

# Beringeria

Würzburger geowissenschaftliche Mitteilungen

Heft 29  
2001

Die Muschelfauna der Nayband-Formation  
(Obertrias, Nor - Rhät) des östlichen Zentraliran

MICHAEL HAUTMANN

Würzburg 2001

Beringeria 29: 181 S., 38 Abb., 6 Tab., 37 Taf.; Würzburg, 3. Dezember 2001  
ISSN 0937-0242

Herausgeber:  
Freunde der Würzburger Geowissenschaften e. V.

Redaktion:  
Institut für Paläontologie der Universität Würzburg,  
Pleicherwall 1, D-97070 Würzburg

Druck und Bindearbeiten:  
Druck + Papier Meyer GmbH, Südring 9, 91443 Scheinfeld

# Die Muschelfauna der Nayband-Formation (Obertrias, Nor - Rhät) des östlichen Zentraliran

MICHAEL HAUTMANN

HAUTMANN, M. 2001. Die Muschelfauna der Nayband-Formation (Obertrias, Nor - Rhät) des östlichen Zentraliran. – *Beringeria* **29**: 3-181, 38 Abb., 6 Tab., 37 Taf.; Würzburg.

**Zusammenfassung:** Auf Grundlage umfangreicher Neuaufsammlungen wird die Muschelfauna der Nayband-Formation monographisch dokumentiert, wobei die folgenden 21 Arten neu aufgestellt werden: *Palaeonucula biacuta*, *Trigonucula gonicostata*, *Nuculana (Nuculana) naibandensis*, *Parallelodon tectum*, *Mysidiella imago*, *Gervillia (Cultripsis) canalis*, *Isognomon repini*, *Indopecten uninodosus*, *Antiquilima hians*, *Weixiella lutensis*, *Gruenewaldia iranica*, *Gruenewaldia magna*, *Myophoricardium subquadratum*, *Praeonia matura*, *Coelopsis (Coelopsis) aurea*, *Opis (Trigonopsis?) eumorpha*, *Opis (Trigonopsis?) douglasi*, *Palaeocardita iranica*, *Palaeocardita stoecklini*, *Palaeocardita carinata* und *Antiquicorbula* (gen. nov.) *concentrica*. 51 Muschelarten der Nayband-Formation werden als bereits beschriebene Arten identifiziert, 32 Taxa auf Grund unvollständiger Erhaltung in offener Nomenklatur geführt. Die höchste Diversität besitzen die Pteriomorphia mit 51 Arten (49 %), gefolgt von den Heterodonta mit 22 Arten (21,2 %), den Palaeoheterodonta und Anomalodesmata mit je 12 Arten (11,5 %) und schließlich den Palaeotaxodonta mit 7 Arten (6,7 %).

In der Familie Permophoridae wird die neue Gattung *Healeya*, in der Familie Corbulidae die neue Gattung *Antiquicorbula* und in der Familie Trigoniidae die neue Untergattung *Trigonia (Modestella)* vorgeschlagen. Die Diagnosen der Gattungen *Trigonucula*, *Mysidiella*, *Primahinnites*, *Indopecten*, *Gruenewaldia* und *Vietnamicardium* werden revidiert. Die Gattung *Primahinnites* wird den Aviculopectinidae an Stelle der Prospandyliidae zugeordnet, die Gattung *Weixiella* den Permophoridae an Stelle der Pachycardiidae. Die Familie Mysidiellidae ist u. a. auf Grund schalenmikrostruktureller Merkmale vermutlich zu den Ambonychioidea zu stellen und nicht, wie bisher meist angenommen, zu den Mytiloidea. Die von CARTER (1990) angeführten Argumente für eine Zugehörigkeit der Permophoridae zu den Modiomorphoidea werden durch das untersuchte Material bestätigt. Bei den Prospandyliidae, Plicatulidae, Dimyidae und Ostreidae findet die von HAUTMANN (2001) gegebene Revision dieser Familien Anwendung, wobei die Diskussion über die taxonomische Relevanz der Schalenmikrostruktur vertieft wird.

Aus funktionsmorphologischen Überlegungen, Vergleichen mit rezenten Arten und dem jeweiligen Fundzusammenhang wird die Lebensweise der einzelnen Taxa rekonstruiert. Obwohl die meisten Muschelarten der Nayband-Formation unverfestigte Substrate bewohnten, erreichte erstmals in der Erdgeschichte auch die Besiedlung von Hartsubstraten durch Muscheln eine größere Bedeutung. Die Erschließung dieses Lebensraumes gelang taxonomisch unabhängigen Gruppen mit Hilfe verschiedener Anpassungen (byssate Verankerung, Zementation, chemisches Bohren) und Besiedlungsstrategien (Begleitfauna in Korallen- und Schwammriffen, eigenständige Riffbildung, Epökie).

Ein hoher Endemismusgrad insbesondere bei flachmarinen Muschelarten rechtfertigt es, die Tethys in der Obertrias als eigenes Faunenreich anzusehen. Die Stellung der Nayband-Muschelfauna innerhalb der Tethys lässt sich wegen der ungeklärten paläogeographischen Lage vieler Obertriasvorkommen nur im Rahmen einer Gesamtanalyse der Faunenbeziehungen verstehen, die ihrerseits wiederum eine unabhängige Bewertung konkurrierender plattentektonischer Modelle erlaubt. Das Verbreitungsmuster von Muschelgattungen und -arten zeigt die Existenz einer Westtethys- und einer Osttethys-Provinz auf, wobei letztere in eine Tethysnordrand- und Tethyssüdrand-Subprovinz zerfällt. Der Tethysnordrand-Subprovinz sind u. a. Iran, Yunnan, Vietnam und Burma zuzurechnen, nicht jedoch der Lhasa-Block, der enge Faunenbeziehungen zur Tethyssüdrand-Subprovinz zeigt. Die paläobiogeographische Analyse stützt damit die relativ neue These von der Existenz einer „Känotethys“ bzw. „Tethys III“, durch deren Öffnung der Lhasa-Block erst am Ende der Trias von Gondwana abgetrennt wurde. Die faunistische Eigenständigkeit des Westtethysraumes geht vermutlich auf die engräumige fazielle Gliederung dieses Gebietes zurück, durch die einerseits Faunenaustausch behindert, andererseits Speziation und damit letztlich auch die Neuentstehung höherer Taxa begünstigt wurde. Die Endemisten dieser Provinz waren vom Massenaussterben an der Trias/Jura-Grenze weit weniger betroffen als jene der Osttethys-Provinz und konnten sich mit der Unterjura-

Transgression vielfach auch überregional ausbreiten. Insgesamt zeigt sich, dass für das Verbreitungsmuster obertriadischer Muscheln in der Tethys die Prozesse Artenneuentstehung, Ausbreitung und Vikarianz gleichermaßen, wenn auch mit lokal unterschiedlicher Bedeutung verantwortlich waren.

■ *Bivalvia, Trias, Iran, Nayband-Formation, Taxonomie, Schalenmikrostruktur, Paläobiogeographie, Palökologie*

Adresse des Verfassers: MICHAEL HAUTMANN, Institut für Paläontologie der Universität Würzburg, Pleicherwall 1, D-97070 Würzburg.

**Summary.** The Upper Triassic (Norian-Rhaetian) Nayband-Formation of east-central Iran contains an exceptionally well-preserved bivalve fauna with more than 100 species adapted to a large spectrum of habitats. Based on new material, the present thesis provides a monographic description and taxonomic discussion of this fauna, gives a reconstruction of its mode of life and clarifies its palaeobiogeographic relations. Out of 104 documented taxa, the following 21 species are new: *Palaeonucula biacuta*, *Trigonucula gonicostata*, *Nuculana (Nuculana) naibandensis*, *Parallelodon tectum*, *Mysidiella imago*, *Gervillia (Cultrioipsis) canalis*, *Isognomon repini*, *Indopecten uninodosus*, *Antiquilima hians*, *Weixiella lutensis*, *Gruenewaldia iranica*, *Gruenewaldia magna*, *Myophoricardium subquadratum*, *Praeconia matura*, *Coelopsis (Coelopsis) aurea*, *Opis (Trigonopsis?) eumorpha*, *Opis (Trigonopsis?) douglasi*, *Palaeocardita iranica*, *Palaeocardita stoecklini*, *Palaeocardita carinata*, and *Antiquicorbula* (gen. nov.) *concentrica*. A total of 51 species are already known, and 32 incompletely preserved taxa are presented in open nomenclature. The most diverse group are the Pteriomorphia with 51 species (49 %), followed by the Heterodonta with 22 species (21,2 %), the Palaeoheterodonta and Anomalodesmata with 12 species (11,5 %) each, and finally the Palaeotaxodonta with 7 species (6,7 %).

On the basis of the examined material, the diagnoses of the genera *Trigonucula*, *Mysidiella*, *Primahinnites*, *Indopecten*, *Gruenewaldia* and *Vietnamocardium* are revised, and the following new genera and subgenera are proposed: *Healeya* within the family Permophoridae, *Antiquicorbula* within the family Corbulidae and *Trigonia (Modestella)* within the family Trigonidae. The genus *Primahinnites* is transferred from Prospondyliidae to Aviculopectinidae and the genus *Weixiella* from Pachycardiidae to Permophoridae. On grounds of morphological and shell microstructural characters, the Mysidiellidae are classified with the Ambonychioidea rather than with the Mytiloidea. The recently proposed integration of the Permophoridae within the Modiomorphoidea is confirmed by the examined material. The revision of the families Prospondyliidae, Plicatulidae, Dimyidae and Ostreidae by HAUTMANN (2001) is adopted and extended with respect to the taxonomic relevance of the shell microstructure.

The mode of life of the various taxa is reconstructed on the basis of field observations, constructional morphology and comparisons with Recent species. Although most species of the Nayband-Formation occupied habitats characterized by soft substrates, colonization of hard substrates by bivalves achieved significant importance for the first time in Earth's history. Different taxonomic groups succeeded in entering this habitat by means of various adaptations (byssal attachment, cementation, chemically boring) and settling strategies (dwelling within coral and sponge reefs, framework-constructing, epifaunal settling).

A high degree of endemism, especially among shallow marine bivalves, supports categorization of the Tethys region as a separate faunal realm. Owing to the uncertain palaeogeographic position of many Upper Triassic formations, understanding the relations of the Nayband bivalves to other Tethyan bivalve faunas requires an overall analysis of the faunal connections, which, in turn, allows an independent judgement of different palaeogeographic reconstructions and plate tectonic models. The distribution pattern of bivalve genera and species suggests the existence of a western and eastern Tethys province, with the latter divided into a northern and southern subprovince. The northern subprovince comprises (among others) Iran, Yunnan, Vietnam and Burma, but not the Lhasa-block, which proved to belong to the southern subprovince. The palaeobiogeographic analysis therefore supports the hypothesis that this block was attached to Gondwana until the end of the Triassic and became separated later by opening of a "Ceno-Tethys" ocean. The faunal peculiarity of the western Tethys area is probably owing to its strongly differentiated facies pattern, which hindered faunal exchange, favoured speciation and finally led to the rise of higher taxa. Compared with the endemics of the Eastern Tethys Province, those of the Western Tethys Province were much less affected by the mass extinction event at the end of the Triassic, and many of them were able to disperse into wide areas during the ensuing Liassic transgression. The overall distribution pattern shown by the palaeobiogeographic analysis is not controlled by a single factor, but rather is the result of an interplay of speciation, dispersal and vicariance.

■ *Bivalvia, Triassic, Iran, Nayband-Formation, taxonomy, shell microstructure, palaeobiogeography, palaeoecology*

Address of the author: MICHAEL HAUTMANN, Institut für Paläontologie der Universität Würzburg, Pleicherwall 1, D-97070 Würzburg, Germany.

## Inhalt

1. Einleitung .....	9
2. Erforschungsgeschichte .....	10
3. Geologischer Überblick .....	11
4. Stratigraphie und Sedimentologie der Nayband-Formation .....	12
5. Taphonomie .....	19
6. Systematische Paläontologie .....	22
Familie Nuculidae GRAY, 1824 .....	25
Gattung <i>Palaeonucula</i> QUENSTEDT, 1930 .....	25
<i>Palaeonucula sundaica</i> (KRUMBECK, 1924) .....	25
<i>Palaeonucula biacuta</i> sp. nov. ....	26
Gattung <i>Trigonucula</i> ICHIKAWA, 1949 .....	26
<i>Trigonucula goniocostata</i> sp. nov. ....	27
<i>Trigonucula</i> cf. <i>goniocostata</i> sp. nov. ....	27
Familie Nuculanidae ADAMS & ADAMS, 1858 .....	28
Gattung <i>Nuculana</i> LINK, 1807 .....	28
Untergattung <i>Nuculana</i> LINK, 1807 .....	28
<i>Nuculana (Nuculana) naibandensis</i> sp. nov. ....	28
<i>Nuculana (Nuculana) aff. perlonga</i> MANSUY, 1914 .....	30
<i>Nuculana (Nuculana) deffneri</i> (OPPEL, 1856) .....	30
Familie Mallettiidae ADAMS & ADAMS, 1858 .....	31
Gattung <i>Mesosaccella</i> CHAVAN, 1946 .....	31
<i>Mesosaccella subzelima</i> (KRUMBECK, 1913) .....	31
Familie Parallelodontidae DALL, 1898 .....	32
Unterfamilie Parallelodontinae DALL, 1898 .....	32
Gattung <i>Parallelodon</i> MEEK & WORTHEN, 1866 (pro <i>Macrodon</i> LYCETT, 1845) .....	34
<i>Parallelodon tectum</i> sp. nov. ....	34
<i>Parallelodon</i> sp. A. ....	34
Unterfamilie Grammatodontinae BRANSON, 1942 .....	35
Gattung <i>Grammatodon</i> MEEK & HAYDEN, 1861 .....	35
Untergattung <i>Grammatodon</i> MEEK & HAYDEN, 1861 .....	35
<i>Grammatodon (Grammatodon)</i> sp. A. ....	35
Untergattung <i>Cosmetodon</i> BRANSON, 1942 .....	35
<i>Grammatodon (Cosmetodon) mediodepressum</i> (KRUMBECK, 1913) .....	35
<i>Grammatodon (Cosmetodon)</i> sp. A. ....	36
<i>Grammatodon (Cosmetodon)</i> sp. B. ....	36
Gattung <i>Catella</i> HEALEY, 1908 .....	36
<i>Catella laticlava</i> HEALEY, 1908 .....	36
Familie Mytiliidae RAFINESQUE, 1815 .....	38
Unterfamilie Lithophaginae ADAMS & ADAMS, 1857 .....	38
Gattung <i>Lithophaga</i> RÖDING, 1798 .....	38
<i>Lithophaga?</i> sp. A. ....	38
Gattung <i>Inoperna</i> CONRAD, 1875 .....	39
Untergattung <i>Triasoperna</i> REPIN, 1996 .....	39
<i>Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli</i> (STUR, 1851) .....	39
Unterfamilie Modiolinae KEEN, 1958 .....	40
Gattung <i>Modiolus</i> LAMARCK, 1799 .....	40
<i>Modiolus frugi</i> (HEALEY, 1908) .....	40
Familie Mysidiellidae COX, 1964 .....	40
Gattung <i>Mysidiella</i> COX, 1964 .....	42
<i>Mysidiella imago</i> sp. nov. ....	43
Familie Pteriidae GRAY, 1847 .....	43

Gattung <i>Pteria</i> SCOPOLI, 1777 .....	44
<i>Pteria?</i> aff. <i>gansingensis</i> (v. ALBERTI, 1864) .....	44
Untergattung <i>Pteroperma</i> MORRIS & LYCETT, 1853 .....	44
<i>Pteria</i> ( <i>Pteroperma</i> ) <i>malayensis</i> NEWTON, 1900 .....	44
Gattung <i>Rhaetavicula</i> COX, 1962 .....	46
<i>Rhaetavicula contorta</i> (PORTLOCK, 1843) .....	46
Familie Bakevelliidae KING, 1850 .....	47
Gattung <i>Gervillaria</i> COX, 1954 .....	47
<i>Gervillaria inflata</i> (SCHAFHÄUTL, 1851) .....	47
<i>Gervillaria?</i> cf. <i>falcata</i> (STOPPANI, 1857) .....	47
Gattung <i>Gervillia</i> DEFRANCE, 1820 .....	48
Untergattung <i>Cultriopsis</i> COSSMANN, 1904 .....	48
<i>Gervillia</i> ( <i>Cultriopsis</i> ) <i>canalis</i> sp. nov. ....	48
<i>Gervillia</i> ( <i>Cultriopsis</i> ) sp. A .....	50
Gattung <i>Costigervillia</i> COX & ARKELL, 1948 .....	50
<i>Costigervillia?</i> sp. A .....	50
Gattung <i>Hoernesia</i> LAUBE, 1866 .....	52
<i>Hoernesia shaniorum</i> (HEALEY, 1908) .....	52
Bakevelliidae?, gen. nov. sp. A .....	54
Familie Cassianellidae ICHIKAWA, 1958 .....	54
Gattung <i>Cassianella</i> BEYRICH, 1862 .....	55
<i>Cassianella inaequiradiata</i> (SCHAFHÄUTL, 1851) .....	55
Familie Isognomidae WOODRING, 1925 .....	56
Gattung <i>Isognomon</i> LIGHTFOOT, 1786 .....	56
Untergattung <i>Isognomon</i> LIGHTFOOT, 1786 .....	56
<i>Isognomon</i> ( <i>Isognomon</i> ) <i>repini</i> sp. nov. ....	56
Familie Pinnidae LEACH, 1819 .....	56
Gattung <i>Pinna</i> LINNÉ, 1758 .....	58
Untergattung <i>Pinna</i> LINNÉ, 1758 .....	58
<i>Pinna</i> ( <i>Pinna</i> ) cf. <i>meriani</i> WINKLER, 1859 .....	58
<i>Pinna</i> ( <i>Pinna</i> ) cf. <i>tommasii</i> WÖHRMANN, 1892 .....	58
<i>Pinna</i> ( <i>Pinna</i> ) sp. A .....	60
Familie Aviculopectinidae MEEK & HAYDEN, 1864 .....	60
Gattung <i>Primahinnites</i> REPIN, 1996 .....	60
<i>Primahinnites iranica</i> REPIN, 1996 .....	61
Familie Entoliidae v. TEPPNER, 1922 .....	61
Gattung <i>Entolium</i> MEEK, 1865 .....	61
Untergattung <i>Entolium</i> MEEK, 1865 .....	61
<i>Entolium</i> ( <i>Entolium</i> ) <i>incognitum</i> (BITTNER, 1901) .....	61
<i>Entolium</i> ( <i>Entolium</i> ) cf. <i>quotidianum</i> (HEALEY, 1908) .....	62
Familie Propeamussiidae TUCKER ABBOTT, 1954 .....	64
Gattung <i>Propeamussium</i> de GREGORIO, 1884 .....	64
Untergattung <i>Parvamussium</i> SACCO, 1897 .....	64
<i>Propeamussium</i> ( <i>Parvamussium</i> ) <i>schafhaeutli</i> (WINKLER, 1859) .....	64
Familie Pectinidae WILKES, 1810 .....	64
Unterfamilie Chlamyinae v. TEPPNER, 1922 .....	64
Gattung <i>Chlamys</i> RÖDING, 1798 .....	64
Untergattung <i>Chlamys</i> RÖDING, 1798 .....	64
<i>Chlamys</i> ( <i>Chlamys</i> ) <i>favrii</i> (STOPPANI, 1863) .....	64
<i>Chlamys</i> ( <i>Chlamys</i> ) <i>foipiani</i> (STOPPANI, 1861) .....	65
Unterfamilie Pectininae WILKES, 1810 .....	65
Gattung <i>Indopecten</i> DOUGLAS, 1929 .....	65
<i>Indopecten glaber</i> DOUGLAS, 1929 .....	66
<i>Indopecten krumbeki iranicus</i> subsp. nov. ....	68
<i>Indopecten seinamensis</i> (KRUMBECK, 1924) .....	70
<i>Indopecten serraticosta</i> (BITTNER, 1899) .....	72
<i>Indopecten uninodosus</i> sp. nov. ....	76
<i>Indopecten variecostatatus</i> WEN & LAN, 1976 .....	76
Familie Monotidae FISCHER, 1887 .....	77

Gattung <i>Monotis</i> BRONN, 1830 .....	77
Untergattung <i>Monotis</i> BRONN, 1830 .....	77
<i>Monotis (Monotis) salinaria</i> (v. SCHLOTHEIM, 1820) .....	77
Familie Prospodylidae PCELINCEV, 1960 .....	78
Gattung <i>Newaagia</i> HERTLEIN, 1952 .....	78
<i>Newaagia stocklini</i> (REPIN, 1996) .....	80
Gattung <i>Persia</i> REPIN, 1996 .....	80
<i>Persia monstrosa</i> REPIN, 1996 .....	82
Familie Plicatulidae WATSON, 1930 .....	82
Gattung <i>Eoplicatula</i> CARTER, 1990 .....	84
<i>Eoplicatula parvadehensis</i> HAUTMANN, 2001 .....	85
Gattung <i>Pseudoplacunopsis</i> BITTNER, 1895 .....	88
<i>Pseudoplacunopsis asymmetrica</i> HAUTMANN, 2001 .....	88
Familie Dimyidae FISCHER, 1886 .....	90
Gattung <i>Atreta</i> ÉTALLON, 1862 .....	90
<i>Atreta subrichthofeni</i> (KRUMBECK, 1924) .....	90
Familie Anomiidae RAFINESQUE, 1815 .....	91
Gattung <i>Placunopsis</i> MORRIS & LYCETT, 1853 .....	91
<i>Placunopsis? alpina</i> (WINKLER, 1859) .....	91
Familie Limidae RAFINESQUE, 1815 .....	92
Gattung <i>Antiquilima</i> COX, 1943 .....	92
<i>Antiquilima hians</i> sp. nov. ....	92
Gattung <i>Plagiostoma</i> J. SOWERBY, 1814 .....	94
<i>Plagiostoma subvaloniense</i> KRUMBECK, 1923 .....	94
Gattung <i>Serania</i> KRUMBECK, 1923 .....	96
<i>Serania seranensis</i> KRUMBECK, 1923 .....	96
Familie Ostreidae RAFINESQUE, 1815 .....	96
Unterfamilie Lophinae VIALOV, 1936 .....	102
Gattung <i>Umbrostrea</i> HAUTMANN, 2001 .....	102
<i>Umbrostrea emamii</i> HAUTMANN, 2001 .....	102
<i>Umbrostrea iranica</i> HAUTMANN, 2001 .....	104
<i>Umbrostrea? aff. parasitica</i> (KRUMBECK, 1913) .....	106
Familie Permophoridae VAN DE POEL, 1895 (1959) .....	107
Unterfamilie Myoconchinae NEWELL, 1957 .....	108
Gattung <i>Myoconcha</i> SOWERBY, 1824 .....	108
Untergattung <i>Pseudomyoconcha</i> ROSSI RONCHETTI & ALLASINAZ, 1966 .....	108
<i>Myoconcha (Pseudomyoconcha?) auriculata</i> BROILLI, 1903 .....	108
Gattung <i>Healeyia</i> gen. nov. ....	108
<i>Healeyia gonoides</i> (HEALEY, 1908) .....	109
Unterfamilie Permophorinae VAN DE POEL, 1895 (1959) .....	109
Gattung <i>Weixiella</i> GUO & CHEN, 1985 .....	109
<i>Weixiella lutensis</i> sp. nov. ....	109
Familie Trigonodidae MODELL, 1942 .....	110
Gattung <i>Unionites</i> WISSMANN, 1841 .....	110
<i>Unionites griesbachi</i> (BITTNER, 1899) .....	110
Familie Myophoriidae BRONN, 1849 .....	112
Gattung <i>Costatoria</i> WAAGEN, 1906 .....	112
<i>Costatoria napengensis</i> (HEALEY, 1908) .....	113
<i>Costatoria myophoria</i> (BOETTGER, 1880) .....	114
<i>Costatoria weishanensis</i> GUO, 1985 .....	114
Gattung <i>Gruenewaldia</i> WÖHRMANN, 1889 .....	116
<i>Gruenewaldia iranica</i> sp. nov. ....	117
<i>Gruenewaldia magna</i> sp. nov. ....	118
<i>Gruenewaldia</i> sp. A. ....	120
Familie Trigoniidae LAMARCK, 1819 .....	120
Gattung <i>Trigonia</i> BRUGUIÈRE, 1789 .....	120
Untergattung <i>Modestella</i> subgen. nov. ....	120
<i>Trigonia (Modestella) zlabachensis</i> HAAS, 1909 .....	122
Gattung <i>Prosogyrotrigonia</i> KRUMBECK, 1924 .....	122

<i>Prosogyrotrigonia iranica</i> FALLAHI, GRUBER & TICHY, 1983 .....	122
Familie Fimbridae NICOL, 1950 .....	123
Gattung <i>Schafhaeutlia</i> COSSMANN, 1897 .....	123
<i>Schafhaeutlia sphaerioides</i> (BOETTGER, 1880) .....	124
<i>Schafhaeutlia sphaerioides</i> var. <i>magna</i> var. nov. ....	126
Fimbridae?, gen. nov. sp. A. ....	128
Familie Myophoricardiidae CHAVAN, 1967 .....	128
Gattung <i>Myophoricardium</i> WÖHRMANN, 1889 .....	128
<i>Myophoricardium lineatum</i> WÖHRMANN, 1889 .....	130
<i>Myophoricardium subquadratum</i> sp. nov. ....	130
Familie Astartidae d'ORBIGNY, 1844 .....	131
Unterfamilie Astartinae d'ORBIGNY, 1844 .....	131
Gattung <i>Praeonia</i> STOLICZKA, 1871 .....	131
<i>Praeonia matura</i> sp. nov. ....	131
<i>Praeonia</i> sp. A .....	132
Unterfamilie Opinae CHAVAN, 1952 .....	133
Gattung <i>Coelopsis</i> FISCHER, 1887 .....	133
UnterGattung <i>Coelopsis</i> FISCHER, 1887 .....	133
<i>Coelopsis (Coelopsis) aurea</i> sp. nov. ....	133
<i>Coelopsis (Coelopsis) krumbeki</i> sp. nov. ....	133
<i>Coelopsis (Coelopsis)</i> sp. A .....	134
Gattung <i>Opis</i> DEFRANCE, 1825 .....	134
UnterGattung <i>Trigonopsis</i> FISCHER, 1887 .....	134
<i>Opis (Trigonopsis?) eumorpha</i> sp. nov. ....	134
<i>Opis (Trigonopsis?) douglasi</i> sp. nov. ....	135
Familie Carditidae FLEMING, 1828 .....	135
Unterfamilie Carditamerinae CHAVAN, 1969 .....	135
Gattung <i>Tutcheria</i> COX, 1946 .....	136
<i>Tutcheria cloacina</i> (QUENSTEDT, 1856) .....	136
Unterfamilie Palaeocarditinae CHAVAN, 1969 .....	138
Gattung <i>Palaeocardita</i> CONRAD, 1867 .....	138
<i>Palaeocardita iranica</i> sp. nov. ....	138
<i>Palaeocardita iranica</i> var. <i>multiradiata</i> var. nov. ....	139
<i>Palaeocardita</i> cf. <i>globiformis</i> (BOETTGER, 1880) .....	140
<i>Palaeocardita stoecklini</i> sp. nov. ....	142
<i>Palaeocardita carinata</i> sp. nov. ....	143
Familie Cardiidae LAMARCK, 1809 .....	143
Unterfamilie Protocardiinae KEEN, 1951 .....	143
Gattung <i>Protocardia</i> BEYRICH, 1845 .....	143
<i>Protocardia contusa</i> HEALEY, 1908 .....	143
<i>Protocardia rhaetica</i> (MERIAN, 1853) .....	146
Unterfamilie Cardiinae LAMARCK, 1809 .....	146
Gattung <i>Vietnamicardium</i> VU KHUC, 1977 .....	146
<i>Vietnamicardium nequam</i> (HEALEY, 1908) .....	147
<i>Vietnamicardium</i> aff. <i>altum</i> VU KHUC, 1991 .....	147
Familie Dicerocardiidae KUTASSY, 1934 .....	148
Gattung <i>Cornucardia</i> KOKEN, 1913 .....	148
<i>Cornucardia</i> sp. A .....	148
Familie Corbulidae LAMARCK, 1818 .....	148
Gattung <i>Antiquicorbula</i> gen. nov. ....	148
<i>Antiquicorbula concentrica</i> sp. nov. ....	150
Familie Pholadomyidae GRAY, 1847 .....	150
Gattung <i>Homomya</i> AGASSIZ, 1843 .....	150
<i>Homomya sublariana</i> KRUMBECK, 1913 .....	150
<i>Homomya?</i> sp. A .....	151
Gattung <i>Pachymya</i> J. SOWERBY, 1826 .....	151
UnterGattung <i>Arcomya</i> ROEMER, 1839 .....	151
<i>Pachymya? (Arcomya?)</i> sp. A .....	151
Gattung <i>Chaenomya</i> MEEK, 1864 .....	151



<i>Chaenomya?</i> sp. A.....	151
<i>Chaenomya?</i> sp. B.....	151
Familie Pleuromyidae DALL, 1900 .....	152
Gattung <i>Pleuromya</i> AGASSIZ, 1842 .....	152
<i>Pleuromya himaica</i> DIENER, 1908 .....	152
Familie Burmesiidae HEALEY, 1908 .....	152
Gattung <i>Burmesia</i> HEALEY, 1908 .....	154
<i>Burmesia praecursor</i> KRUMBECK, 1913 .....	154
<i>Burmesia lirata</i> HEALEY, 1908.....	154
Gattung <i>Prolaria</i> HEALEY, 1908.....	154
<i>Prolaria sollasi</i> HEALEY, 1908.....	154
Familie Laternulidae HEDLEY, 1918 .....	154
Gattung <i>Cercomya</i> AGASSIZ, 1843 .....	154
<i>Cercomya</i> aff. <i>praecursor</i> (QUENSTEDT, 1856) .....	154
<i>Cercomya</i> cf. <i>suessi</i> (OPPEL, 1857) .....	155
<i>Cercomya</i> sp. ....	155
Gattung <i>Platymyoidea</i> COX, 1964.....	155
<i>Platymyoidea</i> sp. A. ....	155
Anomalodesmata, gen. et sp. indet. ....	155
7. Stratigraphische Verbreitung .....	156
8. Ökologie .....	156
8.1 Feinkörnige Weichböden .....	156
8.2 Unverfestigte, aber stabile Sandsubstrate .....	157
8.3 Mittelkörnige, mobile Sandsubstrate .....	157
8.4 Lagunäre Bereiche .....	157
8.5 Hartsubstrate.....	157
8.5.1 Begleitfauna in Korallen- und Schwammriffen .....	157
8.5.2 Riffbildung durch Muscheln .....	157
8.5.3 Epökie .....	158
9. Paläobiogeographie .....	158
9.1 Marine Faunenreiche und Faunenprovinzen in der Trias .....	158
9.2 Endemismusgrad und genereller biogeographischer Charakter der Nayband-Muschelfauna .....	159
9.3 Paläobiogeographie des Tethysraumes im Nor und Rhät und die Stellung der Nayband-Muschelfauna innerhalb der Tethys.....	161
9.3.1 Problematik der paläogeographischen Rekonstruktionen .....	161
9.3.2 Methodik .....	163
9.3.3 Ergebnisse .....	164
Literatur .....	169
Anhang 1: Geographische Verbreitung von Muschelgattungen im Nor und Rhät.....	178
Anhang 2: Geographische Verbreitung von Muschelarten im Nor und Rhät.....	179

## 1. Einleitung

Die norisch-rhätische Nayband-Formation des östlichen Zentraliran führt eine artenreiche und exzellent erhaltene Muschelfauna, die wegen der regionalen Unzugänglichkeit jedoch bisher nur ansatzweise untersucht worden ist. Durch die Prospektion auf Kohle wurden in jüngster Zeit neue Fundstellen bekannt und gleichzeitig der logistische Rahmen für Geländearbeiten in sonst kaum zugänglichen Gebieten geschaffen. In der vorliegenden Arbeit soll die Muschelfauna der Nayband-Formation taxonomisch

erfasst, ihre Lebensweise rekonstruiert und ihre paläobiogeographische Stellung innerhalb der Tethys untersucht werden. In vielen Fällen erlauben die Neufunde außerdem eine Klärung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge sowie Revidierungen höherer Taxa. Durch die paläobiogeographische Analyse soll neben einem besseren Verständnis der Prozesse, die für die Ausbildung von Faunenprovinzen in der Obertrias verantwortlich waren, auch eine unabhängige Bewertung unterschiedlicher paläoge-

graphischer Rekonstruktionen und plattentektonischer Modelle ermöglicht werden.

