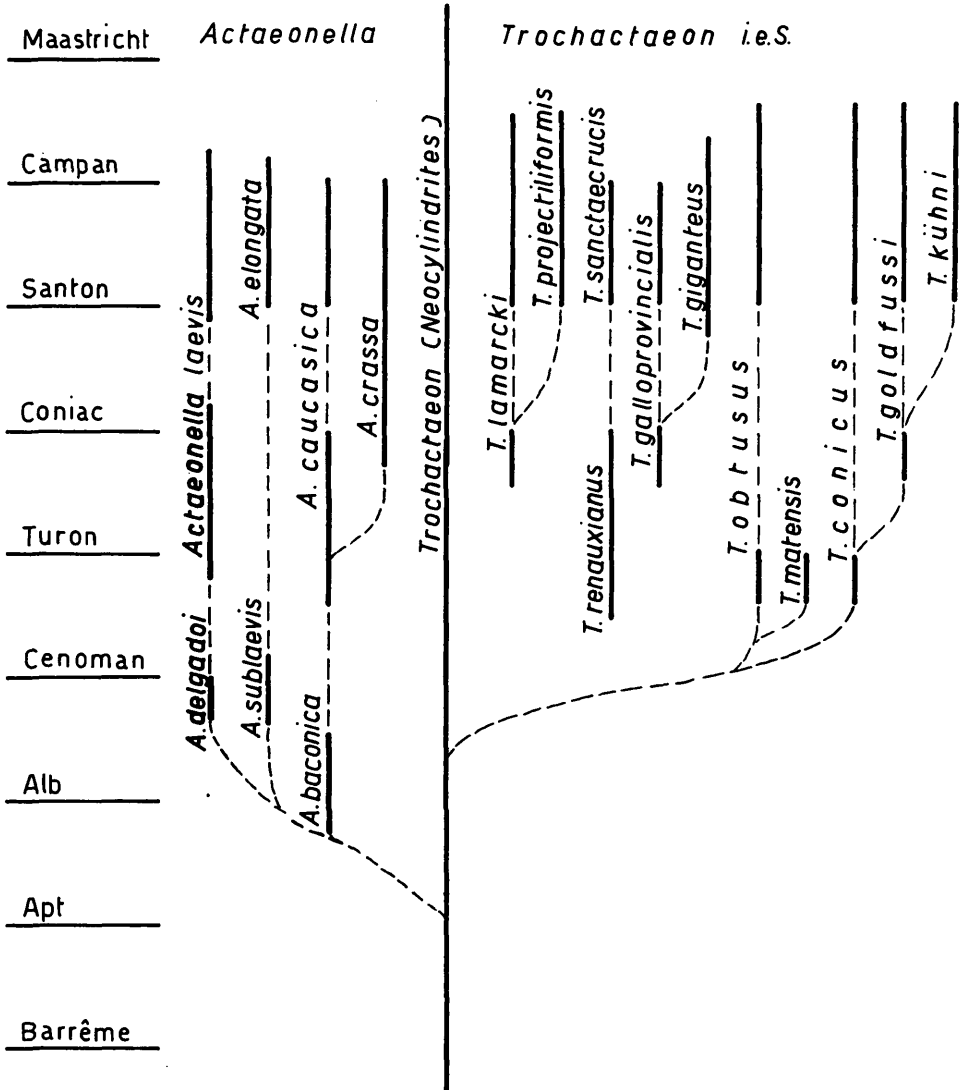


Abb. 7. Phylogenetische Abfolge der alpinen Actaeonellidae und nahe verwandter Formen.

sich um eine rein alpine Form handeln. Eine verwandte Art, die ich erst jetzt im Oberalb-Untercenoman von Losenstein (O.Ö.) finden konnte, ist *Actaeonella sublaevis* BRIART & CORNET (1895) die aus dem oberen Alb von Frankreich beschrieben wurde. Sie dürfte die Vorläuferform von *A. elongata* sein.

Aus diesen Angaben über die Reichweiten ist zu sehen, daß die Abspaltung der Arten in stratigraphischen Horizonten stattfand, die in den Ostalpen zumeist nicht vorhanden sind (Turon) oder in einer Fazies entwickelt sind, die das Vorkommen dieser Gattung ausschließt (unteres Alb). Die älteste mir bekannte Form von *Actaeonella* ist die aus Ungarn beschriebene *Actaeonella baconica* BENKÖ. Nach ihrem an der Grenze zum obersten Gehäuseviertel gelegenen Embryonalgewinde und der nahezu zylindrischen Form dürfte es sich tatsächlich um eine sehr frühe Art von *Actaeonella* handeln. Die kräftigen Spindelfalten sprechen für eine nahe Verwandtschaft mit den großen Formen *A. caucasica* und *A. crassa*, die im Gegensatz zu *A. baconica* jedoch seitlich stärker aufgeblähte Gehäuse und tiefer liegende Embryonalgewinde besitzen. Nach PČELINTSEV (1953) geht die oft riesenhafte *A. crassa* aus *A. caucasica* hervor. Ebenfalls sehr kräftige Spindelfalten besitzt *A. sublaevis*, die ebenso wie die Gosauform *A. elongata* ein oben sehr spitz auslaufendes Gehäuse besitzt. Diese Formen unterscheiden sich dadurch von den übrigen Actaeonellen und dürften eine Entwicklungsreihe bilden, die nicht von der wesentlich größeren *Actaeonella baconica* abstammt, aber wohl einen gemeinsamen Vorläufer besitzt. Dies dürfte ebenfalls für die kleine *A. delgadoi* mit ihren drei, nicht allzu kräftigen Spindelfalten, aber stumpfer Spitze gelten, die CHOFFAT aus dem Oberalb beschrieb. Von *A. delgadoi* oder einer nahe verwandten Form dürfte sich *A. laevis* abgespalten haben, die wie diese Art eine stumpfe Spitze besaß und die Spindelfalten noch weiter reduzierte.

Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb *Trochactaeon* i. e. S. sind bei unseren jetzigen Kenntnissen nicht befriedigend nachweisbar. Es liegt hier vor allem daran, daß aus dem unteren Turon und aus dem tieferen Abschnitt des Senon (Coniac, Untersanton) keine sicheren Angaben über *Trochactaeon* vorliegen. In Abb. 7 wurden daher nur die phylogenetischen Beziehungen eingezeichnet, die gesichert erscheinen. Aus dem höheren Cenoman wurde eine große Anzahl von Arten aus Fundpunkten in Osteuropa beschrieben (PČELINTSEV, 1953, LUPU, 1965). Die Abspaltung von *Trochactaeon* von *Neocylindrites* wird daher bereits zu einem früheren Zeitpunkt erfolgt sein. Schon im Cenoman traten Formen auf, die bis in die Gosauschichten der Ostalpen hinaufreichen. *T. obtusus* ZEKELI wurde von LUPU aus dem Cenoman von Cherghes abgebildet. Von dieser Form kaum zu trennen ist auch *T. matensis* FITTIP., der aus dem Cenoman des Kaukasus und Rumäniens beschrieben wurde. Ebenfalls in Cherghes kommt der in den Gosauschichten weit verbreitete *T. conicus* vor. Von *T. conicus* dürfte die noch stärker aufgeblähte Form *T. goldfussi* abzuleiten sein, die bereits im Oberturon von Frankreich auftritt. Von hier wurde sie von D'ORBIGNY (1850) als *Actaeonella toucasiana* angeführt. Von *T. goldfussi* hat sich schließlich der nur aus den Gosauschichten bekannte *T. kühni* abgespalten, dessen zuerst hochgewundenes Gehäuse breite und umfassende letzte Umgänge besitzt. Allen diesen Formen ist der breite, vollkommen ebene oder flach rinnenförmige Retraktormuskel-Eindruck gemeinsam. Sie unterscheiden sich dadurch von der Gruppe *Trochactaeon galloprovincialis* —

T. giganteus, bei der dieser Abdruck zweigeteilt ist. *T. galloprovincialis* tritt bereits im oberen Turon Portugals auf (= *T. giganteus* CHOFFAT 1901–1902), erreicht seine größte Verbreitung aber erst im Senon. Der vor allem in den Alpen und in Südosteuropa häufige *T. giganteus* dürfte im Senon aus *T. galloprovincialis* hervorgegangen sein. Mir ist jedenfalls kein Fundort bekannt, wo eine tiefere stratigraphische Einstufung gesichert ist.

T. sanctaerucis FUTTERER ist in den Nord- und Südalpen ebenfalls auf das Senon beschränkt. Diese Form hat mit dem oberturonen *T. renauxi* das annähernd konische Gehäuse und die hohe Columellarlippe gemeinsam, ist aber wegen einer im oberen Abschnitt stark aufgeblähten Inductura davon abzutrennen. Die Gehäuseähnlichkeiten lassen darauf schließen, daß *T. sanctaerucis* aus *T. renauxi* hervorging.

Die letzte Gruppe unter den alpinen *Trochactaeon*-Arten bilden *T. lamarcki* und *T. projectiliformis*, die beide hohe Gewinde mit deutlich abgesetzten Umgängen besitzen. Die Inducturen sind dünn. *T. lamarcki* ist bereits aus dem oberen Turon Afrikas bekannt. Auch hier dürfte sich der nur aus den Gosauschichten bekannte *T. projectiliformis* im Senon von der älteren Form abgespalten haben. Wie bei den Gruppen *T. galloprovincialis* — *T. giganteus* und *T. renauxianus* — *T. sanctaerucis* ist es hier nicht möglich, Beziehungen zu Formen herzustellen, die aus älteren Schichten als aus dem Oberturon stammen. Zweifellos bestehen Ähnlichkeiten zu cenomanen Formen des Kaukasus. Sie sind jedoch zu wenig charakteristisch, um daraus eine phylogenetische Abfolge abzuleiten.

Bei der Durchführung dieser Arbeit wurde ich von zahlreichen Herren unterstützt. Ich möchte es nicht versäumen, den Herren Prof. Dr. F. BACHMAYER, Prof. Dr. O. KÜHN, Dr. O. PAGET, Prof. G. ROSENBERG, cand. pal. O. SCHULTZ, Dr. H. SUMMESBERGER und Prof. Dr. H. ZAPPE für zahlreiche Diskussionen und Anregungen zu danken. Herrn Prof. Dr. E. THENIUS und Herrn Dr. F. STEININGER danke ich für die Bereitstellung von Material aus der Sammlung des Paläontologischen Instituts der Universität Wien, Herrn Prof. Dr. R. SIEBER für die Möglichkeit, Material aus der Sammlung der Geologischen Bundesanstalt zu bearbeiten. Mein Dank gilt auch den Herren Dr. W. JANOSCHEK, Ing. F. PERESSON, Dr. B. PLÖCHINGER, Bez.-Förster L. SCHÜSSLER, die mir in uneigennütziger Weise Material von ihren eigenen Aufsammlungen überließen.

VI. Angeführte Literatur

- ANDERSON, F. M. (1958): Upper Cretaceous of the Pacific Coast. — Geol. Soc. Amer. Mem. 71, p. 1–378, pl. 1–75. New York.
- BACHMAYER, F. & H. BINDER (1967): Fossile Perlen aus dem Wiener Becken. — Ann. Naturhistor. Mus. 71, p. 1–12, pl. 1–9.
- BENKÖ-CZABALAY, L. (1962): Les Gastéropodes de l'Aptien, de l'Albien et du Cénomanien de la Montage Bakony (Massif Central Hongrois). — Geologica Hungarica, ser. Palaeontologica, fasc. 29–32, p. 230–291, pl. 1–7. Budapest.

