

## Farberhaltung in der Paläontologie am Beispiel von *Naticopsis McCoy*, 1844 aus dem Oberkarbon der Karnischen Alpen (Österreich)

GUNNAR SCHRAUT\*

3 Abbildungen, 3 Tabellen, 2 Tafeln

Österreichische Karte 1:50.000  
BMN / UTM  
198 Weißbriach / NL 33-04-16 Sonnenalpe Naßfeld

Oberkarbon  
Auernig-Formation s.l.  
Garnitzen-Subformation  
Schicht s  
Auernig  
Gastropoda  
Farbzeichnungen

### Inhalt

Zusammenfassung .....	75
Abstract .....	75
Einleitung .....	76
Methodik .....	76
Geografische Lage .....	76
Geologie und Biostratigraphie .....	77
Farbzeichnungen in der Natur .....	77
Farbzeichnungen in der Paläontologie .....	78
Systematische Paläontologie .....	80
Dank .....	83
Literatur .....	83
Tafeln .....	91

### Zusammenfassung

Aus Kalkbänken der fossilreichen Schicht s vom Auernig (1.863 m), Nassfeldpass, Karnische Alpen (Österreich), welche dem hohen Oberkarbon (Pennsylvanium, Auernig-Formation, obere Garnitzen-Subformation, Gzhelium E) angehört, werden mehrere Exemplare von *Naticopsis McCoy*, 1844 mit erhaltener Farbzeichnung vorgestellt. Sie werden mit Formen aus Nordamerika (USA) und Europa verglichen und diskutiert. Die Erhaltung von Farbzeichnungen an Gastropodenschalen unterstreicht die paläontologische Bedeutung der Schicht s. Weiterhin wird über Farbzeichnungen innerhalb der Paläontologie diskutiert und eine Übersicht der Tiergruppen gegeben, bei denen sie auftreten.

### Colour drawings in paleontology using the example of *Naticopsis McCoy*, 1844 from the Upper Carboniferous of the Carnic Alps (Austria)

#### Abstract

The famous fossiliferous bed s from the Auernig (1,863 m), Nassfeld region, Carnic Alps (Austria), which is of Upper Carboniferous age (Pennsylvanian, Auernig Formation, upper part of the Garnitzen Member, Gzhelian E), yields gastropod specimens of *Naticopsis McCoy*, 1844 with well-preserved colour patterns, which are described and compared to equal preserved material from North America (USA) and Europe. The preservation of colours on gastropod shells underlines the importance of the bed s for palaeontology. A discussion about colour patterns of fossil remains and a taxonomic overview on its occurrence is given.

\* GUNNAR SCHRAUT: Paul-Schneider-Gymnasium, Präses-Held-Straße 1 und Herzog-Wolfgang-Straße 9c, beides in 55590 Meisenheim am Glan, Rheinland-Pfalz (Deutschland). g.schraut@t-online.de

## Einleitung

Seit 2012 werden vom Autor regelmäßig Proben von der Gipfelregion des Auernigs (1.863 m) aus Kalkbänken der Schicht s bzw. von der Schutthalde dieser Schicht genommen und aufbereitet. Neben einer arten- und individuenreichen Fauna (siehe Übersicht in SCHRAUT, 2021) wurde 2015 das erste Exemplar einer *Naticopsis*-Schale mit erhaltener Farbzeichnung gefunden. Trotz der Bedeutung des Fundes wurde die Bearbeitung aus zeitlichen Gründen aufgeschoben. Weitere Exemplare kamen 2018 hinzu, der Zeitmangel aber blieb bzw. andere Vorhaben gingen vor. Bei einer erneuten Durchsicht der Sammlung Anfang 2021 fiel auf, dass das Exemplar von 2015 sich während der vergangenen fünf Jahre leider völlig entfärbt hat. Ein „Zeichen“ wohl dafür, dass sich eine Bearbeitung der übrigen nun schon seit knapp drei Jahren im Sammlungsschrank des Autors befindlichen Exemplaren von 2018 nicht mehr aufschieben ließ. Bei einer vorläufigen Literaturdurchsicht stellte sich heraus, dass diese Funde aus der Schicht s im europäischen Oberkarbon wohl einzigartig sind! Dies unterstreicht, neben der besonderen Art der Schalenumwandlung durch Silifizierung und der dadurch bedingten, zum Teil hervorragenden Erhaltung (z.B. von Stacheln und der Oberflächenskulptur selbst kleinster Ostracoden) sowie die große Vielfalt der nachgewiesenen Taxa, noch zusätzlich die Einmaligkeit dieser Schicht in den Karnischen Alpen!

## Methodik

Die vom Autor genommenen Proben wurden in verdünnter Essigsäure (5-prozentig) gelöst und nach Einwirkung über mehrere Tage vorsichtig dekantiert, mehrfach gewässert und zum Trocknen ausgelegt. Um die zum Teil sehr zarten Objekte nicht unnötig zusätzlich zu belasten, wurde auf die Behandlung mit Wasserstoffperoxid ( $H_2O_2$ ) verzichtet. Möglicherweise liegt hier eine/die Begründung dafür, dass Farbzeichnungen den älteren Bearbeitern der Fossilien dieser Fundstelle (vgl. JOHNSEN, 1906; KODSI, 1967; FOHRER, 1991, 1997) nicht aufgefallen sind bzw. nicht auf-

fallen konnten. Bei diesem sehr schonenden, allerdings auch sehr zeitaufwendigen Verfahren (mehrere Monate pro Probe!) wurden neben einer großen Zahl von Mikrofossilien auch 12 Gastropodenschalen aus der Gattung *Naticopsis* MCCOY, 1844 ausgelesen, bei denen noch die ursprüngliche Farbe bzw. Farbzeichnung erhalten geblieben ist. Eine vergleichbar gute Erhaltung von farbzeichnungstragenden karbonischen Gastropoden ist in Europa bisher nur aus dem Unterkarbon (hohes Viséum, Warnantium) von Belgien (vgl. DE KONINCK, 1883: Taf. 38, Figs. 11–14; MOTTEQUIN & POTY, 2021: Figs. 8b, 8c) und durch ein Einzelexemplar aus Polen (vgl. KRAWCZYŃSKI, 2013: 89, Figs. 3A, 3C, 3E) sowie aus den Vereinigten Staaten (hier „häufig“, vgl. COX, 1960: 125) bekannt. Leider scheinen zumindest die aus den Karnischen Alpen vorliegenden Gehäuse, wie in der Einleitung schon beschrieben, selbst bei Lagerung in völliger Dunkelheit auszubleichen, d.h. die Farbzeichnungen sind nur wenige Jahre erhaltungsfähig. Möglicherweise ist die Kontamination mit Luftsauerstoff oder das ungenügende Wässern der Probe dafür verantwortlich, so dass die Farbe entweder oxidiert oder durch verbliebene Säurereste zerstört wird.

Die vorliegenden Exemplare wurden alle mit Hilfe einer Digital-Kamera der Marke „Digital-Microscope VHX 7000“ von der Firma Keyence dokumentiert. Das beschriebene Material befindet sich zurzeit noch in der Sammlung des Autors und wird zu gegebener Zeit in das Landesmuseum Kärnten – Rudolfinum in Klagenfurt überführt.

## Geografische Lage

Die Schicht s liegt unweit der Gipfelregion des Auernigs (1.863 m), der sich ca. 900 m ESE des Nassfeldpasses in den zentralen Karnischen Alpen, Kärnten (Österreich) befindet (Abb. 1, 2). Sie ist auf der Geologischen Karte des Jungpaläozoikums 1:12.500 (Blatt Ost) verzeichnet und befindet sich etwa 35 m NNE vom Gipfel des Auernigs (1.863 m) links des Wanderwegs zum Gipfel [vgl. SCHÖNLAUB & FORKE, 2007: 29; GPS-Daten (WGS84/GMS): 13°17'13" E / 46°33'31" N]. Sie stellt den Haltepunkt 9 des

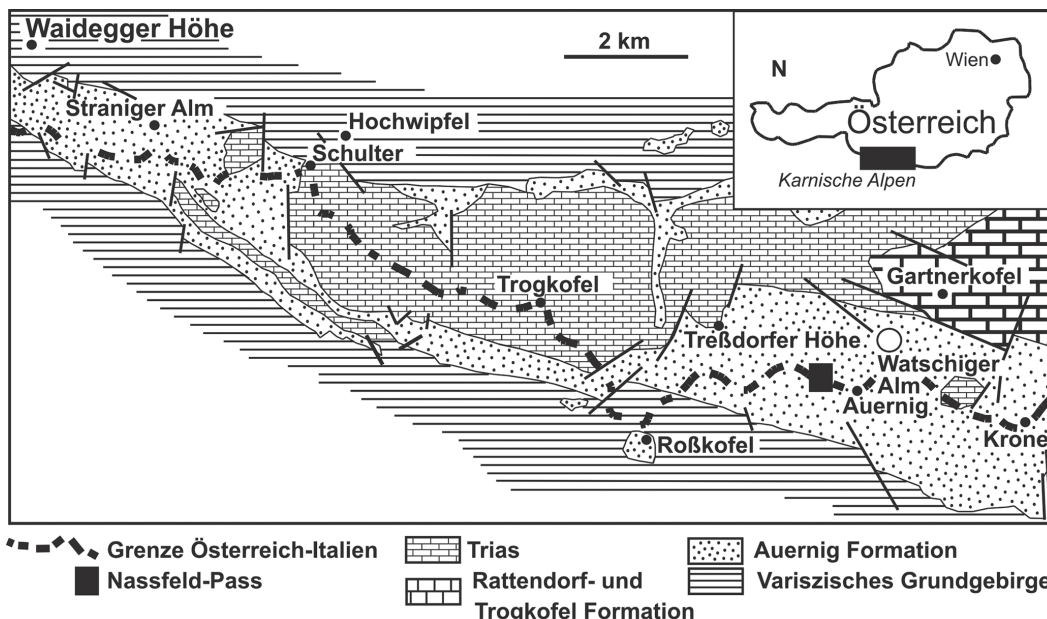


Abb. 1. Geographisch-geologische Übersicht über die Lage des Arbeitsgebietes. Entnommen aus und leicht verändert nach FOHRER & SAMANKASSOU (2005: Fig. 1).

# Geotrail Nassfeld - Pramollo

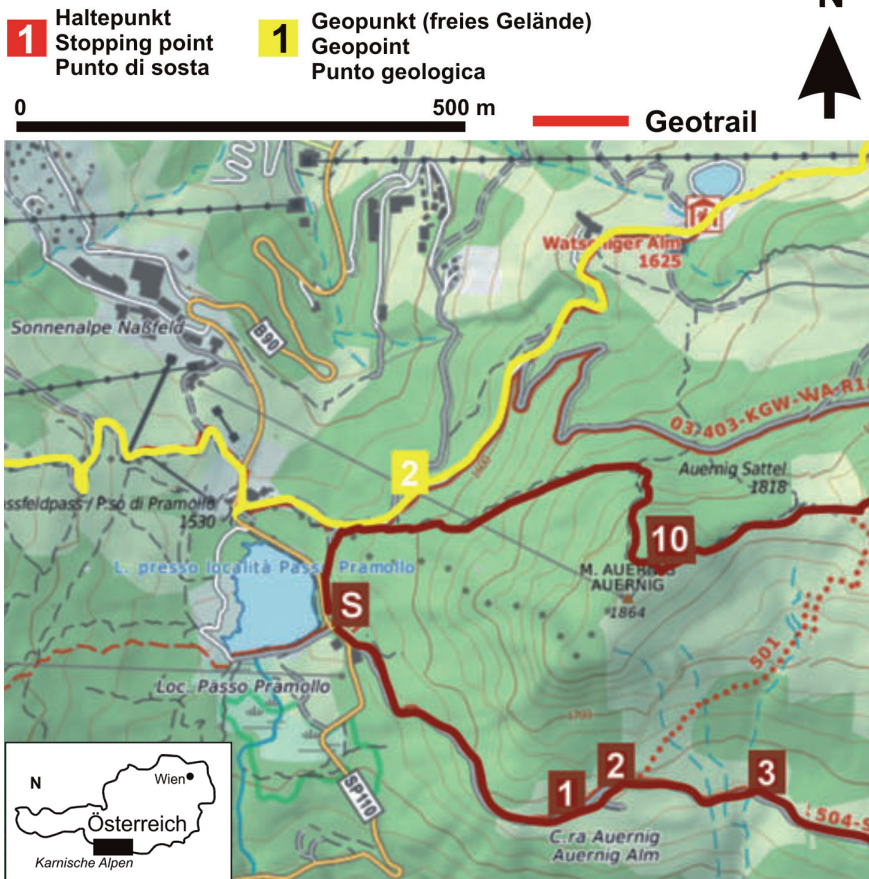


Abb. 2. Lage der Schicht s, ~ 35 m NNE des Auerniggipfels (1.863 m), Karnische Alpen (Österreich). 10 = Lage der Schicht s. Entnommen und verändert aus SCHÖNLAUB & FORKE (2021: Fig. 8.6.1).

geologischen Lehrpfades dar und wird von FOHRER mit „A/S“ abgekürzt (vgl. SCHÖNLAUB, 1988: 77; FOHRER, 1991: 10, 39; 1997: 130). Bei anderen Autoren wird die Schicht s auch als „Bank s“ bezeichnet, so dass hier zur Vermeidung von Verwechslungen ausschließlich die von SCHELLWIEN (1892) verwendete ursprüngliche Bezeichnung „Schicht s“ verwendet wird (vgl. auch SCHRAUT, 2021).

## Geologie und Biostratigrafie

Die Auernig-Formation s.l. ist eine zyklische Abfolge von Klastika und Karbonaten (Auernig-Rhythmus sensu KAHLER, 1955), welche durch hochfrequente, glazio-eustatische Meeresspiegelschwankungen gesteuert und innerhalb einer deltaähnlichen bis flachmarinen Umgebung abgelagert wurde (vgl. MASSARI et al., 1991: 183). Ihre Mächtigkeit wird auf 800 m (vgl. SCHÖNLAUB & FORKE, 2007: 21; SCHÖNLAUB, 2014: 83) bis maximal 1.200 m (vgl. KRÄINER, 1991: 161; VOZÁROVÁ et al., 2009: 92) geschätzt und von HERITSCH et al. (1934) lithologisch in fünf Schichtgruppen unterteilt. SELLI (1963: 49–51) erstellt die Auernig-Gruppe und nennt die Schichtgruppen sensu HERITSCH et al. (1934) in Meledis-, Pizzul-, Corona-, Auernig- und Carnizza-Formation um.

SCHÖNLAUB & FORKE (2007: 18) weisen auf die kartiergeologischen Probleme der Zuordnung lithostratigrafischer Abschnitte in der tektonisch stark gestörten Abfolge im Nassfeldgebiet hin, behalten den Begriff der Auernig-Formation s.l. für die gesamte Abfolge bei und betrachten die Untereinheiten als Subformation bzw. Member.