Die Geländearbeiten wurden in drei jeweils knapp vierwöchigen Aufenthalten im April 1997, Oktober 1997 und Februar/März 1998 durchgeführt. Vergleichsmaterial aus der alpinen Obertrias konnte im Dezember 1998 in den Sammlungen der Österreichischen Geologischen Bundesanstalt, des Naturhistorischen Museums und des Paläontologischen Instituts in Wien untersucht werden. Zwischenergebnisse dieser Arbeit wurden auf mehreren Tagungen präsentiert (HAUTMANN 1998, 1999, 2000); eine Revision zementierender triadischer Muschelfamilien, die über den thematischen Rahmen dieser Arbeit hinausgeht, wurde getrennt publiziert (HAUTMANN 2001).

Für die jedesmal perfekte Organisation der Geländearbeiten danke ich Herrn Prof. Dr. K. SEYED-EMAMI (Universität Tehran), für die großzügige logi-

stische Unterstützung der National Iranian Steel Company sowie dem Geological Survey of Iran. Bei meinem ersten Geländeaufenthalt wurde ich von BAHRAM NAJAFIAN (Beheshti-Universität, Tehran) und MOHAMMAD NAZEMI (Geological Survey, Tehran) begleitet, denen ich ebenfalls herzlich danken möchte. Bei den photographischen Arbeiten und der Erstellung der Fossiltafeln halfen mir freundlicherweise Frau H. SCHÖNIG und Frau B. SCHRÖDER. Prof. Dr. JINGENG SHA, Frau Dr. CHUNLIAN LIU und Frau Dipl. Geol. SUSANNA KÜMMELL übersetzten wichtige Passagen aus der chinesischen Literatur. Den Mitgliedern des Instituts für Paläontologie und besonders dem Betreuer dieser Arbeit, Herrn Prof. Dr. F. T. FÜRSICH, möchte ich für die wissenschaftlichen Diskussionen und das angenehme Arbeitsklima danken. Finanziell wurde die Arbeit von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert (Projekte Fu 131/19-1 - 2).

## 2. Erforschungsgeschichte

Marine Trias wurde im Iran erstmals durch KRUMBECK (1921, 1922) auf Grundlage des von NIEDERMAYER in den Jahren 1912-1913 gesammelten Fossilmaterials nachgewiesen. Obwohl KRUMBECK gerade in dieser Entdeckung das „wertvollste“ geologische Resultat von NIEDERMAYERS Forschungsreise sah, blieb die angekündigte Beschreibung der Fossilien aus. Die als norisch bestimmten „quarzitischen Sandsteine mit *Aequipecten* a. d. Gr. *A. Clignetti* G. BOEHM emend. KRUMB., *Gonodus* und *Myophoria* a. d. Gr. *M. inaequicostata* KLIPST.“ aus der Provinz Khorasan dürften jedoch mit Sicherheit aus der Nayband-Formation stammen. Die erste Beschreibung von Fossilien aus der Nayband-Formation gab wenig später DOUGLAS (1929), dem mit 14 Muschelarten, 10 Schneckenarten, 4 Brachiopodenarten, 6 Korallenarten und einer Hydrozoenart allerdings nur ein Bruchteil der Gesamtfaua vorlag. Diese Arbeit blieb trotz ihres vorläufigen Charakters, der auch in der großen Zahl der in offener Nomenklatur beschriebenen Taxa zum Ausdruck kommt, für lange Zeit die einzige paläontologische Untersuchung der Nayband-Formation. In den 60er Jahren fand die Fauna im Zuge der geologischen Landesaufnahme zwar mehrfach Erwähnung (z. B. HUCKRIEDE et al. 1962, STÖCKLIN et al. 1965), wurde aber weder systematisch beschrieben noch abgebildet. Das Typusprofil der Nayband-Formation wurde von BRÖNNIMANN et al. (1971) stratigraphisch und

mikropaläontologisch bearbeitet, allerdings unter Ausschluss der höheren Schichtglieder, die als liassisch angesehen wurden. Kartierarbeiten im Nayband-Gebiet lieferten später zwar ein vollständiges Profil der Nayband-Formation, jedoch abermals nur sehr unvollständige Faunenlisten (KLUYVER et al. 1983a). Von der Universität Wien ausgehende paläontologische Untersuchungen (KRISTAN-TOLLMANN et al. 1979, 1980; FALLAHI 1980; FALLAHI et al. 1983) konzentrierten sich auf die geringmächtigeren Äquivalente der Nayband-Formation bei Isfahan, wo die Invertebratenfauna wesentlich niedriger divers ist als im Typusgebiet. In diesem gab die Prospektion auf Kohle Anlass zu weiteren stratigraphisch-sedimentologischen Untersuchungen (BRAGIN et al. 1981a, b; REPIN (unpubliziert); SHARIAT NIA 1994), führte aber nur zu einer kleineren paläontologischen Publikation, in der vier Muschelarten beschrieben wurden (REPIN 1996a). Seit 1996 werden von den paläontologischen Instituten in Würzburg und Erlangen regelmäßig Profilaufnahmen und systematische Faunensammlungen im Zentraliran durchgeführt, welche die Rekonstruktion der paläogeographischen, sedimentären und faunistischen Entwicklung dieses Gebietes in Trias und Jura zum Ziel haben. Aus der Nayband-Formation liegen bereits monographische Beschreibungen der inozoiden Schwämme (SENOWBARI-DARYAN et al. 1997) und der Gastropoden (NÜTZEL & SENOWBARI-DARYAN 1999) vor.

## Geologischer Überblick

Das Gebiet des heutigen Iran gehörte in der Trias drei verschiedenen plattentektonischen Einheiten an, die sich in ihrer faziellen Entwicklung deutlich voneinander unterscheiden (z. B. DAVOUDZADEH & SCHMIDT 1982, 1984): Nordiran lag am Südrand Laurasiens (Turan-Platte), Zentraliran war Bestandteil des „Kimmerischen Kontinents“ (ŞENGÖR 1979) und Südwestiran (Zagros-Gebiet) ein Teilstück Gondwanas. Die Nahtstellen dieser drei Platten bilden heute die Nordiransutur und die Zagros-Hauptüberschiebung (Abb. 1). Das Arbeitsgebiet befindet sich im östlichen Zentraliran, im Bereich der durch Kavir-Störung, Harirud-Störung und Nain-Baft-Störung umgrenzten „Zentralostiranischen Mikroplatte“ (DAVOUDZADEH & SCHMIDT 1982). Die Sedimentation triadischer Sedimente begann hier mit rötlichen, karbonatischen Tonsteinen mit dünnen Kalk- und Dolomiteinlagerungen (Sorkh-Formation), welche die permische Jamal-Formation konkordant oder mit einer unbedeutenden Schichtlücke überlagern (DAVOUDZADEH & SCHMIDT 1982). Aus der Sorkh-

Formation entwickelte sich durch kontinuierliche Zunahme des Karbonatgehaltes die bis zu 1000 m mächtige, größtenteils aus dickbankig-massigen Dolomiten aufgebaute Shotori-Formation (STÖCKLIN et al. 1965), deren höchster, teilweise undolomitiertes Abschnitt („Espahk limestone member“) nach KRISTAN-TOLLMANN et al. (1979) noch bis ins untere Nor reichen soll. Nach einem deutlichen Hiatus, der im Gelände durch eine Erosionsdiskordanz am Top der Shotori-Formation in Erscheinung tritt, folgte die Ablagerung der im Typusgebiet bis zu 3000 m mächtigen Nayband-Formation. Lithologisch wird die Nayband-Formation von siltig-feinsandigen Siliziklastika dominiert, zu denen in stratigraphisch begrenzten Niveaus karbonatische Einschaltungen sowie dünne Kohleflöze treten. Der Übergang zur unterjurassischen Shemshak-Formation ist lithologisch kontinuierlich und aus Mangel an diagnostischen Fossilien biostratigraphisch schwer fassbar; die Grenze wird konventionell mit dem ersten Auftreten quarzitischer Sandsteine gesetzt.

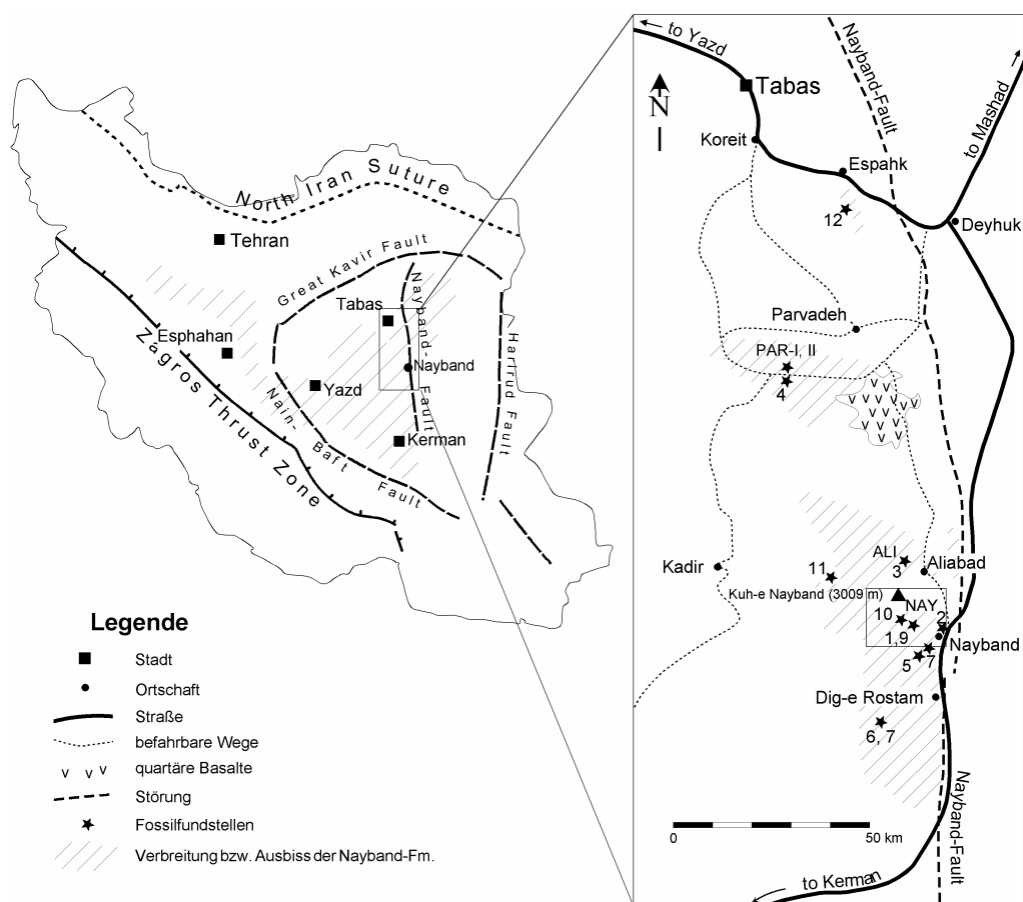


Abb. 1: Wichtige tektonische Linien im Iran, Verbreitung der Nayband-Formation und Lage des Arbeitsgebietes. Die Nummern 1-12 beziehen sich auf die im Text genannten Fundstellen, das Viereck markiert den Kartenausschnitt von Abb. 2.

Die sedimentäre Entwicklung Zentralirans steht in enger Beziehung zu seiner plattentektonischen Geschichte. Als Teilstück des Kimmerischen Kontinents wurde der Zentraliran im Perm durch die Öffnung der Neotethys von Gondwana abgetrennt und bei gleichzeitiger Subduktion der Paläotethys nach Norden transportiert, wo er schließlich zu Beginn des Nor mit Laurasia kollidierte (z. B. DERCOURT et al. 1993). Die zunehmende Entfernung von Gondwana drückt sich in der abnehmenden siliziklastischen Zufuhr aus, die seit der Mitteltrias zur Ausbildung einer landfernen Karbonatplattformfazies (Shotori-Formation) führte. Die Kollision mit Laurasia bewirkte eine vorübergehende Hebung, der die Erosionsdiskordanz am Top der Shotori-Formation entspricht. Auf diese „altkimmerische Orogenese“ folgte im mittleren Nor die Eintiefung eines Molassetroges, der bis in den Unterjura die gewaltige siliziklastische Zufuhr von Laurasia aufnahm. Der Verschmelzung mit Laurasia folgte eine (vorübergehende) fazielle Angleichung von nord- und zentraliranischem Sedimentationsraum (LENSCH & SCHMIDT 1984: 560).

#### 4. Stratigraphie und Sedimentologie der Nayband-Formation

Während die Basis der Nayband-Formation in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet (Abb. 1) durch die altkimmerische Diskordanz eindeutig definiert ist, wird eine überregional anwendbare stratigraphische Untergliederung durch rasche laterale Fazieswechsel, stark schwankende Mächtigkeiten und das weitgehende Fehlen von Leitfossilien erschwert. Ihre maximale Mächtigkeit von nahezu 3000 m erreicht die Nayband-Formation in der Nähe der namensgebenden Ortschaft, der kleinen Oasenstadt Nayband im westlichen Teil der Wüste Lut. Im Typusprofil an der Südflanke des Kuh-e Nayband dominieren siltig-sandige Siliziklastika, in die sich untergeordnet karbonatische Einheiten in Form von geringmächtigen Schill-, Oolith- und Kalksandsteinbänken, Mergeln und mikritischen Kalken, aber auch 10-20 m mächtigen Riffkomplexen einschalten. Die karbonatischen Einschaltungen sind auf bestimmte stratigraphische Niveaus begrenzt und erlauben daher eine lokale lithostratigraphische Untergliederung in fünf Member (Synthese aus BRÖNNIMANN et al. 1971, BRAGIN 1981, KLUYVER et al. 1983a). Die folgenden Angaben beruhen auf einer Neuaufnahme des Typusprofils (Profil „Nayband“), das in einer getrennten Arbeit detailliert beschrieben und interpretiert werden soll (FÜRSICH et al., in Vorb.). Der Anfangspunkt des

Die Zentralostiranische Mikroplatte wurde nach paläomagnetischen Untersuchungen (SOFFEL & FÖRSTER 1984, SOFFEL et al. 1996) seit der Trias gegenüber dem übrigen Zentraliran um ca. 135° gegen den Uhrzeigersinn gedreht, wobei das Triasvorkommen bei Nakhlak als abgescherter Krustenspan aus dem nordiranischen Faziesraum in seine heutige Position im Zentraliran transportiert wurde (ALAVI et al. 1997). Ansonsten sind die fazialen Unterschiede zwischen der Trias der Zentralostiranischen Mikroplatte und der des übrigen Zentraliran nur gering, sodass eine problemlose Korrelation der Formationen möglich ist (SEYED-EMAMI 1972). Eine weite paläogeographische Distanz, wie sie SOFFEL et al. (1996) auf Grundlage paläomagnetischer Daten annehmen, ist daher unwahrscheinlich, zumal sich bei der für die Obertrias rekonstruierten Position der Zentralostiranischen Mikroplatte im zentralen Bereich der Tethys die Anlieferung der gewaltigen Sedimentmassen von Nayband- und Shemshak-Formation kaum erklären ließe.

Profils liegt bei 32°24'27''N, 57°27'9''O und der Endpunkt bei 32°22'46''N, 57°24'14''O, wobei die Profilstrecke mehrfach lateral versetzt wurde (Abb. 2).

Das basale **Gelkan-Member** (790 m) besteht fast ausschließlich aus zyklisch gegliederten, siltig-feinsandigen Siliziklastika, die den liegenden Shotori-Dolomit mit einer deutlichen Erosionsdiskordanz überlagern (Abb. 3 b). Der Kontakt zwischen beiden Einheiten ist wegen des scharfen lithologischen Gegensatzes außerdem oft tektonisch überprägt. Typische Sedimentstrukturen im Gelkan-Member sind Schräg- und Rippelschichtung, die auf relativ geringe Wassertiefen hinweisen. Allerdings belegen besonders im basalen Bereich des Gelkan-Member einzelne Rutschungshorizonte ein gewisses Paläorelief. Das häufige Vorkommen von Pflanzenresten deutet auf einen landnahen Ablagerungsraum hin. Das Gelkan-Member ist generell arm an Körperfossilien, weist aber eine reiche, vorwiegend flachmarine Spurenfauna mit *Diplocraterion*, *Spongeliomorpha*, *Teichichnus* sowie *Rhizocorallium irregulare* und *R. jenense* auf. Lesesteinfunde der eigentlich für Tiefwasser charakteristischen Spurengattung *Palaeodictyon* ließen sich leider keinem bestimmten Horizont zuordnen.

Das folgende **Bidestan-Member** (612 m) ist durch eine gut einen Meter mächtige Oolithkalkbank an der

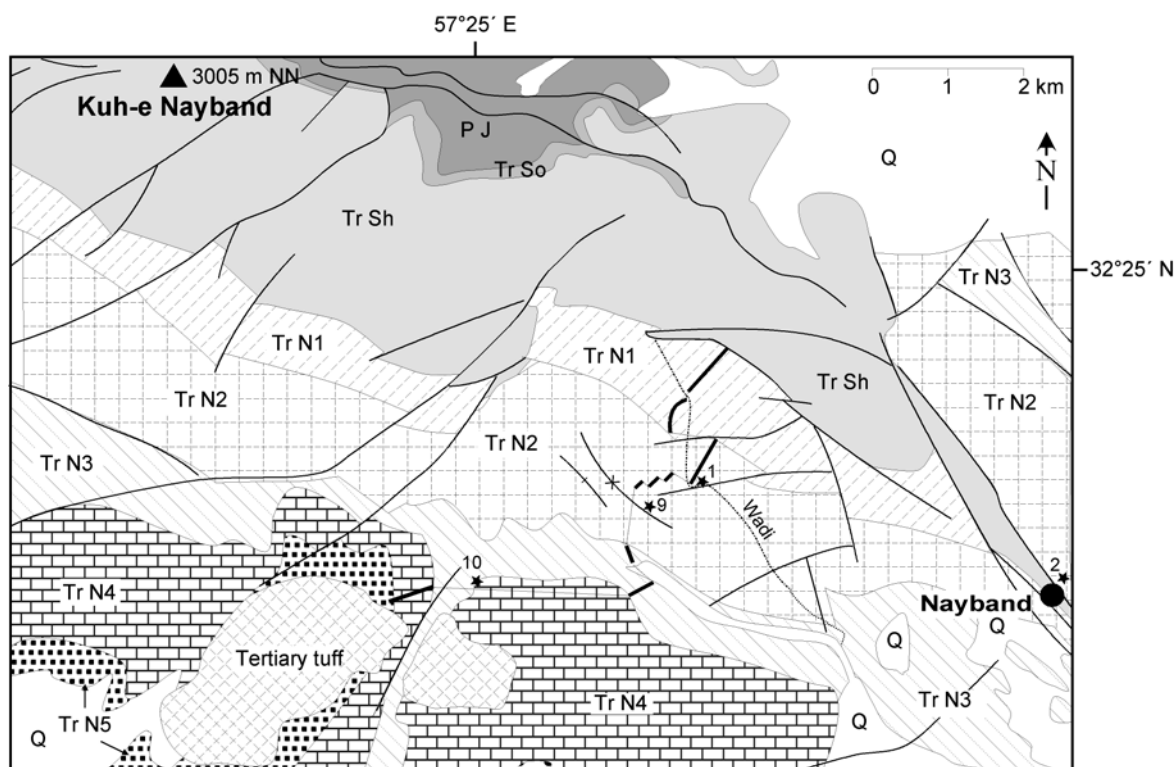


Abb. 2: Lage des Profils „Nayband“ (dicke Balken). P J: Jamal-Formation (Perm); Tr So: Sorkh-Formation (Untertrias); Tr Sh: Shotori-Formation (Mitteltrias); Tr N: Nayband-Formation, 1: Gelkan-Member, 2: Bidestan-Member, 3: Howz-e-Sheikh-Member, 4: Howz-e-Khan-Member, 5: Kadir-Member; Q: Quartär.

Basis und ein Paar drei bis fünf Meter mächtiger, megalodontidenführender Mikritbänke am Top (Abb. 3 f) lithologisch scharf gegen das Liegende und Hangende abgegrenzt. Obwohl Siliziklastika mengenmäßig dominieren, prägen verwitterungsresistente Kalkbänke das Erscheinungsbild des Bidestan-Member im Gelände. Neben Schillkalken und schillführenden Kalksandsteinen kommen auch einzelne, relativ geringmächtige Fleckenriffe vor (Abb. 3 c), die überwiegend von Korallen und Schwämmen, aber auch von zementierenden Muscheln aufgebaut werden. Von großer biostratigraphischer Bedeutung ist die ausschließlich in diesem Member auftretende Hydrozoengattung *Heterastridium* REUSS, 1865, die für das obere Alaun und Sevat (oberes Mittelnor und Obenor) leitend ist. Die kugeligen Kolonien erreichten Durchmesser bis über 15 cm und kommen auf manchen Schichtflächen massenhaft vor. Die Siliziklastika bestehen überwiegend aus Siltsteinen und rippelgeschichteten Feinsandsteinen, die oft in „thickening upward“ - Zyklen gestapelt (Abb. 3 e) und in manchen Horizonten durch Rutschung syndimentär deformiert sind (Abb. 3 d). Daneben treten auch mächtigere Einschaltungen mittelkörniger, trogförmig schräggeschichteter Sandsteine auf, die verbreitet Pflanzenfossilien führen.

Das **Howz-e-Sheikh-Member** (464 m) ähnelt lithologisch wieder stärker dem Gelkan-Member. Es dominieren zyklisch gegliederte Wechsellagerungen von Silt- und rippelgeschichteten Feinsandsteinen. Eisenschüssige Horizonte zeigen Stillstandsphasen der Sedimentation an. Bis auf wenige dünne Schilllagen ist die Folge arm an Körperfossilien, aber es treten vereinzelt Pflanzenabdrücke sowie Spurenfossilien auf.

Die Basis des folgenden **Howz-e-Khan-Member** (426 m) wird mit dem erneuten Einsetzen von Riffen gezogen, das allerdings vermutlich nicht isochron erfolgte. Die Riffe erreichen deutlich größere Mächtigkeiten als im Bidestan-Member. Verbreitet treten außerdem mikritische Knollenkalke auf, die in lagunären Bereichen zur Ablagerung kamen. Obwohl das Howz-e-Khan-Member das am stärksten von Karbonaten geprägte Schichtglied der Nayband-Formation ist, überwiegen insgesamt auch hier die siltig-feinsandigen Siliziklastika. Trotz großen Fossilreichtums sind biostratigraphisch leitende Arten extrem selten. In einem nordwestlich von Aliabad aufgenommenen Parallelprofil (Profil „Aliabad“, geographische Lage nach GPS-Ortung ca. 32°30'30"N, 57°21'21"O) wurde eine linke Klappe von *Rhaetavicula contorta* PORTLOCK, 1843

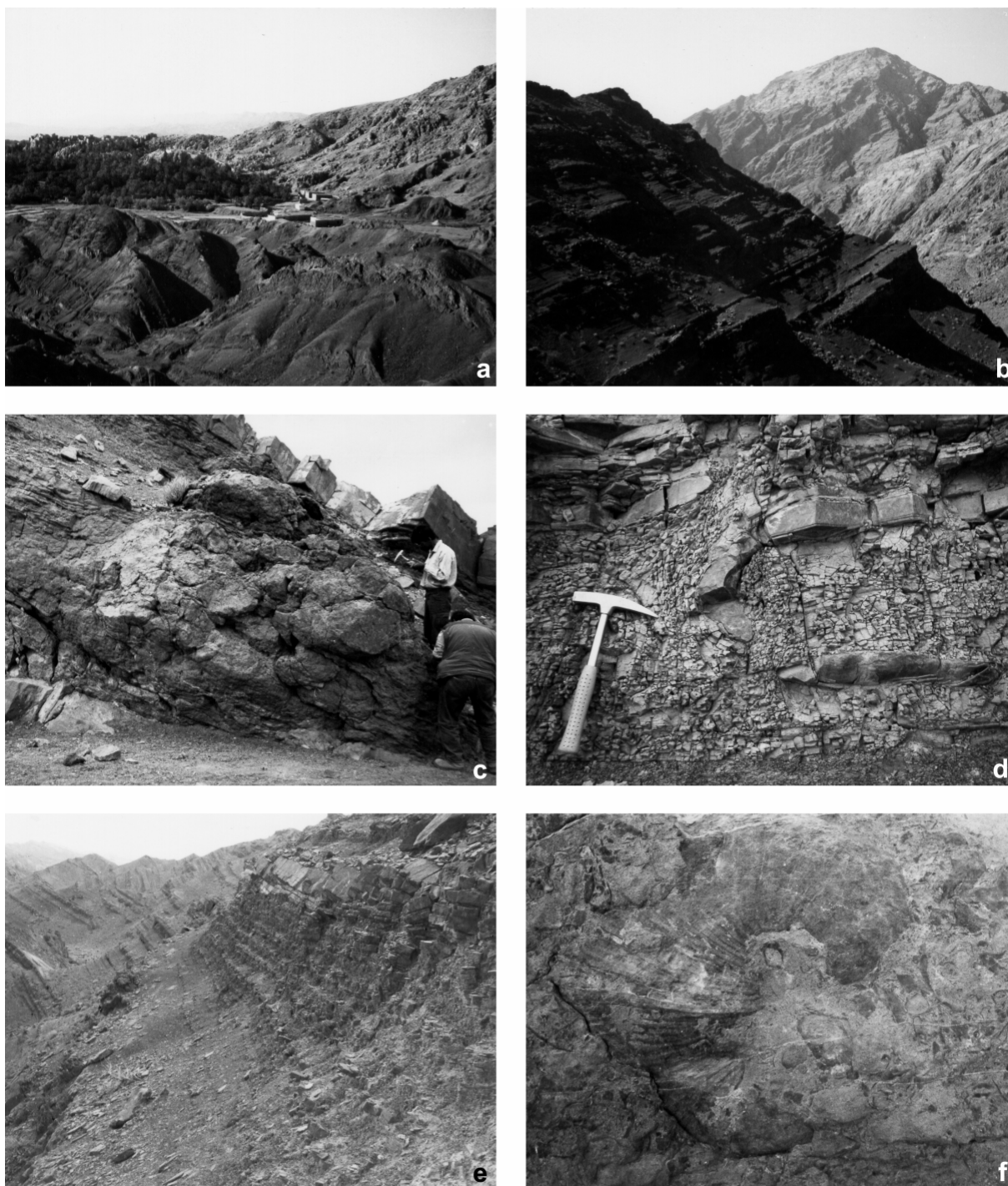


Abb. 3: Nayband-Formation am Kuh-e Nayband. a: Steilstehende Schichten des Bidestan-Member? (Vordergrund) östlich der Ortschaft Nayband (Hintergrund). b: Beginn des Profils „Nayband“, basales Gelkan-Member (Vordergrund) über Shotori-Dolomit (Hintergrund). c: Fleckenriff an der Basis des Bidestan-Member, unmittelbar oberhalb der basalen Oolithbank, bei Profilhöhe 792 m. d: Rutschungsstruktur im Bidestan-Member bei Profilhöhe 960,1 m. e: Bidestan-Member bei Profilhöhe 1320 m mit „thickening upward“ - Zyklen. f: großer Megalodontide am Top des Bidestan-Member bei Profilhöhe 1400 m; Bildbreite ca. 25 cm.

gefunden, die für diesen Bereich ein rhätisches Alter des Howz-e-Khan-Member belegt. Für post-norisches Alter spricht auch das generelle Fehlen der im Bidestan-Member so häufigen Heterastridien.

Auf das Howz-e-Khan-Member folgen noch 500-900 m mächtige, kohleführende Siliziklastika mit einzelnen karbonatischen Horizonten im höheren Teil, die von KLUYVER et al. (1983a) als „TrN<sub>5</sub>-TrN<sub>7</sub>“

bezeichnet wurden und wohl der bei BRAGIN et al. 1981 nicht näher definierten „Kadir suite“ entsprechen. Dagegen umfasst der von SHARIAT NIA (1994) als „Qadir Member“ bezeichnete obere Profilabschnitt bei Parvadeh (s. u.) auf Grund unkorrekter Parallelisierungen vermutlich auch noch die Äquivalente des Howz-e-Sheikh und Howz-e-Khan-Member. Im Folgenden werden unter der Bezeichnung **Kadir-Member** die auf das Howz-e-Khan-Member folgenden triadischen Sedimente zusammengefasst, die den Abschluss der Nayband-Formation bilden.

Das Verfolgen der im Typusprofil unterschiedenen Schichtglieder wird durch rasche laterale Fazieswechsel und stark schwankende Gesamtmächtigkeiten erschwert. Südlich des Nayband-Gebietes, im Bereich der Geologischen Karte 1:250000, Blatt J9 (Lakar Kuh Quadrangle Map), lässt sich die lithostratigraphische Untergliederung des Typusgebietes im Grundsatz noch anwenden (KLUYVER et al. 1983b), obwohl das lokale Fehlen des Gelkan-Member zu Gunsten eines mächtiger entwickelten Bidestan-Member den diachronen Charakter der einzelnen Schichtglieder verdeutlicht. Die Gesamtmächtigkeit wird in südliche Richtung immer weiter reduziert und nimmt in der Umgebung von Kerman auf unter 100 m ab. Faziell ist die höhere Obertrias dort meist kalkiger entwickelt als im Typusgebiet, enthält aber typische Faunenelemente der Nayband-Formation (HUCKRIEDE et al. 1962 und eigene Beobachtungen). Im Profil „Bulbulu“, ca. 25 km südöstlich Kerman, folgen auf einen rund 20 m mächtigen Bauxithorizont 63 m marine Obertriasablagerungen, die in eine 26 m mächtige Folge mit den für die Shemshak-Formation (Unterjura?) charakteristischen, weißen, oft schräggeschichteten quarzitären Sandsteinen übergehen. Eine ähnliche Mächtigkeit besitzt auch das Obertrias-Profil bei Tizi, ca. 25 km nordöstlich Kerman. Eine lakustrine Sonderentwicklung tritt bei Kuhbanan, ca. 150 km nordwestlich von Kerman, auf, wo bunte Mergelsteine Unioniden und Ostracoden führen.