- BÖHM, G. (1895): Beiträge zur Kenntnis der Kreide in den Südalpen. I. Die Schiosi- und Calloneghe-Fauna. — *Palaeontographica*, 41, p. 81–148, pl. 8–15. Stuttgart.
- BOEKSCHOTEN, G. J. (1966): Shell borings of sessile epibiontic organisms as palaeoecological guides (with examples from the Dutch coast). — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 2, Nr. 4, p. 333–379, fig. 1–16. Amsterdam.
- BOESE, E. (1906): La fauna de Molluscos del Senoniano de Cárdenas, San Luis Potosi. — *Bol. Inst. Geol. Mexico* 24, p. 1–94, pl. 1–18. Mexico.
- (1923): Algunas faunas cretácicas de Zacatecas, Durango y Guerrero. — *Bol. Inst. Geol. Mexico* 42, p. 1–219, pl. 1–19, Mexico.
- BRIART, A. & L. CORNET (1865): Description minéralogique, géologique et paléontologique de la Meule de Bracquagnies. — *Mém. Acad. Bruxelles* 34, p. 1–92, pl. 1–8. Bruxelles.
- BRUNN, J. H. (1956): Contribution a l'étude géologique du Pinde septentrional et d'une partie de la Macédoie occidentale. — *Ann. Géol. Helléniques*, Ser. 1 vol. 7, p. 1–358, pl. 1–20. 1 Karte. Athen.
- CHOFFAT, P. (1901): Recueil d'Études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal, Vol. 1: Espèces nouvelles ou peu connues. 4. Serie, p. 105–171, pl. 1–7. Lissabon.
- COSSMANN, M. (1895): Essais de Paléoconchologie comparée I, p. 1–159, pl. 1–7. Paris.
- (1896): Observations sur quelques coquilles crétaciques recueillies en France. — *Association Française, Compte Rendu de la 25^{me} session*, 2. Teil: Notes et Mémoires, p. 243–269, pl. 1–2 Carthage (Tunis).
- (1900): Observations sur quelques coquilles crétaciques recueillies en France. — *La faunule d'Orgon*. — *Association Française, compte rendu de la 29^{me} session*, Teil 2: Notes et Mémoires, p. 518–532, pl. 1–2, Paris.
- DACQUE, E. (1903): Mittheilungen über den Kreidecomplex von Abu Roash bei Kairo. — *Palaeontographica* 30/2, p. 337–392, pl. 34–36. Stuttgart.
- (1921): Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. — p. 1–777, fig. 1–345. Verl. Bornträger, Berlin
- DALL, W. H. (1894): The mechanical cause of folds in the aperture of the shell of Gastropoda. — *Amer. Nat.* 28, p. 909–914. Salem.
- DARTEVILLE, E. & BREBION, PH. (1956): Mollusques fossiles du Crétacé de la Côte occidentale d'Afrique du Cameroun à l'Angola. I. — *Gastéropodes*. — *Ann. Mus. Congo Belge, Sciences géologiques*, vol. 15, p. 1–128, pl. 1–8. Tervuren.
- DELPEY, G. (1941): Gastéropodes Marines, Paléontologie — Stratigraphie. — *Mém. Soc. Géol. France (Nouvelle Sér.)* 43, p. 1–114, pl. 1–28. Paris.
- FELIX, J. (1908): Studien über die Schichten der oberen Kreideformation in den Alpen und den Mediterrangebieten. II. Teil: Die Kreideschichten bei Gosau. — *Palaeontographica* 54, p. 251–339, pl. 25–26. 6 fig. Stuttgart.
- FISCHER, P. (1887): *Manuel de Conchyliologie*. — p. I–XXII, 1–1369, pl. 1–23. Verl. Savy, Paris.
- FRAAS, O. (1867): *Aus dem Orient*. — p. 1–222, pl. 1–3. Stuttgart.
- FRETTER, V. & A. GRAHAM (1954): Observations on the Opisthobranch Mollusc *Acteon tornatilis* (L.). — *Journ. Marine biol. Ass. U. K.* 33, p. 565–585, fig. 1–9. Cambridge.
- FRIČ, A. (1911): Studien im Gebiete der Böhmisches Kreideformation, Ergänzung zu Bd. 1: Illustriertes Verzeichnis der Petrefacten der Cenomanen Korycaner Schichten. — *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen*, Bd. 15/1, p. 1–101, fig. 1–418. Prag.
- FUTTERER, K. (1892): Die oberen Kreidebildungen der Umgebung des Lago di Santa Croce in den Venetianer Alpen. — *Palaeontologische Abhandlungen N. F.* Bd. 2/1, p. 1–124, pl. 1–12. Jena.

- GRENGG, R. & F. WITEK (1913): Kleine Beiträge zur Geologie des Randgebirges der Umgebung von Perchtoldsdorf (Niederösterreich). — Verh. Geol. B. A., p. 420—429, 3 fig. Wien.
- HOJNOS, R. (1921): Oberkretazische Gastropoden aus dem Komitate Arad. — Földtani Közlöny 50 (1920), Supplement, p. 89—98, pl. 1. Budapest.
- HOLZAPFEL, E. (1887—1888): Die Mollusken der Aachener Kreide. — Palaeontographica 34, p. 29—180, pl. 4—21. Kassel.
- KOLLMANN, H. A. (1964): Stratigraphie und Tektonik des Gosaubeckens von Gams (Steiermark, Österreich). — Jahrb. Geol. B. A. 107, p. 71—159, 4 pl. 2 fig. Wien.
- (1965): Actaeonellen (Gastropoda) aus der ostalpinen Oberkreide. — Ann. Naturhistor. Mus. 68, p. 243—262, 2 fig. pl. 1—4. Wien.
- KÜHN, O. (1932): Fossilium Catalogus I: Animalia, pars 54: Rudistae p. 1—200. Berlin.
- (1947): Zur Stratigraphie und Tektonik der Gosauschichten. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Math. Natw. Kl. Abt. I. 156. Bd. 3. und 4. Heft, p. 181—200. Wien.
- (1965): Rudistenhorizonte in den Alpen. — Anz. math.-natw. Kl. Österr. Akad. Wiss. 11, p. 245—256. Wien.
- LUPU, D. (1965): Studiul Faunei de Gastropode Cenomaniene de la Cherghes. — St. si cerc. geol. geogr. Ser. geologie Bd. 10, p. 47—60, pl. 1—4. Bucarest.
- MARINCAȘ, V. (1966): Revizuirea Acteonelelor din Regiunea Sebeș. — Stud. Univ. Babeș—Bolyai, Ser. Geol.-Geogr., Fasc. 1, p. 21—35, pl. 1—3. Cluj.
- MEEK, F. B. (1863): Remarks on the family Actaeonidae, with descriptions of some new genera and sub-genera. — Amer. Journ. Sci. and Arts, 2. Ser. Bd. 35, p. 84—94. New Haven.
- MILNE-EDWARDS, H. (1848): Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes. — Ann. Sci. Nat. 3. Ser. Zoologie, Bd. 9, p. 102. 112. Paris.
- MÜNSTER, G. in GOLDFUSS, A. (1844): Petrefacta Germaniae 3. — p. I—IV. 1—128, pl. 166—199. Düsseldorf.
- MUTVEI, H. (1965): On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. — Arkiv för Zoologi 16/14, p. 221—278, pl. 1—22, fig. 1—30. Stockholm.
- NAEF, A. (1913): Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 1. Teil: Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. — Ergebnisse und Fortschr. Zoologie 3, p. 73—164, 20 figs. Jena.
- OLSSON, A. (1934): Contribution to the Paleontology of Northern Peru: The Cretaceous of the Amatope Region. — Bull. Amer. Pal. 20/69, p. 1—104, pl. 1—11. Ithaca.
- (1944): Contributions to the Paleontology of North Peru. VII: The Cretaceous of the Paita region. — Bull. Amer. Pal. 28/111, p. 159—304, pl. 8—24. Ithaca.
- d'ORBIGNY, A. (1842): Paléontologie Française. Terrains Cretacées 2: Gasteropodes. Text: p. 1—456, Tafelband: pl. 149—236. Paris.
- (1850): Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle 2, p. 1—427. Paris.
- PAŠIČ, M. (1951): La fauna à Gastéropodes dans la base de la couche „V“ du charbon à Kukuljas — La mine de Rtanj (la Serbie orientale). — Ann. Geol. Peninsule Balkanique 19, p. 57—76, pl. 1—3. Beograd.
- PAUL, K. M. (1860): Ein geologisches Profil durch den Anninger bei Baden im Randgebirge des Wiener Beckens. — Jahrb. Geol. B. A. 11, p. 12—16, fig. 1, 2. Wien.
- PČELINTSEV, V. F. (1953): Fauna brjuhonogie verhnemelovüh otlozsenij Zakavkaz'ja i Szrednej Azii. — Izdatel'stro Akademii Nauk SSSR, p. 1—393, pl. 1—51. Moskau-Leningrad.
- (1963): Brjuhonogie mezozoja gornogo Kríma. — Akademia Nauk SSSR, Geologiceskij Muzej im. A. P. Karpinskogo, p. 1—131, pl. 1—22. Moskau—Leningrad.
- & KOROBKOV, I. A. (1960): Grundzüge der Paläontologie (Herausgegeben von JU. A. ORLOV), Molluska — Gastropoda. p. 1—359, pl. 1—28. Moskau.