Die Schicht s gehört in die oberste Partie der Garnitzen-Subformation (Carnizza Member), d.h. dem höchsten Anteil der Auernig-Formation s.l., welche biostratigrafisch dem oberen Anteil des Gzhelium E (= Noginskium, *Daixina vasilkovskyi* Subzone = oberer Teil der *Daixina sokensis* Zone) entspricht (vgl. FORKE, 2007: 260; SCHÖNLAUB & FORKE, 2007: 114; NOVAK et al., 2019: 286; in dieser Arbeit: Abb. 3).

Profile, in welchen die lithologischen und faunistischen Ergebnisse für die Schicht s zusammengefasst werden, sind in FOHRER (1991: Fig. 8) und FLÜGEL et al. (1997: Fig. 4) publiziert. Das verkieselte Material von der Schutthalde dürfte aus dem oberen Bereich des Profils stammen, der als „nodular limestone“ mit „Verkieselungen“ bezeichnet wird und eine Mächtigkeit von ca. 2 m besitzt (vgl. FLÜGEL et al., 1997: Fig. 4).

Eine Zusammenfassung der Bearbeiter sowie der Gesamtflora und Gesamtf fauna der Schicht s ist in SCHRAUT (2021: Tab. 1) dargestellt.

## Farbzeichnungen in der Natur

Farben bzw. Farbzeichnungen spielen bei rezenten Organismen sowohl ökologisch als auch phylogenetisch eine bedeutende Rolle (vgl. HILL & MCGRAW, 2006). Sie können der inter- und intraspezifischen Erkennung (vgl. PARKER, 2000; BOKONYI et al., 2003; SEAGO et al., 2009), der Tarnung und Thermoregulation (vgl. RILEY, 1997), dem UV-Schutz (vgl. FOX & VEVERS, 1960; BUTLER et al., 2005) und der Ent-

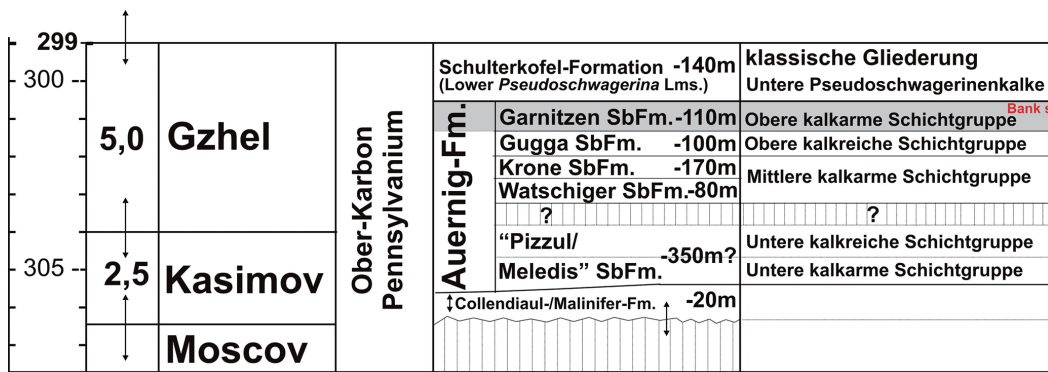


Abb. 3. Stratigraphische Position der Schicht s (rot). Entnommen, verändert und ergänzt aus SCHÖNLAUB & FORKE (2007: Fig. 4) und NOVAK et al. (2019: Fig. 2).

fernung und Lagerung von giftigen Stoffen (z.B. von Metallen, freien Radikalen) aus dem Körper in den Panzer/Schale dienen (vgl. CÉSARINI, 1996; MCGRAW, 2003).

Untersuchungen mit Hilfe von Röntgenstrahlen und SEM-Analysen haben gezeigt, dass die Färbung bei fossilen Schalen nicht durch einen diagenetischen Ersatz der ursprünglichen Schalenmineralogie bzw. -struktur bedingt ist, sondern es sich dabei um die Erhaltung echter organischer Farbanteile handelt (vgl. HOLLINGWORTH & BARKER (1991b: 116).

Neben dem weit verbreiteten Farbstoff Melanin, welcher ein Oxidations- und Polymerisationsprodukt der Aminosäure Tyrosin darstellt, werden von HOLLINGWORTH & BARKER (1991b: 106–109) weitere Farbstoffe aus der Gruppe der Tetrapyrole genannt und diskutiert. Melanin ist dabei auf Grund seiner geringen Löslichkeit in Säuren und organischen Lösungsmitteln der weitaus stabilste natürliche Farbstoff und demzufolge bei den meisten Archaeogastropoden und einigen Bivalven weit verbreitet. Abgelagert werden diese Farbstoffe bei den meisten Mollusken in der äußeren Schalenlage (Periostrakum), wobei diese nach dem Versterben der Tiere in der Regel durch Transport, Bakterienbefall, Bohrorganismen und Lichtexposition (UV-Strahlung) schnell verloren geht. Daher ist, neben der chemischen Zusammensetzung der Farbe, eine schnelle Einbettung für Farberhaltungen sehr wichtig (vgl. HOLLINGWORTH & BARKER, 1991b: 106, 109–110).

Eine genauere Analyse bezüglich der Korrelation zwischen ursprünglicher Schalensubstanz (Aragonit versus Kalzit) und der Häufigkeit von Farberhaltung wird von BANDEL & WEITSCHAT (1984: 338) für Gastropoden belegt. Demzufolge treten Farberhaltungen nur bei ursprünglich kalzitischen Gehäusen wie bei den Naticiden auf. Auf der anderen Seite ist bei den beiden farbbezeichnungstragenden Arten *Mourlonia antrina* (SCHLOTHEIM, 1816) und *Euconospira conica* (PHILLIPS, 1836) aus dem Oberperm bzw. Unterkarbon die ursprünglich aragonitische, äußere Schale, neomorph durch Kalzit ersetzt worden (vgl. HOLLINGWORTH & BARKER (1991b: Tab. 5.1). Das Ausgangsmaterial scheint demzufolge nicht unbedingt entscheidend für eine Farberhaltung zu sein, wie auch die Art und Dauer der Diagenese einen Einfluss auf die Farberhaltung haben kann, aber nicht muss.

Das Sediment und seine Genese sowie der ursprüngliche ökologische Lebensraum spielen beim Auftreten von Farbbezeichnungen sicher gleichfalls eine wichtige Rolle. Im rezenten Ökosystem Korallenriff ist der Anteil farbiger Gastropoden deutlich höher als in anderen, kühleren Bereichen, daher trifft man auch fossile Farbbezeichnungen überwie-

gend dort an (vgl. allerdings die kritischen Anmerkungen hierzu seitens von BANDEL & WEITSCHAT, 1984: 339). Weiterhin erhöht auch das Kalksediment selber, welches in Riffen dominiert, möglicherweise die Wahrscheinlichkeit farbiger Überlieferung (vgl. DEECKE, 1917: 12; HOLLINGWORTH & BARKER, 1991a: 347).

Neben der organogenen Erhaltung echter Farben sowie deren möglicher diagenetischer Umwandlungsprodukte in Farbzeichnungen, welche letztendlich nur den ehemaligen Farbverlauf wiedergeben, kommen weiterhin sowohl sichtbare Farbmuster, die man fälschlicherweise als solche ansah (vgl. BRANSON, 1964 bei Goniatiten), als auch nicht sichtbare Farbmuster vor, welche erst mit Hilfe von UV-Strahlung (vgl. NEUFFER, 1972) oder/und anderen Techniken sichtbar gemacht werden können.

Letztendlich ist die Erhaltung von Farbe abhängig von der originären Zusammensetzung der Farbpigmente (z.B. Melanine sind besonders stabil!), der mineralogischen Zusammensetzung der Schale (Aragonit versus Kalzit), der Lage der Pigmente innerhalb der Schale, der Einbettungsgeschwindigkeit, dem ursprünglichen Ökosystem und der damit verbundenen generellen Anzahl an gefärbten Gehäusen, der Art und Zusammensetzung des Sediments und dem Ablauf und der Dauer der Diagenese (vgl. HOLLINGWORTH & BARKER, 1991b: 116–117).

## Farbbezeichnungen in der Paläontologie

Farbmarkierungen bzw. Farbbezeichnungen auf Schalen bzw. Panzern fossiler Invertebraten wurden schon sehr früh erkannt und beschrieben (vgl. PHILLIPS, 1836; D'ORBIGNY, 1842; ALBERTI, 1845; KING, 1850; DAVIDSON, 1858). Sie werden mittlerweile von mehr als 180 Gattungen paläozoischer Invertebraten genannt (vgl. HOARE, 1978; BOUCOT, 1981; MAPES & HOARE, 1987; KOBLUK & MAPES, 1989) und sind in vielfältiger Art und Erhaltungsweisen bei den meisten Vertretern der Invertebraten und Vertebraten nachgewiesen (vgl. Übersicht in Tabelle 1).

Auch wenn die Erhaltung von Farben bzw. Farbbezeichnungen bei fossilen Formen ein eher seltenes Phänomen ist, wird dieses nicht nur von den Paläontologen als Besonderheit registriert und beschrieben, sondern auch für die Paläoökologie, Paläobiogeografie, Evolution und Taxonomie genutzt (vgl. NEWTON, 1907; FOERSTE, 1930; KOBLUK & MAPES, 1989; HAGDORN & SANDY, 1998; GARDNER & MAPES, 2000; MANDA & TUREK, 2009; TUREK, 2009; BALIŃSKI, 2010; VINTHER, 2015).

Taxon	Autor(en) / Jahreszahl
<b>Rodophyta</b>	WOLKENSTEIN et al. (2010); VINTHER (2015)
<b>Plantae</b>	WEIGELT & NOACK (1931); DILCHER (1967); PAVLICK & MITCHELL (1970); POTONIÉ et al. (1972); KRUMBIEGEL et al. (1983)
<b>Hyalitha</b>	BARRANDE (1867); NOVÁK (1891); VALENT & MALINKY (2008)
<b>Polyplacophora</b>	HOARE & SMITH (1984); HOARE et al. (2002)
<b>Gastropoda<sup>1</sup></b>	PHILLIPS (1836); DE KONINCK (1883); KEYES (1890); RAYMOND (1906); GIRTY (1912); ROUNDY (1914); DEECKE (1917); GREGER (1917); LEIHOLD (1918); FOERSTE (1930); KNIGHT (1929, 1932, 1933a, b); HAYASAKA (1953); YOCHELSON (1956); KEMP (1957); BATTEN (1958, 1966); PLAS (1972); KRÍŽ & LUKEŠ (1974); YOCHELSON & KRÍŽ (1974); CLARK (1974); HOARE & STURGEON (1976, 1978); ROHR & SMITH (1978); KOBLUK & MAPES (1989); CHESNUT & SLUCHER (1990); HOLLINGWORTH & BARKER (1991a); FRYDA (2000); BASSE & HEIDELBERGER (2002); JANKOVSKÝ (2003); KRAWCZYŃSKI (2013); HARTKOPF-FRÖDER & WEBER (2016); MOTTEQUIN & POTY (2021)
<b>Bivalvia<sup>1</sup></b>	DE KONINCK (1885); DEECKE (1917); LEIHOLD (1918); KNIGHT (1929); FOERSTE (1930); BRILL (1952); MURPHY (1965); CLARK (1974); HOARE et al. (1988); MAPES & BENSTOCK (1988); AMLER (1994); MOTTEQUIN & POTY (2021)
<b>Nautiloidea<sup>1</sup></b>	LEIHOLD (1918); DUNBAR (1924); FOERSTE (1930); TEICHERT (1964); KOBLUK & HALL (1976); MANDA & TUREK (2009); TUREK (2009); TUREK & MANDA (2011); VINTHER (2015); HARTKOPF-FRÖDER & WEBER (2016)
<b>Ammonoidea</b>	D'ORBIGNY (1842); SCHINDEWOLF (1928, 1931); SPATH (1935); REYMENT (1957); PINNA (1972); MATSUMOTO & HIRANO (1976); HELLER (1977); MANLEY (1977); TANABE & KANIE (1978); MAPES & SNECK (1987); GRABENHORST & MUNDLOS (1987); BARDHAN et al. (1993); MAPES & DAVIS (1996); EBBIGHAUSEN et al. (2016); HARTKOPF-FRÖDER & WEBER (2016)
<b>Belemnitida</b>	JORDAN et al. (1975); SPÄTH (1983)
<b>Coleoidea</b>	VINTHER (2015)
<b>Trilobita</b>	RAYMOND (1922); WILLIAMS (1930); WELLS (1942); TEICHERT (1944); GARRETSON (1953); HARRINGTON (1959); ESKER (1968); BABCOCK (1982); KLUG et al. (2009); MCROBERTS et al. (2013); SCHOENEMANN et al. (2014)
<b>Phyllocarida</b>	STUMM & CHILMAN (1969)
<b>Cirripedia</b>	YAMAGUCHI (1980)
<b>Hexapoda</b>	COCKERELL (1906, 1916, 1922, 1927); PONGRÁCZ (1935, 1937); HOARE (1978); KRUMBIEGEL et al. (1983); MAPES & HOARE (1987); LUTZ (1988, 1990); HEADS et al. (2005); TANAKA et al. (2010); MCNAMARA et al. (2012); MCNAMARA (2013); VINTHER (2015)
<b>Brachiopoda<sup>1</sup></b>	DAVIDSON (1858); KAYSER (1871); DE KONINCK (1887); GREGER (1908); DEECKE (1917); LEIHOLD (1918); RICHTER (1919, 1924); FOERSTE (1930); CLOUD (1942); WILLIAMS & ROWELL (1965); BOUCOT & JOHNSON (1968); MURPHY (1972); KRÍŽ & LUKEŠ (1974); CLARK (1974); BIERNAT (1984); JOHNSON (1986); BLODGETT et al. (1983, 1988); BALIŃSKI (1985, 2010); MOTTEQUIN & POTY (2021)
<b>Blastoidea</b>	REIMANN (1961); BEAVER & FABIAN (1998)
<b>Cystoidea</b>	PAUL (1967)
<b>Crinoidea</b>	BATHER (1892, 1893); FOERSTE (1930); BEANE (1941); BLUMER (1960, 1965); WOLKENSTEIN et al. (2006, 2008); NIEDWIEDZKI et al. (2011); VINTHER (2015)
<b>Echinoidea</b>	COTTEAU (1881); KROH (2003); HOSTETTLER (2006); SCHNEIDER & WERNER (2007)
<b>Osteichthyes</b>	VOIGT (1934, 1937); GOTTFRIED (1989); KRUMBIEGEL et al. (1983); VINTHER (2015)
<b>Amphibia</b>	VOIGT (1935, 1937); KRUMBIEGEL et al. (1983)
<b>Reptilia</b>	VOIGT (1937); RIEPPEL (1980); SULLIVAN et al. (1988)
<b>Dinosauria</b>	CHEN et al. (1998); ZHANG et al. (2010); LINGHAM-SOLIAR & PLODOWSKI (2010); LI et al. (2010, 2012); VINTHER (2015)
<b>Ichthyosauria</b>	WHITEAR (1956); VINTHER (2015)
<b>Pterosauria</b>	VINTHER (2015)
<b>Aves</b>	LAMBRECHT (1935); BACHOFEN-ECHT (1936); VINTHER et al. (2008, 2009); CLARKE et al. (2010); ZHANG et al. (2010); KNIGHT et al. (2011); CARNEY et al. (2012); VITEK et al. (2013); VINTHER (2015)
<b>Mammalia</b>	VOIGT (1936); KRUMBIEGEL et al. (1983); VINTHER (2015)

Tab. 1. Zusammenstellung fossiler Invertebraten und Vertebraten höherer Kategorie mit dem Nachweis von Farbe bzw. Farbzeichnungen sowie Publikationsangaben. <sup>1</sup> = Berücksichtigung nur paläozoischer Formen.