Ebenso wie nach Süden nimmt die Gesamtmächtigkeit der Nayband-Formation auch nach Norden sukzessive ab. Nordwestlich von Aliabad ist die Mächtigkeit des Howz-e-Khan-Member nach eigenen Messungen bereits auf rund 200 m reduziert (Profil „Aliabad“). Problematisch ist die Korrelation des von SHARIAT NIA (1994) beschriebenen Profils südwestlich von Parvadeh, ca. 75 km nordwestlich von Nayband. Im Zuge der horizontierten Aufsammlung des Fossilmaterials wurde der größte Teil dieses Profils neu aufgenommen (Profil „Parvadeh I“). Die

von SHARIAT NIA (1994) als Howz-e-Khan-Member bezeichnete Einheit führt hier massenhaft *Heterastridium* (bei SHARIAT NIA 1994 nicht erwähnt, wohl aber in einem unveröffentlichten Bericht von REPIN für die „National Iranian Steel Company“, auf dem die Publikation von SHARIAT NIA offensichtlich im Wesentlichen beruht), was sicherlich den Ausschlag für die Datierung dieses Schichtgliedes als norisch gab. Im Typusprofil ist das Vorkommen von *Heterastridium* jedoch auf das Bidestan-Member beschränkt, während das Howz-e-Khan-Member wegen des Vorkommens von *Rhaetavicula contorta* im Profil von Aliabad zumindest teilweise als rhätisch angesehen werden muss (s. o.). Nach KLUYVER et al. (1983a) keilt das Howz-e-Khan-Member nach Nordwesten noch im Bereich der Geologischen Karte 1:250000, Blatt J8 (Naybandan Quadrangle Map) bis auf eine einzige korallenführende Kalkbank aus. Im Profil „Parvadeh I“ wurden mehrere korallenführende Kalkbänke im Bereich des von SHARIAT NIA (1994) als „Submember 2“ des Kadir-Member bezeichneten Profilabschnitts gefunden, die von mir als laterale Vertretung des Howz-e-Khan-Member angesehen werden. Das liegende „Submember 1“ von SHARIAT NIA (1994) wird folglich mit dem Howz-e-Sheikh-Member parallelisiert, die *Heterastridium*-führenden Schichten mit dem Bidestan-Member (Abb. 4).

Die Aufnahmestrecke des Profils „Parvadeh I“ befindet sich ca. 19 km OSO der Parvadeh-Hauptmine. Die Schichten fallen hier bei ungestörter Lagerung gleichmäßig mit 10° - 20° nach Süden ein. Bei einer Gesamtmächtigkeit von 830 m umfasst das Profil den oberen Teil des Bidestan-Member (vgl. Abb. 5), die Äquivalente des Howz-e-Sheikh und Howz-e-Khan-Member und einen Großteil des Kadir-Member. Es beginnt nördlich des nach Aliabad führenden Weges am Grund eines breiten, vom Fahrweg aus nicht sichtbaren Trockentals. Der Übergang vom Gelkan- zum Bidestan-Member ließ sich nicht nachweisen. Den basalen Teil des Profils bilden mürbe, horizontweise durch dispers verteilte Kohle schwarz gefärbte Tonsteine, in die sich rippelgeschichtete Feinsandsteine, dünne Schillkalkbänke und kleine, bis 2 m hohe und 5 m breite Muschel- und Korallenriffe einschalten (Abb. 7 a-b). Bei dem flachen Schichteinfallen bilden die härteren Bänke trotz ihrer geringen Mächtigkeit große, leicht geneigte Verebnungsflächen. Eine gut 1 m mächtige, auffallend orangerot gefärbte oolithische Kalksandsteinbank bei Profilhöhe 62 m fällt vom Fahrweg aus als mächtige Gesteinsplatte ins Auge. Etwas darüber folgt eine sandige Einschaltung mit fünf „coarsening upward“ - Zyklen, bevor

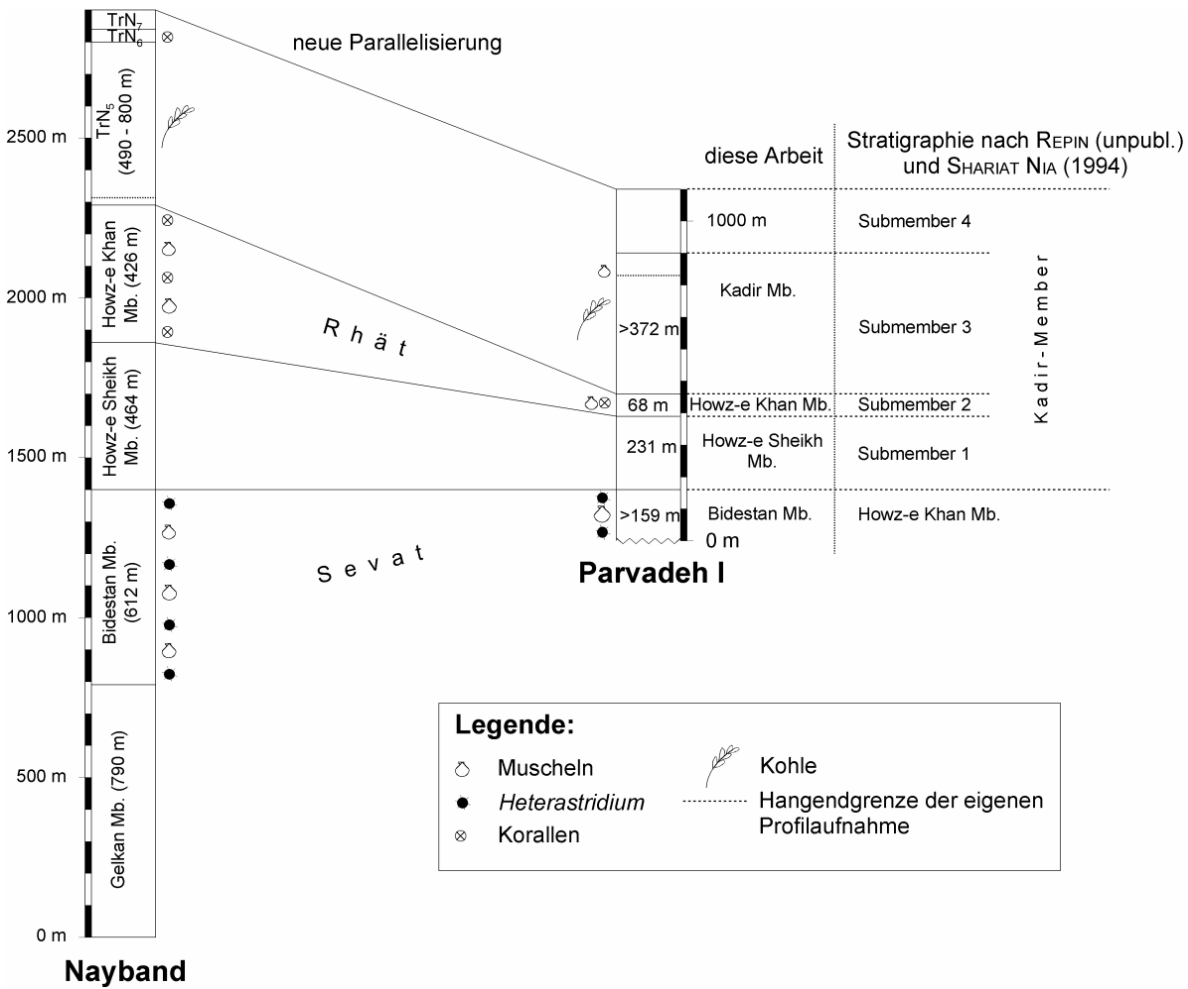


Abb. 4: Parallelisierung der Profile „Nayband“ und „Parvadeh I“.

die Folge wieder generell toniger wird. Aus Schilleinschaltungen innerhalb dieser Folge (Abb. 7 c) stammt besonders gut erhaltenes Fossilmaterial. Die Obergrenze des Bidestan-Member wird bei der zunächst letzten fossilführenden Kalkbank gezogen. Darüber folgen glimmerreiche, auffallend grün gefärbte Tonsteine mit untergeordneten Einschaltungen von ebenschichtigen oder rippelgeschichteten Feinsandsteinen („Lower Green Series“ nach REPIN, unpubliziert), die wegen ihrer Verwitterungsanfälligkeit die breite Verebnung bilden, durch die der Fahrweg verläuft. Diese Folge ist nach ihrer stratigraphischen Position mit dem Howz-e-Sheikh-Member zu parallelisieren (s. o.). Der Beginn des Howz-e-Khan-Member wird bei der ersten korallenführenden Kalkbank gesetzt. Die Fossilführung beschränkt sich auf wenige kalkige Horizonte, wobei die letzte korallenführende Bank, 68 m höher im Profil, das Top des Howz-e-Khan-Member definiert. Das folgende Kadir-Member wird von sich zyklisch vergrößernden Siliziklastika dominiert (Abb. 7 d), in die sich mehrere Kohleflöze

einschalten. Fossilien, hauptsächlich Muscheln, treten besonders in dünnen, karbonatischen Lagen am Top einzelner „coarsening upward“ - Zyklen auf. Zum Ende des Profils verflacht die Schichtlagerung, sodass der obere Teil des Kadir-Member nicht mehr erschlossen ist. Die sich im Süden anschließende Verebnungsfläche wird über große Bereiche von einer roten, fossilreichen Kalksandsteinbank gebildet, die die stratigraphisch höchste Fossilprobe lieferte.

Ein weiteres Profil („Parvadeh II“), das nur das Bidestan-Member umfasst, wurde in einer kleinen Antiklinalstruktur ca. 1 km westlich des Profils Parvadeh I aufgenommen (Abb. 6). Beide Profile sind durch eine Störung mit unbekanntem Versatzbetrag getrennt und weichen in ihrer Abfolge so stark voneinander ab, dass keine Korrelation einzelner Schichten möglich ist. Die Zugehörigkeit zum Bidestan-Member ist jedoch durch das Vorkommen von *Heterastridium* gesichert.

Nordöstlich von Parvadeh, bei Kamar-e Machekuh im Bereich der Geologischen Karte 1:250000, Blatt J7 (Boshruyeh Quadrangle Map), ist die Mächtigkeit



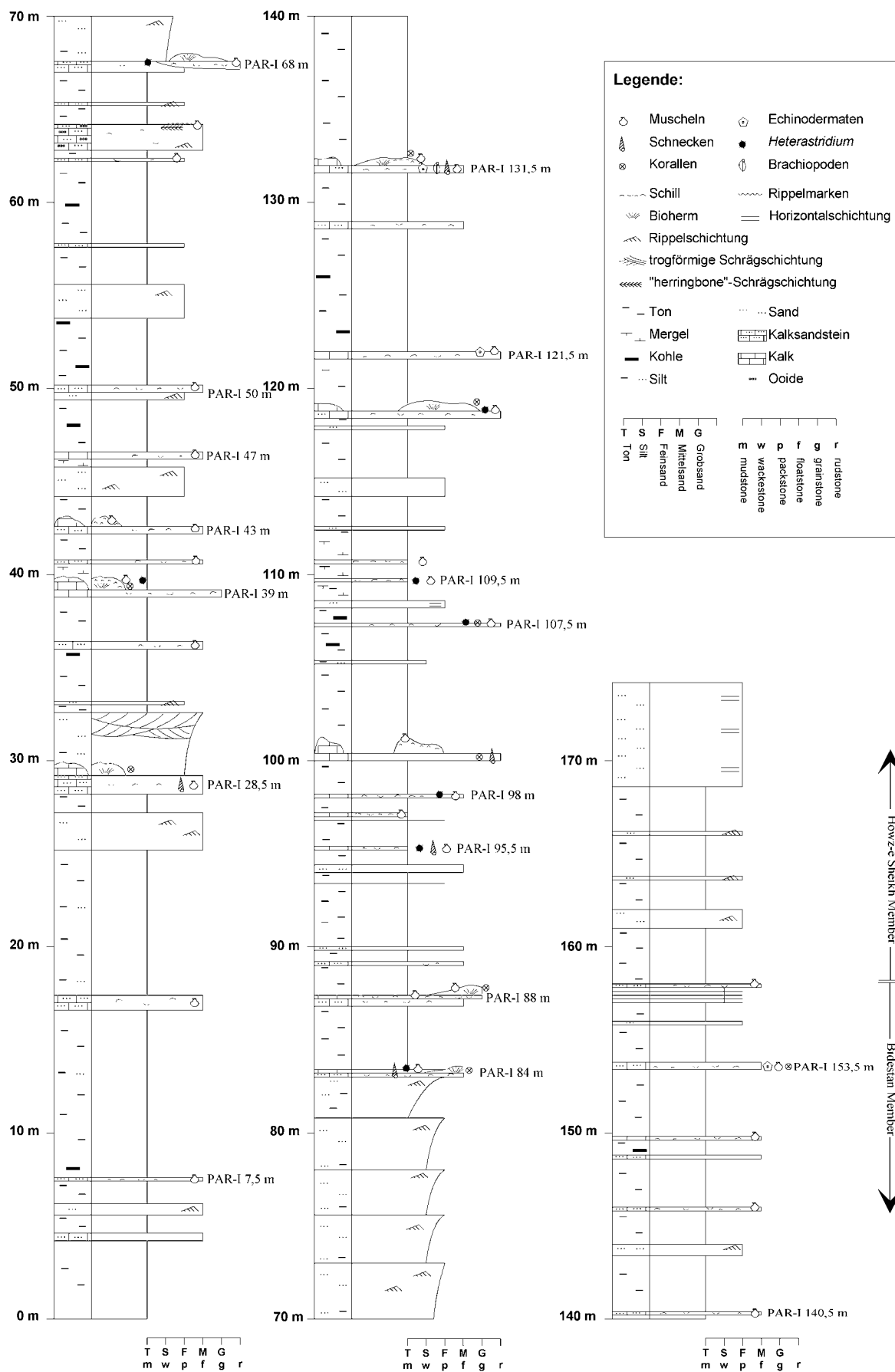


Abb. 5: Profil „Parvadeh I“, Bidestan-Member. Die Probenhorizonte sind mit „PAR-I + Profilhöhe“ bezeichnet.

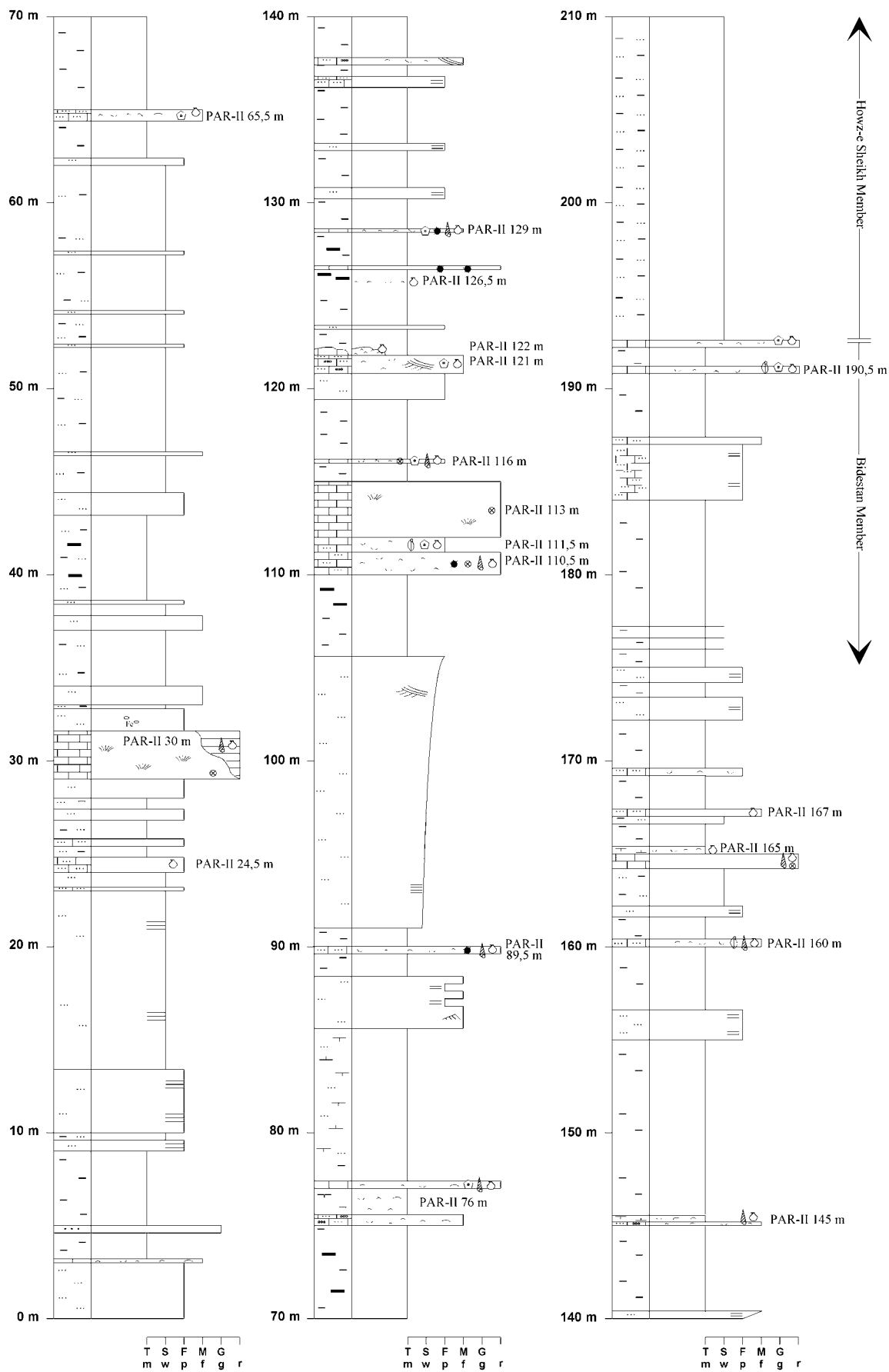


Abb. 6: Profil „Parvadeh II“. Die Probenhorizonte sind mit „PAR-II + Profilhöhe“ bezeichnet. Legende siehe Abb. 5.

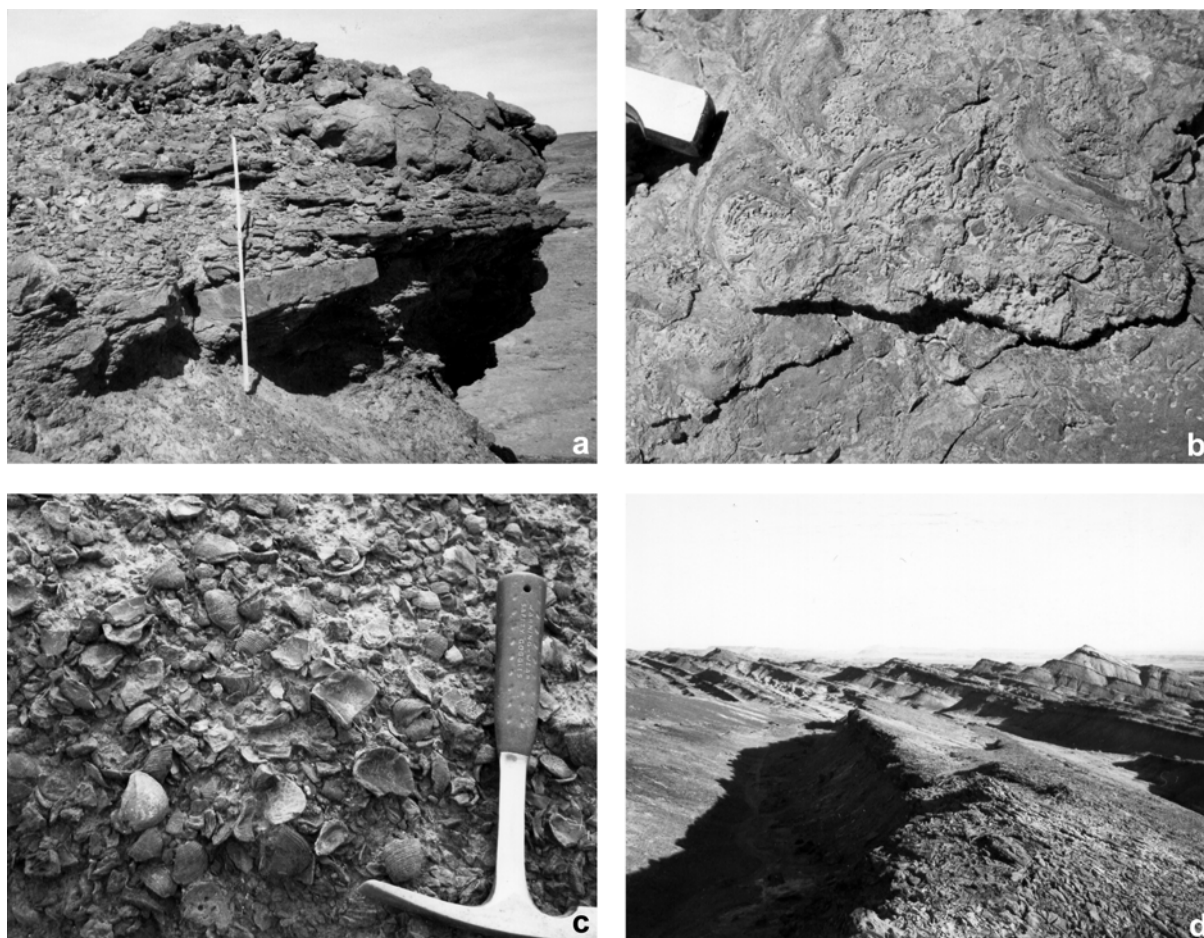


Abb. 7: Nayband-Formation bei Parvadeh. a: Muschel/Korallenriff im Profil Parvadeh I, Profilhöhe 39 m; Zollstocklänge 1 m. b: Detail mit zementierenden Muscheln auf einer Korallenkolonie (*Thamnasteria*); Maßstab: Hammerkopf (links). c: Nahezu monospezifische Schilllage mit der Muschel *Gruenewaldia magna* sp. nov. Profil Parvadeh I, Profilhöhe 97 m. d: Zyklisch gegliederte Sedimente des Kadir-Member am Top des Profils Parvadeh I.

der Nayband-Formation auf unter 800 m reduziert (STÖCKLIN et al. 1965, STÖCKLIN & NABAVI 1971) und nur noch sehr eingeschränkt mit dem Typusprofil parallelisierbar. Im sich nördlich anschließenden

Shotori-Gebirge fehlt die Nayband-Formation weitgehend (FÜRSICH, mündl. Mitt.), tritt aber südwestlich von Ferdows wieder mit Mächtigkeiten bis zu 500 m auf (STÖCKLIN & NABAVI 1971).

## 5. Taphonomie

Muscheln kommen in der Nayband-Formation sowohl in allochthoner als auch in autochthoner Einbettung vor. Das größte Artenspektrum weisen naturgemäß allochthone Schillkonzentrationen auf, aus denen Einzelklappen an Schichtgrenzen relativ gut herauswittern. Lithologisch können in der Nayband-Formation drei verschiedene Formen von Schillkonzentrationen unterschieden werden:

- (1) Dünnbankige, orange verwitternde, etwas quarzsandführende Float- bis Rudstones mit überwiegend mikritischer Matrix (Abb. 8 a-b).
- (2) Mittel-dickbankige, orange- bis ziegelrot gefärbte, meist oolithische und schräggeschichtete Kalksandsteine (Abb. 8 c-d).
- (3) Reine, meist plattige Lumachellen (Rudstones) mit z. T. extrem hoher Packungsdichte (Abb. 8 e-f), die oft in Mergellagen eingebettet sind. Der Schill in solchen Lumachellen ist in der Regel schwarz gefärbt, die Grundmasse rostbraun.

Während Muscheln, die flach grabend in von häufiger Umlagerung betroffenen Sedimenten lebten, fast nur allochthon vorkommen, finden sich die

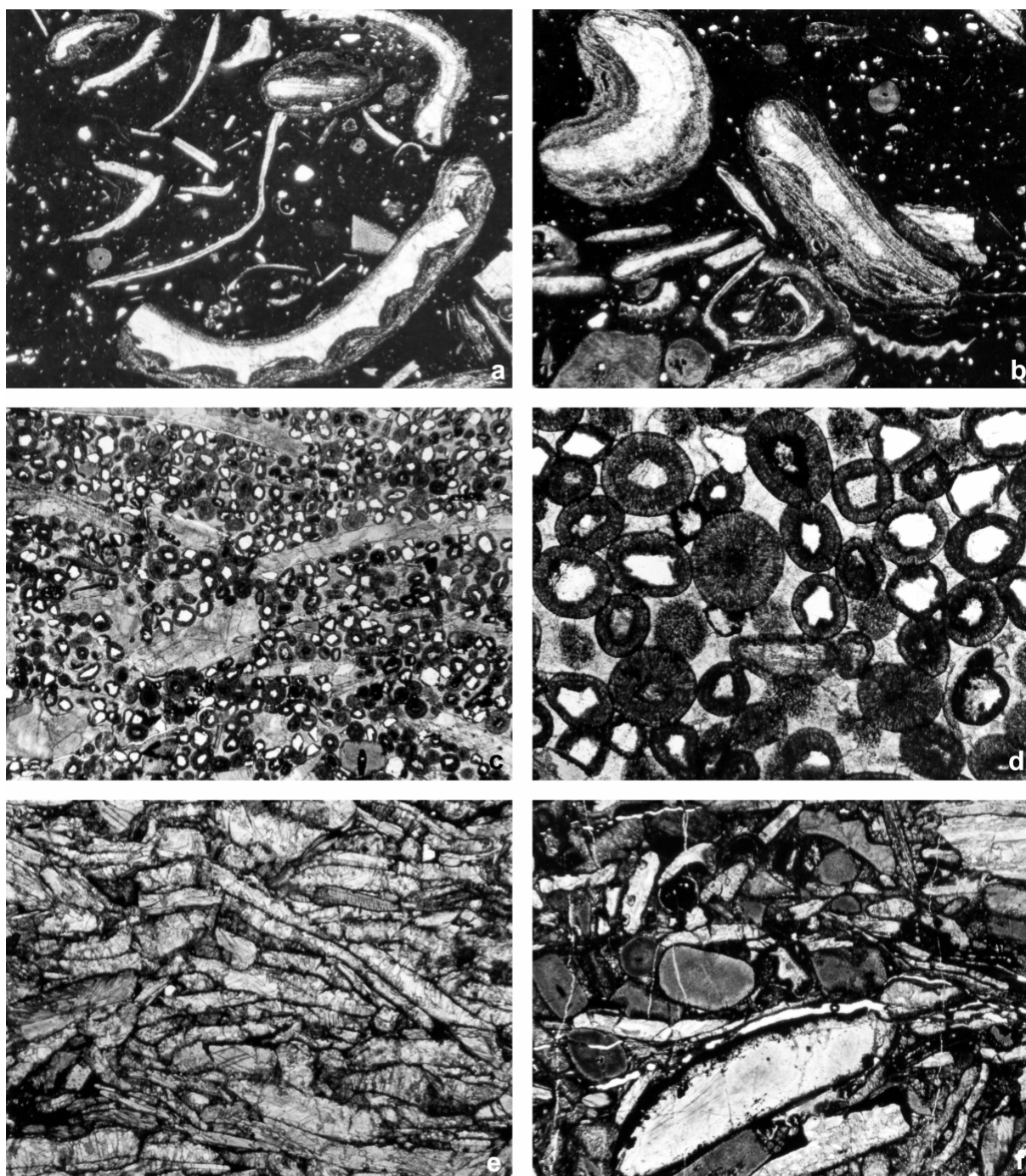


Abb. 8: Mikrofazies typischer Schillkalke in der Nayband-Formation. a, b: Quarzsandführende Float- bis Rudstones mit mikritischer Matrix. Charakteristisch ist eine dicke onkolithische Umkrustung der Komponenten. Profil Parvadeh II, Profilhöhe 89,5 m, x 12,5. c, d: Oolithische Kalksandsteine. Die Ooide besitzen fast ausschließlich Kerne aus schlecht gerundeten Quarzkörnern und weisen eine verhältnismäßig gute Sortierung auf. Der Schill bildet in der Regel kein abgestütztes Gefüge. Profil Parvadeh II, Profilhöhe 138 m, c: x 12,5, d: x 50. e, f: Rudstones. e: Profil Parvadeh II, Profilhöhe 190 m, Komponenten überwiegend Muscheln und einige Brachiopoden, f: Profil Parvadeh II, Profilhöhe 192 m, Komponenten überwiegend Muscheln und Echinodermaten; x 12,5. a-f: Dünnschliffe, alle Aufnahmen in unpolarisiertem Durchlicht.

Bewohner von Stillwasserbereichen, extrem tief grabende Arten und Zementierer oft auch in autochthoner Einbettung. Es lassen sich dabei folgende Thanatozönosen unterscheiden:

(1) In Mergellagen sind vor allem substratfressende Arten (Nuculoida), einige flach grabende Palaeoheterodonta und Heterodonta sowie eine frei auf der Sedimentoberfläche liegende Art

(*Cassianella inaequiradiata*) autochthon überliefert. Während die infaunalen Arten stets doppelklappig erhalten sind, sind bei der epifaunalen Art die Klappen in der Regel durch postmortale Öffnung disartikuliert. In manchen Mergellagen finden sich auch allochthone Elemente, die durch Einzelereignisse eingetragen wurden.

- (2) In mittelkörnigen, meist relativ stark bioturbirten Sandsteinen, die längere Zeit von keiner Umlagerung betroffen waren, treten besonders endo- und epibyssate Muscheln (z. B. *Pinna*, *Indopecten*) sowie einige grabende Formen (z. B. *Inoperna* (*Triasoperna*), *Homomya*) autochthon auf.
- (3) Zementierende Muscheln sind teils doppelklappig, oft aber nur mit der aufgewachsenen Klappe in kleinen Riffkörpern (Abb. 8 a-b, 9) autochthon überliefert. Sie können dabei die Hauptriffbildner sein oder sind mit anderen Riffbildnern und Hartgrundbewohnern (z. B. Korallen, Brachiopoden) vergesellschaftet. Während die aufzementierten Klappen im Riffkörper dichte Biolithite bilden und deshalb kaum diagnostische Merkmale erkennen lassen, finden sich (parautochthon) in den lateral mit dem Riff verzahnten Sedimenten häufig exzellent erhaltene Deckelklappen.