- PEJOVIĆ, D. (1957): Geologie und Tektonik der weiteren Umgebung von Počuta (Westserbien) mit besonderer Berücksichtigung der Biostratigraphie der oberkretazischen Bildungen. — Geol. Inst. „Jovan Zugovic“. Sonderausgabe 8, p. 1—147, pl. 1—45. Beograd.
- PLÖCHINGER, B. (1961): Die Gosaumulde von Grünbach und der Neuen Welt (Niederösterreich). — Jahrb. Geol. B. A. 104, p. 359—441, 1 Geol. Karte, 19 fig. Wien.
- POKORNY, G. (1959): Die Actaeonellen der Gosauformation. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Natw. Kl. Abt. 1, Bd. 168, Heft 10, p. 945—978, pl. 1—2, 1 fig. Wien.
- PREY, S., A. RUTTNER & G. WOLETZ (1959): Das Flyschfenster von Windischgarsten innerhalb der Kalkalpen Oberösterreichs. — Verh. Geol. B. A. 1959/2, p. 201—216. pl. 1—3, Wien.
- QUENSTEDT, F. A. (1884): Die Gasteropoden. — Text p. 1—866, Atlas pl. 185—218. Leipzig.
- REUSS, A. E. (1853): Kritische Bemerkungen über die von Herrn Zekeli beschriebenen Gasteropoden der Gosaugebilde in den Ostalpen. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Natw. Kl. Abt. 1, Bd. 11, p. 882—923. Wien.
- (1845—46): Die Versteinerungen der Böhmisches Kreideformation. — p. 1—58 und 1—148, pl. 1—51. Stuttgart.
- RIEDEL, L. (1932): Die Oberkreide vom Mungofluß in Kamerun und ihre Fauna. — Beiträge zur geologischen Erforschung der deutschen Schutzgebiete, Heft 16, p. 1—154, pl. 1—33. Berlin.
- ROMAN, F. & P. MAZERAN (1920): Monographie paléontologique de la faune du Turonien du Bassin d'Uchaux et de ses dépendances. — Arch. Mus. d'Hist. Nat. de Lyon 12. Mém. 2, p. 1—137, pl. 1—11. Lyon.
- ROSENBERG, G. (1956): Berichte aus den Nördlichen und Südlichen Kalkalpen. A. Die Actaeonellenkalke von Kaltenleutgeben. — Verh. Geol. B. A. 1956/2, p. 165—170, 1 fig. Wien.
- (1965): Der kalkalpine Wienerwald um Kaltenleutgeben (NÖ. und Wien). — Jahrb. Geol. B. A. 108, p. 115—153. pl. 1—2. Wien.
- SAYN, G. (1932): Description de la faune de l'Urgonien de Barcelonne (Drôme). — Trav. Lab. Geol. Lyon. Fasc. 18, Mém. 15, p. I—VIII, 1—70. pl. 1—4. Lyon.
- SCHREMMER, F. (1954): Bohrschwamm Spuren in Actaeonellen aus der nordalpinen Gosau. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Abt. I, 163. Bd., 4. u. 5. Heft, p. 297—300, pl. 1. Wien.
- SCHULZ, O. (1952): Neue Beiträge zur Geologie der Gosauschichten des Brandenberger Tales (Tirol). — N. Jb. Geol. Pal., Abh. 95/1, p. 1—98, pl. 1—5, 10 fig., 2 Tab., 1 Karte. Stuttgart.
- STOLICZKA, F. (1965): Eine Revision der Gastropoden der Gosauschichten in den Ostalpen. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. 1, 52. Bd., p. 104—223. Wien.
- (1868): Cretaceous Fauna of Southern India II: The Gastropoda. — Palaeontologica Indica, p. I—XIII, 1—497, pl. 1—28. Calcutta.
- TAYLOR, D. W. & N. F. SOHL (1962): An outline of Gastropod classification. — Malacologia 1 (1), p. 7—32. Ann. Arbor.
- TERMIER, G. & H. TERMIER (1952): Classe des Gastéropodes in: Traité de Paléontologie II, p. 365—460, fig. 1—214. Paris.
- THIELE, J. (1893): Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. — Zeitschr. Wiss. Zool. 55, pl. 220—251, 1 fig. pl. 11. Leipzig.
- TOUCAS, A. (1873): Les terrains Crétacés des environs du Beausset (Var.). — Mém. Soc. Géol. France, 2. Ser. Bd. 9. Mém. 4, p. 1—65, fig. 1—12. Paris.
- WADE, B. (1926): The fauna of the Ripley Formation on Coon Creek, Tennessee. — U. S. Geol. Survey, Prof. Pap. 137, p. 1—272, pl. 1—72. Washington.

- WEIGEL, O. (1937): Stratigraphie und Tektonik des Beckens von Gosau. — Jahrb. Geol. B. A. 87, p. 11–40, 6 fig. 1 Karte. Wien.
- WHITE, CH. A. (1887): Contribuicoes a Paleontologia do Brazil. — Arch. Mus. Nac. 7, p. 1–273, I–V, pl. 1–27. Rio de Janeiro.
- WILBUR, K. M. & C. M. YONGE (1964): Physiology of Mollusca. — p. I–XII, 1–473. Academic Press, New York — London.
- YONGE, C. M. (1947): The Pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. — Phi. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. vol. 232, p. 443–518, fig. 1–40. London.
- ZAPFE, H. (1937): Paläobiologische Untersuchungen an Hippuritenvorkommen der nordalpinen Gosauschichten. — Verh. Zool.-Bot. Ges. 86–87, p. 73–124, fig. 1–10. Wien.
- ZEKELI, F. (1852): Die Gastropoden der Gosaugebilde. — Abh. Geol. B. A. 1, Abt. 2, p. 1–124, pl. 1–24. Wien.
- ZILCH, A. (1959–60): Gastropoda, Teil 2: Euthyneura; in Handbuch der Paläozoologie von O. H. SCHINDEWOLF, p. 1–834, fig. 1–2515. Berlin.
- ZITTEL, K. (1881–85): Handbuch der Paläozoologie, 2. Bd.: Molluska und Arthropoda. p. 1–893, fig. 1–1109. München und Leipzig.