Am häufigsten treten Farbzeichnungen bei Gastropoden auf (vgl. DEECKE, 1917: 9), wobei eine erste zusammenfassende Gegenüberstellung von FOERSTE (1930) stammt. Er nennt bei einer Gesamtheit von 293 der bis dahin bekannten Arten mehr als 75 % (224 Arten) alleine für das „Tertiär“ und nur ca. 15 % (44 Arten) für das gesamte Paläozoikum (vgl. FOERSTE, 1930: 111; TICHY, 1980: 175). Nachweise

von Gastropoden aus dem Paläozoikum mit Farberhaltung liegen durchgehend vom Ordovizium bis in das Perm vor (vgl. Übersicht in Tabelle 2).

Ihre größte Häufigkeit und Diversität haben farbzeichnungstragende Gastropoden innerhalb des Paläozoikums im Karbon. Von hier wurden sie auch erstmals beschrie-

Gastropoda	Autor(en) / Jahreszahl
Perm	HAYASAKA (1953); YOCHELSON (1956); KEMP (1957); BATTEN (1958, 1972); PLAS (1972); HOLLINGWORTH & BARKER (1991a)
Karbon	PHILLIPS (1836); DE KONINCK (1883); KEYES (1890); GIRTY (1912); ROUNDY (1914); DEECKE (1917); GREGER (1917); LEIHOLD (1918); FOERSTE (1930); KNIGHT (1929, 1932, 1933a, b); BATTEN (1966); CLARK (1974); HOARE & STURGEON (1976, 1978); KOBLUK & MAPES (1989); CHESNUT & SLUCHER (1990); KRAWCZYŃSKI (2013); MOTTEQUIN & POTY (2021)
Devon	LEIHOLD (1918); YOCHELSON & KRÍŽ (1974); ROHR & SMITH (1978); FRÝDA (2000); WEBER (2000); BASSE & HEIDELBERGER (2002); JANKOVSKÝ (2003); HARTKOPF-FRÖDER & WEBER (2016)
Silur	LEIHOLD (1918); KRÍŽ & LUKEŠ (1974)
Ordovizium	RAYMOND (1906); FOERSTE (1930)

Tab. 2.

Zeitlich geordnetes Vorkommen von Gastropoden innerhalb des Paläozoikums mit dem Nachweis von Farbe bzw. Farbzeichnungen mit Publikationsangaben.

ben und abgebildet (vgl. PHILLIPS, 1836: Taf. XV, Fig. 2) und stellt folglich gleichzeitig die älteste Farbzeichnungs-darstellung eines Fossils überhaupt dar! SCHNEIDER & WERNER (2007: 143) verweisen allerdings auf die bestehende Aufmerksamkeit der Paläontologen für Farbzeichnungen seit dem späten 18. Jahrhundert und nennen in diesem Zusammenhang BRUGGÜËRE (1792), wobei in dem reinen Textbuch (nach eigener Durchsicht) kein Hinweis für die Nennung von Farbzeichnungen gefunden wurde! Eine ältere statistische Gegenüberstellung innerhalb des Paläozoikums ergibt einen Anteil von 75 % (33 von 44 Arten) alleine für das Karbon (vgl. FOERSTE, 1930: 111), wobei der geografische Schwerpunkt eindeutig auf den USA liegt (vgl. hierzu auch die Angaben bei COX, 1960: 125, „häufiges Auftreten“).

Die vorliegenden 12 Exemplare aus dem hohen Oberkarbon (Gzhelium E) der Schicht s vom Auernig (1.863 m) in Österreich scheinen, neben den schon sehr früh bekannt gewordenen Funden aus dem Unterkarbon (hohes Viséum, Warnantium) von Belgien (vgl. DE KONINCK, 1883: Taf. 38, Figs. 11–14; MOTTEQUIN & POTY, 2021: Figs. 8b, c) und einem Einzelfund aus dem Gołonóg-Sandstein (hohes Unterkarbon, Namurium A ~ Serpukhovium) des Oberschlesischen Beckens (Polen) [vgl. KRAWCZYŃSKI, 2013: Figs. 3A, 3C, 3E], bisher die einzigen Funde aus dem europäischen Karbon zu sein.

## Systematische Paläontologie

**Stamm Mollusca LINNAEUS, 1758**

**Klasse Gastropoda CUVIER, 1797**

**Ordnung Neritimorpha KOKEN, 1896**

**Familie Naticopsidae WAAGEN, 1880**

**Unterfamilie Naticopsinae MILLER, 1889**

**Gattung *Naticopsis* MCCOY, 1844**

**Typus-Art:** *Naticopsis phillipsii* MCCOY, 1844.

**Diagnose:** Siehe KNIGHT (1933b: 361, 1941: 206); KNIGHT et al. (1960: 276).

**Bemerkungen:** Über die Problematik der Gattung *Naticopsis* MCCOY, 1844, siehe sehr ausführlich bei KNIGHT (1933b: 360–363) und AMLER (1987: 109–110). Auch die Gliede-

rung in Untergattungen nach YOCHELSON (1953) ist nicht unproblematisch und nur bei Vorhandensein ontogenetischer Reihen möglich (vgl. YOCHELSON, 1953: 65). Nach BATTEN (1966: 61) sind für die Artabgrenzung die Gehäuseform und der Windungsquerschnitt, der Grad der Auf-/Abrollung, die relative Höhe des Apex, die Art der Parietalausbildung und die Skulpturelemente ausschlaggebend (vgl. auch AMLER, 1987: 110).

Die Bedeutung der Farbzeichnung für eine artliche Unterscheidung bei rezenten Gastropoden wird u.a. von COX (1960: 123) genannt, für fossile Formen von AMLER (1987: 110) auf Grund ihrer Seltenheit bezweifelt. Nach KRAWCZYŃSKI (2013: 87) stellen der Zickzack-Typ und der Spiralband-Typ die beiden häufigsten Farbzeichnungen innerhalb der Gattung *Naticopsis* MCCOY, 1844 dar. Auf Grund individueller Farbunterschiede innerhalb einer Art, bedingt durch Abweichungen beispielsweise in der Anordnung und dem Verlauf des Zickzack-Musters oder der Lage und Breite der Spiralländer auf dem Gehäuse hält er die Anordnung der Farbmuster gleichfalls nicht für ein artspezifisches Merkmal.

Bezüglich der Qualität der Erhaltung innerhalb farbzeichnungstragender Gastropoden gibt es deutliche Unterschiede. So ist diese bei *Naticopsis* sp. aus dem Oberkarbon (Pennsylvanium) vom Buckhorn Asphalt Quarry bei Sulphur, Oklahoma (USA) auf Grund der Aragonit-Erhaltung ausgesprochen gut, fast so, als wäre das Gehäuse rezent (vgl. SEUSS et al., 2009: Fig. 16a), wohl aber nicht häufig (vgl. BANDEL et al., 2002: 647, welche von dort nur Exemplare ohne Farbzeichnungen beschreiben!). Erkennbar weniger gut erhalten ist die Farbzeichnung von *Naticopsis* (*Naticopsis*) *planispira* (PHILLIPS, 1836) aus dem hohen Unterkarbon (Namurium A ~ Serpukhovium) von Polen (vgl. KRAWCZYŃSKI, 2013: Figs. 3A, 3C, 3E). Bei den übrigen Exemplaren aus der Literatur ist auf Grund der meist Schwarz-Weiß-Darstellungen die Qualität der Farbzeichnungen nicht ersichtlich, wird aber wahrscheinlich etwa dem der mir vorliegenden Exemplare aus Österreich entsprechen. Da die Exemplare aus der Schicht s schon 2018 ausgelesen, aber erst 2021 fotografiert wurden, ist die Möglichkeit, dass sie während dieser Zeit schon etwas ausgebleicht sind, sehr groß.

Da nach COX (1960: 276) die Gattung bzw. Untergattung von *Naticopsis* MCCOY, 1844 weltweit vom Mitteldevon bis in die Trias verbreitet ist (vgl. auch YOO, 1988: 244), ist eine vollständige Übersicht all ihrer Vertreter nur durch eine Revision zu erreichen. In dieser Arbeit werden nur die Arten zusammengestellt und miteinander verglichen, von denen

gleichsam Farbzeichnungen bekannt sind und meist aus ähnlich alten, das heißt oberkarbonischen und unterpermischen Schichten wie die vorliegenden Exemplare stammen (vgl. Tab. 3).

Bezüglich der Systematik und Terminologie bei Gastropoden wird auf die Darstellungen von COX (1960: 106–135, Figs. 65–82) und AMLER (1987: 109–110, Fig. 15; 1992: Figs. 1–3) verwiesen.

### *Naticopsis* sp.

(Tab. 3, Taf. 1, Figs. 1–5, Taf. 2, Figs. 1–4)

**Material:** 95 Exemplare, davon 12 mit Farbzeichnungen (Sammlung SCHRAUT, Exemplare 08072018-261027, 08072018-261040, 08072018-260980 bis -260989). Die meisten Gehäuse sind kleiner als 2 mm.

**Erhaltung:** Es liegen meist ± vollständige, zum Teil sehr gut erhaltene Exemplare von meist juvenilen Formen vor, die alle verkieselt sind und zum Teil auch noch den Protoconch zeigen. Bei den wenigen Exemplaren mit Farbzeichnungen ist die Erhaltung der Schale nicht ganz so gut, die Endwindung(en) inklusive des Protoconchs sind meist nicht erhalten. Auch wird schon nach wenigen Jahren der Lagerung, auch bei völliger Dunkelheit, eine Entfärbung beobachtet.

**Morphologie** (Sammlung SCHRAUT, Exemplar 08072018-260980): Gehäuse klein, ca. 1,1 mm, naticid, schwach länglich-kugelig geformt.

**Aperturansicht** (Taf. 1, Fig. 2): Erste Gehäusewindung sehr hoch und breit, weitere Windungen sowie der Apex nicht sichtbar, Schale relativ dünn, Parietallippe schmal, nur wenig hervortretend, Mündung groß, schräg-oval, auf der Außenseite hin gut gerundet, auf der Innenseite leicht

Taxon	Autor(en) / Jahreszahl	Zeitliches Auftreten	Räumliches Auftreten	Anzahl / Mustertyp	Beschreibende Autoren
<i>N. (J.) meeki</i>	KNIGHT, 1933b	Oberkarbon (mittleres Pennsylvanium)	USA (Missouri)	1 + ? von 170 / zickzack	KNIGHT (1933b: 373, <b>Taf. 42</b> , Figs. 1a–l, hier <b>1c</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: 93, <b>Fig. 4A</b> )
<i>N. minima</i>	(BROWN, 1839)	Oberperm (Zechstein)	Europa (England)	1 ? / zickzack	HOLLINGWORTH & BARKER (1991a: 356, <b>Abb. 4</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: <b>91</b> )
<i>N. (N.) picta</i>	GIRTY, 1912	Unterkarbon (oberes Mississippium)	USA (Indiana)	1 / zickzack	GIRTY (1912: 339–340, <b>Taf. 1</b> , Figs. 9–11, hier <b>Fig. 9</b> ); FOERSTE (1930: <b>118</b> ); HAYASAKA (1953: 355, <b>Taf. 21</b> , <b>Fig. 4</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: <b>91–92</b> )
<i>N. (N.) planispira</i>	(PHILLIPS, 1836)	Unterkarbon (Namurium A ~ Serpukhovium)	Europa (Polen)	1 / zickzack	KRAWCZYNSKI (2013: 89–91, <b>Figs. 2A, B, 3A–F</b> )
<i>N. (N.) pulchella</i>	MORNINGSTAR, 1922	Oberkarbon (mittleres Pennsylvanium)	USA (Ohio)	1 / 2 Bänder	MORNINGSTAR (1922: 256–257, <b>Taf. 15</b> , <b>Fig. 16</b> ); KNIGHT (1933b: 377, <b>Taf. 44</b> , <b>Fig. 3</b> ); YOCHELSON & SAUNDERS (1967: 142); KRAWCZYNSKI (2013: 93, <b>Fig. 4H</b> )
<i>N. (N.) subovata</i>	WORTHEN, 1873	Oberkarbon (oberes Pennsylvanium)	USA (Missouri)	1 + ? von 170 / zickzack	KNIGHT (1933b: 379, <b>Taf. 43</b> , Figs. 2a–j, hier <b>2j</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: 91, <b>Fig. 4C</b> )
<i>N. (J.) ventricosa</i>	(NORWOOD & PRATTEN, 1855)	Oberkarbon (mittleres Pennsylvanium)	USA (Oklahoma)	1 + ? / zickzack	KNIGHT (1933b: 369–373, <b>Taf. 41</b> , Fig. 2, hier <b>2d</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: 93, <b>Fig. 4B</b> )
<i>N. (N.) virgata</i>	KNIGHT, 1933b	Oberkarbon (mittleres Pennsylvanium)	USA (Missouri)	3 + ? von 19 / 3 Bänder	KNIGHT (1933b: 380, <b>Taf. 44</b> , Figs. 6a–g, hier <b>6a, b, g</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: 93, <b>Fig. 4F</b> )
<i>N. (N.) wortheniana</i>	KNIGHT, 1934	Oberkarbon (mittleres Pennsylvanium)	USA (Oklahoma)	3 + ? von 39 / 3 Bänder	KNIGHT (1934: 377–378, <b>Taf. 43</b> , Figs. 3a–k, hier <b>3a–c</b> ); SQUIRES (1976: 349, <b>Abb. 1A, B</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: 92–93, <b>Fig. 4E</b> )
<i>N. sp.</i>	sensu SEUSS et al., 2009	Oberkarbon (mittleres Pennsylvanium)	USA (Oklahoma)	1 + ? / 3 Bänder	SEUSS et al. (2009: <b>Fig. 16a</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: 93, <b>Fig. 4G</b> )
<i>N. sp.</i>	sensu KEMP, 1957	Unterperm	USA (Texas)	1 / schmale, collabrale Streifen	KEMP (1957: <b>Taf. 26</b> , <b>Figs. 6–8</b> ); KRAWCZYNSKI (2013: <b>91</b> )
<i>N. (N.) sp.</i>	sensu SCHRAUT, in dieser Arbeit	Oberkarbon (Pennsylvanium)	Europa (Österreich)	12 von 95 / 1 Band	in dieser Arbeit <b>Taf. 1–2</b>
<i>N. (J.) plicistria</i>	PHILLIPS, 1836	Unterkarbon	Europa (? Irland)	1 ? / ?	FOERSTE (1930: 118; nur Hinweis, ohne Abbildung!); YOCHELSON (1953: Hinweis auf europäisches Unterkarbon)
<i>N. (N.?) lirata</i>	PHILLIPS, 1836	„Unterkarbon“	Europa (Belgien)	1 ? / > 1 Band	DEECKE (1917: 6; Hinweis auf „deutliche Spiralbänder“); FOERSTE (1930: 118, nur Hinweis!)