- (4) Tief grabende Anomalodesmata (z. B. *Homomya*) kommen autochthon in schräggeschichteten Kalksandsteinbänken vor, wo sie unterhalb des von Umlagerung betroffenen Stockwerkes siedelten. Das Gehäuse solcher Arten ist bei der Kompaktion des Sedimentes häufig in Längsrichtung gestaucht worden.

Neben bruchloser Deformation ist oft auch eine post-sedimentäre Fragmentierung der Klappen zu beobachten, die vermutlich teils auf tektonische Beanspruchung und den Setzungsdruck bei der Kompaktion, teils aber auch auf rezente Verwitterung im ariden Klima (hohe Temperaturdifferenzen, Kristallisationsdruck ausblühender Salze) zurückzuführen ist. Die diagenetischen Veränderungen der Schale sind dagegen moderat. Primär kalzitische Schalenschichten zeigen generell eine vollständige Erhaltung der Mikrostrukturen (z. B. Taf. 19, Fig. 2, 4; Taf. 23, Fig. 3-4, 7). Primär aragonitische Schalenbestandteile bzw. vollständig aragonitische Schalen sind zwar stets zu Kalzit rekristallisiert, wie stichprobenhafte röntgendiffraktometrische Untersuchungen gezeigt haben, aber die Rekristallisation fand offensichtlich *in situ* statt, sodass Wachstumsbänder und primäre Mikrostrukturen zumindest reliktsch (paramorph) bewahrt wurden (z. B. Taf. 19, Fig. 3; Taf. 23, Fig. 1, 6, 8).

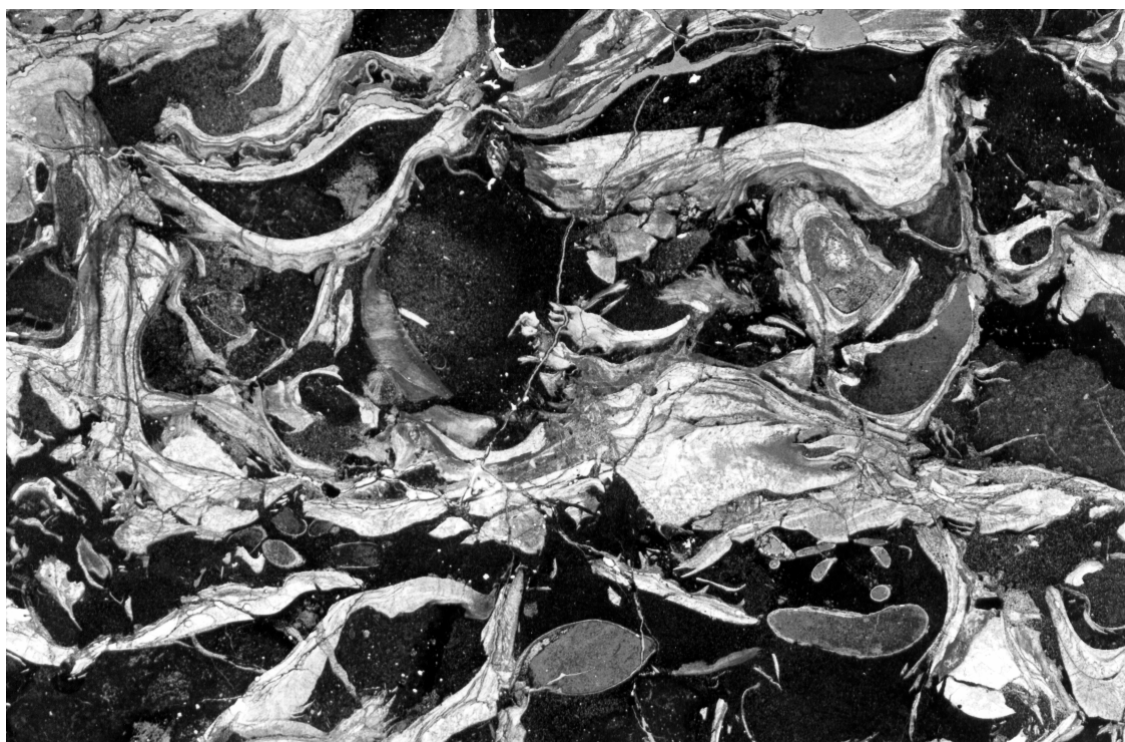


Abb. 9: Mikrofazies eines Muschelriffes (Profil Parvadeh I, Profilhöhe 100,5 m). Die Gerüststruktur ist verhältnismäßig locker, die Zwickelräume sind mit Mikrit gefüllt. Neben prospondyliden Muscheln ist in der Mitte des unteren Bildrandes auch ein terebratulider Brachiopode zu erkennen. Peel, x 4.

Eine *in situ* - Rekristallisation wird auch durch relativ hohe Strontiumgehalte primär aragonitischer Schalen bzw. Schalenbereiche belegt (Tab. 1). In Einzelfällen

fand die Fossilisation so schnell statt, dass der fibröse Teil des Ligamentes erhalten geblieben ist (z. B. Taf. 4, Fig. 10c; Taf. 13, Fig. 6; Taf. 33, Fig. 13b).

	MgO [%]	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> [%]	Mn [ppm]	Sr [ppm]
<i>Umbrostrea emamii</i> HAUTMANN, Myostracum	< NWG*	0,14	< NWG*	1924
<i>Persia monstrosa</i> REPIN, Myostracum	< NWG*	0,12	< NWG*	2110
<i>Schafhaeutlia sphaerioides</i> (BOETTGER)	0,10	0,20	108	3370
<i>Gruenewaldia magna</i> sp. nov.	0,14	0,15	124	1650

Tab. 1: Spurenelementgehalte im Myostracum von *Umbrostrea emamii* (Fam. Ostreidae) und *Persia monstrosa* (Fam. Prosondyliidae) sowie in der Gesamtschale von *Schafhaeutlia sphaerioides* (Fam. Lucinidae) und *Gruenewaldia magna* (Fam. Myophoriidae). Die Elementgehalte wurden röntgenfluoreszenzanalytisch aus Schmelztabletten bestimmt. \*Da nur kleine Mengen von Myostracum-Material zur Verfügung standen, wurden die entsprechenden Schmelztabletten mit der halben Probenmenge gefertigt und die Messergebnisse verdoppelt. Entsprechend sind auch die Nachweisgrenzen (NWG) zu verdoppeln auf 0,04% (MgO) und 160 ppm (Mn).

## 6. Systematische Paläontologie

„As any other organ or structure was made the subject of closer study, the claim was invariably made that this line of investigation, rather than any other, would lead to a natural classification“ (COX 1960). Die wichtigsten Merkmale, auf denen die verschiedenen, oft stark widersprüchlichen Klassifizierungen der Bivalvia aufgebaut wurden, hat COPE (1997: 713) zusammengefasst. Mit den morphologisch begründeten Systematiken konkurrieren neuerdings außerdem phylogenetische Analysen auf molekularbiologischer Grundlage (z. B. ADAMKEWICZ et al. 1997, CAMPBELL 2000, STEINER & HAMMER 2000), deren Anwendbarkeit allerdings auf rezente Taxa beschränkt bleibt und deren Ergebnisse teilweise noch im Widerspruch zu akzeptierten Verwandtschaftsverhältnissen stehen. Trotz ihres paläontologischen und damit zwangsläufig stark conchologischen Ansatzes zählt die im *Treatise on Invertebrate Paleontology* (COX et al. 1969) gegebene Systematik noch immer zu den auf dem breitesten Merkmalssatz beruhenden Gesamtklassifikationen der Bivalvia, die sich trotz mancher Detailkritik in der Einteilung der Großgruppen bewährt hat. Die hierarchische Gliederung dieser Gruppen ist allerdings in den letzten Jahren verfeinert worden, wobei eine Zweiteilung in die Infraklassen Protobranchiata und Autolamelli-branchiata sowie eine Zusammenfassung der Palaeoheterodonta, Heterodonta und Anomalodesmata zur Unterklasse Heteroconchia heute meist akzeptiert wird (z. B. AMLER 1999). Die Untergliederung der

Pteriomorphia ist dagegen umstritten, wobei die am häufigsten akzeptierte Systematik von WALLER (1978, 1998) in einigen Punkten im Widerspruch zu Ergebnissen dieser Arbeit steht. Im Einzelnen werden diese Punkte wie auch weitere strittige Punkte auf niedrigerer taxonomischer Ebene an den entsprechenden Stellen diskutiert. Das untersuchte Material trägt dabei neue Erkenntnisse zur systematischen Stellung der Familien Mysidiellidae, Prosondyliidae, Plicatulidae, Ostreidae und Permophoridae sowie zum taxonomischen Verständnis zahlreicher Gattungen bei.

**Material, Methodik und Terminologie:** Der größte Teil des im Folgenden beschriebenen Materials stammt aus eigenen Aufsammlungen und ist im Paläontologischen Institut der Universität Würzburg unter den Inventarnummern PIW1999II/1-783 hinterlegt. Die Endnummern 1-403 bezeichnen Abbildungsstücke, die Endnummern 404-783 in der Regel Sammelproben aus einer Schicht. Die Herkunft der Stücke wird aus Platzgründen in abgekürzter Form angegeben, bei den oben beschriebenen Profilen jeweils mit Angabe der Profilhöhe:

- NAY + Profilhöhe: Profil Nayband [0-790 m: Gelkan-Member; 790-1402 m: Bidestan-Member; 1402-1867 m: Howz-e-Sheikh-Member; 1867-2295 m: Howz-e-Khan-Member].
- ALI + Profilhöhe: Profil Aliabad [0-64 m: Howz-e-Sheikh-Member; 64-269 m: Howz-e-Khan-

Member; ab 269 m: Kadir-Member].

- PAR-I + Profilhöhe: Profil Parvadeh I [0-158 m: Bidestan-Member (Abb. 5); 158-392 m: Howz-e-Sheikh-Member; 392-460 m: Howz-e-Khan-Member; ab 460 m: Kadir-Member].
- PAR-II + Profilhöhe: Profil Parvadeh II [0-192 m: Bidestan-Member (Abb. 6)].

Fossilproben aus Einzelfundpunkten (Abb. 1, 2) werden mit arabischen Zahlen bezeichnet, bei mehreren Proben aus verschiedenen Horizonten mit dem Zusatz von Buchstaben:

- (1) Bidestan-Member bei 32°23'30"N, 57°27'01"O (GPS-Ortung), ca. 9 km südöstlich des Kuh-e Nayband, im Knick eines von Südosten heranführenden Wadis.
- (2) Steilstehende, z. T. stark gestörte Schichten unmittelbar östlich der Ortschaft Nayband (Abb. 3 a), auf der geologischen Karte 1:250000, Blatt J8 (Naybandan Quadrangle Map), einheitlich als Bidestan-Member kartiert.
- (3) Oberes Howz-e-Sheikh-Member, Howz-e-Khan-Member und basales Kadir-Member nordwestlich von Aliabad, nahe des Profils „Aliabad“, bei 32°30'12"N, 57°21'07"O (GPS-Ortung). Proben a-c: Howz-e-Sheikh-Member; d-o: Howz-e-Khan-Member; o-p: Kadir-Member.
- (4) Großflächig aufgeschlossene, z. T. stark bioturbirte Kalksandsteinbank, etwa 1,5 km südlich des Abschlusses vom Profil „Parvadeh I“, stratigraphisch einige 10er m höher, deutlich oberhalb des letzten Kohleflözes des Kadir-Member.
- (5) Howz-e-Khan-Member bei ca. 32°21'N, 57°27'O, in der nördlichen Umbiegung eines großen Wadis, durch das der Weg von Nayband zur alten Karavanserei Howz-e Khan führt.
- (6) Top des Howz-e-Khan-Member nahe der alten Karavanserei Howz-e Khan bei 32°08'15"N, 57°19'00"O (GPS-Ortung).
- (7) Kadir-Member westlich der alten Karavanserei Howz-e Khan bei ca. 32°11'01"N, 57°19'11"O (GPS-Ortung).
- (8) Bidestan-Member bei 32°22'55"N, 57°27'54"O (GPS-Ortung).
- (9) Kalksandsteinbank im oberen Bereich des Bidestan-Member, knapp unterhalb der *Megalodon*-Bänke, an der Südflanke des Kuh-e Nayband.

(10) Kalksandsteinbank im Howz-e-Khan-Member, ca. 8 km westlich von Nayband, nördlich der auf der geologischen Karte 1:250000 Blatt J8 (Naybandan Quadrangle Map) verzeichneten tertiären Tuffe, an der Südflanke des Kuh-e Nayband.

(11) Kadir-Member bei 32°30'12"N, 57°12'02"O (GPS-Ortung), ca. 21 km westlich von Aliabad.

(12) Kalksandsteinbank in der basalen Nayband-Formation bei Espahk.

Zusätzliches Material aus dem Nayband-Gebiet wurde freundlicherweise von Dr. B. SENOWBARI-DARYAN (Universität Erlangen) überlassen. Ergänzend standen außerdem die Belegstücke zu den Arbeiten von HUCKRIEDE et al. (1962) aus der Umgebung von Kerman und von FALLAHI (1980) aus der Umgebung von Isfahan zur Verfügung, die in der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (BGR) in Hannover bzw. am Paläontologischen Institut der Universität Wien aufbewahrt werden.

Bei allen nicht zu stark deformierten oder fragmentierten Stücken wurden die in Abb. 10 definierten Gehäuseparameter ausgemessen. Die Messwerte werden entweder für Einzelstücke oder, wenn größere Populationen vorliegen, in Form von statistischen Parametern angegeben. Bei gering beschädigten Stücken ließen sich die ursprünglichen Längen meist exakt rekonstruieren, ansonsten wurden die Strecken am beschädigten Stück gemessen und mit dem Zusatz „>“ versehen.

Die abgebildeten Stücke sind, soweit nicht anders vermerkt, mit Graphitemulsion geschwärzt und anschließend mit Magnesiumoxid bedampft worden. Die Beleuchtung erfolgte einheitlich von links oben. Die Synonymielisten konzentrieren sich auf die bedeutenderen Arbeiten sowie auf biogeographisch wichtige Nachweise. Eine nahezu vollständige Synonymie der vor 1931 publizierten Arten findet sich bei DIENER (1923) und KUTASSY (1931), worauf im Folgenden nicht mehr einzeln hingewiesen wird. Die Form der Synonymielisten und die Beschreibung von Taxa in offener Nomenklatur folgt RICHTER (1948) mit den von MATTHEWS (1973) und BENGTON (1988) vorgeschlagenen Ergänzungen.

Die zur morphologischen Beschreibung der Arten verwendeten Begriffe entsprechen im Wesentlichen der englischsprachigen Terminologie (COX et al. 1969: N102-N109) mit folgenden Ergänzungen bzw. abweichenden deutschen Begriffen:

- Apikalwinkel: Winkel zwischen Vorder- und Hinterrand des →Diskus bei den Pectinoidea

- Area: abgegrenztes, häufig abweichend skulptiertes Feld hinter dem Wirbel
- Areola: zentrales, zusätzlich abgegrenztes Feld innerhalb der →Area
- Cruren: sekundäre Schlosszähne bei einigen Pteriomorphia (von den Begriffen „Kardinalcruren“ und „Auricularcruren“ zu unterscheiden, die im Sinne von COX et al. (1969) gebraucht werden)
- Diagonalrücken: radiale, von der Wirbelspitze ausgehende Linie maximaler Krümmung der Klappe
- Diagonalwinkel: Winkel zwischen Dorsalrand und der Linie des maximalen Schalenwachstums
- Diskus: scheibenförmiger zentraler Teil der Klappe bei den Pectinoidea
- Kiel: radialer Grat oder radiale Linie, an der die Klappe winklig abknickt
- Latera: mittlerer Teil einer Klappe (entspricht dem englischen Begriff „flank“)
- Ligamentarea: durch ventrale Verlagerung des Ligamentes gebildeter Bereich zwischen Wirbel und Schlossrand bei den Pteriomorphia
- Lunula: abgegrenztes, häufig abweichend skulptiertes Feld vor dem Wirbel
- Umbonalrücken: gebogener →Diagonalrücken, der von der Wirbelspitze zum vorderen oder hinteren Klappenende verläuft.

Die speziellen morphologischen Termini der Trigonioidea sind in Abb. 24 definiert.

Die Begriffe „Gehäuse“, „Klappe“ und „Schale“ werden im Sinne von RICHTER (1941) verwendet. Die Terminologie der Schalenmikrostrukturen folgt CARTER (1990), die unterschiedlichen Schalenschichten werden gemäß TAYLOR et al. (1969: 7) topographisch als äußere, mittlere und innere Schicht bezeichnet, ohne dabei Homologien zu implizieren. Ein Ligament wird gemäß NEWELL & BOYD (1970: 237) nur dann als „intern“ bezeichnet, wenn der Resilifer vollständig unterhalb der Drehachse der Klappen liegt. Die Termini „parivinkular“ und „planivinkular“ werden im Sinne von WALLER (1990) verstanden. Die Notation der Schlosszähne bei den Palaeoheterodonta und Heterodonta erfolgt nach dem von MUNIER-CHALMAS

(1895) und BERNARD (1895) eingeführten Indizierungssystem.

Die Angaben zur Lebensweise der Arten beruhen auf dem jeweiligen Fundzusammenhang, auf funktionsmorphologischen Interpretationen sowie auf Literaturangaben über die Lebensweise rezenter Muscheln (COX et al. 1969, STANLEY 1970). Bei Taxa, deren Lebensweise in der Literatur bereits vielfach beschrieben wurde oder auch ohne weitere Erläuterungen evident ist, wird auf eine ausführlichere Diskussion verzichtet.

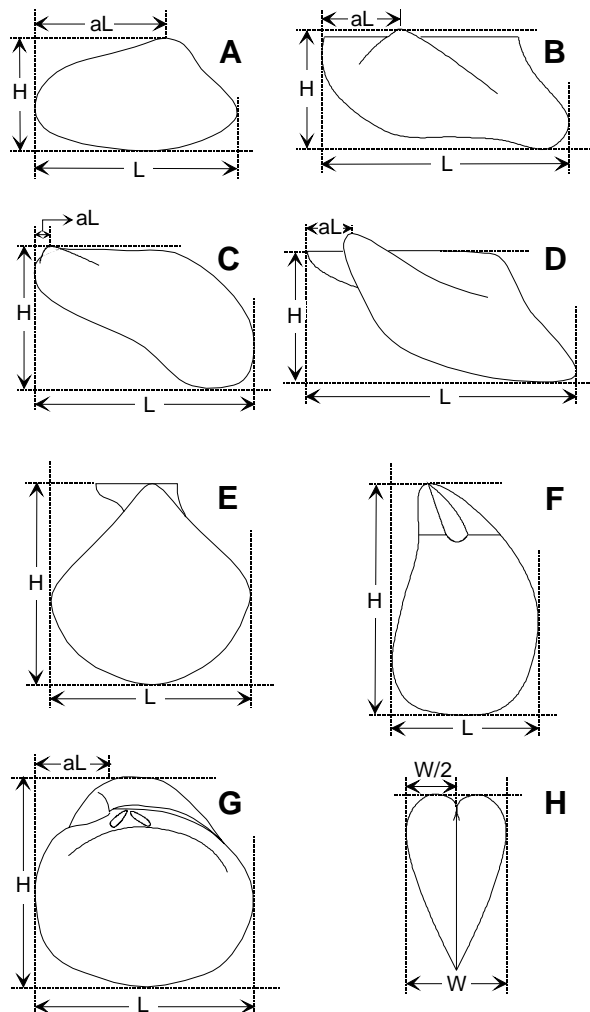


Abb. 10: Gehäuseparameter der verschiedenen Taxa. A: Nuculoidea, B: Arcoidea, C: Mytiloidea, D: Pterioidea, E: Pectinoidea, F: Ostreoidea, G: Heteroconchia, H: alle Taxa. aL = Länge vom Vorderrand bis zur Wirbelspitze, L = Gesamtlänge, H = Höhe, W = Gesamtwölbung, W/2 = Wölbung einer Klappe (nur bei gleichklappigen Formen).



Klasse **Bivalvia** LINNÉ, 1758Infraklasse **Protobranchiata**

PELSENEER, 1889

Unterklasse **Palaeotaxodonta** KOROBKOV,  
1954Ordnung **Nuculoidea** DALL, 1889Überfamilie **Nuculoidea** GRAY, 1824Familie **Nuculidae** GRAY, 1824Gattung **Palaeonucula** QUENSTEDT, 1930

Typusart: *Nucula hammeri* DEFRANCE, 1825  
(ursprüngliche Festlegung).

*Palaeonucula sundaica* (KRUMBECK, 1924)

Taf. 1, Fig. 1-5, 8; Abb. 11-12

- \* 1924 *Nucula sundaica* sp. nov. – KRUMBECK: 376, Taf. 19, Fig. 3, 6-7.  
 p 1976 *Palaeonucula* cf. *sundaica* (KRUMBECK) – WEN SHIXUAN et al.: 19, Taf. 2, Fig. 4 (non Fig. 5).  
 1976 *Palaeonucula strigilata* (GOLDFUSS) – WEN SHIXUAN et al.: 20, Taf. 2, Fig. 9-11, 13.  
 ? 1976 *Palaeonucula strigilata* (GOLDFUSS) – MA QIHONG et al.: 191, Taf. 1, Fig. 5-8.  
 1991 *Palaeonucula strigillata* [sic] (GOLDFUSS, 1844) – VU KHUC: 35, Taf. 15, Fig. 11-14.  
 1998 *Palaeonucula strigilata* (GOLDFUSS) – CHEN CHUZHEN: 301, Taf. 1, Fig. 9.

Material: Sieben doppelklappige Exemplare aus NAY 2075 m [PIW1999II/411]; 131 doppelklappige Exemplare und zwei isolierte linke Klappen aus (3f) [PIW1999II/34, 36, 404], (3h) [PIW1999II/33, 405], (3i) [PIW1999II/406], (3l) [PIW1999II/31, 32, 35, 407], (3m) [PIW1999II/408], (3n) [PIW1999II/409], (3p) [PIW1999II/410].

Maße [mm] (vgl. auch Abb. 11):

n = 75	L	aL	H	W
Mittelwert	14,6	11,7	10,6	7,4
Median	15,0	12,1	10,7	7,5
Min.	6,7	5,10	5,1	4,0
Max.	17,9	14,7	13,8	9,5

Beschreibung: Bis auf eine feine konzentrische Anwachsstreifung unskulptierte, stark opisthokline *Palaeonucula* mit weit hinten liegenden, opisthogyren Wirbeln, die sich bei artikulierten Klappen berühren. Abgerundeter Umbonalrücken zwischen Wirbelspitze

und hinterem Klappenende, der aber keine deutliche Area abgrenzt. Adduktorabdrücke hochoval, auf Steinkernen als deutliche Erhebungen hervortretend (Taf. 1, Fig. 8). Längere vordere Zahnreihe mit 16, kürzere hintere Zahnreihe mit acht gewinkelten Zähnen (Abb. 12). Resilifer opisthoklin.

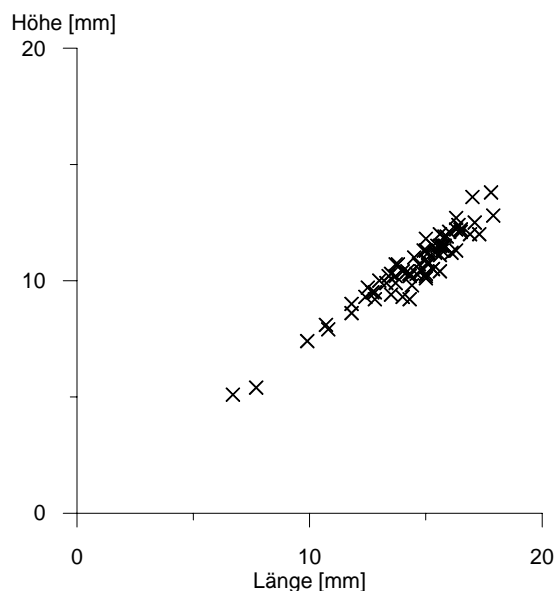


Abb. 11: Höhen/Längen-Verhältnisse bei *Palaeonucula sundaica* (n = 75).

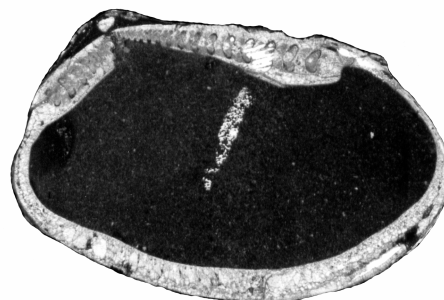


Abb. 12: Schloss von *Palaeonucula sundaica* im Schnitt durch die Kommissurebene. Exemplar aus Aliabad, Horizont (3m). Acetatfolienabzug, x 4.

Anmerkungen: Die Typusstücke von KRUMBECK (1924) sind mit max. 9 mm Länge kleiner als das iranische Material, morphologisch jedoch vollkommen übereinstimmend.

Vergleiche: *Palaeonucula strigilata* (GOLDFUSS, 1838) aus den Südtiroler Cassianer Schichten weist zwar eine ähnliche Größe auf, unterscheidet sich aber durch die hinter den Wirbeln stärker vorspringenden

Klappenränder sowie eine kräftigere konzentrische Skulptur.

Lebensweise: Flach grabender Substratfresser, der überwiegend niedrigerenergetische Bereiche mit feinkörnig-mergeligen Sedimenten bewohnt. Die meisten Exemplare von *Palaeonucula sundaica* wurden autochthon in entsprechenden Horizonten gefunden.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Timor (Indonesien), Nor; Himalaya (Südtibet), Nor; Vietnam, Mittel- Obertrias; Pamir (West-Xinjiang, China), Nor; fraglich Yunnan (China), Nor.

*Palaeonucula biacuta* sp. nov.

Taf. 1, Fig. 6-7

Derivatio nominis: *Bi-* (lat.) = zwei; *acutus* (lat.) = spitz, weist auf das spitze vordere und dorsale Gehäuseeck hin.

Material: Je ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 1052,9 m [PIW1999II/38] und (3o) [PIW1999II/37].

Holotypus: PIW1999II/37 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Doppelklappiges Exemplar aus Aliabad, Kadir-Member, Horizont (3o). Taf. 1, Fig. 6 a-c.

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/37	6,2	4,8	5,0	4,3
PIW1999II/38	7,4	5,9	6,2	4,4

Diagnose: Klappen stark gewölbt, mit weit hinten liegenden Wirbeln und abgeflachter Vorderseite, die mit der Längsachse einen Winkel von knapp 45° einschließt. Winkel zwischen vorderem und hinterem Dorsalrand spitz.

Diagnosis: Strongly inflated valves with beaks located close to posterior end. Lunule flattened, inclined with an angle of nearly 45 degree towards line of greatest length. Angle between anterior and posterior dorsal margins acute.

Beschreibung: Die Klappen besitzen einen gerundet-dreieckigen Umriss, wobei die Winkel zwischen vorderem und hinterem Dorsalrand sowie zwischen vorderem Dorsalrand und Längsachse spitz sind. Hinter den schwach opisthogyren, sich berührenden Wirbeln befindet sich eine nur leicht eingesenkte Area, in deren Mitte sich die Klappenränder wieder etwas nach außen wölben. Die Lunula ist größer und flacher als die Area. Bis auf die Anwachsstreifung sind die Klappen unskulptiert.

Vergleiche: *Palaeonucula biacuta* sp. nov. ist von juvenilen Exemplaren der *P. sundaica* durch die

stärkere Wölbung, die im Verhältnis zur Länge größere Höhe, das spitze vordere Gehäuseeck sowie durch die steiler abfallende und abgeflachte Vorderflanke leicht zu unterscheiden (vgl. Taf. 1, Fig. 6-7 mit Taf. 1, Fig. 1). Die ähnlichste beschriebene Art ist *P. subaequilatera* (SCHAFHÄUTL, 1865) aus den nordalpinen *Cardita*-Schichten, deren Wirbel jedoch weiter mittig liegen. *P. subobliqua* (d'ORBIGNY, 1849) besitzt ein stärker gerundetes vorderes Gehäuseeck, *P. expansa* (WISSMANN, 1841) fällt an der Vorderflanke weniger steil ab.

Lebensweise: Wie *Palaeonucula sundaica*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

Gattung *Trigonucula* ICHIKAWA, 1949

Typusart: *Trigonucula sakawana* ICHIKAWA, 1949 (ursprüngliche Festlegung).

Revidierte Diagnose: Klappen am Hinterrand zugespitzt, mit einer durch einen scharfen Grat begrenzten Area und konzentrischer oder divarikater Berippung. Wirbel opisthogyr, median oder in der hinteren Klappenhälfte gelegen. Innerer Schalenrand nicht gekerbt.

Revised diagnosis: Posterior end of valves pointed. Area well defined, limited by sharp ridge. Umbones opisthogyrate, located mesially or in posterior part of valve. Ornamentation of commarginal or divaricate ribs. Shell margin not denticulated internally.

Anmerkungen: Die Typusart der ursprünglich monospezifischen Gattung *Trigonucula* besitzt annähernd median gelegene Wirbel und ist streng konzentrisch skulptiert. Von dieser unterscheidet sich die im Folgenden beschriebene *T. goniocostata* sp. nov. durch weiter hinten liegende Wirbel und eine am vorderen und hinteren Schalenrand divarikat verlaufende Berippung.

Vergleiche: Die seit der Kreide nachgewiesene Gattung *Acila* GRANT & GALE, 1931 erinnert morphologisch an *Trigonucula* und besitzt ebenfalls divarikate Rippen, die aber eine Modifikation radialer und nicht konzentrischer Rippen darstellen. Dies weist ebenso wie der gekerbte innere Schalenrand auf eine engere Verwandtschaft zu *Nucula* als zu *Trigonucula* hin. *Palaeonucula* unterscheidet sich von *Trigonucula* durch die fast ganz hinten gelegenen Wirbel, eine nur undeutlich begrenzte Area und den gerundeten, nicht rostraten hinteren Schalenrand. Divarikate Berippung ist bei *Palaeonucula* unbekannt.

*Trigonucula goniocostata* sp. nov.

Taf. 1, Fig. 9-11; Abb. 13-14

Derivatio nominis: *γωνία* (gr.) = der Winkel, *costatus* (lat.) = berippt, bezieht sich auf die am Schalenrand winklig zur Anwachsstreifung verlaufenden Rippen.

Material: Insgesamt zehn doppelklappige Exemplare aus Aliabad (3h) [PIW1999II/39, 412], (3i) [PIW1999II/413], (3l) [PIW1999II/41, 414], (3m) [PIW1999II/415] und unhorizontiert [PIW1999II/40].

Holotypus: PIW1999II/39 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Doppelklappiges Exemplar aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3h). Taf. 1, Fig. 9 a-c.

Maße [mm] (vgl. auch Abb. 13):

n = 8	L	aL	H	W
Mittel	10,3	6,8	7,9	5,0
Median	10,3	6,8	7,9	4,8
Min.	9,0	4,9	6,7	4,2
Max.	12,2	8,1	8,9	6,0

Diagnose: *Trigonucula* mit etwas hinter der Gehäusemitte gelegenen Wirbeln. Berippung auf der Mitte der Klappen konzentrisch, randlich dagegen divarikat.