Tafelerklärung

Tafel 1

- Abb. 1. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki brandenbergensis* n. ssp. — Paratypoid; 1967, Nr. 734/3. Zöttbachalm bei Brandenburg, Tirol. × 9/10.
- Abb. 2. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki brandenbergensis* n. ssp. — Paratypoid; 1967, Nr. 734/4. Zöttbachalm bei Brandenburg, Tirol. × 9/10.
- Abb. 3. *Trochactaeon (Neocylindrites) gosaviensis* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 724/4. Gams bei Hieflau, Akogl. × 9/10.
- Abb. 4. *Trochactaeon (Neocylindrites) gradatus* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 726/3. Hinterstoder. × 9/10.
- Abb. 5. *Trochactaeon (Trochactaeon) projectiliformis* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 729/3. Windischgarsten, Freitgraben. × 9/10.
- Abb. 6. *Trochactaeon (Trochactaeon) projectiliformis* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 729/4. Windischgarsten, Freitgraben. × 9/10.
- Abb. 7. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki lamarcki* (Sow.). — Hypotypoid; 1967, Nr. 731/1. Gams bei Hieflau, Noth. × 9/10.
- Abb. 8. *Trochactaeon (Trochactaeon) kuehni* n. sp. — Paratypoid. 1967, Nr. 738. Dreistätten. × 9/10.
- Abb. 9. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus giganteus* (Sow.) — Hypotypoid; 1967, Nr. 744. Randograb, Gosau.
- Abb. 10. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus giganteus* (Sow.) — Hypotypoid; Sammlung Geologische Bundesanstalt Nr. 8060. Brandenburg. × 9/10.

Tafel 2

- Abb. 11. *Trochactaeon (Trochactaeon) kuehni* n. sp. — Paratypoid; Nr. 1905, Nr. 59. Dreistätten. × 9/10.
- Abb. 12. *Trochactaeon (Trochactaeon) kuehni* n. sp. — Holotypus; 1967, Nr. 737. Wegscheidgraben. × 9/10.
- Abb. 13. *Trochactaeon (Trochactaeon) obtusus* (ZEKELI). — Hypotypoid; 1967, Nr. 747. Gosau. × 9/10.
- Abb. 14. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1848 I 41. Abtenau. × 9/10.

Tafel 3

Abb. 15. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 751/1. Waaggraben bei Hieflau. $\times 9/10$.

Abb. 16. *Trochactaeon (Trochactaeon) sanctaerucis* (FUTTERER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 735/1. Wegscheidgraben, Becken von Gosau. $\times 9/10$.

Abb. 17. *Trochactaeon (Trochactaeon) sanctaerucis* (FUTTERER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 736/1. Schneckengarten bei Piesting. $\times 9/10$.

Abb. 18. *Trochactaeon (Trochactaeon) sanctaerucis* (FUTTERER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 736/2. Schneckengarten bei Piesting. $\times 9/10$.

Abb. 19. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 751/2. Waaggraben bei Hieflau. $\times 9/10$.

Abb. 20. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 741/1. Traunwand. $\times 9/10$.

Tafel 4

Abb. 21. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 741/2. Traunwand. $\times 9/10$.

Abb. 22. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 740. Dreistätten. $\times 9/10$.

Abb. 23. *Trochactaeon (Trochactaeon) goldfussi* (d'ORB.). — Hypotypoid; 1967, Nr. 742. Becken von Gosau. $\times 9/10$.

Tafel 5

Abb. 24. *Trochactaeon (Trochactaeon) sanctaerucis* (FUTTERER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 735/2. Wegscheidgraben. $\times 1/1$.

Abb. 25. *Trochactaeon (Trochactaeon) sanctaerucis* (FUTTERER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 736/3. Schneckengarten bei Piesting. $\times 1/1$.

Abb. 26. *Trochactaeon (Trochactaeon) sanctaerucis* (FUTTERER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 735/3. Wegscheidgraben, Becken von Gosau. $\times 1/1$.

Abb. 27. *Trochactaeon (Trochactaeon) projectiliformis* n. sp. — Holotypus; 1967, Nr. 729/1. Freitgraben bei Windischgarsten. $\times 1/1$.

Abb. 28. *Trochactaeon (Trochactaeon) projectiliformis* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 729/2. Freitgraben bei Windischgarsten. $\times 1/1$.

Abb. 29. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki lamarcki* (Sow.). — Hypotypoid; 1967, Nr. 731/2. Gams bei Hieflau, Noth. $\times 1/1$.

Abb. 30. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki lamarcki* (Sow.). — Hypotypoid; 1967, Nr. 731/3. Gams bei Hieflau, Noth. $\times 1/1$.

Abb. 31. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki lamarcki* (Sow.). — Hypotypoid; 1967, Nr. 731/4. Gams bei Hieflau, Noth. $\times 1/1$.

Abb. 32. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki brandenbergensis* n. ssp. — Holotypus; 1967, Nr. 734/1. Brandenburg. $\times 1/1$.

Abb. 33. *Trochactaeon (Trochactaeon) lamarcki brandenbergensis* n. ssp. — Paratypoid; 1967, Nr. 734/2. Brandenburg/Tirol. $\times 1/1$.

Abb. 34. *Trochactaeon (Trochactaeon) att. galloprovincialis* COSSM. — Hypotypoid; 1967, Nr. 739/1. Krummbachgraben, Brandenburg. $\times 1/1$.

Tafel 6

Abb. 35. *Trochactaeon (Neocylindrites) gosaviensis* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 724/2. Gams bei Hieflau, Akogl. $\times 1/1$.

Abb. 36. *Trochactaeon (Neocylindrites) gosaviensis* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 724/5. Gams bei Hieflau, Akogl. $\times 1/1$.

Abb. 37. *Trochactaeon (Neocylindrites) gosaviensis* n. sp. — Holotypus; 1967, Nr. 724/1. Gams bei Hieflau. Akogl. $\times 1/1$.

Abb. 38. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus giganteus* (Sow.), Jugendform. — Hypotypoid; Sammlung Geologische Bundesanstalt Nr. 8061. Brandenburg, Tirol. $\times 1/1$.

Abb. 39. *Trochactaeon (Neocylindrites) gradatus* n. sp. — Paratypoid; 1967, Nr. 726/2. Hinterstoder. $\times 1/1$.

Abb. 40. *Trochactaeon (Neocylindrites) gradatus* n. sp. — Holotypus; 1967, Nr. 726/1. Hinterstoder. $\times 1/1$.

Abb. 41. *Trochactaeon (Trochactaeon) obtusus* (ZEKELI). — Neotypus; 1905, Nr. 45. Brandenburg/Tirol. $\times 1/1$.

Abb. 42. *Trochactaeon (Trochactaeon) obtusus* (ZEKELI). — Hypotypoid; 1967, Nr. 747. Becken von Gosau. $\times 1/1$.

Abb. 43. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER) mit pathologisch verkürzten Umgängen. — 1856. 47. 198. Traunwand, Becken von Gosau. $\times 1/1$.

Abb. 44. Das selbe Stück von außen. $\times 1/1$.