Tab. 3.

Zusammenstellung der Arten von *Naticopsis* MCCOY, 1844 mit erhaltenen Farbzeichnungen aus dem hohen Paläozoikum (Karbon bis Perm), ihre Häufigkeit (= Anzahl farbtragender Individuen), Mustertypen, zeitliche und räumliche Verbreitung sowie Publikationsangaben. Fettdruck = Abbildungs-/Tafelhinweis des/der farbzeichnungstragenden Exemplars/Exemplare, *N. (J.)* = *Naticopsis (Jedria)*, *N. (N.)* = *Naticopsis (Naticopsis)*.

gerundet-eckig, Größe (= Höhe) gering, Oberfläche glatt, Skulpturelemente fehlen, erst bei sehr starker Vergrößerung ist eine sehr feine Spiralstreifung erkennbar (~ 5–6 / 0,1 mm-Gehäusebreite), Farbzeichnung als einheitliches weißes, breites Band oberhalb der Parietallippe beginnend, sich zum Apex hin, vom oberen Mündungsrand leicht absetzend und schwach an Breite zunehmend ziehend, auf beiden Seiten durch ein schmales, dunkel-braunes Band von der übrigen, einheitlich hell-braunen Färbung der Schale getrennt.

**Apikalansicht** (Taf. 1, Fig. 3): Gehäuse fast kugelig, mit drei bis vier Windungen, erste Windung sehr groß, zweite Windung deutlich kleiner, weniger als die halbe Breite einnehmend, sich nur leicht von der ersten Windung absetzend, Oberfläche und Skulpturelemente wie bei Aperturansicht, Farbzeichnung ein breites Spiralband, etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{4}$  der Windungsbreite einnehmend, welches auf beiden Seiten durch einen schmalen, etwas dunkler gefärbten Saum von der einheitlich hellen, braunen Grundfärbung abgesetzt ist.

**Variabilität:** Bei einem Vergleich der Gehäuse untereinander ist sowohl bezüglich der Gehäuseform, als auch der Farbzeichnung nur eine geringe Variabilität festzustellen. Diese äußert sich in engem Rahmen nur in der Breite des weißen Bandes sowie in der Intensität der Färbung. Letztgenannte deutet aber möglicherweise auf unterschiedlich gute Erhaltungszustände hin (vgl. Taf. 1, Figs. 1, 2–4 sowie Taf. 2, Figs. 1–4).

**Diskussion:** Wie schon in der Einleitung erwähnt, finden sich Farbzeichnungen bei oberpaläozoischen Formen von *Naticopsis* MCCOY, 1844 fast ausschließlich und relativ häufig im hohen Oberkarbon von Nordamerika (USA), seltener auch im Unterperm von Nordamerika (USA) und Europa (England). Eine Gegenüberstellung der Formen mit Farbzeichnungen, wie dies von KRAWCZYŃSKI (2013: Fig. 4) durchgeführt wurde, wird hier in Tabellenform versucht (vgl. Tab. 3). Bei der Aufteilung der Färbungen in Farbzeichnungstypen gehören die vorliegenden Exemplare zu den gebänderten Formen. Dabei zeigen alle gebänderten *Naticopsis*-Arten entweder zwei [vgl. *pulchella* MORNINGSTAR, 1922] oder drei [vgl. *virgata* KNIGHT, 1933b, *wortheniana* KNIGHT, 1934 und sp. sensu SQUIRES, 1976] Bänder (vgl. auch KRAWCZYŃSKI, 2013: Figs. 4H, 4F, 4E, 4G), das heißt die Farbzeichnung der österreichischen Exemplare, so einfach sie auch ist, ist diesbezüglich sehr deutlich von allen verschieden, damit einzigartig und tritt bei allen Exemplaren in gleicher Weise auf! Weiterhin besitzen die vorliegenden Exemplare keine Skulptur, außer einer sehr feinen und sehr eng stehenden Spiralstreifung. Gegen die Errichtung einer neuen Art spricht die geringe Größe aller Exemplare von nur ca. 1 mm, das heißt es liegen nur Jungtiere vor [vgl. den Hinweis auf das Vorhandensein von Farbmarkierungen gleichfalls nur bei juvenilen Formen von *Naticopsis minima* (BROWN, 1839) bei HOLLINGWORTH & BARKER, 1991a: 356]. Demzufolge müssten die hier vorliegenden Exemplare mit entweder ontogenetisch gleich alten Individuen der jeweils farbzeichnungstragenden Arten oder es muss an adulten Gehäusen die Farbzeichnungen im Bereich des Apex miteinander verglichen werden. Es bleibt das Auffinden von mehr und größeren Exemplaren, besonders welche mit Farbzeichnungen, für das Erstellen ontogenetischer Reihen, wie sie von YOCHELSON (1953: 65) und AMLER (1987: 110) für eine gesicherte Zuordnung gefordert wird, abzuwarten.

**Farberhaltungen als Artmerkmal:** Der Polymorphismus einer Art, sowohl in ihrer Morphologie als auch in der Farbgebung, ist bei rezenten Gastropoden in unterschiedlicher Art verwirklicht. So ist die Morphologie der Gehäuse von *Conus guanche* LAUER, 1993 auf den verschiedenen Kanarischen Inseln zum Teil sehr verschieden wie auch deren Farbgestaltung (von Zickzack-Mustern, Spiralbändern bis hin zu fast einfarbigen Exemplaren!). Innerhalb nur einer Insel, wie zum Beispiel auf Gran Canaria, ist die Morphologie der Gehäuse hingegen recht stabil, bei allerdings immer noch stark variierenden Farbmustern (hier allerdings schon nur noch  $\pm$  Zickzack-Mustern!), was in diesem Falle die Bedeutung der Schalenmorphologie hervorhebt (vgl. HERNANDEZ et al., 2011: Figs. A–T = Kanarische Inseln, P–T = Gran Canaria). Auf der anderen Seite ist die Farbvariabilität von *Natica stercomuscarum* (GMELIN, 1791) zwischen Gran Canaria und Teneriffa nur gering (vgl. HERNANDEZ et al., 2011: Fig. 50N = Gran Canaria und Figs. O–P = Teneriffa). Bei ihr, wie besonders auch bei *Smaragdia viridis* (LINNAEUS, 1758), ist die Variabilität der Gehäuseform (hochspiralige vs. niedrig spiralige, vgl. POPPE & GOTO, 1991: 90) deutlich, die Färbung, besonders bei Letztgenannter, aber so eindeutig, dass man selbst kleinste Bruchstücke der Art an ihrer (für Gastropoden ungewöhnlichen) grünen Grundfärbung, den dunklen, unregelmäßig verlaufenden Transversallinien und den unregelmäßig angeordneten, kleinen weißen Flecken sicher erkennen kann (vgl. HERNANDEZ et al., 2011: Figs. 24G–J von Gran Canaria, RUEDA, 2011: 134 von Andalusien, TORNARITIS, 1987: 42, Fig. 43 von Zypern, HICKS, 2010: Figs. 3.24./5–5a aus der Karibik, von Texas und Florida, beide USA und aus eigenen Erfahrungen durch Aufsammlungen in Porto Asini, Iria, Ireo bei Korinthos, Gialova, alle Griechenland, Hvar, Murter, Pakoštane, Lastovo, Vis, alle Kroatien, Punta Campanella, Marina del Cantone, beide Neapel, Italien, Kap Komaldis, Kyrenia, beide TRN-Zypern, Cesme Körfecı, Izmir, Türkei). Untersuchungen von COSTA & NEHM (2001) über die Stabilität von Farbmustern neritider Gastropoden im Neogen der Dominikanischen Republik zeigen gleichfalls eine bemerkenswerte zeitliche und räumliche Stabilität der für *Smaragdia viridis* (LINNAEUS, 1758) charakteristischen Farbvarianten (hier unterteilt in insgesamt sieben Mustertypen!) über einen Zeitraum von 13 Mio. Jahren, währenddessen sich die Gehäusemorphologie deutlich verändert hat (vgl. COSTA & NEHM, 2001: 43). Auf der anderen Seite wurde bei *Theodoxus luteofasciatus* (MILLER, 1879) eine außergewöhnlich hohe Farbvariabilität einerseits, andererseits eine nur geringe bezogen auf eng begrenzte Regionen ermittelt, wobei keine Korrelation zwischen Umweltparametern und Färbung belegt wird (vgl. HENDRY & EKDALE, 1987: 104, siehe zur fehlenden Korrelation auch BANDEL & WEITSCHAT, 1984: 339). Für größere taxonomische Einheiten wie den Phasianellidae SWAINSON, 1840 aus der Trias (vgl. ZARDINI, 1978) im Vergleich zu rezenten Formen aus der Karibik (vgl. ABBOTT, 1974: Figs. 509–511) stellen BANDEL & WEITSCHAT (1984: 339) eine erstaunliche Konstanz der Farbmuster über einen Zeitraum von ca. 200 Mio. Jahren fest.

Folglich kann man nicht pauschal sagen, ob die Farbe oder das Farbmuster einer Gastropodenart als spezifisches Merkmal verwendbar ist oder nicht. Auf Grund des sehr einheitlichen Farbmusters der vorliegenden Exemplare aus dem hohen Oberkarbon der Schicht s vom Auernig halte ich die Bedeutung des Merkmals Farbzeichnung für immerhin gut möglich.



Für die Errichtung einer neuen Art wären allerdings Vergleiche auch mit den Formen von *Naticopsis* McCoy, 1844 nötig, bei denen bisher noch keine Farbzeichnungen nachgewiesen sind. Neben den schon genannten biologischen (Ontogenie, Variabilität) und dadurch bedingten taxonomischen Schwierigkeiten bei der Zuordnung von Exemplaren der Gattung in die zugehörige Untergattung und Art, kommen weitere praktische bzw. technische hinzu, als da wären:

- Erhaltung unterschiedlich ( $\pm$  vollständige,  $\pm$  gute Steinkern- vs.  $\pm$  gute Schalenerhaltung) [vgl. „Bruchstücke“ bei KRAWCZYŃSKI, 2002: Fig. 4: von *Naticopsis* (*Naticopsis*) *protogaea* (GOLDFUSS, 1844)].
- Darstellungsform unterschiedlich [vgl. z.B. bei KRAWCZYŃSKI, 2002: Fig. 4: *Naticopsis* (*Naticopsis*) *excentrica* (ROEMER, 1843) nur in Aperturansicht, *Naticopsis* (*Naticopsis*) *inflata* (ROEMER, 1843) nur in Aufsicht!].
- Darstellungsqualität zum Teil sehr unterschiedlich [ $\pm$  gute Fototafeln, vgl. z.B. BANDEL & KIEL, 2003: Taf. 1–3 vs. z.B. LICHAREV, 1977: Taf. 1–5 vs.  $\pm$  gute Zeichnungen, wie z.B. bei DE KONINCK, 1873: Taf. 4, Fig. 8, in Abhängigkeit von den damals herrschenden jeweiligen politischen Systemen („Westen“ vs. „Osten“) und deren unterschiedlich vorhandenen finanziellen und technischen Möglichkeiten zur jeweiligen Zeit!].
- Anzahl der vorliegenden Exemplare unterschiedlich [vgl. z.B. bei *Naticopsis* (*Naticopsis*) *minuta* YOO, 1994 und *Naticopsis* (*Naticopsis*) *osbornei* YOO, 1988 52 bzw. 16 Exemplare bzw. nur ein Exemplar bei KRAWCZYŃSKI, 2013: Fig. 4: *Naticopsis* (*Naticopsis*) *planispira* (PHILLIPS, 1836)].

Auf Grund dieser Gesamtproblematik werden die vorliegenden Exemplare aus der Schicht s vorläufig unter offener Nomenklatur belassen und weitere Aufsammlungen für die Zukunft abgewartet.

## Dank

CHRISTOPH JANDA und seinem Team möchte ich erneut ganz herzlich für die Mühen bei der redaktionellen Bearbeitung des Manuskripts danken. Weiterhin gilt mein besonderer Dank CARSTEN BRAUCKMANN (Clausthal-Zellerfeld), HANS-GEORG HERBIG (Köln) und MICHAEL R.W. AMLER (Köln) für die kritische Durchsicht der Arbeit, für Verbesserungsvorschläge sowie für wichtige Literatur und Literaturhinweise. Gleichsam gilt mein Dank HOLGER FORKE (Berlin) und HANS PETER SCHÖNLAUB (Kötschach-Mauthen) für ihr großes Interesse an der Arbeit sowie für wichtige Hinweise zur Geografie und Stratigrafie des Arbeitsgebietes.

Weiterhin möchte ich Herrn J. SCHMIDT (FA Keyence) für sein Engagement und die Bereitstellung der Technik für die Aufnahmen der Gastropoden mit Hilfe der Digitalkamera VHX-7000 herzlich danken. Dem Paul-Schneider-Gymnasium in Meisenheim am Glan (Rheinland-Pfalz) sei für die Bereitstellung eines Computerarbeitsplatzes gleichfalls herzlich gedankt. Zum Schluss, wie immer, noch ein großer Dank an meine Frau, der Fachärztin für Allgemeinmedizin, KUNIGUNDE SCHRAUT, sowie meiner Tochter, FRANZISKA SCHRAUT, für die Zeit und Geduld beim Aufsammeln der Proben im Gelände.