Diagnosis: *Trigonucula* with umbones in a slightly posterior position. Ribs commarginal on central part of shell but divaricate on the anterior and posterior margins.

Beschreibung: Der konkav gebogene hintere Dorsalrand bildet mit dem konvexen Ventralrand ein kurzes, zugespitztes Rostrum. Die große Area ist randlich konkav eingesenkt, im zentralen Bereich dagegen leicht nach außen gewölbt und bis auf die Anwachsstreifung glatt. Vor den deutlich opisthogyren Wirbeln befindet sich ein schmaler, unskulptierter Einschnitt. Die Rippen sind auf der Mitte der Klappen konzentrisch angeordnet, folgen aber randlich nicht dem Umbiegen der Wachstumslinien, sondern ziehen fast gerade zum Schalenrand durch. Die Rippenbildung kann spätontogenetisch ausgesetzt werden, sodass der äußere Schalenrand dann nur noch eine feine Anwachsstreifung zeigt. Der Bau des Schlosses lässt sich aus Anschliffen wegen der relativ starken Umkristallisation nur grob bestimmen (Abb. 14): Die längere vordere Zahnreihe trägt etwa 14 leicht gewinkelte Zähne, die hintere neun. Der Resilifer ist opisthoklin.

Vergleiche: *Trigonucula goniocostata* sp. nov. unterscheidet sich von *T. sakawana* ICHIKAWA, 1949 durch die weiter hinten gelegenen Wirbel und die divarikate Berippung.

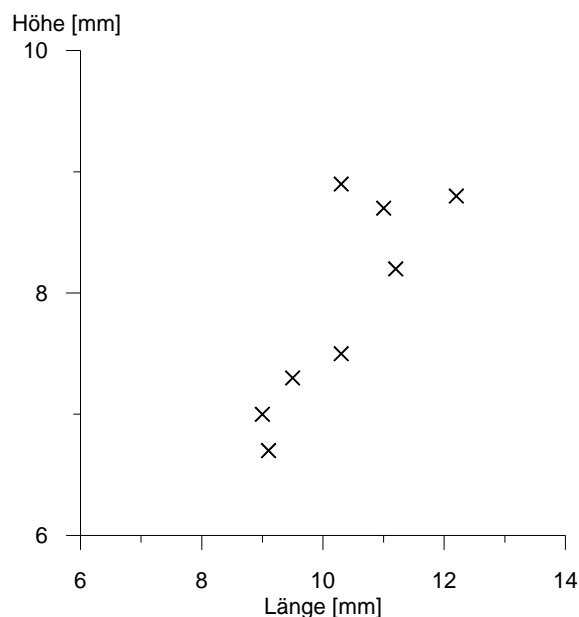


Abb. 13: Höhen/Längen-Verhältnisse bei *Trigonucula goniocostata* (n = 8).

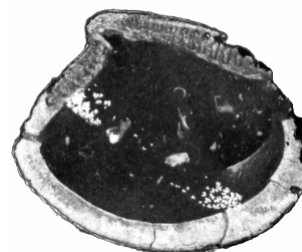


Abb. 14: Schloss von *Trigonucula goniocostata* im Schnitt durch die Kommissurebene. Exemplar aus Aliabad, Horizont unbekannt. Acetatfolienabzug, x 4.

Lebensweise: Flach grabender Substratfresser. Die divarikate Skulptur trug vermutlich zur Verbesserung der Grabeigenschaften bei (vgl. STANLEY 1969).

Vorkommen: Zentraliran, Rhät.

*Trigonucula* cf. *goniocostata* sp. nov.

Taf. 1, Fig. 12

Material: Eine rechte Klappe aus (2) [PIW1999II/42].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W/2
PIW1999II/42	8,2	5,0	6,8	2,7

Beschreibung: Auf Grund der schlechten Erhaltung lässt sich das einzige Exemplar, das Einblick in den Schlossbau gibt, nur mit Vorbehalt der neuen Art zurechnen. Die vordere Zahnreihe dieses Stückes besitzt elf, die hintere acht leicht gewinkelte Zähne.

Unter Berücksichtigung der geringeren Größe entsprechen diese Werte etwa denen des Anschliffs von *Trigonucula goniocostata* sp. nov. (s. o.).

Überfamilie **Nuculanoidea** ADAMS & ADAMS, 1858

Familie **Nuculanidae** ADAMS & ADAMS, 1858

Gattung *Nuculana* LINK, 1807

Untergattung *Nuculana* LINK, 1807

Typusart: *Arca rostrata* CHEMNITZ, 1774  
(ursprüngliche Festlegung).

*Nuculana (Nuculana) naibandensis* sp. nov.

Taf. 1, Fig. 13-19, Abb. 15

Derivatio nominis: Nach dem Fundgebiet am Kuh-e Nayband.

Material: Sechs doppelklappige, z. T. unvollständige Exemplare aus NAY 2075 m [PIW1999II/421]; 143 doppelklappige, z. T. unvollständige Exemplare sowie acht rechte und fünf linke Klappen aus (3a) [PIW1999II/416], (3f) [PIW1999II/432], (3h) [PIW1999II/47, 48, 49, 431], (3i) [PIW1999II/417], (3j) [PIW1999II/418], (3l) [PIW1999II/419], (3n) [PIW1999II/45, 46, 420] und unhorizontiert [PIW1999II/43, 44, 429, 430].

Holotypus: PIW1999II/46 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Doppelklappiges Exemplar aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3n). Taf. 1, Fig. 16 a-b.

Maße [mm] (vgl. auch Abb. 15):

n = 10	L	aL	H	W
Mittel	12,4	5,6	6,6	4,9
Median	13,5	5,8	7,4	5,5
Max.	15,2	8,1	7,8	6,1
Min	9,0	3,8	5,0	3,1

Anmerkung: Bei den meisten der vorliegenden Exemplare ist das hintere Klappenende abgebrochen, sodass eine präzise Angabe der Gesamtlänge nicht möglich ist. Ausgemessen wurden zehn vollständig erhaltene Stücke, unter denen sich jedoch relativ viele kleine Individuen befinden, sodass die angegebenen Mittelwerte etwas geringer sind als die wahren Werte der Population. Die auf Taf. 1, Fig. 15-17 (in zweifacher Vergrößerung) abgebildeten Exemplare besitzen typische Durchschnittsgrößen.

Diagnose: Konzentrisch berippte *Nuculana* mit weit ausgezogenem, durch eine Einsenkung vom Hauptteil der Klappe abgesetzten Rostrum, das unskulptiert ist. Resilifer klein, vordere und hintere Zahnreihe mit jeweils ca. 14 Zähnen.

Diagnosis: Commarginally ribbed *Nuculana* with elongated, smooth rostrum, which is separated from the main body by a slight depression. About 14 teeth each anteriorly and posteriorly of the small resilifer.

## TAFEL 1

**Fig. 1-5, 8. *Palaeonucula sundaica* (KRUMBECK, 1924).** 1. PIW1999II/31. Aliabad (3l). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 2. PIW1999II/32. Aliabad (3l). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 3. PIW1999II/33. Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 4. PIW1999II/34. Aliabad (3f). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 5. PIW1999II/35. Aliabad (3l). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 8. PIW1999II/36. Aliabad (3f). Steinkern, Seitenansicht der rechten Klappe, zeigt die Schließmuskelabdrücke, x 2.

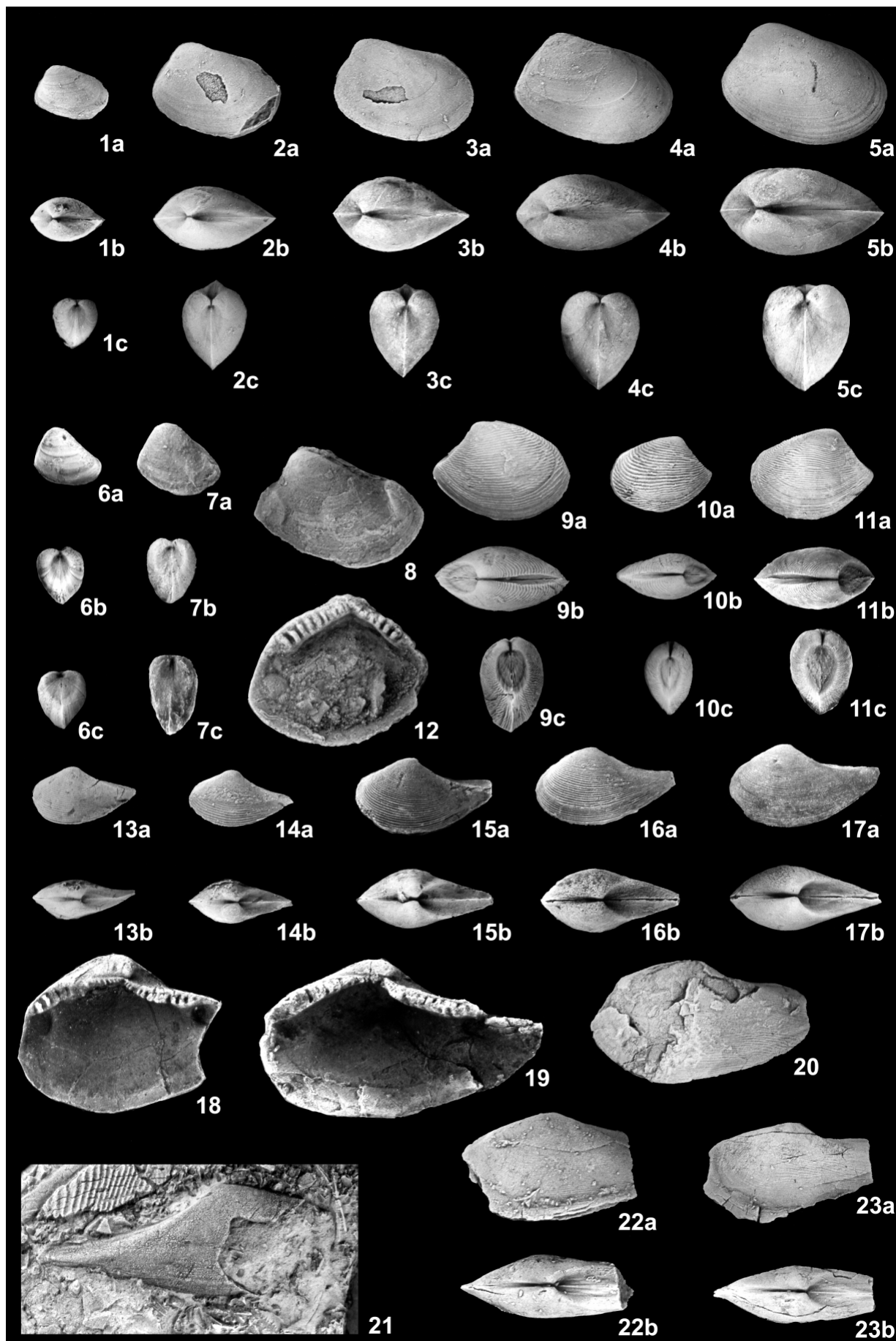
**Fig. 6-7. *Palaeonucula biacuta* sp. nov.** 6. PIW1999II/37 (Holotypus). Aliabad (3o). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Rückansicht, c Vorderansicht; x 2. 7. PIW1999II/38. Profil Nayband, Horizont NAY 1052,9 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Rückansicht, c Vorderansicht; x 2.

**Fig. 9-11. *Trigonucula goniocostata* sp. nov.** 9. PIW1999II/39 (Holotypus). Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 10. PIW1999II/40. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2. 11. PIW1999II/41. Aliabad (3l). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht, c Rückansicht; x 2.

**Fig. 12. *Trigonucula* cf. *goniocostata* sp. nov.** PIW1999II/42. Nayband-Ort (2). Rechte Klappe, Innenseite, x 4.

**Fig. 13-19. *Nuculana (Nuculana) naibandensis* sp. nov.** 13. PIW1999II/43. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 14. PIW1999II/44. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 15. PIW1999II/45. Aliabad (3n). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 16. PIW1999II/46 (Holotypus). Aliabad (3n). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 17. PIW1999II/47. Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 18. PIW1999II/48. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 4. 19. PIW1999II/49. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 4.

**Fig. 20-23. *Nuculana (Nuculana) aff. perlonga* MANSUY, 1914.** 20. PIW1999II/50. Aliabad (3f). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 2. 21. PIW1999II/51. Aliabad (3l). Rechte Klappe, Außenseite, x 2. 22. PIW1999II/52. Aliabad (3f). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 23. PIW1999II/53. Aliabad (3f). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 2.



Beschreibung: Wirbel opisthogyr, sich nicht berührend. Area groß, unskulptiert, mit aufgebogenen Klappenrändern. Resilifer klein, opisthoklin. Vordere und hintere Zahnreihe ungefähr gleich lang, mit jeweils etwa 14 Zähnen. Adduktorabdrücke isomorph, direkt unterhalb der äußeren Enden der Zahnreihen gelegen und nach innen durch einen Steg begrenzt. Hinterer Teil des Dorsalrandes unbezahnt. Mantellinie mit Sinus.

Vergleiche: Die ähnlichste Art ist *Nuculana perlonga* (MANSUY, 1914) aus der Obertrias von China, die sich neben ihrer Größe durch ein zylindrisch geformtes Rostrum und eine Einbuchtung des Ventralrandes vor dem Rostrum unterscheidet. Eine weitere ähnliche Art ist *N. timorensis* (KRUMBECK, 1924), von der leider nur ein einziges Exemplar beschrieben ist. Die Unterschiede zu *N. naibandensis* sp. nov. liegen in der geringeren Größe, einer scharf abgegrenzten Lunula, der schwächeren konzentrischen Berippung und dem undeutlicher abgesetzten Rostrum von *N. timorensis*.

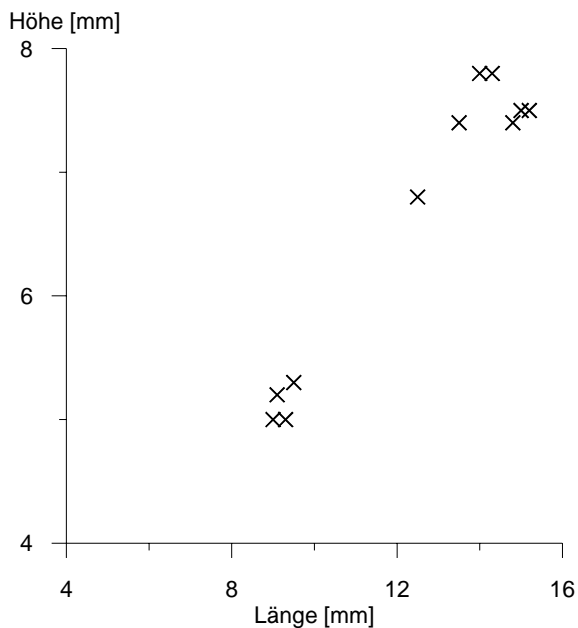


Abb. 15: Höhen/Längen-Verhältnisse bei *Nuculana naibandensis* (n = 11).

Lebensweise: Substratfresser, der niedrigenergetische, durch feinkörnig-mergelige Sedimentation gekennzeichnete Bereiche bewohnte. In entsprechenden Horizonten kommt diese Art häufig in autochthoner Einbettung vor.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät.

### *Nuculana (Nuculana) aff. perlonga* MANSUY, 1914

Taf. 1, Fig. 20-23

- aff. 1914 *Leda (Nuculana) perlonga* sp. nov. – MANSUY: 82, Taf. 10, Fig. 9 a-c.
- aff. 1927 *Leda (Nuculana) perlonga* MANSUY – REED: 205, Taf. 17, Fig. 13-14, Taf. 18, Fig. 24.
- aff. 1976 *Nuculana perlonga* MANSUY – WEN SHIXUAN et al.: 23, Taf. 3, Fig. 9-11.
- aff. 1985 *Nuculana perlonga* MANSUY – ZHANG ZUO-MING et al.: 37, Taf. 3, Fig. 9, 12-14.
- aff. 1985 *Nuculana timorensis* (KRUMBECK) – ZHANG ZUO-MING et al.: 37, Taf. 3, Fig. 5.
- aff. 1991 *Mesoneilo perlonga* (MANSUY, 1914) – VU KHUC: 33, Taf. 15, Fig. 19-27.
- aff. 1993 *Nuculana perlonga* MANSUY – GOU ZONG-HAI: Taf. 1, Fig. 12.

Material: Drei doppelklappige Exemplare aus (3f) [PIW1999II/50, 51, 53], eine rechte Klappe aus (3l) [PIW1999II/51], ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 2075m [PIW1999II/422], ein eingebettetes Exemplar aus (2) [PIW1999II/423].

Anmerkungen: Insgesamt sechs unvollständig erhaltene Exemplare, die in ihrer Größe und der Lage der Wirbel der von MANSUY (1914) beschriebenen Art nahekommen. Das einzige erhaltene Rostrum (Taf. 1, Fig. 21) ist allerdings etwas schlanker als beim Holotypus. Ein Stück (PIW1999II/53) zeigt eine feine Radialsulptur ähnlich der im Folgenden beschriebenen *Nuculana (Nuculana) deffneri*.

### *Nuculana (Nuculana) deffneri* (OPPEL, 1856)

Taf. 2, Fig. 1-2

- \* 1856 *Leda Deffneri* sp. nov. – OPPEL in OPPEL & SUESS: 546, Taf. 2, Fig. 9.
- 1859 *Leda alpina* sp. nov. – WINKLER: 15, Taf. 1, Fig. 8.
- 1861 *Leda Titei* sp. nov. – MOORE: 504, Taf. 15, Fig. 25.
- 1861 *Leda alpina* WINKLER – WINKLER: 473, Taf. 7, Fig. 3.
- 1861 *Leda percaudata* sp. nov. – GÜMBEL: 407.
- ? 1861 *Leda complanata* GOLDF. – STOPPANI: 62, Taf. 8, Fig. 1-2.
- 1863 *Leda claviformis* SOW. – STOPPANI: 132, Taf. 30, Fig. 30, 31.
- 1864 *Leda percaudata* GÜMBEL – DITTMAR: 171 [cum synonymis].
- 1930 *Leda Deffneri* OPPEL – OSSWALD: 744, Taf. 53, Fig. 15.
- 1962 *Leda percaudata* GÜMBEL – ALLASINAZ: 333, Taf. 26, Fig. 4.
- ? 1976 *Nuculana yunnanensis* REED – WEN SHIXUAN et al.: Taf. 3, Fig. 12-13.
- ? 1993 *Nuculana? cordata* sp. nov. – GOU ZONG-HAI: 23, Taf. 1, Fig. 16.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus (3i) [PIW1999II/54]; eine rechte Klappe aus (1) [PIW1999II/55].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/54	>17,4	9,2	11,4	7,2
PIW1999II/55	>22,3	10,5	12,8	-

Beschreibung: Klappen für die Gattung relativ groß, vorne hoch und gut gerundet. Ende des spitz zulaufenden Rostrums bei den beiden vorliegenden Stücken abgebrochen. Charakteristische Skulptur aus feinen konzentrischen, zur Unterstützung der Grabfunktion leicht asymmetrisch geformten Rippen, die sich mit der Verschmälerung der Klappe nach hinten dichter drängen und schließlich an dem die Area abgrenzenden Wulst enden. Bei leicht angewitterter Oberfläche zeigt sich außerdem eine sehr feine Radialskulptur.

Anmerkungen: Die bei OPPEL & SUESS (1856) etwas undeutlich abgebildete Art wurde später fast gleichzeitig unter weiteren Namen beschrieben, die bereits DITTMAR (1864) als synonym erkannt, aber unverständlicherweise nicht unter dem ältesten verfügbaren Namen, sondern als „*Leda percaudata* GÜMBEL, 1861“ zusammengefasst hat. Eine gute spätere Revision der Art gibt OSSWALD (1930). Die ähnlichste Art ist *Nuculana yunnanensis* REED, 1927, die sich durch die höheren und weiter zurückgebogenen Wirbel unterscheidet. Die bei WEN SHIXUAN et al. (1976) unter diesem Namen abgebildeten Stücke nehmen morphologisch in dieser Hinsicht allerdings eine Zwischenstellung ein. *N. cordata* GOU ZHONG-HAI, 1993, insgesamt kleiner und im Verhältnis zur Länge etwas höher, könnte ein Jugendstadium von *N. deffneri* darstellen.

Lebensweise: Wie *Nuculana (Nuculana) naibandensis*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Mitteleuropa, Rhät; Alpen, Rhät; fraglich Himalaya (Südtibet), Nor; fraglich Sichuan (China), Nor.

Familie **Malletiidae** ADAMS & ADAMS, 1858

Gattung *Mesosaccella* CHAVAN, 1946

Typusart: *Nucula foersteri* MÜLLER, 1847 (ursprüngliche Festlegung).

*Mesosaccella subzelima* (KRUMBECK, 1913)

Taf. 2, Fig. 3-6

\* 1913 *Nucula* (? *Leda*) *subzelima* sp. nov. – KRUMBECK: 52, Taf. 3, Fig. 15-17.

1976 *Palaeoneilo tirolensis* (WÖHRMANN) – WEN SHIXUAN et al.: 21, Taf. 2, Fig. 17.

1976 *Palaeoneilo subzelima* (KRUMBECK) – WEN SHIXUAN et al.: 22, Taf. 2, Fig. 18-20.

1976 *Palaeoneilo tirolensis* (WÖHRMANN) – GU ZHIWEI et al.: 23, Taf. 19, Fig. 44.

1976 *Palaeoneilo* cf. *oviformis* (ECK) – GU ZHIWEI et al.: 23, Taf. 19, Fig. 29-30.

1985 *Palaeoneilo* cf. *tirolensis* (WÖHRMANN) – ZHANG ZUO-MING et al.: 37, Taf. 3, Fig. 15.

1993 *Palaeoneilo* cf. *oviformis* (ECK) – GOU ZONG-HAI: Taf. 1, Fig. 8.

Material: Zwei doppelklappige Exemplare aus NAY 1052,9 m [PIW1999II/57, 424], 15 doppelklappige Exemplare aus NAY 2075 m [PIW1999II/56, 58, 425], vier doppelklappige Exemplare und eine rechte Klappe aus Aliabad (3h) [PIW1999II/426], (3l) [PIW1999II/427], (3m) [PIW1999II/59, 428].

Maße [mm]:

n = 6	L	aL	H	W
Mittel	10,6	5,0	7,8	5,2
Median	9,7	4,7	7,3	5,1
Min.	7,9	3,7	5,7	3,9
Max.	15,7	7,1	12,1	7,4

Beschreibung: Die Klappen dieser Art sind nahezu gleichseitig, was ihre Orientierung erschwert. Am Dorsalrand befindet sich eine feine, spitz V-förmige Vertiefung zwischen den Klappen, die als Ansatzstelle eines externen, opisthodonten Ligamentes interpretiert wird. Unter dieser Voraussetzung sind die Wirbel leicht prosogyr und liegen geringfügig vor der Mitte. Die größte Höhe wird etwas hinter der Gehäusemitte erreicht, der Vorderrand ist spitzer als der Hinterrand. Vor dem Wirbel wird durch die Andeutung eines Umbonalrückens eine undeutliche Lunula abgetrennt. Der Schlossbau ist von einer einzigen isolierten rechten Klappe bekannt (Taf. 2, Fig. 6). Am Dorsalrand verdickt sich die ansonsten sehr dünne Schale zu einer Schlossplatte, die eine vordere und eine hintere Reihe feiner Zähne trägt. Zum Wirbel hin verschmälern sich die Zahnreihen, ohne aber von einem Resilifer unterbrochen zu werden. Die Breite der Schlossplatte bleibt dagegen auch unterhalb des Wirbels unverändert, sodass hier eine kleine Plattform freibleibt. Die Skulptur besteht nur aus den feinen Anwachsstreifen.

Anmerkungen: Triadische Arten der Familie Malletiidae wurden bisher den Gattungen *Palaeoneilo* HALL & WHITFIELD, 1869, *Phaenodesmia* BITTNER, 1895 und *Prosoleptus* BEUSHAUSEN, 1895 zugeordnet. *Prosoleptus* und *Phaenodesmia* besitzen triadische Typusarten und lassen sich bereits durch ihre externe Morphologie von anderen Gattungen dieser Familie abgrenzen. Das Schloss von *Prosoleptus* besitzt eine

längere hintere Zahnreihe, die sich zum Wirbel hin verschmälert und meist noch bis ein kurzes Stück vor den Wirbel reicht, wo sie mit dem hintersten, breiteren Zahn der vorderen Zahnreihe unmittelbar zusammenstößt (vgl. die Beschreibung der Typusart bei BITTNER 1895: 133). *Palaeoneilo* mit der devonischen Typusart *Nuculites constricta* CONRAD, 1842 ist neben der charakteristischen Einschnürung am hinteren Klappenende auch durch eine Besonderheit des Schlossbaus gekennzeichnet: Die beiden Enden der Zahnreihen greifen unterhalb des Wirbels übereinander, und zwar das der hinteren über das der vorderen (siehe z. B. DOUVILLÉ 1912: Fig. 5, 6). Dieses Charakteristikum fehlt den triadischen Arten ebenso wie eine vergleichbare hintere Einschnürung des Gehäuses. Ein großer Teil der als *Palaeoneilo* beschriebenen triadischen Arten lässt sich den wohl weiter zu fassenden Gattungen *Prosoleptus* und *Phaenodesmia* zuordnen. Es verbleiben einige nahezu gleichseitige Formen, deren Zahnreihen unter dem Wirbel zwar eine kleine Lücke einschließen können, die aber keinen Resilifer besitzen. Sie entsprechen damit der bisher nur aus Kreide und Jura beschriebenen Gattung *Mesosaccella* CHAVAN, 1946, die im *Treatise* (PURI 1969: N237) unkorrekterweise zu den Nuculanidae gestellt wurde (vgl. DUFF 1978: 27). Das Ligament von *Mesosaccella* scheint im übrigen ausschließlich opisthodont zu sein; die Annahme einer amphideten Anordnung ist bei DUFF (1978) jedenfalls nicht überzeugend dokumentiert.

Vergleiche: Eine stark an *Mesosaccella subzelima* erinnernde Art ist *M. tirolensis* (WÖHRMANN, 1889) aus den Nordtiroler *Cardita*-Schichten, die sich äußerlich nur durch eine etwas deutlichere Asymmetrie unterscheidet. Wie bei *M. subzelima*

verschmälern sich auch bei dieser Art die Zahnreihen unter dem Wirbel und lassen dabei einen Teil der Schlossplatte frei (von WÖHRMANN offenbar als Resilifer missinterpretiert), jedoch ist die eine Zahnreihe (nach WÖHRMANN die hintere) fast doppelt so lang wie die andere. Weitere triadische Vertreter der Gattung *Mesosaccella* sind *M. nanimensis* (HEALEY, 1908) und *M. whitchurchii* (HEALEY, 1908) aus dem Rhät Burmas. Beide Arten sind morphologisch leicht von *M. subzelima* zu unterscheiden.

Lebensweise: *Mesosaccella subzelima* lebte wie die übrigen hier beschriebenen Vertreter der Nuculoidea als flach grabender Substratfresser in feinkörnigen Sedimenten.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Buru (Indonesien), Nor; Himalaya (Südtibet), Nor; Tibet, Obertrias (Bolila-Fm.); Sichuan (China), Nor.

### Infraklasse **Autolamellibranchiata** GROBBEN, 1894

#### Unterklasse **Pteriomorphia** BEURLIN, 1944

#### Ordnung **Arcoidea** STOLICZKA, 1871

##### Überfamilie **Arcoidea** LAMARCK, 1809

##### Familie **Parallelodontidae** DALL, 1898

##### Unterfamilie **Parallelodontinae** DALL, 1898

---

## TAFEL 2

**Fig. 1-2. *Nuculana (Nuculana) deffneri* (OPPEL, 1856).** 1. PIW1999II/54. Aliabad (3i). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 2. PIW1999II/55. Nayband-Ort (2). Rechte Klappe, Außenseite, x 2.

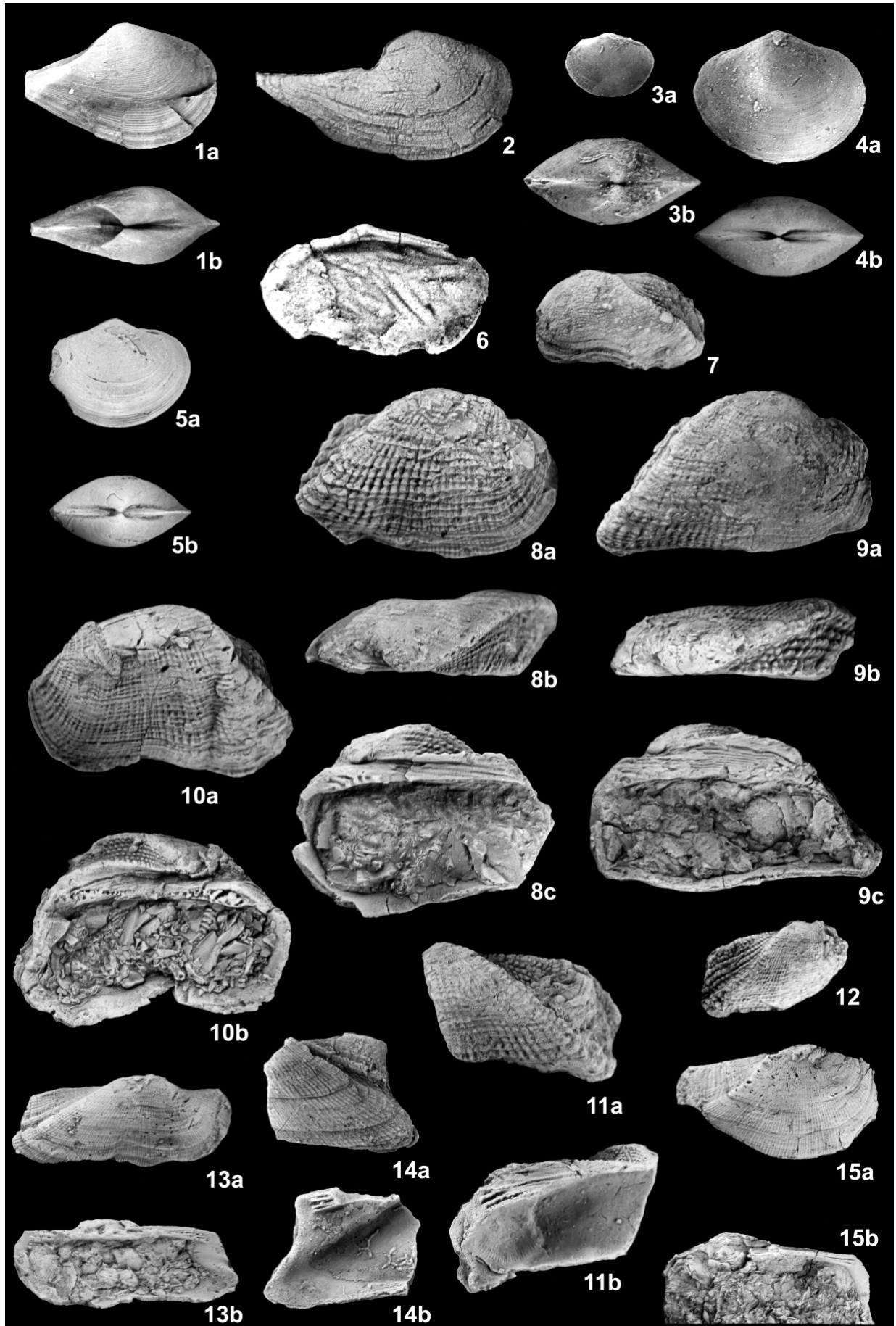
**Fig. 3-6. *Mesosaccella subzelima* (KRUMBECK, 1913).** 3. PIW1999II/58. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe x 2; b Dorsalansicht x 4. 4. PIW1999II/56. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 5. PIW1999II/57. Profil Nayband, Horizont NAY 1052,9 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht; x 2. 6. PIW1999II/59. Aliabad (3m). Rechte Klappe, Innenseite, x 4.