Abb. 45. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER), Jugendform. — Hypotypoid; 1967, Nr. 741/3. Traunwand, Becken von Gosau. $\times 1/1$.

Tafel 7

Abb. 46. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 741/4. Traunwand, Becken von Gosau. $\times 3/4$.

Abb. 47. Das selbe Stück von der gegenüberliegenden Seite.

Abb. 48. *Trochactaeon (Trochactaeon) conicus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 741/5. Traunwand, Becken von Gosau. $\times 3/4$.

Abb. 49. *Trochactaeon (Trochactaeon) goldfussi* (d'ORB.). — Hypotypoid; 1864 I 737. Becken von Gosau. $\times 3/4$.

Abb. 50. Das selbe Stück, etwas gedreht.

Tafel 8

Abb. 51. *Trochactaeon (Trochactaeon) goldfussi* (d'ORB.). — Hypotypoid; Sammlung Geologische Bundesanstalt Nr. 8064. Brandenburg, Tirol. $\times 3/4$.

Abb. 52. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus giganteus* (Sow.). — Hypotypoid; 1967, Nr. 744. Randgraben, Becken von Gosau. $\times 3/4$.

Abb. 53. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). Die äußere Schale ist weggebrochen, um die Retraktormuskel-Eindrücke zu zeigen. — 1967, Nr. 749. Rumänien. $\times 3/4$.

Abb. 54. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 750/1. Piesting. $\times 3/4$.

Abb. 55. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1843 XXX 422. Becken von Gosau. $\times 3/4$.

Tafel 9

Abb. 56. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1967, Nr. 750/2. Piesting. $\times 2/3$.

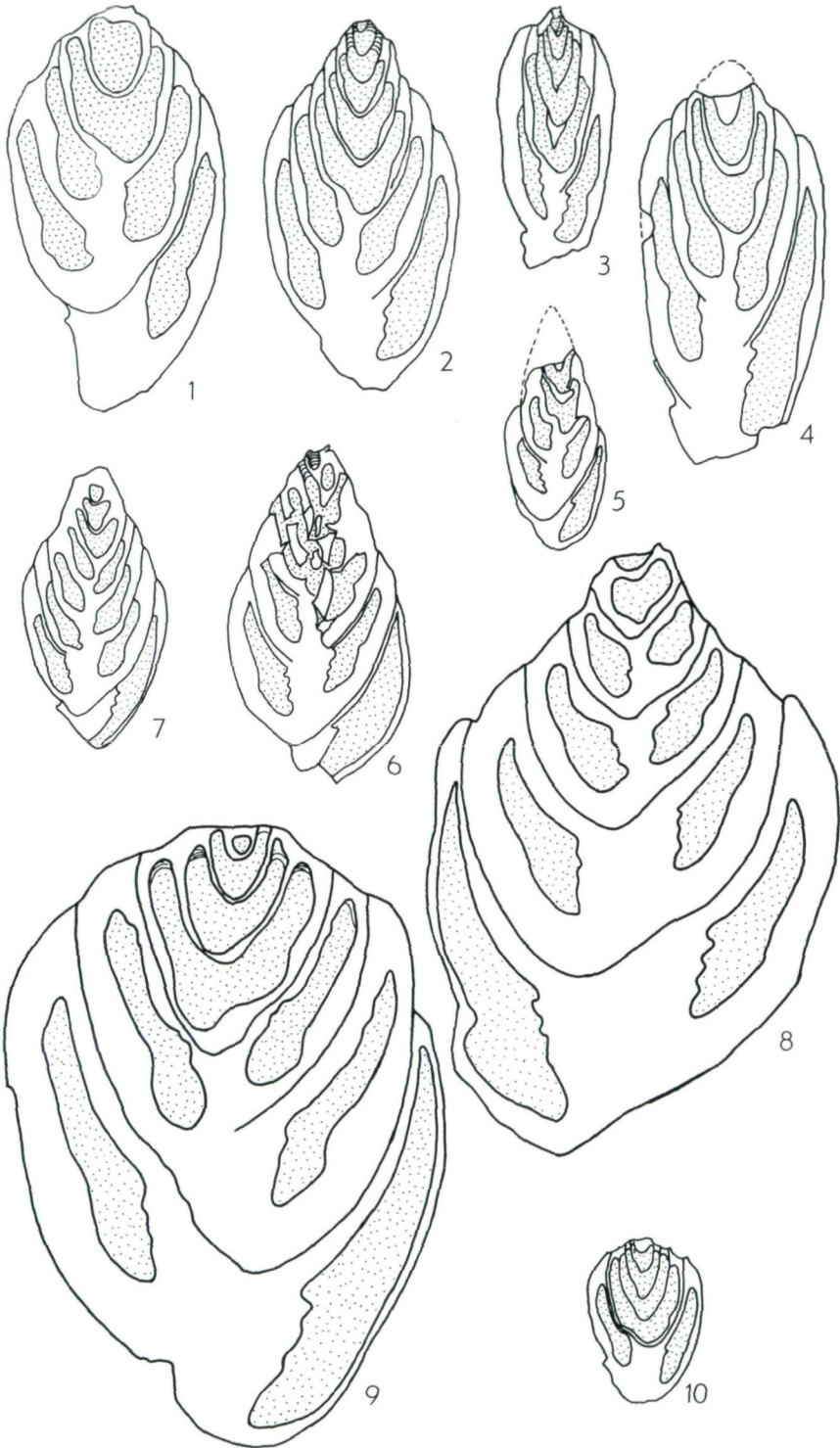
Abb. 57. *Trochactaeon (Trochactaeon) giganteus subglobosus* (MÜNSTER). — Hypotypoid; 1843 XXX 415. Waaggraben bei Hieflau. $\times 2/3$.

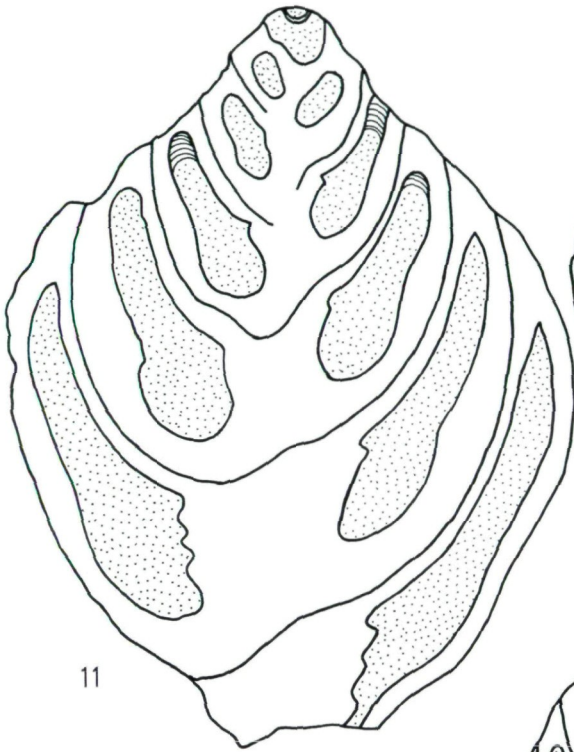
Abb. 58. *Trochactaeon (Trochactaeon) kuehni* n. sp. — Holotypus; 1967, Nr. 737. Wegscheidgraben, Becken von Gosau.