## Literatur

- ABBOTT, R.T. (1974): American Seashells. – 2. Ausgabe, 662 S., New York (Verlag Van Nostrand Reinhold).
- ALBERTI, F. V. (1845): Gefärbte Muschel-Kalk-Terebrateln. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, **1845**, 672–673, Stuttgart.
- AMLER, M.R.W. (1987): Fauna, Paläogeografie und Alter der Kohlenkalk-Vorkommen im Kulm des östlichen Rheinischen Schiefergebirges (Dinantium). – Geologische Abhandlungen Hessen, **88**, 339 S., Wiesbaden.
- AMLER, M.R.W. (1992): Gastropoden aus dem Unterkarbon von Aprath (Wuppertal). – In: THOMAS, E. (Hrsg.): Oberdevon und Unterkarbon von Aprath im Bergischen Land (nördl. Rheinisches Schiefergebirge), 362–391, Köln (Verlag Sven von Loga).
- AMLER, M.R.W. (1994): Die Gattung *Streblochondria* NEWELL 1938 (Bivalvia, Aviculopectinacea) im europäischen Karbon. – Archäologie im Ruhrgebiet, **1994**, 133–149, Gelsenkirchen.
- BABCOCK, L.E. (1982): Original and diagenetic colour patterns in two phacopid trilobites from the Devonian of New York. – Proceedings of the third North American Paleontological Convention, 17–22, Lawrence, Kansas.
- BACHOFEN-ECHT, A. (1936): Das Vorkommen von Federn in der Braunkohle des Geiseltals. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **4/22**, 335–340, Halle an der Saale.
- BALIŃSKI, A. (1985): Shell color pattern in an Upper Devonian rhyonellid brachiopod. – Acta Palaeontologica Polonica, **30**, 241–244, Warszawa.
- BALIŃSKI, A. (2010): First colour-patterned strophomenide brachiopod from the earliest Devonian of Podolia, Ukraine. – Acta Palaeontologica Polonica, **55**, 695–700, Warszawa.
- BANDEL, K. & KIEL, S. (2003): Relationships of Cretaceous Neritimorpha (Gastropoda, Mollusca), with the description of seven new species. – Bulletin of the Czech Geological Survey, **78/1**, 53–65, Praha.
- BANDEL, K. & WEITSCHAT, W. (1984): Analyse und Bewertung der Farberhaltung im Gehäuse einer jurassischen Gastropode Nordwestdeutschlands. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mitteilungen, **1984/6**, 327–340, Stuttgart.
- BANDEL, K., NÜTZEL, A. & YANCEY, T.E. (2002): Larval Shells and Shell Microstructures of exceptionally well-preserved Late Carboniferous Gastropods from the Buckhorn Asphalt Deposit (Oklahoma, USA). – Senckenbergiana letaea, **82/2**, 639–689, Frankfurt am Main.
- BARDHAN, S., JANA, S.K. & DATTA, K. (1993): Preserved color pattern of a phylloceratid ammonoid from the Jurassic Chari Formation, Kutch, India, and its functional significance. – Journal of Paleontology, **67/1**, 140–143, Tulsa, Oklahoma.
- BARRANDE, J. (1867): Système silurien du centre de la Bohême. Ordre des Ptéropodes, 3. – Privatveröffentlichung, 79 S., Prague-Paris.
- BASSE, M. & HEIDELBERGER, D. (2002): Devonische Gastropoda und Trilobita aus der Lahn-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge). – Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde, **123**, 67–103, Wiesbaden.

- BATHER, F.A. (1892): British Fossil Crinoids, VIII. *Cyathocrinus: C. acinotubus*, ANG., and *C. vallatus*, sp. nov., Wenlock Limestone. – *Annals and Magazine of Natural History*, serie 6, **9**, 202–226, London.
- BATHER, F.A. (1893): The Crinoids of Gotland. Part I. The Crinoidea Inadunata. – *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **25/2**, 1–200, Stockholm.
- BATTEN, R.L. (1958): Permian Gastropoda of the south western United States. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **114**, 153–246, New York.
- BATTEN, R.L. (1966): The Lower Carboniferous Gastropod Fauna from the Hotwels Limestone. – Part 2. – *The Palaeontographical Society, Monographs*, **120**, 53–109, London.
- BATTEN, R.L. (1972): Permian gastropods and chitons from Perak, Malaysia. Pt. 1: Chitons, bellerophontids, euomphalids and pleurotomarians. – *Palaeontographical Society, Monographs*, **147**, 1–44, London.
- BEANE, B.H. (1941): Crinoids Varied in Color at Le Grand, Iowa (Abstract). – *Proceedings of the Iowa Academy of Science*, **48/1**, 295, Des Moines, Iowa.
- BEAVER, H.H. & FABIAN, A.J. (1998): Color patterns in Mississippian (Chesterian) blastoids. – *Journal of Paleontology*, **72/2**, 332–338, Tulsa, Oklahoma.
- BIERNAT, G. (1984): Colour pattern in the Middle Devonian rhynchonellid brachiopods from the Holy Cross Mts. – *Acta Geologica Polonica*, **34**, 63–72, Warszawa.
- BLODGETT, R.B., BOUCOT, A.J. & FERRILL, B.A. (1983): A color-banded *Beachia* (Brachiopoda; Terebratulida) from the Oriskany equivalent (mid-Early Devonian) of central Alabama. – *Journal of Paleontology*, **57**, 865–869, Tulsa, Oklahoma.
- BLODGETT, R.B., BOUCOT, A.J. & KOCH, W.F. (1988): New occurrences of color patterns in Devonian articulate brachiopods. – *Journal of Paleontology*, **62**, 53–59, Tulsa, Oklahoma.
- BLUMER, M. (1960): Pigments of a fossil echinoderm. – *Nature*, **188**, 1100–1101, London.
- BLUMER, M. (1965): Organic pigments: Their long-term fate. – *Science*, **149**, 722–726, New York.
- BOKONY, V., LIKER, A., SZEKELY, T. & KIS, J. (2003): Melanin-based plumage coloration and flight displays in plovers and allies. – *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, **270**, 2491–2497, London.
- BOUCOT, A.J. (1981): Principles of benthic marine paleoecology. – 463 S., New York (Academic Press).
- BOUCOT, A.J. & JOHNSON, J.G. (1968): Evidence of color banding in a Lower Devonian rhynchonellid brachiopod. – *Journal of Paleontology*, **42**, 1208–1209, Tulsa, Oklahoma.
- BRANSON, C.C. (1964): False color pattern on an Oklahoma goniatite. – *Oklahoma Geology Notes*, **24/7**, 160, Norman, Oklahoma.
- BRILL, K.G. JR. (1952): Color markings on Pennsylvanian pelecypods (New Mexico). – *Science*, **116/3020**, 517, New York.
- BROWN, T. (1839): Description of the fossil shells found at Newtown, Manchester. – *Transactions of the Geological Society of Manchester*, **1**, 63–66, Manchester.
- BRUGGUIÈRE, J.G. (1792): Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. Tome premier. – 757 S., Paris (Panckoucke).
- BUTLER, M.J., GARDINER, R.B. & DAY, A.W. (2005): Fungal melanin detection by the use of copper sulphide silver. – *Mycologia*, **97/2**, 312–319, Lawrence, Kansas.
- CARNEY, R.M., VINTHER, J., SHAWKEY, M.D., D'ALBA, L. & ACKERMANN, J. (2012): New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. – *Nature Communications*, **3**, 637–643, London.
- CÉSARINI, J.P. (1996): Melanins and their possible roles through biological evolution. – *Advances in Space Research*, **18/12**, 35–40, New York.
- CHEN, P.-J., DONG, Z.-M. & ZHEN, S.-N. (1998): An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. – *Nature*, **391**, 147–152, London.
- CHESNUT, D.R. JR. & SLUCHER, E.R. (1990): Color-banded gastropods from the Kendrick Shale Member (Middle Pennsylvanian, Westphalian B) of eastern Kentucky. – *Journal of Paleontology*, **64/3**, 475–477, Tulsa, Oklahoma.
- CLARK, E. (1974): Color preservation in Lower Mississippian brachiopods, gastropods, and pelecypods near Wellman, Iowa. – *Earth Science*, **27/3**, 170–173, New York.
- CLARKE, J.A., KSEPKA, D.T., SALAS-GISMONDI, R.S., ALTAMIRANO, A.J., SHAWKEY, M.D., D'ALBA, L., VINTHER, J., DEVRIES, T.J. & BABY, P. (2010): Fossil evidence for evolution of the shape and color of penguin feathers. – *Science*, **330**, 954–957, New York.
- CLOUD, P.E. (1942): Terebratuloid Brachiopoda of the Silurian and Devonian. – *The Geological Society of America, Special Paper*, **38**, 1–182, Lawrence, Kansas.
- COCKERELL, T.D.A. (1906): Fossil saw-flies from Florissant, Colorado. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **22/2**, 499–501, New York.
- COCKERELL, T.D.A. (1916): British fossil insects. – *United States National Museum, Proceedings*, **49/2119**, 469–499, Washington, D.C.
- COCKERELL, T.D.A. (1922): Some Eocene insects from Colorado and Wyoming. – *United States National Museum, Proceedings*, **59/2358**, 29–39, Washington, D.C.
- COCKERELL, T.D.A. (1927): Tertiary insects from Kudia River Maritime Province, Siberia. – *United States National Museum, Proceedings*, **64/2503**, 13, Washington, D.C.
- COSTA, F.A.H. & NEHM, R.H. (2001): Color pattern stability in seagrass neritid gastropods from the Neogene of the Dominican Republic. – *PaleoBios*, **21/2** (Supplement), 43, Berkeley, California.
- COTTEAU, G. (1880–1885): Paléontologie Française ou Description des Fossiles de la France. Terrain Jurassique, tome 10, deuxième partie: Échinides réguliers. – 960 S., Paris (Masson).
- COX, L.R. (1960): Gastropoda. General characteristics of Gastropoda. (184–169). – In: MOORE, R.C. (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I Mollusca 1. Mollusca – General features, Scaphopoda, Amphineura, Monoplacophora, Gastropoda – General features Archaeogastropoda and some (mainly Paleozoic) Caenogastropoda and Opisthobranchia*. – 351 S., Geological Society of America, Lawrence, Kansas (Inc. & University of Kansas Press).
- CUVIER, G. (1797): Tableau élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux. – Baudouin, Imprimeur du Corps législatif et de l'Institut national, place du Carrousel, No **662**, 710 S., Paris.
- DAVIDSON, T. (1858): A Monograph of the British Fossil Brachiopoda. The Carboniferous Brachiopoda 1., 1.1 Pt. 5 No. 1. – *Palaeontographical Society, Monographs*, **10**, 1–48, London.
- DEECKE, W. (1917): Über Färbungsspuren an fossilen Molluskenschalen. – *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung B*, **1917**, 1–14, Heidelberg.

- DILCHER, D. (1967): Chlorophyll in der Braunkohle des Geiseltales. – *Natur Museum Berlin*, **97/4**, 124–130, Berlin.
- DUNBAR, C. (1924): Phases of Cephalopod adaptation. – In: THORPE, M.R. (Ed.): *Organic Adaptations to Environment*. – Yale University Press, 193 S., New Haven.
- EBBIGHAUSEN, V., BECKER, R.T., BOCKWINKEL, J. & ABOUSSALAM, Z.S. (2016): Givetian (Middle Devonian) brachiopod-goniatite-correlation in the Dra Valley (Anti-Atlas, Morocco) and Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline (Rhenish Massif, Germany). – In: BECKER, R.T. & KIRCHGASSER, W.T. (Hrsg.): *Devonian Events and Correlations*. – Geological Society, Special Publication, **278**, 157–172, London.
- ESKER, G.C. (1968): Colour markings in *Phacops* and *Greenops* from the Devonian of New York. – *Paleontology*, **11**, 498–499, London.
- FLÜGEL, E., FOHRER, B., FORKE, H., KRÄINER, K. & SAMANKASSOU, E. (1997): Excursion B 1 Cyclic sediments and algal mounds in the Upper Paleozoic of the Carnic Alps. – *Gaea heidelbergensis*, **4**, 79–100, Heidelberg.
- FOERSTE, A.F. (1930): The color patterns of fossil cephalopods and brachiopods, with notes on gastropods and pelecypods. – *Museum of Paleontology, University of Michigan Contributions*, **3**, 109–150, Michigan.
- FOHRER, B. (1991): Verkieselte Flachwassostracoden und ihre Begleitfauna und -flora aus dem Oberkarbon der Karnischen Alpen (Naßfeld-Region). – *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, **46**, 1–107, Wien.
- FOHRER, B. (1997): Ostracoden aus dem Oberkarbon und Unterperm der Karnischen Alpen (Österreich): Systematik, Biostratigraphie und Palökologie. – *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, **140/2**, 99–191, Wien.
- FOHRER, B. & SAMANKASSOU, E. (2005): Paleocological control of ostracode distribution in a Pennsylvanian Auernig cyclotheme of the Carnic Alps, Austria. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **225/1–4**, 317–330, Amsterdam.
- FORKE, H.C. (2007): Taxonomy, systematics, and stratigraphic significance of fusulinoidean holotypes from Upper Carboniferous sediments (Auernig Group) of the Carnic Alps (Austria, Italy). – In: WONG, T.E. (Ed.): *Proceedings of the XV<sup>th</sup> International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy*, Utrecht, 10–16 August 2003, Royal Dutch Academy of Arts and Sciences (Amsterdam), 259–268, Utrecht.
- FOX, H.M. & VEVERS, G. (1960): The nature of animal colours. – 246 S., London (Sidgwick & Jackson).
- FRÝDA, J. (2000): Some new Givetian (late Middle Devonian) gastropods from the Paffrath area (Bergisches Land, Germany). – *Memoirs of the Queensland Museum*, **45**, 359–374, Brisbane.
- GARDNER, G.E. & MAPES, R.H. (2000): The relationship of color patterns and habitat for Lower Triassic ammonoids from Crittenden Springs, Elko County, Nevada. – *Paléobiologie, special volume*, **8**, 109–122, Genève.
- GARRETSON, T.L. (1953): Color in Trilobites of Trenton Age. – *Science*, **117/3027**, 17, New York.
- GIRTY, G.H. (1912): Notice of a Mississippian gastropod retaining coloration. – *American Journal of Science*, **34**, 339–340, New Haven.
- GMELIN, J.F. (1791): *Systema naturae per Regna Tria Naturae*. – 13. Auflage, 412 S., Leipzig.
- GOLDFUSS, A. (1841–1844): *Petrefacta Germaniae. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angrenzenden Länder. 3. Teil*. – 128 S., Düsseldorf (Arnz & Co).
- GOTTFRIED, M.D. (1989): Earliest fossil evidence for protective pigmentation in an actinopterygian fish. – *Historical Biology*, **3**, 79–83, London.
- GRABENHORST, H. & MUNDLOS, R. (1987): Ein Ceratit mit Farbzeichnungen aus dem Oberen Muschelkalk (Oberanis). – *Der Aufschluss*, **38/10**, 313–316, Heidelberg.
- GREGER, D.K. (1908): A New Devonian Brachiopod Retaining the Original Color Markings. – *American Journal of Sciences*, **25**, 313, New Haven.
- GREGER, D.K. (1917): A color-marked *Euconospira* from the Pennsylvanian of Missouri, and a list of references to coloration in fossil shells. – *The Nautilus*, **30/10**, 114–117, Philadelphia.
- HAGDORN, H. & SANDY, M.R. (1998): Color banding in the Triassic terebratulid brachiopod *Coenothyris* from the Muschelkalk of Central Europe. – *Journal of Paleontology*, **72**, 11–28, Tulsa, Oklahoma.
- HARRINGTON, H.J. (1959): General Description on Trilobites. (O38-O117). – In: MOORE, R.C. (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O Arthropoda 1*. – 560 S., Boulder, Colorado (Geological Society of America & University of Kansas Press).
- HARTKOPF-FRÖDER, C. & WEBER, H.M. (2016): From Emsian coastal to Famennian marine environments: palaeogeographic evolution and biofacies in the Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline area (Rhenish Massif, Germany). – *Münstersche Forschung zur Geologie und Paläontologie*, **108**, 46–75, Münster.
- HAYASAKA, I. (1953): *Euconospira* with colour marking from the Permian of Japan. – *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, Series 4*, **8**, 349–360, Hokkaido.
- HEADS, S., MARTILL, D.M. & LOVERIDGE, R. (2005): An exceptionally preserved antlion (Insecta: Neuroptera) with colour pattern preservation from the Cretaceous of Brazil. – *Palaeontology*, **48**, 1409–1417, London.
- HELLER, F. (1977): Ein *Pleuroceras* aff. *solare* (PHILL.) mit gut erhaltener Farbzeichnung aus den Amaltheentonen Frankens. – *Geologische Blätter für Nordost-Bayern und angrenzende Gebiete*, **27/3–4**, 161–168, Erlangen.
- HENDRY, D. & EKDALE, A.A. (1987): Color pattern variation in populations of *Theodoxus luteofasciatus* in the Puerto Penasco area. – *Paleontological Society Special Publications*, **2**, 104–112, Cambridge.
- HERITSCH, F., KAHLER, F. & METZ, K. (1934): I. Die Schichtenfolge von Oberkarbon und Unterperm. – In: HERITSCH, F. (Hrsg.): *Die Stratigraphie von Oberkarbon und Perm in den Karnischen Alpen*. – *Mitteilungen der Geologischen Gesellschaft in Wien*, **26**, 163–180, Wien.
- HERNANDEZ, J.M., ROLÁN, E. & SWINNEN, F. (2011): Clase Gastropoda. – In: HERNANDEZ, J.M., ROLÁN, E., SWINNEN, F., GÓMEZ, R. & PÉREZ, J.M. (Hrsg.): *Moluscos y conchas marinas de Canarias*, 54–300, Hackenheim (ConchBooks, Klaus & Christina Groh).
- HICKS, D.W. (2010): Chapter 3 Molluscan Ecology and Habitat. – In: TUNNELL, J.W., ANDREWS, J., BARRERA, N.C. & MORETZOHN, F. (Hrsg.): *Encyclopedia of Texas Seashells. Identification, Ecology, Distribution & History*, 28–75, Austin, Texas.
- HILL, G.E. & MCGRAW, K.J. (2006): *Bird coloration. Vol. I: Mechanisms and measurements*. – 589 S., Cambridge, Massachusetts (Harvard University Press).
- HOARE, R.D. (1978): Annotated bibliography on preservation of color patterns on invertebrate fossils. – *The Compass, Earth-Science Journal of Sigma Gamma Epsilon*, **55/3**, 39–63, Lawrence, Kansas.
- HOARE, R.D. & SMITH, A.G. (1984): Permian Polyplacophora (Mollusca) from West Texas. – *Journal of Paleontology*, **58**, 82–103, Tulsa, Oklahoma.