**Fig. 7-12. *Parallelodon tectum* sp. nov.** 7. PIW1999II/60. Bidestan-Member, Lok. (8). Linke Klappe, Außenseite, x 1. 8. PIW1999II/61 (Holotypus). Aliabad (3i). Rechte Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 2. 9. PIW1999II/62. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 2. 10. PIW1999II/63. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 11. PIW1999II/64. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 12. PIW1999II/65. Profil Nayband, Horizont NAY 2145,5 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 13-14. *Parallelodon* sp. A.** 13. PIW1999II/66. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 14. PIW1999II/67. Bidestan-Member, Lok. (9). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2.

**Fig. 15. *Grammatodon (Grammatodon)* sp. A.** PIW1999II/68. Aliabad (3h). Rechte Klappe, a Außenseite, b Innenseite; x 1.





Gattung *Parallelodon* MEEK & WORTHEN, 1866 (pro  
*Macrodon* LYCETT, 1845)

Typusart: *Macrodon rugosus* BUCKMANN, 1845.

*Parallelodon tectum* sp. nov.

Taf. 2, Fig. 7-12

Derivatio nominis: *Tectum* (lat.) = das Dach, wegen der sich aus Form und Skulptur ergebenden Assoziation.

Material: Eine rechte Klappe aus NAY 2145,5 m [PIW1999II/65]; drei linke und eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/62-64, 433], eine rechte und eine linke Klappe aus (3l) [PIW1999II/61, 434]; eine linke Klappe aus (8) [PIW1999II/60].

Holotypus. PIW1999II/61 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Rechte Klappe aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3l). Taf. 2, Fig. 8 a-c.

Diagnose: Klappen im Verhältnis zur Länge relativ hoch, mit deutlichem Mediansulcus und entsprechendem ventralen Byssusspalt. Schloss variabel, mit einigen unregelmäßigen subumbonalen Dentikeln und bis zu drei hinteren Leistenzähnen. Ligament überwiegend opisthodet mit drei bis sieben Ligamentrillen, die von hinten nach vorne leicht ansteigen.

Diagnosis: Valves in relation to length relatively high, with marked median sulcus and corresponding ventral byssal gap. Hinge variable, with some irregular subumbonal denticels and up to three posterior laterals. Ligament predominantly opisthodontic, with three to seven ligament grooves inclined slightly prosoclinely against hinge-line.

Beschreibung: Umriss abgerundet rechteckig. Klappen mit kräftigem Diagonalkiel, der den konkaven hinteren Flügel vom Hauptteil abgrenzt. Skulptur aus 35 bis 40 squamosen Radialrippen auf dem Hauptteil der Klappe und sechs bis acht weiteren auf dem Hinterflügel. Schloss mit einigen prosoklinen vorderen Zähnen, die sich zum Wirbel hin verstreuen und hinter dem Wirbel in unregelmäßige Dentikel übergehen (Taf. 2, Fig. 10b) oder ganz aussetzen (Taf. 2, Fig. 8c). Am hinteren Schlossrand befinden sich drei nach vorne geneigte Leistenzähne (Taf. 2, Fig. 11b). Ligamentarea schmal, mit drei bis sieben dicht gedrängten Rillen hinter dem Wirbel (Taf. 2, Fig. 8c, 9c). Vordere Ligamentrillen nicht beobachtet.

Vergleiche: Die ähnlichste Art ist der von NEWTON (1987) beschriebene „*Parallelodon* cf. *monobenensis*“ aus dem Nor des Wallowa-Terranes (Oregon, USA), der in Gesamtform, Schloss- und Ligamentbau mit der neuen Art übereinstimmt, jedoch fast die doppelte Anzahl an Radialrippen besitzt. *P. monobenensis* NAKAZAWA, 1956 aus dem Karn Japans unterscheidet sich durch seine hohe Ligamentarea mit amphideten,

chevronartig angeordneten Ligamentgruben, die für *Parallelodon* ja eigentlich typisch sind, stärker von diesen beiden Arten.

Anmerkungen: Die Gattungszuordnung beruht v. a. auf dem Verlauf der hinteren Lateralzähne, die parallel zur ventralen Begrenzung der Schlossplatte verlaufen (diese also nicht, wie bei *Grammatodon*, schneiden), sowie auf dem Besitz eines ausgeprägten Mediansulcus. Dagegen weicht *Parallelodon tectum* sp. nov. durch die überwiegend opisthodet angeordneten Ligamentgruben, die an die Gattung *Barbatia* GRAY, 1842 erinnern, sowie durch eine eher *Grammatodon*-typische „ventrale“ Konvergenz der vorderen Schlosszähne von dem gattungstypischen Grundbauplan ab. Allerdings hat NEWTON (1987: 15) gezeigt, dass sich die Anordnung der Zähne bei *Parallelodon* im Laufe der Ontogenese ändern kann. So besitzen juvenile Exemplare von *P.* cf. *monobenensis* eine „ventrale“ Konvergenz der Zähne, adulte hingegen eine „schlossparallele“ bis „dorsale“ Konvergenz, d. h. die Schlosszähne durchlaufen in der Ontogenese einen Konvergenzwechsel. TOKUYAMA (1960: 205) schlug für Arten mit dem durch *P. monobenensis* typisierten Schlossbau die Untergattung *P. (Palaeocucullaea)* vor, die im *Treatise* (COX et al. 1969) allerdings mit *Parallelodon* s. s. synonymisiert wird. In jedem Falle scheint der taxonomische Wert der Konvergenzrichtung der Schlosszähne häufig überbewertet zu werden.

Lebensweise: Der breite ventrale Byssusaustritt und der gerundet-rechteckige Klappenriss von *Parallelodon tectum* sprechen für eine epibyssate Lebensweise auf hartem Substrat (vgl. STANLEY 1972).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

*Parallelodon* sp. A.

Taf. 2, Fig. 13-14

Material: Eine rechte Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/66]; Fragment einer linken Klappe aus (9) [PIW1999II/67].

Maße [mm]:

	L	aL	H
PIW1999II/66	20,2	7,3	8,2

Beschreibung: Klappen gerundet-rechteckig und relativ langgestreckt. Wirbel prosogy, etwa ein Drittel der Gehäuselänge vom Vorderende entfernt, mit medianer, sich bis zum Ventralrand fortsetzender Depression. Hinterflügel deutlich differenziert, mit

einer radialen Faltrippe an der Basis. Skulptur aus gleichmäßig feinen Radialrippen, die sich mit den Anwachslinien überlagern. Schloss bei beiden Stücken unter dem Wirbel weggebrochen, aber *Parallelodon*-typischer Verlauf der hinteren Leistenzähne erkennbar (Taf. 2, Fig. 13b, 14b). Ligamentarea sehr schmal.

Anmerkungen: Die vorliegenden Stücke repräsentieren sicherlich eine neue Art, lassen aber für eine vollständige Diagnose nicht genügend Details erkennen. Externe Ähnlichkeit besitzt „*Arca*“ *juttensis* PICHLER, 1890 (= „*Macrodon strigilatum* MÜNSTER“ bei WÖHRMANN 1889) aus den Nordtiroler *Cardita*-Schichten, deren Schloss aber dem *Grammatodon*-Typ entspricht.

Unterfamilie **Grammatodontinae** BRANSON, 1942

Gattung *Grammatodon* MEEK & HAYDEN, 1861

Untergattung *Grammatodon* MEEK & HAYDEN, 1861

Typusart: *Arca (Cucullaea) inornata* MEEK & HAYDEN, 1861 (ursprüngliche Festlegung).

*Grammatodon (Grammatodon)* sp. A.

Taf. 2, Fig. 15 a-b

Material: Eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/68].

Beschreibung: Ein fragmentarisch erhaltenes Exemplar mit gleichmäßig feinen Radialrippen und einigen deutlichen Wachstumsunterbrechungslinien. Wirbel relativ weit hinten gelegen. Vom Schloss nur drei hintere Leistenzähne und ein kleiner Bereich der relativ hohen Ligamentarea erhalten.

Anmerkung: Wegen der unvollständigen Erhaltung des Schlosses beruht die Gattungszuordnung auf externen Gehäusemerkmalen wie der Lage des Wirbels, dem gerundeten Ventralrand und dem Fehlen eines ventralen Sinus.

Untergattung *Cosmetodon* BRANSON, 1942

Typusart: *Arca keyserlingii* d'ORBIGNY, 1850 (ursprüngliche Festlegung).

*Grammatodon (Cosmetodon) mediodepressum*  
(KRUMBECK, 1913)

Taf. 3, Fig. 4-8

1908 *Grammatodon lycettii* MOORE, sp. – HEALEY: 11, Taf. 1, Fig. 15-19.

\* 1913 *Macrodon mediodepressum* sp. nov. – KRUMBECK: 54, Taf. 3, Fig. 20 a-b.

? 1924 *Macrodon* cf. *mediodepressum* KRUMBECK – KRUMBECK: 238.

Material: Drei linke und eine rechte Klappe aus (2) [PIW1999II/74, 435]; ein doppelklappiges Exemplar, zwei linke und drei rechte Klappen aus (3l) [PIW1999II/71, 73, 436], (3o) [PIW1999II/72, 437], (3p) [PIW1999II/75].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W/2
PIW1999II/71	>13,5	>5,5	7,3	-
PIW1999II/72	10,5	3,5	5,7	2,25
PIW1999II/73	>18,6	>5,8	9,2	-
PIW1999II/74	9,5	3	4,3	2
PIW1999II/75	14,8	5,6	6,8	-

Beschreibung: Die Skulptur der langgestreckten Klappen besteht aus gut 30 Radialrippen, die vorne etwas kräftiger ausgebildet sind als auf der Latera. Der durch einen Kiel abgetrennte Hinterflügel trägt zwei bis vier weitere, sehr kräftige Radialrippen. In der Mitte des weit vorne liegenden Wirbels befindet sich eine leichte Depression, die sich bei großen Exemplaren bis zum Ventralrand fast vollständig ausglättet. Die Schlosszähne sind fein gerieft und besitzen die gattungstypische fächerförmige Anordnung (Taf. 3, Fig. 6c). Die schmale Ligamentarea ist hinter dem Wirbel scharf, davor nur undeutlich begrenzt (Taf. 3, Fig. 5b).

Anmerkungen: KRUMBECK (1913) lag bei der Aufstellung der Art nur ein kleines Exemplar vor (Länge 12 mm), bei dem die namensgebende mediane Depression wesentlich stärker ausgeprägt ist als bei den größeren, von HEALEY (1908) unter dem Namen „*Grammatodon lycettii* MOORE, sp.“ abgebildeten Stücken. Am vorliegenden Material lässt sich die Ausglättung dieser Einsenkung mit zunehmender Gesamtgröße schön demonstrieren (vgl. Taf. 3, Fig. 7 mit Fig. 6a).

Vergleiche: *Grammatodon (Cosmetodon) lycettii* (MOORE, 1861) unterscheidet sich durch die nur schwach angedeutete Radialberippung deutlich genug von *G. (Cosmetodon) mediodepressum*, um beide Arten zu trennen. Der Holotypus von *G. (Cosmetodon) bavaricum* (WINKLER, 1861) ist nach KRUMBECK (1913: 54) stark verdrückt, was einen Vergleich mit dieser Art erschwere. Dennoch könne *G. (Cosmetodon) mediodepressum* durch seine größere Länge, stärkere Ausbildung des Diagonalkiels und

kräftigere Skulptur konsequent von *G. (Cosmetodon) bavaricum* unterschieden werden.

Lebensweise: Der langgestreckte, mit einem leichten Sinus versehene Ventralrand und der rechteckige Umriss der Klappen sind als Anpassungen an eine epibyssate Lebensweise zu werten (STANLEY 1972).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Burma, Rhät; Buru (Indonesien), Nor.

*Grammatodon (Cosmetodon) sp. A.*

Taf. 3, Fig. 1, 3

Material: Fragment einer linken Klappe aus (3h) [PIW1999II/69], eine rechte Klappe aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/70].

Beschreibung: Der größte Vertreter der Arcoidea innerhalb der vorliegenden Fauna ist nur mit zwei Bruchstücken überliefert, bei denen der Mediansulcus den Ventralrand im hinteren Klappendrittel erreicht. Die Skulptur besteht aus feinen, gleichmäßigen Radialrippen, die sich auch auf den steil abfallenden Hinterflügel erstrecken. Der schmale Schlossrand lässt bei einem Stück zwei rudimentär erhaltene hintere Leistenzähne und unterhalb des Wirbels einige sehr feine Kerbzähne erkennen (Taf. 3, Fig. 1b). Auf der hohen Ligamentarea befinden sich feine, chevronartig angeordnete Ligamentgruben.

*Grammatodon (Cosmetodon) sp. B.*

Taf. 3, Fig. 2 a-b

Material: Eine linke Klappe aus (3l) [PIW1999II/83].

Beschreibung: Fragment einer fein radial berippten linken Klappe, bei der die relativ langen, fein gerieften vorderen und hinteren Leistenzähne unterhalb des Wirbels fächerförmig konvergieren. Der ventrale und hintere Klappenteil ist abgebrochen.

Vergleiche: Möglicherweise handelt es sich bei diesem Stück nur um ein juveniles Exemplar des oben beschriebenen *Grammatodon (Cosmetodon) sp. A.* Der Vergleich wird durch die unvollständige Erhaltung des Schlosses bei *G. (Cosmetodon) sp. A.* und der Gesamtform bei *G. (Cosmetodon) sp. B.* erschwert. Eine ähnliche Art ist bei GOU ZONG-HAI (1993: Taf. 2, Fig. 12) als *Parallelodon cf. sturi* BITTNER, 1895 abgebildet. Das Schloss dieser Art ist jedoch unbekannt.

Gattung *Catella* HEALEY, 1908

Typusart: *Catella laticlava* HEALEY, 1908 (Monotypie).

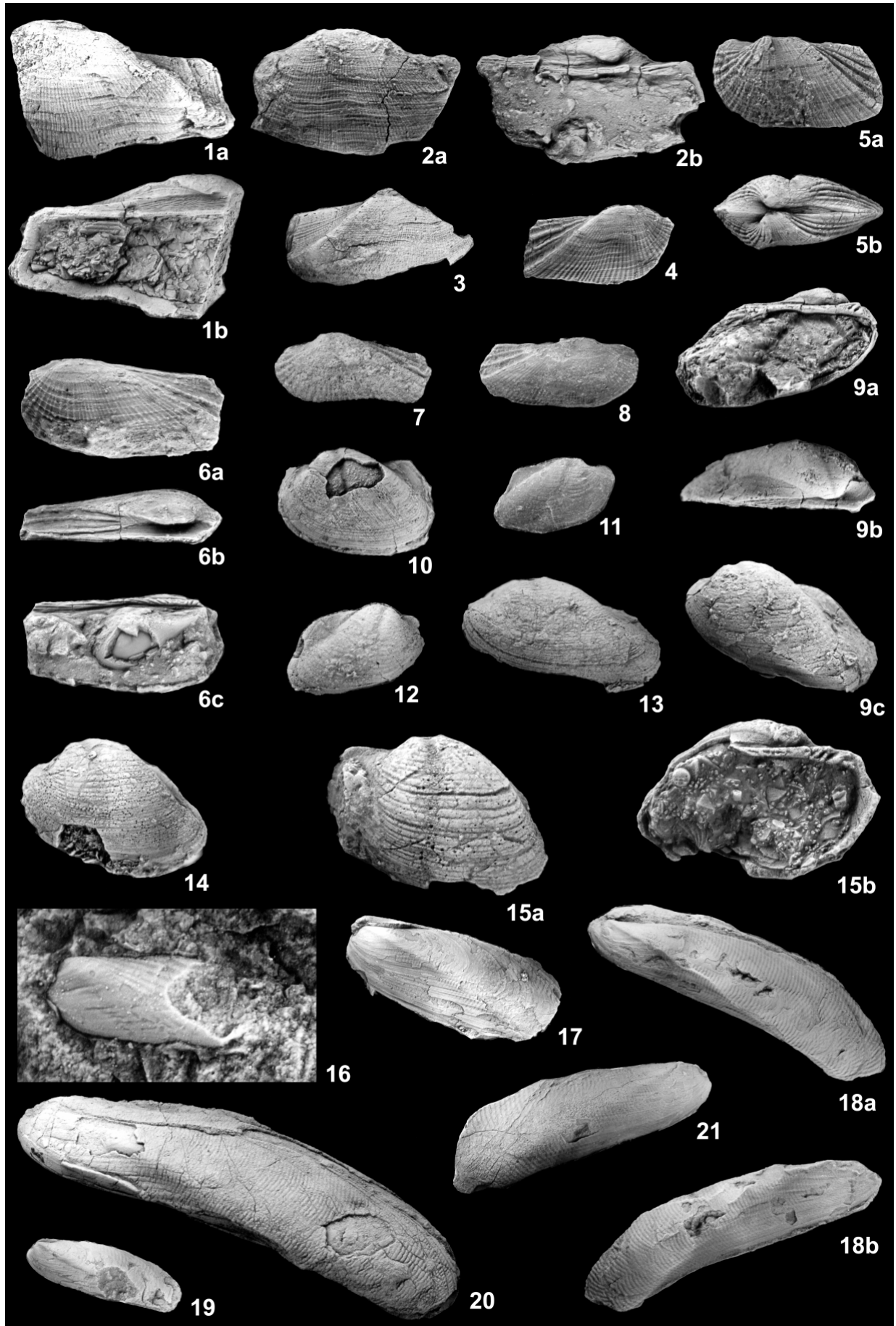
*Catella laticlava* HEALEY, 1908

Taf. 3, Fig. 9-15

- \* 1908 *Grammatodon (Catella) laticlava* sp. nov. – HEALEY: 13, Taf. 1, Fig. 20-23.
- ? 1927 *Cucullaea (Macrodon) cf. impressa* (MÜNSTER) – REED: 209.
- 1976 *Catella nyangensis* sp. nov. – CHEN, WEN & LAN (in GU ZHIWEI et al.): 124, Taf. 25, Fig. 15-17.
- 1976 *Catella nyangensis* CHEN, WEN & LAN – WEN SHIXUAN et al.: 37, Taf. 7, Fig. 1-5.
- 1976 *Catella laticlava* HEALEY – MA QIHONG et al.: 283, Taf. 27, Fig. 22-27.

TAFEL 3

- Fig. 1, 3.** *Grammatodon (Cosmetodon) sp. A.* 1. PIW1999II/69. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 3. PIW1999II/70. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.
- Fig. 2 a-b.** *Grammatodon (Cosmetodon) sp. B.* PIW1999II/83. Aliabad (3l). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2.
- Fig. 4-8.** *Grammatodon (Cosmetodon) mediodepressum* (KRUMBECK, 1913). 4. PIW1999II/71. Aliabad (3l). Rechte Klappe, Außenseite, x 2. 5. PIW1999II/72. Aliabad (3o). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht; x 3. 6. PIW1999II/73. Aliabad (3l). Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 2. 7. PIW1999II/74. Nayband Ort (2). Linke Klappe, Außenseite, x 3. 8. PIW1999II/75. Aliabad (3p). Rechte Klappe, Außenseite, x 2.
- Fig. 9-15** *Catella laticlava* HEALEY, 1908. 9. PIW1999II/76. Linke Klappe; a Innenseite, b Dorsalansicht, c Außenseite; x 2. 10. PIW1999II/77. Linke Klappe, Außenseite, x 2. Mediane Innenrippe als Eindruck im Bereich der abgeplatzen Schale gut sichtbar. 11. PIW1999II/78. Rechte Klappe, Außenseite, x 2. 12. PIW1999II/79. Rechte Klappe, Außenseite, x 2. 13. PIW1999II/80. Linke Klappe, Außenseite, x 2. 14. PIW1999II/81. Linke Klappe, Außenseite, x 2. 15. PIW1999II/82. Linke Klappe, a Außenseite, b Innenseite; x 4. Alle Stücke aus Aliabad, Horizont (3o).
- Fig. 16.** *Lithophaga? sp. A.* PIW1999II/83. Parvadeh, Horizont PAR-I 119,5 m. Linke Klappe (Steinkern), Außenseite, x 10.
- Fig. 17-21.** *Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli* (STUR, 1851). 17. PIW1999II/84. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. 18. PIW1999II/85. Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. 19. PIW1999II/86. Parvadeh, Horizont PAR-I 68 m. Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. 20. PIW1999II/87. Howz-e-Khan-Member, Lok. (5). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. 21. PIW1999II/88. Parvadeh, Horizont PAR-I 28,5 m. Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, x 1.



- ? 1976 *Parallelodon impressa* [sic] (MÜNSTER) – MA QIHONG et al.: 281, Taf. 27, Fig. 9.  
 1984 *Catella laticlava* HEALEY – ZHANG JINGHUA: Fig. 16.  
 1985 *Catella laticlava* HEALEY – ZHANG ZUO-MING et al.: 62, Taf. 18, Fig. 1-3, 5, 8, 12.  
 1990 *Parallelodon imperessa* [sic] (MÜNSTER) – SHA JINGENG & CHEN CHUZHEN: 138, Taf. 1, Fig. 3-4.

Material: Drei linke Klappen aus NAY 1949 m [PIW1999II/438]; ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/439]; zwei linke Klappen aus (3a) [PIW1999II/440], neun linke und neun rechte Klappen aus (3o) [PIW1999II/76-82, 441].

Beschreibung: Kleinwüchsige Art mit wenig bis deutlich diagonal gestreckten Klappen, die mit unterschiedlich stark ausgeprägten konzentrischen Rippen skulptiert sind. Charakteristische mediane Depression, die auf Steinkernen als scharfe Furche erscheint (Taf. 3, Fig. 10). Hinterer Flügel schmal, durch gerundeten Kiel abgegrenzt. Schloss vom *Grammatodon*-Typ (Taf. 3, Fig. 9a, 15b). Ligamentarea schmal, mit chevronartig angeordneten Gruben (Taf. 3, Fig. 9b).

Anmerkungen: Bereits HEALEY (1908) weist auf die große Variation des Umrisses bei dieser Art hin, die auch durch die hier vorliegenden Exemplare bestätigt wird. Die als *Catella nyangensis* CHEN, WEN & LAN, 1976 beschriebenen Stücke lassen sich innerhalb dieser Variationsbreite zwanglos zu *C. laticlava* stellen. „*Arca*“ *impressa* MÜNSTER, 1841 aus den Cassianer Schichten stimmt im Umriss ebenfalls weitgehend überein, besitzt aber einen flacheren Mediansulcus und keine echten konzentrischen Rippen, sondern nur eine feine Anwachsstreifung. Eine Zugehörigkeit dieser Art zu *Catella* ist allerdings trotz des unbekanntes Schlossbaus wahrscheinlich.

Lebensweise: Die posteroventrale Streckung der Klappen, der abgerundete Umriss und das Fehlen einer ventralen Abflachung weisen auf eine semi-infaunale, vermutlich endobyssate Lebensweise dieser Art hin.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Burma, Rhät; Himalaya (Südtibet), Nor; Yunnan (China), Nor; Basubangda (Tibet), Obertrias (Bagong-Fm.); Yushu (Qinghai, China), Obertrias.

## Ordnung Mytiloidea FÉRUSSAC, 1815

Anmerkungen: Die Mytiloidea werden heute von vielen Autoren aus den Pteriomorphia herausgelöst und mit den Modiomorphoidea NEWELL, 1969 in der Unterklasse Isofilibranchia IREDALE, 1939 geführt

(z. B. POJETA 1978, POJETA & RUNNEGAR 1985, CARTER 1990, SKELTON & BENTON 1993, LILJEDAHL 1994). Diese beiden Ordnungen besitzen zwar übereinstimmend ein externes, opisthodes Ligament, das aber bei den Modiomorphoidea parivinkular (siehe z. B. CARTER 1990: 266, fig. 49 a), bei den Mytiloidea dagegen planivinkular ausgebildet ist. Parivinkulare Ligamente, d. h. solche, die an einer echten Nymphen ansetzen und sich dorsal blattfederartig durchkrümmen, sind nach WALLER (1998: 32) ein autapomorphes Merkmal der Heteroconchia. Bei dem planivinkularen Ligament der Mytiloidea wird dagegen nur der fibröse Teil von einer „Pseudonymphen“ (WALLER 1990: 59) unterlagert, die keine zusätzliche Krümmung des Gesamtligamentes bewirkt. Die ontogenetische Entwicklung des fibrösen Ligamentes verläuft bei den Mytiloidea außerdem wie bei den übrigen Pteriomorphia, aber im Gegensatz zu den Heteroconchia, diskontinuierlich beim Übergang vom nepionischen zum adulten Ligament (WALLER 1990: 65, 1998: 21). Die morphologische Ähnlichkeit zwischen Mytiloidea und Modiomorphoidea dürfte also eher Folge der in beiden Gruppen dominierenden endobyssaten Lebensweise sein als ein Hinweis auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft.

### Überfamilie Mytiloidea RAFINESQUE, 1815

#### Familie Mytiliidae RAFINESQUE, 1815

#### Unterfamilie Lithophaginae ADAMS & ADAMS, 1857

#### Gattung *Lithophaga* RÖDING, 1798

Typusart: *Mytilus lithophagus* LINNÉ, 1780 (Monotypie).

#### *Lithophaga?* sp. A

Taf. 3, Fig. 16

Material: Ein Exemplar aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/83].

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/83	>4.6	1.8

Beschreibung: In den Korallenriffen der Nayband-Formation treten verbreitet Anbohrungen von etwa 3 mm Durchmesser auf, in denen im Anbruch oft Querschnitte dünnschaliger Muscheln erkennbar sind. Ein einziges aufgefundenes Exemplar liegt mit seiner linken Seite frei, von der jedoch die Schale abgeplatzt

ist. Hinter dem Diagonalrücken sind einige schwache Radialrippen erkennbar, davor ein schwacher Sulcus.

Anmerkungen: Das älteste bisher bestätigte Vorkommen Gattung *Lithophaga* liegt in den ebenfalls obertriadischen Zlambachschichten der Alpen (KLEEMANN 1994), während sich ältere beschriebene Vorkommen nicht bestätigen ließen (KLEEMANN 1990: 120). Das vorliegende Stück weicht von *Lithophaga* s. s. durch die posteriore Berippung und den Mediansulcus ab.

Lebensweise: Chemisch in Riffen bohrende Art.

Gattung *Inoperna* CONRAD, 1875

Untergattung *Triasoperna* REPIN, 1996

Typusart: „*Inoperna (Triasoperna) prima* REPIN, 1996“ = *Modiola schafhaeutli* STUR, 1851 (ursprüngliche Festlegung).

*Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli* (STUR, 1851)

Taf. 3, Fig. 17-21; Taf. 4, Fig. 1-3

- \* 1851 *Modiola Schafhäutli* sp. nov. – STUR: 22.
- 1854 *Modiola texta* sp. nov. – SCHAFHÄUTL: 285, Taf. 8, Fig. 21.
- 1861 *Modiola schafhaeutli* STUR – WINKLER: Taf. 9, Fig. 6.
- 1862 *Mytilus schafhaeutli* STUR – STOPPANI: 66, Taf. 10, Fig. 8, 9.
- 1864 *Modiola Schafhaeutli* STUR 1851 – DITTMAR: 169 [cum synonymis].
- 1864 *Modiola strigillata* sp. nov. DITTMAR – DITTMAR: 169, Taf. 3, Fig. 1.
- 1917 *Modiola schafhaeutli* STUR – GOETEL: 177.
- 1962 *Modiola schafhaeutli* STUR – ALLASINAZ: 337, Taf. 24, Fig. 9.
- 1972 *Modiola schafhaeutli* – SEILACHER: Fig. 5b.
- 1983 *Anomia* [sic!] *schafhaeutli* WINKELR – KUSS: Taf. 23, Fig. 8.
- 1996 *Inoperna (Triasoperna) prima* REPIN, sp. nov. – REPIN: 7, Taf. 2, Fig. 4-6.

Material: 17 vollständige, doppelklappige Exemplare sowie 24 Bruchstücke bzw. isolierte Klappen aus PAR-I 28,5 m [PIW1999II/88], PAR-I 68 m [PIW1999II/86], PAR-I 140,5 m [PIW1999II/442], PAR-I Bidestan-Member unhorizontiert [PIW1999II/84], PAR-II 110,5 m [PIW1999II/443], PAR-II 116 m [PIW1999II/444]; aus (4) [PIW1999II/85, 89, 91, 445]; aus (5) [PIW1999II/87, 90, 446].

Beschreibung: Das Gehäuse ist mittelgroß, schmal und weit nach hinten gestreckt. Dorsal- und Ventralrand verlaufen etwa parallel und sind hinten in ventrale Richtung gekrümmt, bei großen Exemplaren ausgeprägter als bei kleinen Stücken (vgl. Taf. 3, Fig. 17, 19 mit Fig. 18, 20). Von den weit vorne liegenden,

aber nicht endständigen Wirbeln erstreckt sich ein gerundeter Diagonalrücken bis zum posteroventralen Klappenende. Die Skulptur der dünnen Schale besteht neben deutlichen Anwachslineien, die ein Stück weit oberhalb des Diagonalrückens umbiegen, aus zwei Serien bogenförmiger, nach hinten konvexer Rippen, die sich etwa dort schneiden, wo die Anwachslineien umbiegen, nämlich kurz oberhalb des Diagonalrückens. Am deutlichsten ist diese Skulptur am hinteren Klappenende ausgebildet, während sie in Wirbelnähe und unterhalb des Diagonalrückens undeutlicher wird oder ganz verschwindet.

Anmerkungen: *Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli* ist der früheste bekannte Vertreter der Gattung *Inoperna* und die bislang einzige Art der Untergattung *Triasoperna*. Von *Inoperna* s. s. unterscheidet sich *Triasoperna* besonders durch seine divarikate Berippung und die daraus abzuleitende grabende Lebensweise (s. u.).