Abb. 59. Larvalwindungen von *Actaeonella laevis* (Sow.). — 1965, Nr. 644/7. Lammerthal. $\times 12$.

Die in den Abbildungen 10, 38 und 51 abgebildeten Stücke sind in der Sammlung der Geologischen Bundesanstalt, Wien III, Rasumofskygasse 23 aufbewahrt. Die Originale zu den übrigen Abbildungen befinden sich in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Herrn Dir. Prof. Dr. F. BACHMAYER möchte ich an dieser Stelle aufrichtig für die Anfertigung der Aufnahmen danken.

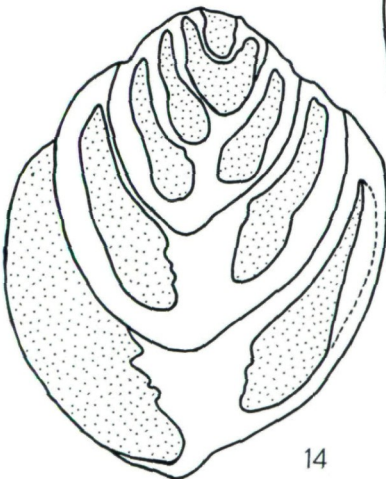




11



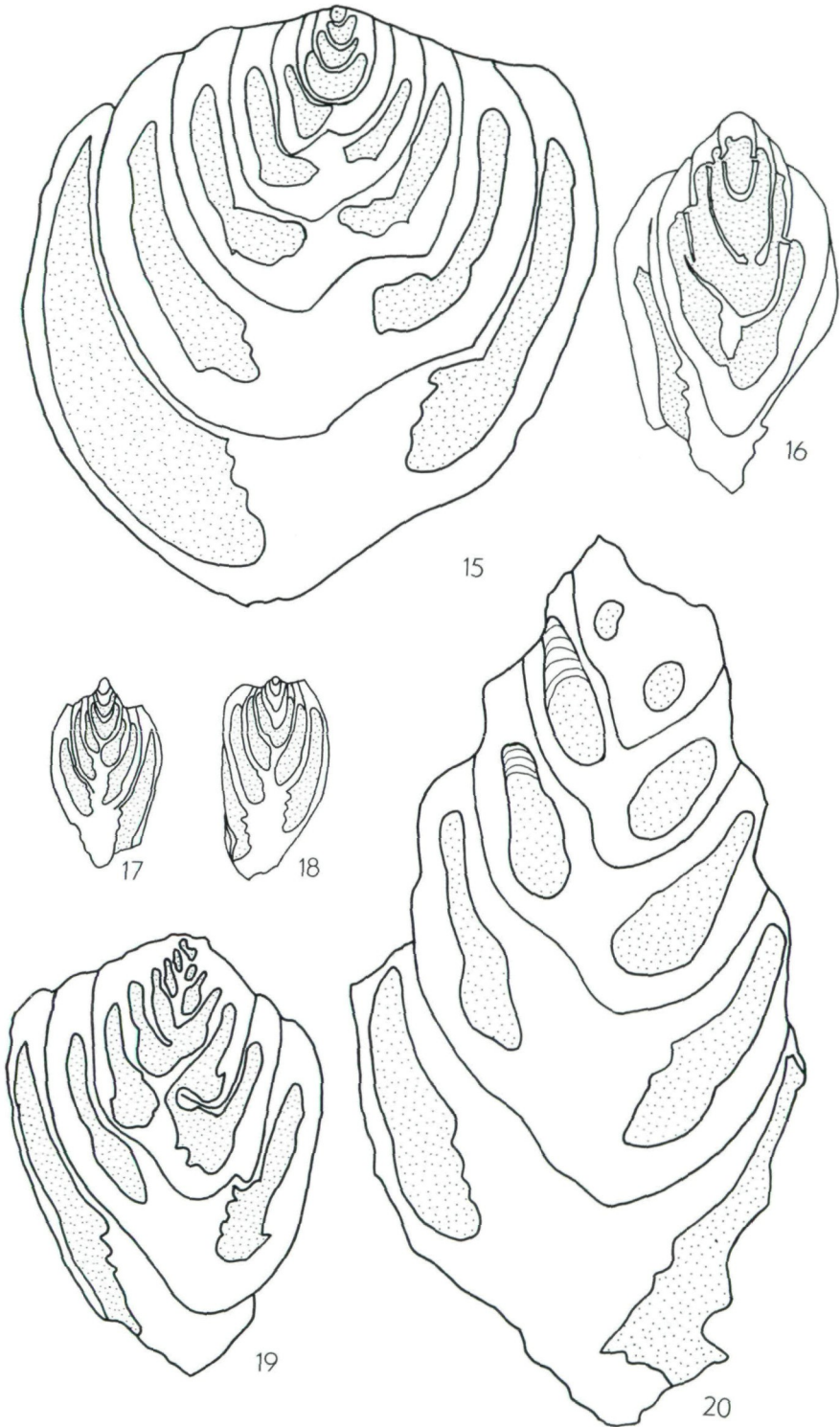
13

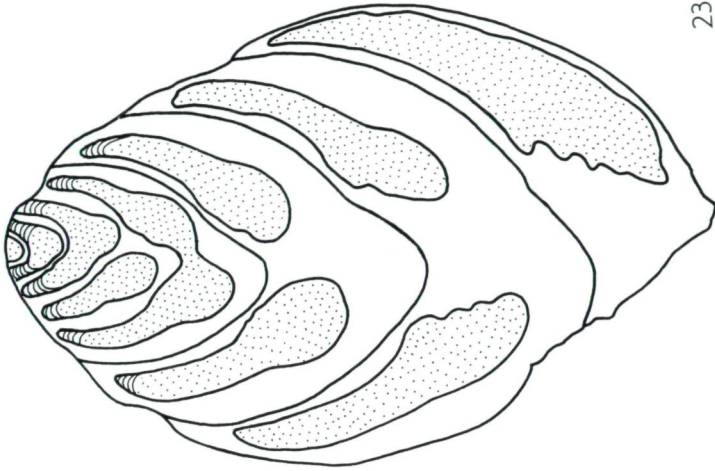


14

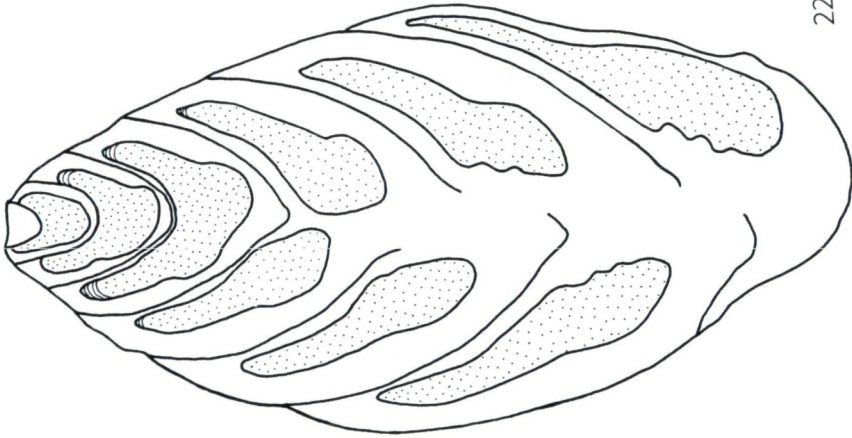


12

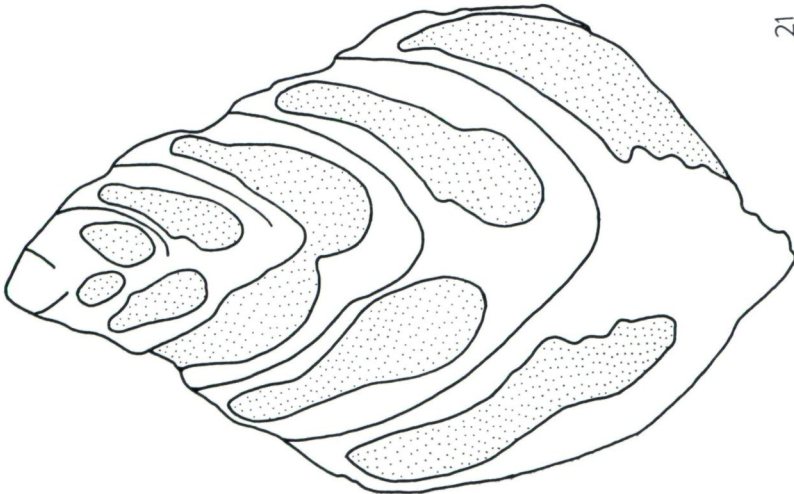




23

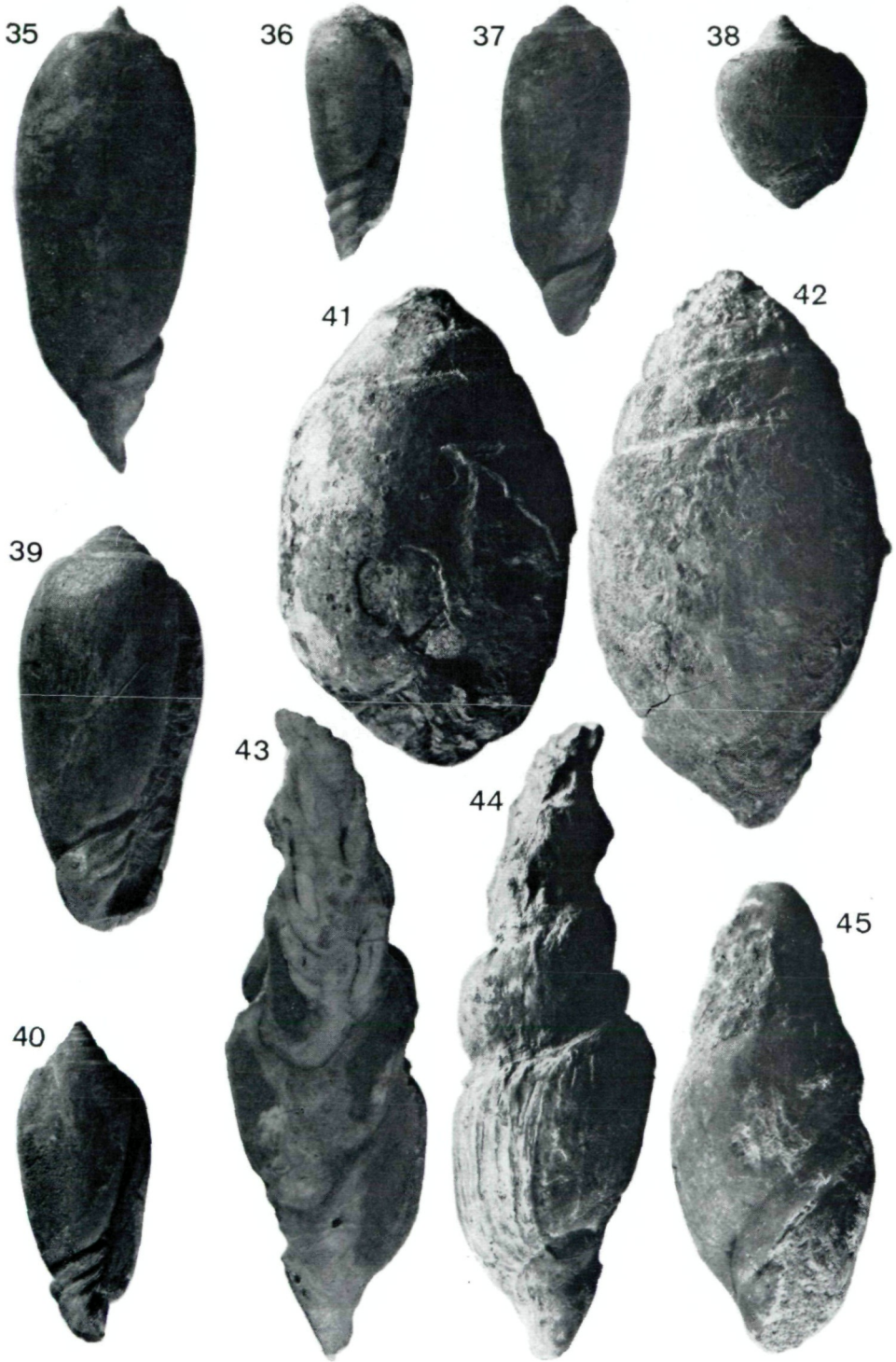


22



21





46



47



48



49



50

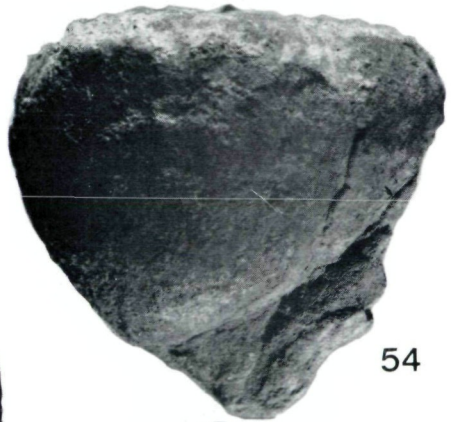




51



52



54



53



55



58



56



57



59