- HOARE, R.D. & STURGEON, M.T. (1976): Color pattern variation in a Pennsylvanian gastropod. – Abstracts with Programs. – Geological Society of America, **8/4**, North-Central Section 10<sup>th</sup> annual meeting, 482–483, Lawrence, Kansas.
- HOARE, R.D. & STURGEON, M.T. (1978): Color pattern variation in *Callistadia spirallia* n. sp. (Pennsylvanian, Gastropoda). – Journal of Paleontology, **52**, 532–536, Tulsa, Oklahoma.
- HOARE, R.D., HANSEN, M.C., MERRILL, G.K. & HOOK, R.W. (1988): Preserved color patterns on Pectinacea (Bivalvia, Mississippian) from Ohio. – Journal of Paleontology, **62**, 653–654, Tulsa, Oklahoma.
- HOARE, R.D., PLAS, L.P. JR. & YANCEY, T.E. (2002): Permian Polyplacophora (Mollusca) from Nevada, Utah, and Arizona. – Journal of Paleontology, **76**, 256–264, Tulsa, Oklahoma.
- HOLLINGWORTH, N.T.J. & BARKER, M.J. (1991a): Gastropods from the Upper Permian Zechstein (Cycle 1) reef of north-east England. – Proceedings of the Yorkshire Geological Society, **48**, 347–365, London.
- HOLLINGWORTH, N.T.J. & BARKER, M.J. (1991b): Colour pattern preservation in the fossil record: taphonomy and diagenetic significance. – In: DONOVAN, S.K. (Ed.): The processes of fossilization, 105–119 New York (Columbia University Press).
- HOSTETTLER, B. (2006): Die fossilen regulären Echiniden der Günsberg-Formation. – Unpublizierte Diplomarbeit an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern, 87 S., Bern.
- JANKOVSKÝ, M. (2003): Shell morphology and palaeoecology of *Praenatica gregaria* PERNER, 1903 from the Koněprusy Limestone (Lower Devonian) of Bohemia (Czech Republic). – Bulletin of Geosciences, **78**, 423–429, Praha.
- JOHNSON, A. (1906): Bryozoen aus dem karnischen Fusulinenkalk. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **2**, 135–160, Stuttgart.
- JOHNSON, J.G. (1986): Revision of Lower Devonian (Emsian) brachiopod biostratigraphy and biogeography, central Nevada. – Journal of Paleontology, **60**, 825–844, Tulsa, Oklahoma.
- JORDAN, R., SCHEUERMANN, L. & SPÄTH, C. (1975): Farbmuster auf jurassischen Belemniten-Rostren. – Paläontologische Zeitschrift, **49/3**, 332–343, Stuttgart.
- KAHLER, F. (1955): Entwicklungsräume und Wanderwege der Fusulinen im Euroasiatischen Kontinent. – Geologie, **4**, 179–188, Berlin.
- KAYSER, E. (1871): Notiz über *Rhynchonella pugnus* mit Farbspuren aus dem Eifler Kalk. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **23**, 257–265, Stuttgart.
- KEMP, A.H. (1957): Color retention in *Stenopoceras*, *Euomphalus*, and *Naticopsis*, from the Lower Permian of north central Texas. – Journal of Paleontology, **31**, 974–976, Tulsa, Oklahoma.
- KEYES, C.R. (1890): Preservation of color in fossil shells. – The Nautilus, **4/3**, 30–31, Philadelphia.
- KING, W. (1850): A monograph on the Permian Fossils of England. – Palaeontographical Society, Monograph, **3**, 258 S., London.
- KLUG, C., SCHULZ, H. & DE BAETS, K. (2009): Red Devonian trilobites with green eyes from Morocco and the silicification of the trilobite exoskeleton. – Acta Palaeontologica Polonica, **54**, 117–123, Warszawa.
- KNIGHT, J.B. (1929): Some Pennsylvanian Gastropods and a Pelecypod Showing Color Markings. – Bulletin of the Geological Society of America, **40**, 212, Rochester, N.Y.–Washington.
- KNIGHT, J.B. (1932): The gastropods of the St. Louis, Missouri, Pennsylvanian outlier: IV. The Pseudomelaniidae. – Journal of Paleontology, **6**, 189–202, Menasha, Wisconsin.
- KNIGHT, J.B. (1933a): The gastropods of the St. Louis, Missouri, Pennsylvanian Outlier: 5. The Trocho-Turbinidae. – Journal of Paleontology, **7/1**, 30–58, Chicago.
- KNIGHT, J.B. (1933b): The Gastropods of the St. Louis, Missouri, Pennsylvanian Outlier: 6. The Neritidae. – Journal of Paleontology, **7/4**, 359–392, Chicago.
- KNIGHT, J.B. (1934): The Gastropods of the St. Louis, Missouri, Pennsylvanian Outlier: 7. The Euomphaloidea and Platyceratiidae. – Journal of Paleontology, **8/2**, 139–166, Menasha, Wisconsin.
- KNIGHT, J.B. (1941): Paleozoic Gastropod Genotypes. – Geological Society of America, Special Papers, **32**, 1–510, New York.
- KNIGHT, J.B., COX, L.R., KEEN, A.M., BATTEN, R.L., YOCHELSON, E.L. & ROBERTSON, R. (1960): Systematic descriptions. (1/169–3/310). – In: MOORE, R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I Mollusca 1. Mollusca – General features Scaphopoda, Amphineura, Monoplacophora, Gastropoda – General features Archaeogastropoda and some (mainly Paleozoic) Caenogastropoda and Opisthobranchia. – 351 S., Geological Society of America, Lawrence, Kansas (Inc. & University of Kansas Press).
- KNIGHT, T.K., BINGHAM, P.S., LEWIS, R.D. & SAVRDA, C.E. (2011): Feathers of the Ingersoll shale, Eutaw Formation (upper Cretaceous), eastern Alabama: the largest collection of feathers from North American Mesozoic rocks. – Palaios, **26**, 364–376, Tulsa, Oklahoma.
- KOBLUK, D.R. & HALL, R.L. (1976): Preserved colour patterns in *Ormoceras westonense* from the middle Ordovician of Quebec. – Canadian Journal of Earth Science, **13/10**, 1479–1481, Ottawa.
- KOBLUK, D.R. & MAPES, R.H. (1989): The fossil record, function, and possible origins of shell color patterns in Paleozoic marine invertebrates. – Palaios, **4**, 63–85, Tulsa, Oklahoma.
- KODSI, M.G. (1967): Die Fauna der Bank s des Auernig (Oberkarbon; Karnische Alpen, Österreich). 1. Teil: *Fenestella* LONSDALE 1889. – Carinthia II, **157/77**, 59–81, Klagenfurt.
- KOKEN, E. (1896): Die Leitfossilien, ein Handbuch für den Unterricht und das Bestimmen von Versteinerungen. – 848 S., Leipzig (Chr. Herman Trchnitz).
- KONINCK, L.-G. DE (1873): Recherches sur les animaux fossiles, 2. Monographie des Fossiles Carbonifères de Carinthie. – 116 S., Bruxelles.
- KONINCK, L.-G. DE (1883): Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. Quatrième partie. Gastéropodes (suite et fin). – Annales du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, **8**, 1–240, Bruxelles.
- KONINCK, L.-G. DE (1885): Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. Cinquième partie. Lamellibranches. – Annales du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, **11**, 1–283, Bruxelles.
- KONINCK, L.-G. DE (1887): Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. Sixième partie. Brachiopodes. – Annales du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, **14**, 1–154, Bruxelles.
- KRAINER, K. (1991): The limestone facies of the Auernig and Carnizza Formations (Auernig Group, Pontebba Supergroup, Carnic Alps). – Giornale di Geologia, Serie 3a, **53**, 161–169, Bologna.
- KRAWCZYŃSKI, W. (2002): Frasnian gastropod synecology and bioevents in the Dyminy reef complex of the Holy Cross Mountains, Poland. – Acta Paleontologica Polonica, **47/2**, 267–288, Warszawa.
- KRAWCZYŃSKI, W. (2013): Colour pattern of *Naticopsis planispira* (Neritimorpha, Gastropoda) shell from Upper Carboniferous of Upper Silesian Coal Basin, Southern Poland. – Annales Societatis Geologorum Poloniae, **83**, 87–97, Warszawa.