Lebensweise: Für die Gattung *Inoperna* s. s. wird auf Grund ihrer Gehäusemorphologie allgemein eine semi-infaunale (endobyssate) Lebensweise angenommen (z. B. FÜRSICH et al. 1995: Tab. 1). Die divarikate Skulptur von *Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli* stellt dagegen eine typische Anpassung an eine grabende Lebensweise dar, die der Unterstützung der „Vorschubanker“-Funktion der Klappen dient, wenn der Fuß beim Graben in das Sediment vorgetrieben wird (vgl. SEILACHER in REIF 1981: 114). Die Klappen werden dabei durch Kontraktion des vorderen Adduktors hinten gespreizt und gegen die Wand des Ganges gedrückt, weshalb die Skulptur dort auch am deutlichsten entwickelt ist. SEILACHER (1972: 328) fasst solche Berippungsformen, die konvergent bei verschiedenen weiteren Taxa auftreten, als „*Solecurtus*-Typ“ zusammen. Trotz ihrer typischen Grabskulptur hat *I. (Triasoperna) schafhaeutli* vermutlich nur flach-infaunal gelebt, da bei den Mytiloidea ausgeprägte Siphonen fehlen (z. B. COX et al. 1969: N270). Die für eine grabende Lebensweise insgesamt eher ungünstige Gehäuseform (starke Wölbung und posteroventrale Krümmung der Klappen) spricht außerdem dafür, dass sich *I. (Triasoperna) schafhaeutli* von einem endobyssaten Vorfahren ableitet, also vermutlich nicht die Stammform der späteren (ebenfalls endobyssaten) *Inoperna*-Arten war, sondern einen bei den Mytiloidea einmaligen Seitenzweig mit grabender Lebensweise repräsentiert.

Vorkommen: *Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli*, seit langem aus dem Rhät der Alpen bekannt, erreicht

im Iran offensichtlich ihre östlichste Verbreitungsgrenze.

Unterfamilie **Modiolinae** KEEN, 1958

Gattung *Modiolus* LAMARCK, 1799

Typusart: *Mytilus modiolus* LINNÉ, 1758  
(nachträgliche Festlegung GRAY 1847).

*Modiolus frugi* (HEALEY, 1908)

Taf. 4, Fig. 4 a-c

- \* 1908 *Modiola frugi* sp. nov. – HEALEY: 54, Taf. 8, Fig. 10.
- ? 1927 *Modiola frugi* HEALEY – REED: 233, Taf. 19, Fig. 3.
- ? 1976 *Modiolus frugi* (HEALEY), 1908 – GU ZHIWEI et al.: 250, Taf. 41, Fig. 12.
- 1976 *Modiolus frugi* (HEALEY) – MA QIHONG et al.: 325, Taf. 36, Fig. 35, 37.
- 1991 *Modiolus frugi* HEALEY, 1908 – VU KHUC: 39, Taf. 16, Fig. 19-21.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus (3) [PIW1999II/92].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/92	14	0,7	9,5	< 7,7

Beschreibung: Kleiner, bis auf die Anwachslinien unskulptierter *Modiolus* mit einem Diagonalwinkel von ca. 40°.

Anmerkungen: Das vorliegende Stück stimmt in Größe, Umriss und Verlauf des Diagonalrückens vollständig mit dem Holotypus überein. Das von REED (1927) abgebildete Exemplar, das GU ZHIWEI et al. (1976) offenbar neu abgebildet haben, besitzt dagegen ein stärker zugespitztes Vorderende. Da *Modiolus frugi* auf nur einem einzigen Exemplar begründet wurde, lässt sich nicht entscheiden, ob diese

Abweichung innerhalb der spezifischen Variationsbreite liegt.

Lebensweise: Endobyssater Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Burma, Rhät; Yunnan (China), Nor; Vietnam, Nor.

Ordnung **Pterioida** NEWELL, 1965

*incertae subordinis*

Überfamilie **Ambonychioidea** MILLER, 1877

Anmerkungen: Diese Überfamilie lässt sich keiner der innerhalb der Pterioida verfügbaren Unterordnungen zuordnen. Nach WALLER (1998: Fig. 4 und S. 25) sind die Ambonychioidea auf Grund ihrer Schalenmikrostruktur als Schwestergruppe der „Eupteriomorphia“ (= Pterioida excl. Ambonychioidea) anzusehen, von denen sie sich wiederum durch ihre (primitive) Gleichklappigkeit und durch einige Autapomorphien wie einer im vorderen Bereich diskontinuierlichen Palliallinie unterscheiden. In einer konsequenten phylogenetischen Systematik müssten sie den gleichen Rang wie die Eupteriomorphia erhalten.

Familie **Mysidiellidae** COX, 1964

Anmerkungen: Die Frage der systematischen Stellung dieser Gruppe beschäftigte bereits BITTNER (1891, 1892), der die Ähnlichkeit seiner neuen Gattung „*Mysidia*“ (= *Mysidiella* COX, 1964, non *Mysidia* WESTWOOD, 1840) sowohl zu *Ambonychia* als auch zu den Mytilidae betont. Die Interpretation der breiten Schlossplatte als Ansatzstelle eines vorderen Aduktors gab den Ausschlag zu Gunsten der Mytilidae, der sich auch COX (1964) und COX et al. (1969)

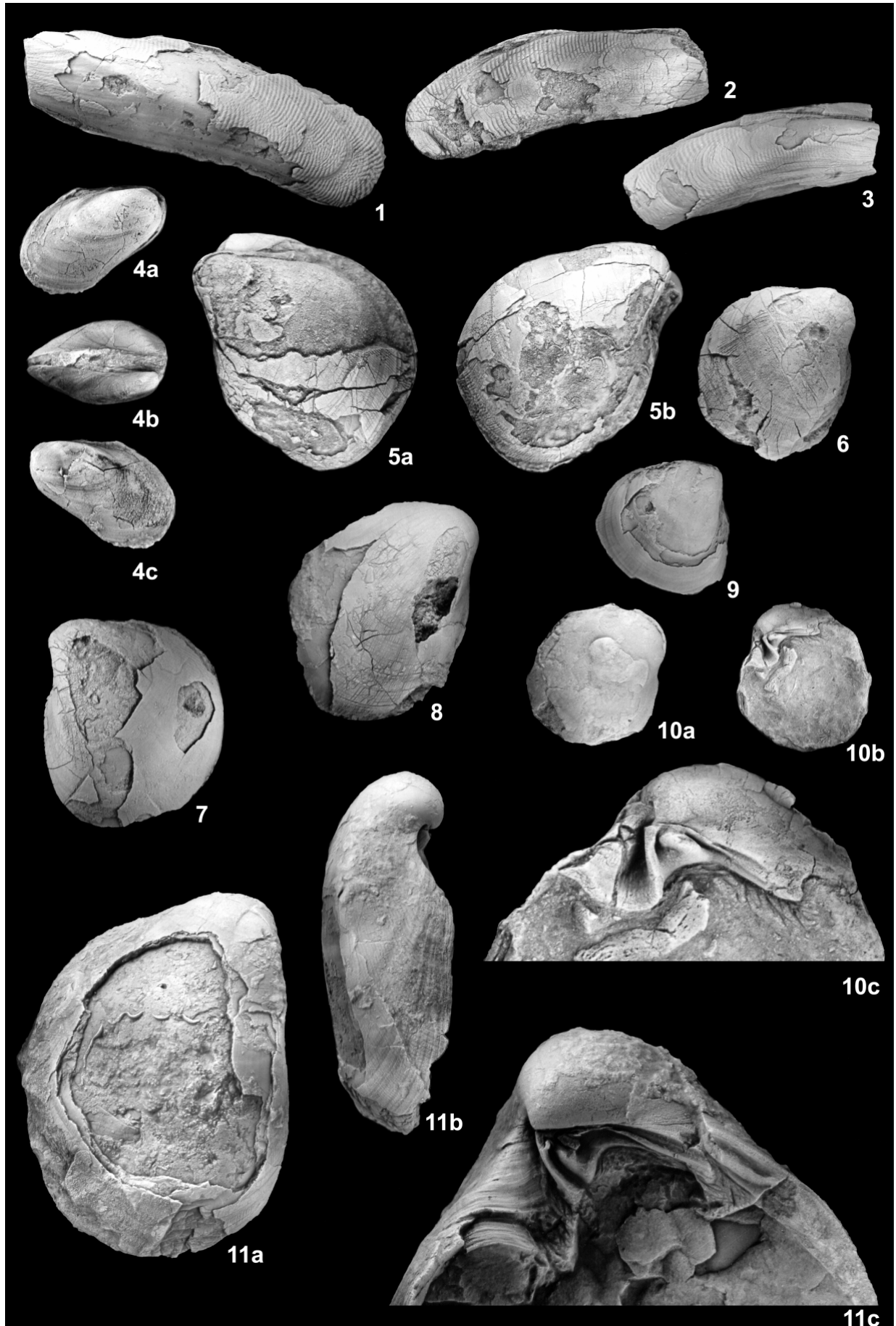
#### TAFEL 4

**Fig. 1-3.** *Inoperna (Triasoperna) schafhaeutli* (STUR, 1851). **1.** PIW1999II/89. Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. **2.** PIW1999II/90. Howz-e-Khan-Member, Lok. (5). Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, x 1. **3.** PIW1999II/91. Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, x 1.

**Fig. 4.** *Modiolus frugi* HEALEY, 1908. PIW1999II/92. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht (linke Klappe oben), c linke Klappe; x 2.

**Fig. 5-11.** *Mysidiella imago* sp. nov. **5.** PIW1999II/93. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. **6.** PIW1999II/94. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **7.** PIW1999II/95. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1. **8.** PIW1999II/96. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **9.** PIW1999II/97. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **10.** PIW1999II/98. Zefreh („Salzbrunnen“) nördlich Isphahan (*legit* Prof. SEYED EMAMI). Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 1; c Schloss x 3. **11.** PIW1999II/99 (Holotypus). Bidestan-Member an der Südwestflanke des Kuh-e-Nayband. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Vorderansicht x 1; c Schloss x 2.





anschlüssen. NEVESSKAYA et al. (1971) rechneten die Familie dagegen den Ambonychioidea zu. Diese Zuweisung erscheint auf Grund der Gesamtform, des Schlossbaus und der Schalenmikrostruktur sinnvoller (s. u.).

Vergleiche: Die extern ähnlichen Pergamiidae COX, 1969 unterscheiden sich von den Mysidiellidae durch den Besitz einer (schmalen) Ligamentarea, auf der eine dreieckige Ligamentgrube liegt. Die Zuordnung dieser Familie zu den Pterioidea (COX et al. 1969) erscheint daher - entgegen NEVESSKAYA et al. (1971) und CARTER (1990), die sie ebenfalls den Ambonychioidea zurechnen, - plausibler.

Gattung *Mysidiella* COX, 1964 (pro *Mysidia* BITTNER, 1891, non WESTWOOD, 1840)

Typusart: *Mysidia orientalis* BITTNER, 1891 (Monotypie).

Revidierte Diagnose: Klappen deutlich höher als lang, mit endständigen, prosogyren Wirbeln. Schalenränder unterhalb der Wirbel zu einer tiefen Lunula umgeschlagen, dabei zwischen den Klappen leicht klaffend. Schlossrand relativ kurz und leicht konvex, mit Rinne zur Befestigung des submarginalen Ligamentes. Schloss auf Schlossplatte gelegen, in einer Klappe mit prosokliner, nicht über die Kommissurebene hinausragender Leiste, auf der Gegenklappe mit Zahn, der hinter bzw. über der genannten Leiste der gegenüberliegenden Klappe eingreift. Eine Fixierung dieser Schlosselemente auf eine bestimmte Klappe besteht nicht, d. h. bei manchen Individuen befindet sich der Zahn in der rechten Klappe (Taf. 4, Fig. 10c) und die Zahngrube in der linken, bei anderen Individuen (Taf. 4, Fig. 11c) umgekehrt. Schale dreischichtig: äußere Schicht foliat-kalzitisch, mittlere und innere Schalenschicht nur rekristallisiert bekannt, also vermutlich primär aragonitisch (Abb. 16).

Revised diagnosis: Valves distinctly higher than long, with prosogyrate umbones situated at the extreme anterior end. Below the umbones, the shell margin is folded inward forming a deep lunula and gaping between both valves. The relatively short, slightly convex hinge margin is fitted with a rim for the attachment of a submarginal ligament. Hinge with well developed hinge plate, carrying a prosocline ridge in one valve which does not project beyond the commissural plane. On the opposite valve, a strong tooth is developed in a dorsal position with regard to this ridge, clearly projecting beyond the commissural plane and articulating above (behind) the ridge of the opposite valve. The mentioned hinge elements are not fixed to one valve, i. e. there are individuals with the tooth in the right valve (Pl. 4 Fig. 10c) and the groove in the left and vice versa (Pl. 4 Fig. 11c). Outer shell layer formed by foliated calcite. Middle and inner shell layers only known

recrystallized, probably because of their originally aragonitic composition.

Anmerkungen: BITTNER (1891) lagen bei der Aufstellung der Gattung nur rechte Klappen vor, von denen offenbar nur eine den Schlossbau erkennen ließ. Eine linke Klappe, die er ein Jahr später beschrieb (BITTNER 1892), erwies sich als exaktes Spiegelbild der bekannten rechten Klappe, d. h. beide Leisten der Schösser kamen übereinander zum Liegen, anstatt sich zu verzahnen. BITTNER (1892) schloss daraus, dass diese Leisten keine Zähne, sondern die Begrenzungsleisten des vorderen Adduktors darstellten, der auf dem hinteren Bereich der Schlossplatte inserierte. Das jetzt vorliegende Material zeigt dagegen, dass die weiter vorne gelegene Leiste das Widerlager eines kräftigen Zahnes der Gegenklappe darstellt, die Lage dieses Zahnes aber nicht auf eine Klappe fixiert ist. Die BITTNER (1892) vorliegende linke Klappe ist offenbar eine zu der rechten Klappe transponierte, was bei nur zwei vorliegenden Schössern statistisch nicht unwahrscheinlich ist. Die zwischen Lunularrand und vorderer Leiste freibleibende Vertiefung lässt sich am ehesten als Grube zur Aufnahme des Schalenrandes der Gegenklappe interpretieren, der somit der zusätzlichen Artikulation diene. Für eine Muskelansatzstelle (z. B. für den Byssusretraktor) erscheint diese Grube zu schmal und zu tief.

Die systematische Stellung der Mysidiellidae bleibt zwar unsicher, aber einige Beobachtungen an dem neuen Material machen eine Verwandtschaft mit den Ambonychioidea wahrscheinlicher als die häufiger angenommene Zugehörigkeit zu den Mytiloidea. So ist das Schloss vergleichbar mit einigen Gattungen der Ambonychioidea, die unter dem Wirbel eine kräftige Schlossplatte mit amorphen Zähnen besitzen (z. B. *Gosseletia*, *Boiomytilus*). Die Ähnlichkeit des Ligamentes mit dem von *Atomodesma* v. BEYRICH, 1864 erwähnte bereits BITTNER (1892). Kalzit kommt bei den Mytiloidea nur in prismatischer oder homogener Struktur vor (TAYLOR et al. 1969: 80, CARTER 1990: 275), während foliater Kalzit bei fortgeschrittenen Ambonychiiden beschrieben wurde (CARTER 1990: 197).

Vorkommen: Die Verbreitung dieser mittel- bis obertriadischen Gattung beschränkt sich auf den Tethysraum (Nachweise aus den Alpen (ZAPFE 1963), Bakonyer Wald (FRECH 1904), Kleinasien (BITTNER 1891, 1892) und China (GU ZHIWEI et al. 1976)). Den von NEWTON (1987) und KÖRNER (1937) zu *Mysidiella* gerechneten Arten aus Nord- bzw. Südamerika fehlen dagegen vergleichbare Schloss-

elemente auf der Subumbonalplatte. Diese Arten dürften daher eine andere, vermutlich neue Gattung repräsentieren.

*Mysidiella imago* sp. nov.

Taf. 4, Fig. 5-11; Abb. 16

Derivatio nominis: *Imago* (lat.) = das Spiegelbild, bezieht sich auf das Vorkommen spiegelbildlicher (transponierter) Schösser in rechter und linker Klappe.

Material: Eine rechte und eine linke Klappe aus ALI 165,2 m [PIW1999II/447]; eine linke Klappe aus PAR-I 95,5 m [PIW1999II/448]; insgesamt sieben rechte und fünf linke Klappen sowie zwei doppelklappige Stücke aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/449], PAR-II 111,5 m [PIW1999II/450], PAR-II 113 m [PIW1999II/451], PAR-II 116 m [PIW1999II/93-97, 452]; eine linke Klappen aus (3e) [PIW1999II/453]; eine rechte Klappe aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/99]; eine rechte Klappe aus (2) [PIW1999II/454]; eine rechte Klappe von der Lokalität „Salzbrunnen“ bei Isfahan (*legit* SEYED-EMAMI) [PIW1999II/98].

Holotypus: PIW1999II/99 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Rechte Klappe aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband. Taf. 4, Fig. 11 a-c.

Maße [mm]:

	L	H	W/2
PIW1999II/99	52,5	69	25

Diagnose: *Mysidiella* mit breiten und wenig hervorstehenden Wirbeln.

Diagnosis: *Mysidiella* with broad and scarcely protruding umbones.

Beschreibung: Die Klappen sind mittelgroß bis groß und deutlich höher als lang. Der Umriss variiert mit der Größe etwas, indem kleine Exemplare am Hinterrand stärker abgerundet sind als größere, die insgesamt schmaler und stärker gestreckt sind (vgl. z. B. Taf. 4, Fig. 9 und 10a mit Fig. 8 und 11a). Die kräftigen prosogyren Wirbel schließen vorne mit dem leicht konvexen, relativ kurzen Schlossrand bündig ab, unter dem der vordere Schalenrand zu einer tiefen Lunula umgeschlagen ist, welche eine Lücke zwischen den Klappen zum Austritt des Byssus freilässt (Taf. 4, Fig. 10c, 11c). Der vordere Schalenrand ist unterhalb der Lunula leicht abgeflacht, bei größeren Exemplaren stärker als bei kleineren, und bot dadurch zusammen mit den kräftigen Wirbeln eine gute Standfläche auf der Sedimentoberfläche (Taf. 4, Fig. 11b). Die Skulptur besteht aus feinen, etwas wellig verlaufenden Radialrippen. Der Schlossbau wurde im Grundsatz bereits in der revidierten Gattungdiagnose beschrieben. Die massive Schlossplatte ist unten konkav eingebuchtet. Die zahnartige prosokline Leiste ist vorne und dorsal durch eine Furche vom Schalenrand

getrennt. Beim Holotypus ist oberhalb dieser Leiste der abgebrochene Zahn der Gegenklappe stecken geblieben (Taf. 4, Fig. 11c). Das Ligament lag submarginal in einer fast den gesamten Schlossrand einnehmenden, hinten ziemlich breiten Rinne, die vorne stark verschmälert bis unter die Wirbelspitze reicht. Ein Teil des fibrösen Ligamentes ist bei dem auf Taf. 4, Fig. 10c abgebildeten Stück erhalten geblieben. Bei beschädigten Schalenstellen lässt sich der dreischichtige Aufbau der Schale gut erkennen (z. B. Taf. 4, Fig. 9).

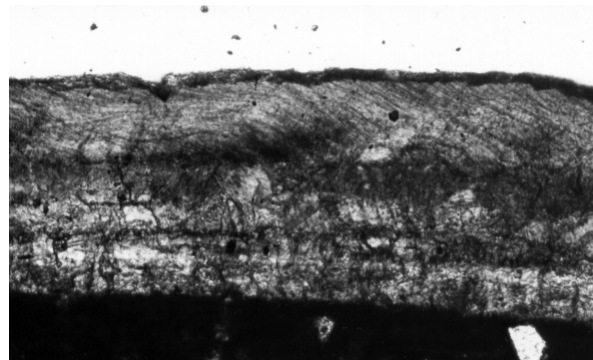


Abb. 16: Schalenmikrostruktur von *Mysidiella imago* sp. nov. (PIW1999II/403). Exemplar aus PAR-II 116 m. Dünnschliff, x 50.

Vergleiche: Die nächstverwandte Art ist *Mysidiella orientalis* (BITTNER, 1891), die sich durch die schmälere, aber weiter ausgezogenen Wirbel unterscheidet. *M. sichuaensis* CHEN, 1976 (in GU ZHIWEI et al.) besitzt einen längeren, zum Vorderrand nahezu rechtwinklig verlaufenden Schlossrand und einen fast kreisförmig gebogenen Ventral- und Hinterrand. „*Mysidia*“ *americana* KÖRNER, 1937 ist vom Umriss *Mysidiella orientalis* sehr ähnlich, besitzt aber ein abweichendes Schloss (s. o.).

Lebensweise: Epibyssate Form, die mit der aus Vorderrand und Wirbeln gebildeten Fläche orthothetisch auf der Sedimentoberfläche lag.

Vorkommen: *Mysidiella imago* sp. nov. ist bisher nur aus der Nayband-Formation bekannt, wo sie sowohl im Nor als auch im Rhät auftritt. Die nah verwandte Art *M. orientalis* (BITTNER, 1891) ist aus Kleinasien, den Alpen (ZAPFE 1963) und fraglich aus China (WEN SHIXUAN et al. 1976: Taf. 14, Fig. 10 a-d) beschrieben.

## Unterordnung **Pteriina** NEWELL, 1965

### Überfamilie **Pterioidea** GRAY, 1847

### Familie **Pteriidae** GRAY, 1847

Gattung *Pteria* SCOPOLI, 1777Typusart: *Mytilus hirundo* LINNÉ, 1758.*Pteria?* aff. *gansingensis* (v. ALBERTI, 1864)

Taf. 5, Fig. 1

aff.\* 1864 *Avicula gansingensis* sp. nov. – v. ALBERTI: 93, Taf. 1, Fig. 9.aff. 1928 *Avicula gansingensis* v. ALBERTI – SCHMIDT: 144, Fig. 292.

Material: Eine linke Klappe aus (9) [PIW1999II/100].

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/100	>27,5	16,5

Beschreibung: Dreieckiger Hauptkörper mit leicht konvexem Vorder- und schwach konkavem Hinterrand. Vorderflügel unbekannt (möglicherweise verdeckt), Hinterflügel nur ansatzweise erhalten. Stärkste Wölbung entlang des Vorderrandes. Schwache konzentrische Berippung.

Anmerkungen: Da Schlossbau und Flügelform unbekannt sind, ist eine sichere Gattungszuordnung nicht möglich. Die ähnlichste Art ist „*Avicula*“ *gansingensis* v. ALBERTI, 1864 aus dem Mittleren Keuper, bei der die stärkste Wölbung jedoch etwa entlang der Mitteldiagonale verläuft.

Untergattung *Pteroperna* MORRIS & LYCETT, 1853Typusart: *Gervillia costatula* EUDES-DESLONG-CHAMPS, 1824 (ursprüngliche Festlegung).Anmerkung: Die üblicherweise als Hauptmerkmal von *Pteroperna* betrachteten externen Längsfurchen auf

dem Hinterflügel sind in Zahl und Stärke sehr variabel und treten gelegentlich auch bei der Gattung *Pteria* auf (FÜRSICH & WERNER 1989: 106). Allerdings besitzt die im Folgenden beschriebene Art in Übereinstimmung mit der Typusart von *Pteroperna* eine vordere Zahnreihe, die bei *Pteria* s. s. fehlt. *Pteroperna* wird deshalb in dieser Arbeit als Untergattung von *Pteria* vorläufig aufrecht erhalten.

*Pteria (Pteroperna) malayensis* NEWTON, 1900

Taf. 5, Fig. 2-6

\* 1900 *Pteroperna malayensis* sp. nov. – NEWTON: 132, Taf. 12, Fig. 7.

Material: Eine linke Klappe aus NAY 2075 m [PIW1999II/455]; zwei linke Klappen aus (2a) [PIW1999II/103, 105], ein doppelklappiges Exemplar aus (2c) [PIW1999II/104]; zwei linke Klappen aus (3h) [PIW1999II/101-102].

Maße [mm] und Diagonalwinkel (DW):

	L	H	DW
PIW1999II/102	26,3	18	30°

Beschreibung: *Pteroperna* mit kleinem Vorder- und ausgeprägtem Hinterflügel, der unterhalb des Dorsalrandes mit einer externen Furche versehen ist. Linke Klappe stärker gewölbt als rechte, mit angedeutetem Byssusaustritt. Ornamentierung der Klappen mit konzentrischen, gratartig erhabenen Rippen, die jedoch leicht abwittern können. Schlossbau nur bei der linken Klappe bekannt: Der Resilifer bildet eine lange, ziemlich breite und flache Einsenkung, die von hinten nach vorne in flachem Winkel ansteigt (Taf. 5, Fig. 2b). Die vordere Zahnreihe setzt unterhalb des Wirbels ein und reicht bis zum vorderen Klappenende (Taf. 5, Fig. 3b). Hinter dem Resilifer befindet sich ein schlossrandparalleler Leisten Zahn (Taf. 5, Fig. 2b).

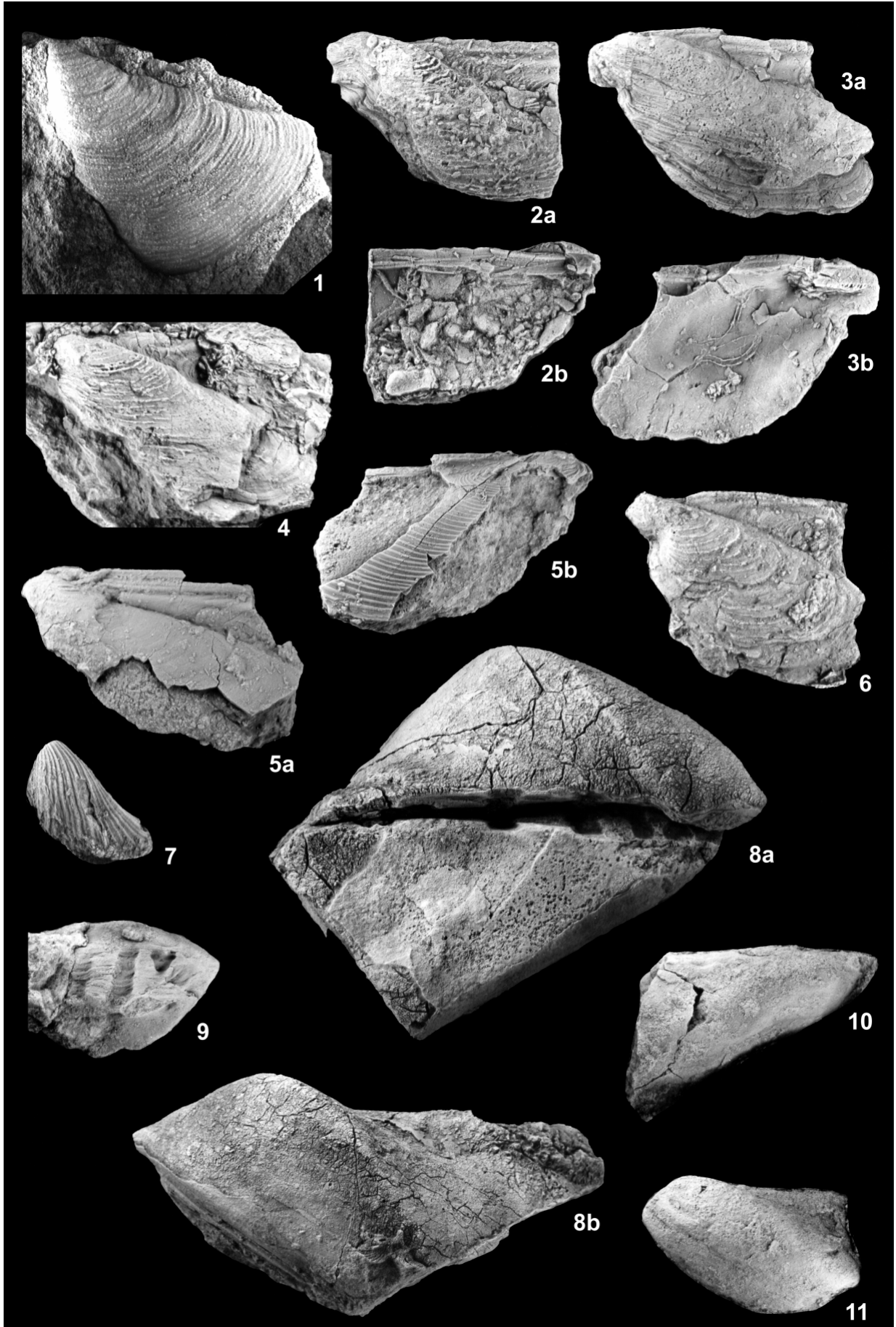
## TAFEL 5

**Fig. 1.** *Pteria?* aff. *gansingensis* (v. ALBERTI, 1864). PIW1999II/100. Bidestan-Member, Kuh-e Nayband. Linke Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 2-6.** *Pteria (Pteroperna) malayensis* NEWTON, 1900. **2.** PIW1999II/101. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. **3.** PIW1999II/102. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. **4.** PIW1999II/103. Nayband-Ort (2a). Linke Klappe, Außenseite, x 2. **5.** PIW1999II/104. Nayband-Ort (2c). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 2. **6.** PIW1999II/105. Nayband-Ort (2a). Linke Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 7.** *Rhaetavicula contorta* (PORTLOCK, 1843). PIW1999II/106. Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Mergel oberhalb des ersten Riffs (3f). Linke Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 8-11.** *Gervillaria inflata* (SCHAFHÄUTL, 1851). **8.** Original zu HUCKRIEDE et al. (1962), Sammlung BGR Hannover. Doppelklappiges Exemplar; a Dorsalansicht (linke Klappe oben), b linke Klappe; x 1. **9.** PIW1999II/107. Kadir-Member, Lok. (11). Linke Klappe, Ligamentarea, x 1. **10.** PIW1999II/108a. Kadir-Member, Lok. (11). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **11.** PIW1999II/108b. Kadir-Member, Lok. (11). Linke Klappe, Außenseite, x 1.



Vergleiche: Innerhalb der Pteriidae und Bakevelliidae kommen morphologisch sehr ähnliche Formen vor, von denen in der Vergangenheit viele ohne Kenntnis des Schlossbaus als neue Arten aufgestellt und verschiedenen Gattungen dieser Familien zugeordnet wurden (davon allein über 100 der Gattung *Pteria* bzw. „*Avicula*“). Bei einer Revision dieser Familien könnte sich *Pteroperma malayensis* als ein jüngeres Synonym einer solchen Art herausstellen, wie etwa der äußerlich ähnlichen „*Avicula*“ *caudata* STOPPANI, 1860.

Lebensweise: Epibyssater Filtrierer, der vermutlich mit der stärker gewölbten linken Klappe pleurothetisch auf dem Untergrund lag.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Malaysia, Obertrias.

#### Gattung *Rhaetavicula* COX, 1962

Typusart: *Avicula contorta* PORTLOCK, 1843 (ursprüngliche Festlegung).