- KŘÍŽ, J. & LUKEŠ, P. (1974): Color patterns on Silurian *Platyceras* and Devonian *Merista* from the Barrandian Area, Bohemia, Czechoslovakia. – *Journal of Paleontology*, **48**, 41–48, Tulsa, Oklahoma.
- KROH, A. (2003): The Echinodermata of the Langhian (Lower Badenian) of the Molasse Zone and the northern Vienna Basin (Austria). – *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, **104A**, 155–183, Wien.
- KRUMBIEGEL, G., RÜFFLE, L. & HAUBOLD, H. (1983): Das eozäne Geißtal – ein mitteleuropäisches Braunkohlenvorkommen und seine Pflanzen- und Tierwelt. – 227 S., Wittenberg (A. Ziemsen Verlag).
- LAMBRECHT, K. (1935): Drei neue Vogelformen aus dem Lutéthian des Geißeltales. – *Nova Acta Leopoldina, Neue Folge*, **3/14**, 361–367, Halle an der Saale.
- LAUER, J.M. (1993): Description of a new species and a new subspecies of *Conus* (Mollusca: Prosobranchia: Conidae) from the Canary Islands. – *Apex*, **8/1–2**, 37–50, Bruxelles.
- LEIHOLD, C. (1918): Paläontologie [Ergänzende Besprechung von DEECKE, W. (1917): Über Färbungsspuren an fossilen Molluskenschalen.]. – *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, **17**, 84–86, Jena.
- LI, Q., GAO, K.-Q., VINTHER, J., SHAWKEY, M.D., CLARKE, J.A., D'ALBA, L., MENG, Q., BRIGGS, D.E.G. & PRUM, R.O. (2010): Plumage color patterns of an extinct dinosaur. – *Science*, **327**, 1369–1372, New York.
- LI, Q., GAO, K.-Q., MENG, Q., CLARKE, J.A. SHAWKEY, M.D., D'ALBA, L., PEI, R., ELLISON, M., NORELL, M.A. & VINTHER, J. (2012): Reconstruction of *Microaptor* and the evolution of iridescent plumage. – *Science*, **335**, 1215–1219, New York.
- LICHAREV, B.K. (1977): Niznekamenougol'nye gastropody Juznoj Fergany. [Unterkarbonische Gastropoden von Süd-Ferghana]. – *Ministerstvo Geologii. SSSR, Vsesojuznyj Ordena Lenina Nauchno-Issledovatel'skij Geologiceskij Institut (VSEGEI)*, 1–36, Moskva.
- LINGHAM-SOLIAR, T. & PLODOWSKI, G. (2010): The integument of *Psittacosaurus* from Liaoning Province, China: taphonomy, epidermal patterns and color of a ceratopsian dinosaur. – *Naturwissenschaften*, **97/5**, 479–486, Berlin. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0661-3>
- LINNAEUS, C. (1758): *Sytema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I.* – 824 S. (10. Auflage), Stockholm (Laurenti Salvi).
- LUTZ, H. (1988): Riesenameisen und andere Raritäten – die Insektenfauna. – In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Hrsg.): *Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens.* – *Senckenberg-Buch*, **64**, 315 S., Frankfurt am Main (Verlag Waldemar Kramer).
- LUTZ, H. (1990): Systematische und palökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **124**, 165 S., Frankfurt am Main.
- MANDA, Š. & TUREK, V. (2009): Minute Silurian oncocerids with unusual colour pattern (Nautiloidea). – *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**, 503–512, Warszawa.
- MANLEY, E.C. (1977): Unusual pattern preservation in a Liassic ammonite from Dorset. – *Palaeontology*, **20/4**, 913–916, London.
- MAPES, R.H. & BENSTOCK, E.J. (1988): Color pattern on the Carboniferous bivalve *Streblochondria*? NEWELL. – *Journal of Paleontology*, **62**, 439–441, Tulsa, Oklahoma.
- MAPES, R.H. & DAVIS, R.A. (1996): Chapter 5 Color Patterns in Ammonoids. – In: LANDMAN, N., TANABE, K. & DAVIS, R.A. (Ed.): *Ammonoid Paleobiology*, 103–127, New York (Plenum Press).
- MAPES, R.H. & HOARE, R.D. (1987): Annotated bibliography for preservation of color patterns in invertebrate fossils. – *The Compass, the Earth-Science Journal of Sigma, Gamma, Epsilon*, **65/1**, 12–17, Lawrence, Kansas.
- MAPES, R.H. & SNECK, D.A. (1987): The oldest ammonoid “colour” patterns: Description, comparison with *Nautilus*, and implications. – *Palaeontology*, **30/2**, 299–309, London.
- MASSARI, F., PESAVENTO, M. & VENTURINI, C. (1991): The Permian-Carboniferous cyclothems of the Pramollo Basin sequence (Carnic Alps). – *Giornale di Geologia, Serie 3*, **53/1**, 171–185, Bologna.
- MATSUMOTO, T. & HIRANO, H. (1976): Colour patterns in some Cretaceous ammonites. – *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **102**, 334–342, Tokyo.
- MCCOY, F. (1844): *A Synopsis of the Characters of the Carboniferous Limestone Fossils of Ireland.* – 274 S., London (Williams & Norgate).
- MCGRAW, K. (2003): Melanins, metals, and mate quality. – *Oikos*, **102**, 402–406, Hoboken, New Jersey.
- MCMANARA, M.E. (2013): The Taphonomy of colour in fossil Insects and Feathers. – *Palaeontology*, **56/3**, 557–575, London.
- MCMANARA, M.E., BRIGGS, D.E.G., ORR, P.J., WEDMANN, S., NOH, H. & CHAO, H. (2012): The controls on the preservation of structural color in fossil insects. – *Palaaios*, **27**, 443–454, Tulsa, Oklahoma.
- MCRROBERTS, C.A., HEGNA, T.A., BURKE, J.J., STICE, M.L., MIZE, S.K. & MARTIN, M.J. (2013): Original spotted patterns on Middle Devonian phacopid trilobites from western and central New York. – *Geology*, **41/5**, 607–610, Boulder, Colorado. <https://doi.org/10.1130/G34158.1>
- MILLER, K. (1879): Die Binnenmollusken von Ecuador (Schluss). – *Malakozoologische Blätter, Neue Folge*, **1**, 117–203, Cassel.
- MILLER, S.A. (1889): *North American Geology and Palaeontology. For the use of amateurs, students, and scientists.* – 664 S., Cincinnati, Ohio.
- MORNINGSTAR, H. (1922): Pottsville fauna of Ohio. – *Bulletin of the Geological Survey of Ohio*, **25**, 1–312, Columbus, Ohio.
- MOTTEQUIN, B. & POTY, E. (2021): Brachiopods from the historical type area of the Viséan Stage (Carboniferous, Mississippian; Belgium) and the Visé fauna: preliminary remarks. – *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **102**, 351–371, Frankfurt am Main. <https://doi.org/10.1007/s12549-021-00498-9>
- MURPHY, J.L. (1965): A Pennsylvanian pelecypod retaining color markings. – *Journal of Paleontology*, **39/2**, 280–281, Tulsa, Oklahoma.
- MURPHY, J.L. (1972): A Lower Devonian (Oriskany) brachiopod with color markings. – *Ohio Journal of Science*, **72/5**, 296–299, Columbus, Ohio.
- NEUFFER, F.O. (1972): Im UV-Licht nachweisbare Färbungsmuster bei Pectiniden aus dem Unteren Meeressand des Mainzer Beckens. – *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **100**, 41–45, Wiesbaden.
- NEWTON, R.B. (1907): Relicts of coloration in fossil shells. – *Proceedings of the Malacological Society of London*, **7**, 280–292, London.
- NIEDWIEDZKI, R., SALAMON, M.A. & WOLKENSTEIN, K. (2011): *Encrinus aculeatus* (Crinoidea: Encrinida) with exceptional preservation of organic pigments from the Middle Triassic of Lower Silesia (SW Poland). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **262**, 163–170, Stuttgart.

- NORWOOD, J.G. & PRATTEN, H. (1855): Notice of fossils from the Carboniferous series of the western states, belonging to the genera *Spirifer*, *Bellerophon*, *Pleurotomaria*, *Macrocheilus*, *Natica*, and *Loxonema*, with descriptions of eight new characteristic species. – Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Series 2, **3**, 71–78, Philadelphia.
- NOVAK, M., FORKE, H.C. & SCHÖNLAUB, H.P. (2019): 19<sup>th</sup> International Congress on the Carboniferous and Permian Cologne 2019. Field Trip C3: The Pennsylvanian-Permian of the Southern Alps (Carnic Alps/Karavanke Mts.), Austria/Italy/Slovenia – fauna, facies and stratigraphy of a mixed carbonate-siliciclastic shallow marine platform along the northwestern Palaeotethys margin. – Kölner Forum für Geologie und Paläontologie, **24**, 251–302, Köln.
- NOVÁK, O. (1891): Revision der palaeozoischen Hyolithiden Böhmens. – Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, **7/4**, 1–48, Praha.
- D'ORBIGNY, A. (1842): Paléontologie Française. Description des Mollusques et Rayonnés Fossiles. Terraines Oolithiques ou Jurassiques. I. Céphalopodes. – 642 S., Paris (Librairie Victor Masson).
- PARKER, A.R. (2000): 515 Million years of structural colour. – Journal of Optics A, Pure and Applied Optics, **2/6**, R15–R28, Bristol. <https://doi.org/10.1088/1464-4258/2/6/201>
- PAUL, C.R.C. (1967): The British Silurian Cystoids. – Bulletin of the Natural History Museum, Geology Series, **13**, 299–355, London.
- PAVLICK, R.J. & MITCHELL, J. (1970): Chlorophyll Derivatives in Middle Eocene Sediments. – Science, **168**, 1447–1449, New York.
- PHILLIPS, J. (1836): Illustrations of the Geology of Yorkshire; or, a description of the strata and organic remains; accompanied by a geological map, sections, and diagrams, and figures of the fossils. II. The Mountain Limestone District. – 253 S., London (Printed for John Murray).
- PINNA, G. (1972): Presenza di tracce di colore sul guscio di alcune ammoniti della famiglia Amaltheidae HYATT, 1867. – Atti Società Italiana Scienza naturalis, **113/2**, 193–200, Milano.
- PLAS, L.P. (1972): Upper Wolfcampian (?) Mollusca from the Arrow Canyon Range, Clark County, Nevada. – Journal of Paleontology, **46**, 249–260, Tulsa, Oklahoma.
- PONGRÁČZ, A. (1935): Die eozäne Insektenfauna des Geißeltales. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **2/6**, 485–572, Halle an der Saale.
- PONGRÁČZ, A. (1937): Neuere Beiträge zur Insektenfauna des Geißeltales. – Paläontologische Zeitschrift, **19/1–2**, 47–51, Berlin.
- POPPE, G.T. & GOTO, Y. (1991): European Seashells. Volume I (Polyplacophora, Caudofoveata, Solenogastra, Gastropoda). – 352 S., Wiesbaden (Verlag Christa Hemmen).
- POTONIÉ, R., JACOB, H. & REHNELT, K. (1972): Zustand des Blattgrüns in Böden, Sapropeliten, Torfen, Kohlen und sonstigen Kautobiolithen "Chlorophyllinit". – Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **21**, 151–174, Krefeld.
- RAYMOND, P.E. (1906): An Ordovician gastropod retaining color markings. – The Nautilus, **19**, 101–102, Philadelphia.
- RAYMOND, P.E. (1922): A Trilobite retaining Color-Markings. – American Journal of Sciences, **204**, 461–464, New Haven.
- REIMANN, I.G. (1961): A color-marked Devonian blastoid. – Oklahoma Geology Notes, **21/5**, 153–157, Norman, Oklahoma.
- REYMENT, R.A. (1957): Über Farbspuren bei einigen Ammoniten. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **7–8**, 343–351, Stuttgart.
- RICHTER, R. (1919): Zur Färbung fossiler Brachiopoden. – Senckenbergiana, **1/3**, 83–96, 172, Frankfurt am Main.
- RICHTER, R. (1924): Brachiopoden mit konzentrischen Farbbändern. – Senckenbergiana, **6**, 168, Frankfurt am Main.
- RIEPEL, O. (1980): Green anole in Dominican amber. – Nature, **286**, 486–487, London.
- RILEY, P.A. (1997): Melanin. – International Journal of Biochemistry and Cell Biology, **29/11**, 1235–1239, Amsterdam. [https://doi.org/10.1016/S1357-2725\(97\)00013-7](https://doi.org/10.1016/S1357-2725(97)00013-7)
- ROEMER, F.A. (1843): Die Versteinerungen des Harzgebirges. – 89 S., Hannover (Verlag der Hahn'schen Hofbuchhandlung).
- ROHR, D.M. & SMITH, R.E. (1978): Lower Devonian Gastropoda from the Canadian Arctic islands. – Canadian Journal of Earth Sciences, **15**, 1228–1241, McLean, Canada.
- ROUNDY, P.V. (1914): Original Color Markings of two species of Carboniferous Gastropods. – American Journal of Sciences, **38**, 446–451, New Haven.
- RUEDA, J.L. (2011): Familia Neritidae (134). – In: GOFAS, S., MORENO, D. & SALAS, C. (Hrsg.): Moluscos Marinos de Andalucía. Volumen I – Introducción general, clase Solenogastres, clase Caudofoveata, clase Polyplacophora y clase Gastropoda (Prosobranchia). – Universidad Málaga, Servicio de Publicaciones e Intercambio Científico, 342 S., Málaga.
- SCHELLWIEN, E. (1892): Die Fauna des karnischen Fusulinidenkalks. Teil I. Geologische Einführung und Brachiopoda. – Palaeontographica, **39**, 1–56, Stuttgart.
- SCHINDEWOLF, O.H. (1928): Über Farbstreifen bei *Amaltheus (Paltoleuroceras) spinatum* (BRUG.). – Paläontologische Zeitschrift, **10**, 136–143, Stuttgart.
- SCHINDEWOLF, O.H. (1931): Nochmals über Farbstreifen bei *Amaltheus (Paltoleuroceras) spinatus* (BRUG.). – Paläontologische Zeitschrift, **13/4**, 284–287, Stuttgart.
- SCHLOTHEIM, E.F. v. (1816): Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in Geognostischer Hinsicht. – Denkschriften der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu München für die Jahre 1816 und 1817, **6**, 13–36, München.
- SCHNEIDER, S. & WERNER, W. (2007): Colour pattern preservation in *Fuersichella* n. gen. (Gastropoda: Neritopsoidea), bivalves and echinid spines from the Upper Jurassic of Portugal. – Beringia (Würzburger geowissenschaftliche Mitteilungen), **37** (Sonderband), 143–160, Würzburg.
- SCHOENEMANN, B., CLARKSON, E.N.K. & RYCK, U. (2014): Access Colour Patterns in Devonian Trilobites. – The Open Geology Journal, **8**, 113–117, Den Haag.
- SCHÖNLAUB, H.P. (1988): Vom Urknall zum Gailtal. 500 Millionen Jahre Erdgeschichte in der karnischen Region. – 169 S., Verwaltungsgemeinschaft der Gemeinden des politischen Bezirks Hermagor (Kärnten, Österreich), Hermagor.
- SCHÖNLAUB, H.P. (2014): Auernig-Gruppe / Auernig Group. – In: HUBMANN, B., EBNER, F., FERRETTI, A., KIDO, E., KRÄINER, K., NEUBAUER, F., SCHÖNLAUB, H.P. & SUTTNER, T.J.: The Paleozoic era(them), 2<sup>nd</sup> Edition. – In: PILLER, W.E. (Hrsg.): The Lithostratigraphic Units of the Austrian Stratigraphic Chart 2004 (Sedimentary Successions), Vol. I. – Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, **66**, 82–84, Wien.
- SCHÖNLAUB, H.P. & FORKE, H.C. (2007): Die post-variszische Schichtfolge der Karnischen Alpen – Erläuterungen zur Geologischen Karte des Jungpaläozoikums der Karnischen Alpen 1:25000. – Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, **61**, 157 S., Wien.

- SCHÖNLAUB, H.P. & FORKE, H. (2021): Das Geologische Erbe der Karnischen Alpen – Forschungsergebnisse und Anekdoten zur Erdgeschichte. – 304 S., Klagenfurt (Verlag des Naturwissenschaftlichen Vereins Kärnten).
- SCHRAUT, G. (2021): Die Schicht s vom Auernig (1.863 m) – besondere Kalkbänke aus dem hohen Oberkarbon (Pennsylvanium) der Karnischen Alpen – Erforschungsgeschichte – Faunenübersicht – neue Faunenbestandteile. – Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt, **161**, 63–89, Wien.
- SEAGO, A.E., BRADY, P., VIGNERON, J.-P. & SCHULTZ, T.D. (2009): Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanism in beetles (Coleoptera). – Journal of the Royal Society Interface, **6**, 165–184, London.
- SELLI, R. (1963): Schema geologico delle Alpi Carniche e Giulie occidentali. – Giornale Geologia, **30**, 136 S., Bologna.
- SEUSS, B., NÜTZEL, A., MAPES, R.H. & YANCEY, T.E. (2009): Facies and fauna of the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt Quarry deposit: a review and new data on an important Palaeozoic fossil Lagerstätte with aragonite preservation. – Facies, **55**, 609–645, Erlangen.
- SPATH, L.E. (1935): On colour-markings in ammonites. – Annals and Magazine of Natural History, Series **10**, 15, London.
- SPÄTH, C. (1983): Ergänzende Beobachtungen zu Farbmusterungen auf Belemniten-Rostren. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **165/3**, 438–449, Stuttgart.
- SQUIRES, R.L. (1976): Color pattern of *Naticopsis (Naticopsis) wortheniana* Buckhorn asphalt deposit, Oklahoma. – Journal of Paleontology, **50**, 349–350, Tulsa, Oklahoma.
- STUMM, E.C. & CHILMAN, R.B. (1969): Phyllocarid crustaceans from the Middle Devonian Silica Shale of northwestern Ohio and southeastern Michigan. – Contributions of the Museum of Paleontology, University of Michigan, **23**, 53–71, Ann Arbor.
- SULLIVAN, R.M., LUCAS, S.G., HUNT, A.P. & FRITTS, T.H. (1988): Color pattern on the selmacryptodiran turtle *Neurankylus* from the early Paleocene (Puercan) of the San Juan Basin, New Mexico. – Contributions in Science, **401**, 1–9, Los Angeles.
- SWAINSON, W. (1840): A treatise on malacology or shells and shellfish. – 419 S., London (Longman).
- TANABE, K. & KANIE, Y. (1978): Colour markings in two species of tetragonitid ammonites from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. – Science Report of the Yokosuka City Museum, **25**, 1–6, Yokosuka.
- TANAKA, G., TANIGUCHI, H., MAEDA, H. & NOMURA, S. (2010): Original structural colour preserved in an ancient leaf beetle. – Geology, **38**, 127–130, London.
- TEICHERT, C. (1944): Permian trilobites from Western Australia. – Journal of Paleontology, **18**, 445–465, Tulsa, Oklahoma.
- TEICHERT, C. (1964): Morphology of heart parts (K13-K53). – In: MOORE, R.C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K Mollusca 3 Cephalopoda. – The Geological Society of America & The University of Kansas Press, 519 S., New York.
- TICHY, G. (1980): Über die Erhaltung von Farben und Farbmustern an triassischen Gastropoden-Gehäusen (Colour Retention in Triassic Gastropods). – Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, **1980/2**, 175–217, Wien.
- TORNARITIS, G. (1987): Mediterranean Sea Shells – Cyprus. – 190 S., Nicosia (Proodos Printing and Publishing Co. Lt).
- TUREK, V. (2009): Colour patterns in Early Devonian cephalopods from the Barrandian area: Taphonomy and taxonomy. – Acta Palaeontologica Polonica, **54**, 491–502, Warszawa.
- TUREK, V. & MANDA, S. (2011): Colour pattern polymorphism in Silurian nautiloid *Phragmoceras* BRODERIP, 1839. – Bulletin of Geosciences, **86**, 91–105, Pilsen.
- VALENT, M. & MALINKY, J.M. (2008): Early Devonian (Emsian) hyolith *Ottomarites discors* (BARRANDE, 1867) with colour pattern. – Bulletin of Geosciences, **83/4**, 503–506, Praha.
- VINTHER, J. (2015): A guide to the field of palaeo colour. – Bioessays, **37**, 1–14, Hoboken, New Jersey (Wiley Periodicals, Inc.). <https://www.academia.edu/27764505>
- VINTHER, J., BRIGGS, D.E.G., PRUM, R.O. & SARANATHAN, V. (2008): The colour of fossil feathers. – Biology Letters, **4**, 522–525, London. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0302>
- VINTHER, J., CLARKE, J., MAYR, G. & PRUM, R.O. (2009): Structural coloration in a fossil feather. – Biology Letters, **6**, 128–131, London. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0524>
- VITEK, N.S., VINTHER, J., SCHIFFBAUER, J.D. & BRIGGS, D.E. & BRUM, R.O. (2013): Exceptional three-dimensional preservation and coloration of an originally iridescent fossil feather from the middle Eocene Messel oil shale. – Paläontologische Zeitschrift, **87**, 1–11, Stuttgart.
- VOIGT, E. (1934): Die Fische aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltals. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **2/1–2**, 21–146, Halle an der Saale.
- VOIGT, E. (1935): Die Erhaltung von Epithelzellen mit Zellkernen, von Chromatophoren und Corium in fossiler Froschhaut aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltals. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **3/14**, 339–360, Halle an der Saale.
- VOIGT, E. (1936): Über das Haarkleid einiger Säugetiere aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltals. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **4/22**, 317–334, Halle an der Saale.
- VOIGT, E. (1937): Weichteile an Fischen, Amphibien und Reptilien aus der eozänen Braunkohle des Geiseltals. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **5/27**, 113–142, Halle an der Saale.
- VOZÁROVÁ, A., EBNER, F., KOVÁCS, S., KRÄUTNER, H.-G., SZEDERKÉNYI, T., KRSTIĆ, B., SREMAC, J., ALJINOVIĆ, D., NOVAK, M. & SKABERNE, D. (2009): Late Variscan (Carboniferous to Permian) environments in the Circum Pannonian region. – Geologica Carpathica, **60/1**, 71–104, Bratislava. <https://dx.doi.org/10.2478/v10096-009-0002-7>
- WAAGEN, W.H. (1880): *Productus* limestone fossils. – Geological Survey of India, Memoirs, Palaeontologica Indica, **13**, Salt Range fossils, Part 2, Volume 1, 73–183, Calcutta.
- WEBER, H.M. (2000): Farbmuster-Erhaltung bei mitteldevonischen Mollusken aus der Paffrather Mulde. – Archäologie im Rheinland, **1999**, 19–21, Krefeld.
- WEIGELT, J. & NOACK, K. (1931): Über Reste von Blattfarbstoffen in Blättern aus der Geiseltal-Braunkohle (Mitteleozän). – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, **1**, 87–96, Halle an der Saale.
- WELLS, J.W. (1942): Supposed Color-markings in Ordovician Trilobites from Ohio. – American Journal of Sciences, **240**, 710–713, Washington.
- WHITEAR, M. (1956): XCVII. – On the colour of an ichthyosaur. – Annals and Magazine of Natural History, **9**, 12, 742–744, London.
- WILLIAMS, A. & ROWELL, A.J. (1965): Morphology (H57-H138). – In: MOORE, R.C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda, Volume 1, 521 S., The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- WILLIAMS, J.S. (1930): A color pattern on a new Mississippian Trilobite. – American Journal of Science, **5/20**, 61–64, New Haven.

- WOLKENSTEIN, K., GROSS, J.H., FALK, H. & SCHÖLER, H.F. (2006): Preservation of hypericin and related polycyclic quinone pigments in fossil crinoids. – Proceedings of the Royal Society of London B, **273**, 451–456, London.
- WOLKENSTEIN, K., GLUCHOWSKI, E., GROSS, J.H. & MARYNOWSKI, L. (2008): Hypericrinoid pigments in millericrinids from the lower Kimmeridgian of the Holy Cross Mountains (Poland). – *Palaios*, **23**, 773–777, Philadelphia.
- WOLKENSTEIN, K., GROSS, J.H. & FALK, H. (2010): Boron-containing organic pigments from a Jurassic red alga. – Proceedings of the National Academy of Science USA, **107**, 19374–19375, Washington, D.C.
- WORTHEN, A.H. (1873): *Natica subovata* n. sp. – In: MEEK, F.B. & WORTHEN, A.H. (Hrsg.): Paleontology of Illinois. – Geological Survey of Illinois, **5**, 323–619, Urbana, Illinois.
- YAMAGUCHI, T. (1980): A new species belonging to the *Balanus amphitrite* Darwin group (Cirripedia, Balanomorpha) from the late Pleistocene of Japan; an example of peripheral speciation. – Journal of Paleontology, **54**, 1084–1101, Tulsa, Oklahoma.
- YOCHELSON, E.L. (1953): *Jedria*, a new subgenus of *Naticopsis*. – Journal of the Washington Academy of Sciences, **43/3**, 65, Washington, D.C.
- YOCHELSON, E.L. (1956): Permian Gastropoda of the south western United States. – Bulletin of the American Museum of Natural History, **110**, 173–276, New York.
- YOCHELSON, E.L. & KŘIŽ, J. (1974): Platyceratid gastropods from the Oriskany Sandstone (Lower Devonian) near Cumberland, Maryland. Synonymies, preservation and color markings. – Journal of Paleontology, **48**, 474–483, Tulsa, Oklahoma.
- YOCHELSON, E.L. & SAUNDERS, B.W. (1967): A bibliographic index of North American late Paleozoic Hyolitha, Amphineura, Scaphopoda, and Gastropoda. – Geological Survey Bulletin, **1210**, 271 S., Washington.
- YOO, E.K. (1988): Early Carboniferous Mollusca from Gundy, Upper Hunter, New South Wales. – Records of the Australian Museum, **40/4**, 233–264, Sydney.
- YOO, E.K. (1994): Carboniferous Gastropoda from the Tamworth Belt, New South Wales, Australia. – Records of the Australian Museum, **46/1**, 63–120, Sidney.
- ZARDINI, R. (1978): Fossili Cassiani (Trias Media-Superiore) Atlante dei Gasteropodi della formazione di S. Cassiano raccolti nella regione Dolomitica attorno a Cortina D'Ampezzo. – Edizioni Ghedina Cortina, Cortina D'Ampezzo, 1–58, Bologna.
- ZHANG, F., KEARNS, S.L., ORR, P.J., BENTON, M.J., ZHOU, Z., JOHNSON, D., XU, X. & WANG, X. (2010): Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. – Nature, **463**, 1075–1078, London.



# Tafeln

---

## Tafel 1

**Figs. 1–5:** *Naticopsis* sp. mit Farbzeichnungen, alle aus Kalkbänken des hohen Oberkarbons (Pennsylvanium, Garnitzen-Subformation, hohes Gzhelium E) der Schicht s sensu SCHELLWIEN (1892), Gipfelregion des Auernig (1.863 m), ~ 900 m ESE des Nassfeldpasses, Kärnten (Österreich).

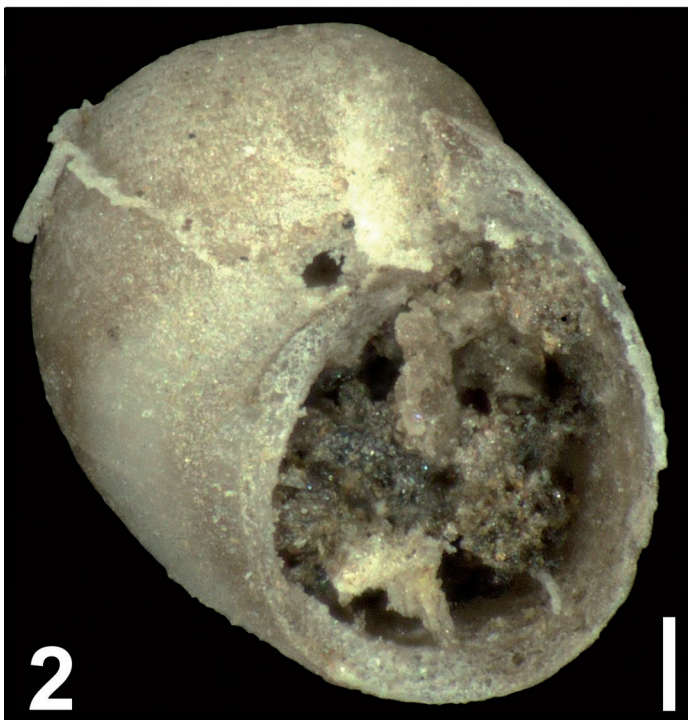
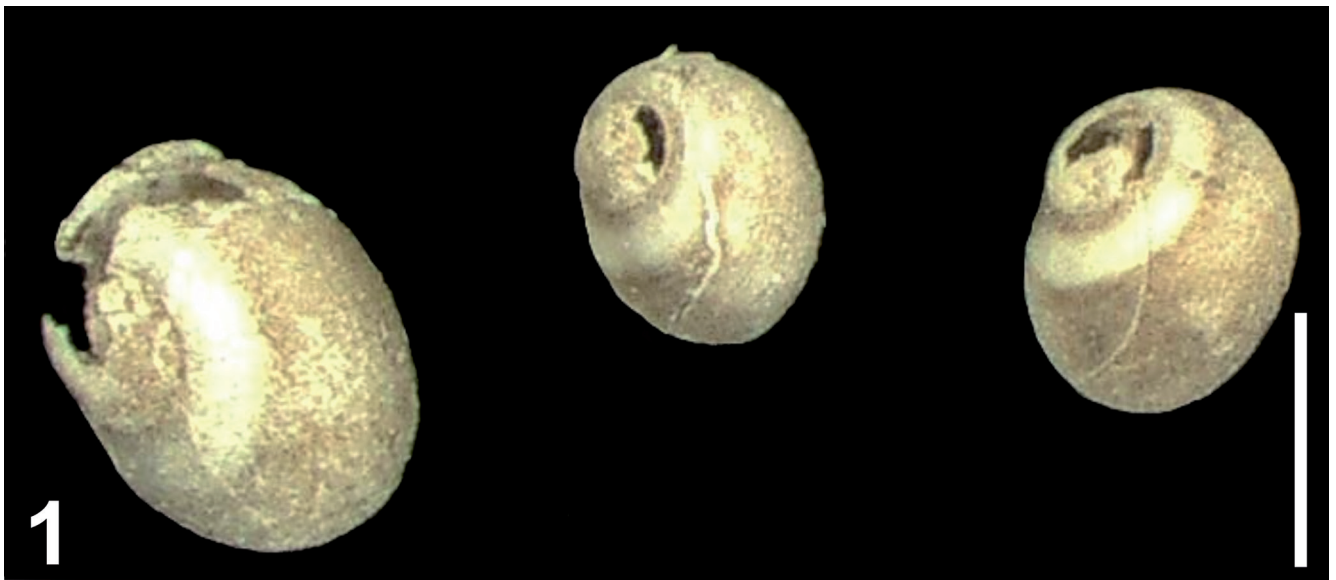
**Fig. 1:** Allgemeine Darstellung (Aufsicht) der Schalengrößen dreier Exemplare mit Farbzeichnungen. Maßstab = 1 mm. Alle Sammlung SCHRAUT (Exemplare 08072018-260980 bis -260982).

**Fig. 2:** Aperturansicht von Exemplar 08072018-260980, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

**Fig. 3:** Aufsicht von Exemplar 08072018-260980, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

**Fig. 4:** Aperturansicht von Exemplar 08072018-260981, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

**Fig. 5:** Aufsicht von Exemplar 08072018-260981, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.



---

## Tafel 2

**Figs. 1–4:** *Naticopsis* sp. mit Farbzeichnungen, alle aus Kalkbänken des hohen Oberkarbons (Pennsylvanium, Garnitzen-Subformation, hohes Gzhelium E) der Schicht s sensu SCHELLWIEN (1892), Gipfelregion des Auernigs (1.863 m), ~ 900 m ESE des Nassfeldpasses, Kärnten (Österreich).

**Fig. 1:** Aperturansicht von Exemplar 08072018-260982, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

**Fig. 2:** Aufsicht von Exemplar 08072018-260982, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

**Fig. 3:** Aperturansicht von Exemplar 08072018-260983, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

**Fig. 4:** Aufsicht von Exemplar 08072018-260983, Sammlung SCHRAUT. Maßstab = 0,1 mm.