#### *Rhaetavicula contorta* (PORTLOCK, 1843)

Taf. 5, Fig. 7

- \* 1843 *Avicula contorta* sp. nov. – PORTLOCK: 126, Taf. 25, Fig. 16.
- 1856 *Avicula contorta* PORTLOCK – OPPEL & SUESS: 546, Taf. 2, Fig. 5 a-c.
- 1856 *Gervillia striocurva* sp. nov. – QUENSTEDT: 28, Taf. 1, Fig. 7.
- 1859 *Avicula contorta* PORTLOCK – WINKLER: 11, Taf. 1, Fig. 6.
- 1861 *Avicula contorta* PORTLOCK – MOORE: 499, Taf. 15, Fig. 10.
- 1861 *Avicula contorta* PORTLOCK – STOPPANI: 68, Taf. 10, Fig. 15-21.
- 1861 *Avicula contorta* PORTLOCK – DITTMAR: 163.
- 1868 *Cassianella contorta* PORTL. sp. – PFLÜCKER Y RICO: 408, Taf. 7, Fig. 2.
- 1904 *Avicula contorta* PORTLOCK – REYNOLDS & VAUGHAN: 202.
- 1905 *Avicula contorta* PORTLOCK – ARTHABER: Taf. 49, Fig. 4.
- 1908 *Pteria* (= *Avicula*) *contorta* PORTLOCK, sp. – HEALEY: 32, Taf. 5, Fig. 1-5.
- 1917 *Avicula* (*Pteria*) *contorta* PORTL. – GOETEL: 123.
- non 1923 *Pteria* cf. *contorta* PORTLOCK – TRECHMANN: 273, Taf. 12, Fig. 10.
- v 1962 *Pteria contorta* (PORTLOCK) – HUCKRIEDE et al.: 74.
- 1962 *Rhaetavicula contorta* (PORTLOCK) – ALLASINAZ: 340.
- 1963 *Pteria* (*Rhaetavicula*) *contorta* (PORTLOCK) – ZAPFE: 223.

Material: Eine linke Klappe aus (3f) [PIW1999II/106].

Beschreibung: 13 mm hohe linke Klappe, bei der beide Flügel abgebrochen sind. Hauptkörper mit 20 Radialrippen, von denen jede zweite als schwächere Schaltrippe ein Stück weit vom Wirbel entfernt einsetzt. Bis zum Ventralrand gleicht sich der Stärkenunterschied zwischen Haupt- und Schaltrippen weitgehend aus.

Anmerkung: Der Nachweis von *Rhaetavicula contorta* belegt - entgegen früheren Vermutungen (KLUYVER et al. 1983a, BRAGIN et al. 1981: Fig. 6, SHARIAT NIA 1994, REPIN 1996) - ein rhätisches Alter des Howze-Khan-Member. Diese Einstufung wird auch durch das Auftreten typisch rhätischer Dasycladaceen im Howze-Khan-Member nahe der Typlokalität bestätigt (mündl. Mitteilung B. SENOWBARI-DARYAN) und erklärt das Fehlen der im Bidestan - Member so häufigen Heterastridien.

Vergleiche: Die auf Grundlage eines einzigen Exemplars aufgestellte „*Avicula*“ *solitaria* MOORE, 1861 besitzt acht Radialrippen und damit nur etwa die Hälfte der für *Rhaetavicula contorta* typischen Zahl. REYNOLDS & VAUGHAN (1904) nahmen an, dass es sich hierbei um ein Individuum von *Rhaetavicula contorta* handelt, bei dem die Schaltrippenbildung noch nicht eingesetzt hat. Allerdings wurden auf einer Exkursion des Paläontologischen Instituts Würzburg bei Ras el-Abd am Golf von Suez (Ägypten) in tonigsiltigen Schichten, die bislang in den Jura gestellt wurden, einige gut erhaltene Exemplare von *Rhaetavicula* gefunden, die ebenfalls nur acht bis neun Radialrippen besitzen und auch sonst gut mit dem bei MOORE (1861: Taf. 15, Fig. 11) abgebildeten Holotypus von *R. solitaria* übereinstimmen. Exemplare mit höherer Rippenzahl fehlten in dieser Fundschicht ganz, was für eine artliche Verschiedenheit von *R. contorta* und *R. solitaria* spricht.

Lebensweise: Da *Rhaetavicula contorta* keinen Byssuspalt besitzt, vermutete COX (1962) einen Austritt des Byssus zwischen leicht diskordanten Klappen, was sich wegen der Seltenheit doppelklappiger Exemplare allerdings nicht beweisen ließ. Es erscheint auch möglich, dass der Byssus im Adultstadium ganz atrophierte und *Rhaetavicula contorta* dann - ähnlich den morphologisch konvergenten Cassianellidae (siehe FÜRSICH & WENDT 1977) - mit der linken Klappe frei auf der Sedimentoberfläche lag.

Vorkommen: Sichere Nachweise dieser Leitform des Rhät betreffen nur Mitteleuropa, den Tethysraum (Alpen-Iran-Burma) und Nordamerika (Nevada). Das von TRECHMANN (1923) als *Pteria* cf. *contorta* aus

Neuseeland beschriebene Stück ist der Steinkern einer kleinwüchsigen *Oxytoma*-Art (COX 1962: 594).

Familie **Bakevelliidae** KING, 1850

Gattung *Gervillaria* COX, 1954

Typusart: *Modiola alaeformis* SOWERBY, 1819 (ursprüngliche Festlegung).

*Gervillaria inflata* (SCHAFHÄUTL, 1851)

Taf. 5, Fig. 8-11, Taf. 6, Fig. 1-2

- \* 1851 *Gervillia inflata* sp. nov. – SCHAFHÄUTL: 134, Taf. 22, Fig. 30.  
 1853 *Gervillia inflata* SCHAFHÄUTL – SCHAFHÄUTL: 306, Taf. 6, Fig. 2.  
 1861 *Gervillia inflata* SCHAF. – STOPPANI: 71, Taf. 11, Fig. 11-12; Taf. 12, Fig. 1-5.  
 1861 *Gervillia inflata* SCHAFH. – WINKLER: 472, Taf. 6, Fig. 8.  
 1868 *Gervillia inflata* SCHAFH. – PFLÜCKER Y RICO: 410, Taf. 7, Fig. 3.  
 non 1900 *Gervillia inflata* SCHAFHÄUTL – NEWTON: 132, Taf. 12, Fig. 6.  
 1930 *Gervillia inflata* SCHAFH. – OSSWALD: 739, Taf. 53, Fig. 2-10.  
 1962 *Gervillia* cf. *inflata* SCHAFHÄUTL – HUCKRIEDE et al.: 73.  
 ? 1991 *Gervillia inflata* SCHAFHÄUTL, 1851 – VU KHUC: 46, Taf. 18, Fig. 1-2.

Material: Fünf linke und eine rechte Klappe aus (11) [PIW1999II/107-108, 456]; ein doppelklappiges Exemplar von der Ostflanke des Morad-Sattels, Provinz Kerman (Original zu HUCKRIEDE et al. (1962), Sammlung BGR Hannover).

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/108d	94,5	46

Beschreibung: Großwüchsige Art mit ungleichklappigem Gehäuse und leicht gedrehter Kommissurebene. Hinterflügel weit ausgezogen. Ligamentarea mit sechs Ligamentgruben, von denen die erste im Laufe der Ontogenese atrophiert (Taf. 5, Fig. 9).

Linke Klappe stark gewölbt, durch einen deutlichen, S-förmig geschwungenen Diagonalrücken in zwei Hälften etwa gleicher Größe geteilt. Vorderende spitz, durch eine schwache Depression vom Hauptkörper abgehoben, aber nicht als wirklicher Vorderflügel differenziert (Taf. 5, Fig. 8b; Taf. 6, Fig. 1); intern terminaler Byssusaustritt in Form einer flachen Rinne (Taf. 5, Fig. 9). Wirbel deutlich über den Schlossrand herausragend.

Rechte Klappe etwas schwächer gewölbt als linke, mit fast gerade verlaufendem Diagonalrücken und schwach entwickeltem Wirbel, der, anders als bei der linken Klappe, den Schlossrand kaum überragt (Taf. 5, Fig. 10).

Anmerkungen: Diese seit langem aus dem europäischen Rhät bekannte Art wird auf Grund ihrer starken Ungleichklappigkeit, der gedrehten Kommissurebene, des deutlich entwickelten Hinterflügels und der Wirbelform der Gattung *Gervillaria* zugeordnet (vgl. Revision der Gattung bei MUSTER 1995). *Gervillia* s. s. ist aus der Trias bisher nicht bekannt.

Vergleiche: Das von HUCKRIEDE et al. (1962: 73) als „*Gervillia* cf. *inflata*“ aufgeführte Stück, neu abgebildet auf Taf. 5, Fig. 8 a-b, ist wohl ein Bruchstück des vorderen Gehäuseteils eines extrem großen Individuums, das aber innerhalb der Variationsbreite dieser Art zu liegen scheint.

Lebensweise: Die starke Ungleichklappigkeit und Drehung der Kommissurebene sind typische Merkmale semi-inafaunaler Liegeformen (z. B. MUSTER 1995). Bei *Gervillaria inflata* wurde die Lage durch den am vorderen Ende der linken (unteren) Klappe austretenden Byssus zusätzlich fixiert.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Rhät; Mitteleuropa, Rhät; fraglich Vietnam, Rhät.

*Gervillaria?* cf. *falcata* (STOPPANI, 1857)

Taf. 6, Fig. 3-4

- cf. \* 1857 *Avicula falcata* sp. nov. – STOPPANI: 392.  
 cf. 1863 *Avicula falcata* STOPP. – STOPPANI: 135, Taf. 31, Fig. 6.  
 cf. 1963 *Pteria* (s. l.) *falcata* STOPPANI – ZAPFE: 222.  
 cf. 1990 *Pteria* cf. *caudata* (STOPPANI) – SHA JINGENG & CHEN CHUZHEN: 143, Taf. 2, Fig. 15.

Material: Eine linke Klappe aus PAR-II 116 m [PIW1999II/110]; eine rechte Klappe aus (31) [PIW1999II/109].

Beschreibung: Klappen klein bis mittelgroß und weit nach hinten gestreckt, mit einem Diagonalwinkel von ca. 30°. Vorderflügel klein und spitz, Hinterflügel lang. Unterrand etwa parallel zum Dorsalrand verlaufend. Linke Klappe stärker gewölbt als rechte. Mindestens sechs Ligamentgruben, die nach hinten breiter werden und die Abstände zueinander etwas vergrößern. Schlosszähne oder Krenulierung an dem unvollständigen Material nicht zu beobachten.

Anmerkung: „*Avicula*“ *falcata* STOPPANI, 1857 wurde auf Grundlage einer einzigen linken Klappe und ohne Kenntnis des Schlossbaus aufgestellt. Morphologisch stimmt das bei STOPPANI (1863: Taf. 31, Fig. 6) abgebildete Stück gut mit den hier vorliegenden Exemplaren überein, die auf Grund des multivinkularen Ligamentes und der Gehäusemorphologie mit Vorbehalt der Gattung *Gervillaria* zugeordnet werden. Die von SHA JINGENG & CHEN CHUZHEN (1990) als „*Pteria* cf. *caudata*“ abgebildete linke Klappe besitzt den charakteristischen spitzen Wirbel und Vorderflügel von *Gervillaria*? *falcata*, wodurch diese Art von „*Avicula*“ *caudata* STOPPANI, 1860 unterschieden ist.

Gattung *Gervillia* DEFRANCE, 1820

Untergattung *Cultriopsis* COSSMANN, 1904

Typusart: *Gervillia* (*Cultriopsis*) *falciformis* (Monotypie).

*Gervillia* (*Cultriopsis*) *canalis* sp. nov.

Taf. 6, Fig. 5-11; Taf. 7, Fig. 1-2; Abb. 17

Derivatio nominis: *Canalis* (lat.) = die Rinne, bezieht sich auf den charakteristischen rinnenförmigen Byssusaustritt.

Material: Eine linke Klappe aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/457]; zwei Bruchstücke von rechten Klappen aus PAR-II 160 m [PIW1999II/112, 458]; zwölf rechte und elf linke Klappen, zum Teil Bruchstücke, aus (3h) [PIW1999II/111, 113-119, 459]; eine rechte Klappe aus dem oberen Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/460].

Holotypus: PIW1999II/111 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Rechte Klappe aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3h). Taf. 6, Fig. 5 a-b; Abb. 17.

Diagnose: Schmale, sehr langgestreckte *Cultriopsis* mit tiefer und langer Byssusrinne unterhalb der endständigen Wirbel. Ligamentarea mit bis zu elf Ligamentgruben. Zwischen Ligamentarea und Byssusrinne zahnartige Leiste in der rechten und an

korrespondierender Stelle gelegene Aussparung in der linken Klappe.

Diagnosis: Narrow, but very long *Cultriopsis* with deep and long byssal groove below terminal beaks. Ligament area with up to eleven ligament grooves. Tooth-like ridge between ligament area and byssal groove in the right valve and corresponding socket in the left valve.

Beschreibung: Der Hauptkörper besitzt die für die Gattung typische Säbelform mit einem anfänglichen Winkel zum Dorsalrand von etwa 20°, der nach hinten kontinuierlich abnimmt (Taf. 6, Fig. 5a, 7b). Die Ligamentarea erstreckt sich vom terminalen Wirbel über die ganze Länge des deutlich differenzierten Hinterflügels und trägt bis zu elf flache, dichtstehende Ligamentgruben (Taf. 6, Fig. 5b, 7a). Zwischen dem vorderen Teil der Ligamentarea und der tiefen und extrem langen Byssusrinne befindet sich in der linken Klappe eine schmale Furche (Taf. 7, Fig. 1-2), die mit einer vorstehenden Lamelle der Gegenklappe artikuliert (Taf. 6, Fig. 5b, 6, 10). Unterhalb der Byssusrinne bildet der Schalenrand noch eine kleine Plattform, ohne aber einen echten Vorderflügel zu differenzieren (Taf. 7, Fig. 1). Kurz hinter der Byssusrinne befindet sich ein kleiner Muskelabdruck (Taf. 6, Fig. 6, 8-10), an dem vermutlich der Byssusretraktor inserierte. Der Abdruck des Adduktors liegt kurz vor Ende des Hinterflügels an der oberen Flanke des zentralen Schalenhohlraums (Taf. 6, Fig. 11, Taf. 7, Fig. 2) und wird mit dem Schalenwachstum sukzessive zurückverlegt. Die Skulptur besteht auf Hauptkörper wie Hinterflügel aus unregelmäßigen, aber deutlichen Anwachslamellen (Taf. 6, Fig. 7b). Die Schale des Hauptkörpers erreicht bei ausgewachsenen Exemplaren in Relation zu dem von ihr eingeschlossenen Hohlraum enorme Dicken (Abb. 17).

Vergleiche: Das bei HEALEY (1908: Taf. 3, Fig. 23) mit Vorbehalt zu *Gervillia napengensis* HEALEY, 1908 gestellte Stück könnte ein juveniles Exemplar von *G. (Cultriopsis) canalis* sp. nov. sein. *G. napengensis* bildet offenbar keine vergleichbare Ligamentrinne aus

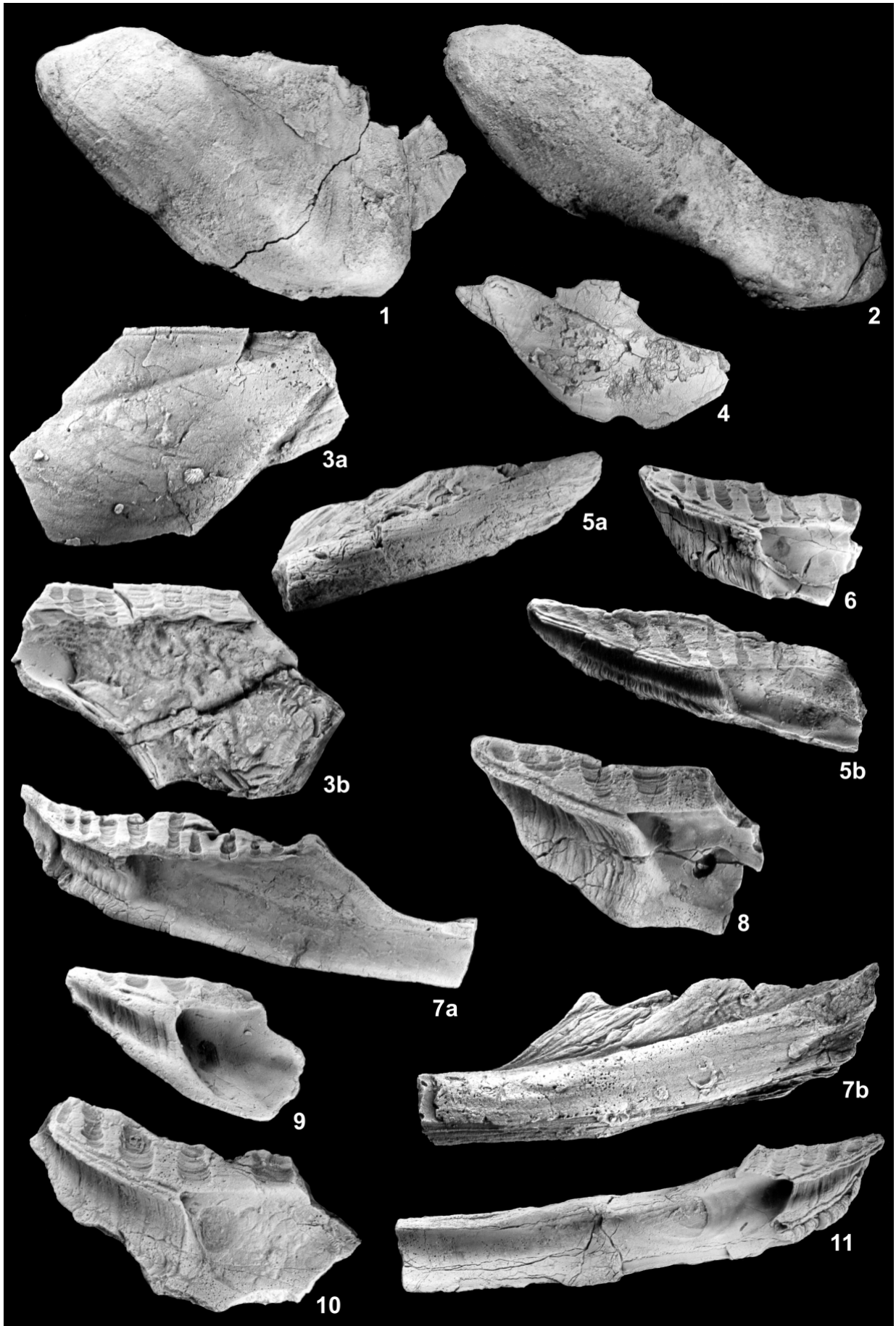
## TAFEL 6

**Fig. 1-2.** *Gervillaria inflata* (SCHAFHÄUTL, 1851). **1.** PIW1999II/108c. Kadir-Member, Lok. (11). Linke Klappe, Außenseite, x 1. **2.** PIW1999II/108d. Kadir-Member, Lok. (11). Linke Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 3-4.** *Gervillaria*? cf. *falcata* (STOPPANI, 1857). **3.** PIW1999II/109. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. **4.** PIW1999II/110. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 5-11.** *Gervillia (Cultriopsis) canalis* sp. nov. **5.** PIW1999II/111 (Holotypus). Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. **6.** PIW1999II/112. Parvadeh, Horizont PAR-II 160 m. Rechte Klappe, Innenseite, x 1,3. **7.** PIW1999II/113. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Innenseite, b Außenseite; x 1,3. **8.** PIW1999II/114. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 2. **9.** PIW1999II/115. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 2. **10.** PIW1999II/116. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 2. **11.** PIW1999II/117. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 1,3.





und unterscheidet sich zudem durch den Besitz hinterer Leistenähne. *G. rugosa* HEALEY, 1908 ist von ähnlicher Gesamtform, aber abweichend skulptiert. Ihr Schlossbau ist leider unbekannt. *G. (Cultripsis) angusta* (MÜNSTER, 1838) und *G. (Cultripsis) angulata* (MÜNSTER, 1841) aus den Cassianer Schichten besitzen einen deutlich abgegrenzten Vorderflügel.

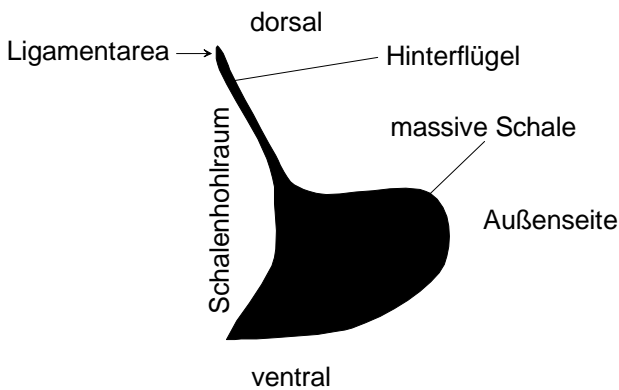


Abb. 17: Schalenquerschnitt einer rechten Klappe von *Gervillia (Cultripsis) canalis* sp. nov. (PIW1999II/111, vgl. Taf. 6, Fig. 5). Schnitt im vorderen Gehäusebereich, senkrecht zur Kommissurebene.

Lebensweise: Mit einem kräftigen Byssus in Riffen verankerter Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

#### *Gervillia (Cultripsis) sp. A*

Taf. 7, Fig. 3-4

Material: Eine linke Klappe aus (3h) [PIW1999II/121], eine linke Klappe aus (3p) [PIW1999II/120].

Beschreibung: Äußerlich *Gervillia (Cultripsis) canalis* sp. nov. sehr ähnlich, aber mit wesentlichen Unterschieden im Schlossbau. Die vorderste, flache und sehr breite Ligamentgrube verläuft von der Wirbelspitze in einem spitzen Winkel zum Schloss-

rand (ca. 15°) nach hinten, sodass der Unterrand der Ligamentarea erst hinter der Ligamentrinne erreicht wird (Taf. 7, Fig. 3b, 4b). Das vor dieser Grube gelegene dreieckige Feld bleibt flach. Schlosszähne oberhalb der tiefen Byssusrinne fehlen. Da nur zwei Bruchstücke des vorderen Klappenteils vorliegen, bleibt unklar, ob im hinteren Bereich noch weitere Ligamentgruben folgen.

Vergleiche: *Gervillia (Cultripsis) canalis* sp. nov. besitzt oberhalb der Byssusrinne eine Zahnleiste bzw. -grube und darüber bis zu sechs schmale Ligamentgruben. Bei *G. (Cultripsis) sp. A* ist dieser Bereich eben, da die vorderste Ligamentgrube in flachem Winkel nach hinten zieht und den Unterrand der Ligamentarea erst deutlich hinter der Byssusrinne erreicht.

#### Gattung *Costigervillia* COX & ARKELL, 1948

Typusart: *Gervillia crassicosta* MORRIS & LYCETT, 1853 (ursprüngliche Festlegung).

#### *Costigervillia?* sp. A

Taf. 7, Fig. 5

Material: Eine rechte Klappe aus (3) [PIW1999II/122].

Beschreibung: Die unvollständig erhaltene rechte Klappe besitzt einen relativ großen, ursprünglich wohl spitz auslaufenden Vorderflügel und einen schmalen Hauptkörper mit einem Diagonalwinkel von ca. 40°. Der Hinterflügel und die dorsale Klappenhälfte sind nur rudimentär erhalten. Auf der erhaltenen ventralen Seite des Hauptkörpers befinden sich vier feine radiale Rippen.

Anmerkungen: Die Gattung *Costigervillia* ist in der Trias bisher nur mit *C. crassicosta* MORRIS & LYCETT, 1853 zugeordneten Stücken aus der Obertrias von Yunnan (China) bekannt (YIN JIA-RUN 1987). Das vorliegende Stück unterscheidet sich von *C.*

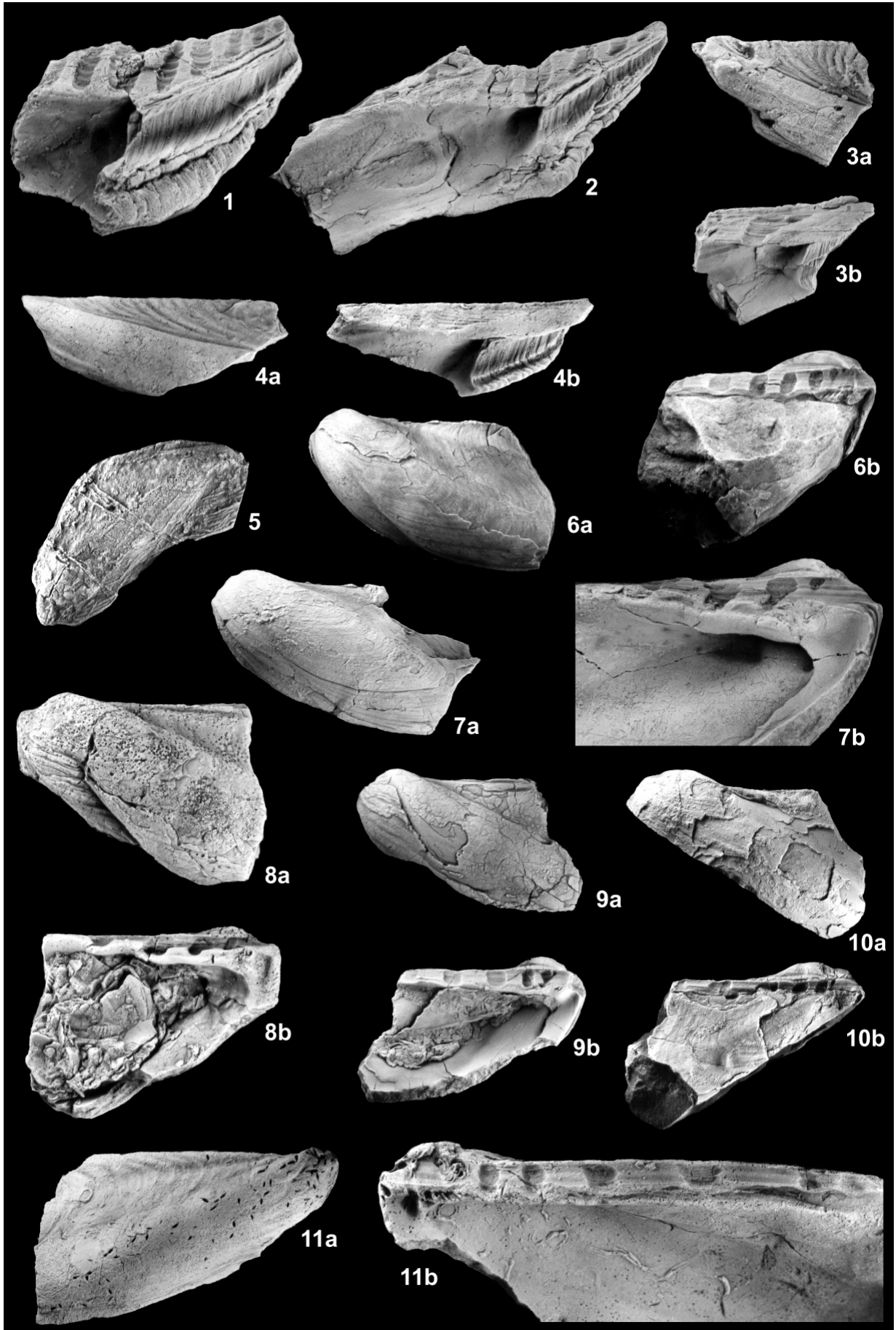
### TAFEL 7

**Fig. 1-2. *Gervillia (Cultripsis) canalis* sp. nov.** 1. PIW1999II/118. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 2. 2. PIW1999II/119. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 1,3.

**Fig. 3-4. *Gervillia (Cultripsis) sp. A.*** 3. PIW1999II/120. Aliabad (3p). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 4. PIW1999II/121. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1.

**Fig. 5. *Costigervillia?* sp. A.** PIW1999II/122. Aliabad. Rechte Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 6-11. *Hoernesia shaniorum* (HEALEY, 1908).** 6. PIW1999II/123. Parvadeh. Linke Klappe; a Außenseite, b Ligamentarea; x 1. 7. PIW1999II/124. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Schloss x 2. 8. PIW1999II/125. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 9. PIW1999II/126. Parvadeh. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 10. PIW1999II/127. Parvadeh. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe und Ligamentarea der linken Klappe; x 1. 11. PIW1999II/128. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Ligamentarea x 2.



*crassicosta* durch den etwas größeren Diagonalwinkel und die auf der ventralen Seite des Hauptkörpers der rechten Klappe ausgebildete Radialberippung.

Gattung *Hoernesia* LAUBE, 1866

Typusart: *Mytulites socialis* v. SCHLOTHEIM, 1823 (nachträgliche Festlegung TATE 1868).

*Hoernesia shaniorum* (HEALEY, 1908)

Taf. 7, Fig. 6-11; Taf. 8, Fig. 1-6

- \* 1908 *Gervillia shaniorum* nov. sp. – HEALEY: 16, Taf. 2, Fig. 1-9, Taf. 3, Fig. 27.
- ? 1927 *Gervillia* cf. *shaniorum* HEALEY – REED: 231, Taf. 18, Fig. 35.
- ? 1976 *Gervillia* cf. *shaniorum* HEALEY – GU ZHIWEI et al.: 141, Taf. 27, Fig. 10, Taf. 28, Fig. 42.
- ? 1990 *Gervillia shaniorum* HEALEY, 1908 – VUKHUK: 46, Taf. 16, Fig. 16-18.

Material: 45 linke und 18 rechte Klappen sowie drei doppelklappige Exemplare aus PAR-I 109,5 m [PIW1999II/131-133, 461]; sieben linke, drei rechte Klappen und zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-II 165 m [PIW1999II/124-125, 462]; einige Exemplare aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/128, 463], PAR-II 167 m [PIW1999II/464], PAR-I 68 m [PIW1999II/465], PAR-I 131,5 m [PIW1999II/466]; einige Bruchstücke aus (7b) [PIW1999II/467]; zwölf linke und fünf rechte Klappen sowie ein doppelklappiges Exemplar aus verstreuten Fundpunkten bei Parvadeh [PIW1999II/123, 126-127, 129-130, 134, 468].

Beschreibung: Gehäuse ungleichklappig, mit nur leicht gedrehter Kommissurebene. Wirbel weit vorn liegend, in der stark gewölbten linken Klappe den Schlossrand deutlich überragend (Taf. 8, Fig. 1), in der nur flach konvexen rechten Klappe dagegen kaum (Taf. 8, Fig.

2, 3). In der Mitte der Wirbel befindet sich die für die Gattung charakteristische radiale Depression, die etwas steiler als die Diagonalrichtung verläuft und dadurch eine Art Vorderflügel abtrennt. Die Ausprägung dieser Depression ist allerdings variabel (vgl. Taf. 7, Fig. 6a, 7a, 8a, 9a für die linke Klappe und Taf. 8, Fig. 4a, 5a, 6a für die rechte Klappe). Der Winkel zwischen Schloss- und Vorderrand schwankt um die 90°; nach hinten biegt der Vorderrand stark um, sodass der Ventralrand in etwa horizontal verläuft (Taf. 8, Fig. 4a). Die Skulptur besteht aus feinen Anwachslinien, die auf dem Vorderflügel engere Abstände besitzen als im hinteren Klappenbereich. Im oberen Bereich des großen Hinterflügels biegen die Anwachslinien nach hinten um und können sich dabei rippenartig verdicken (Taf. 7, Fig. 11a).

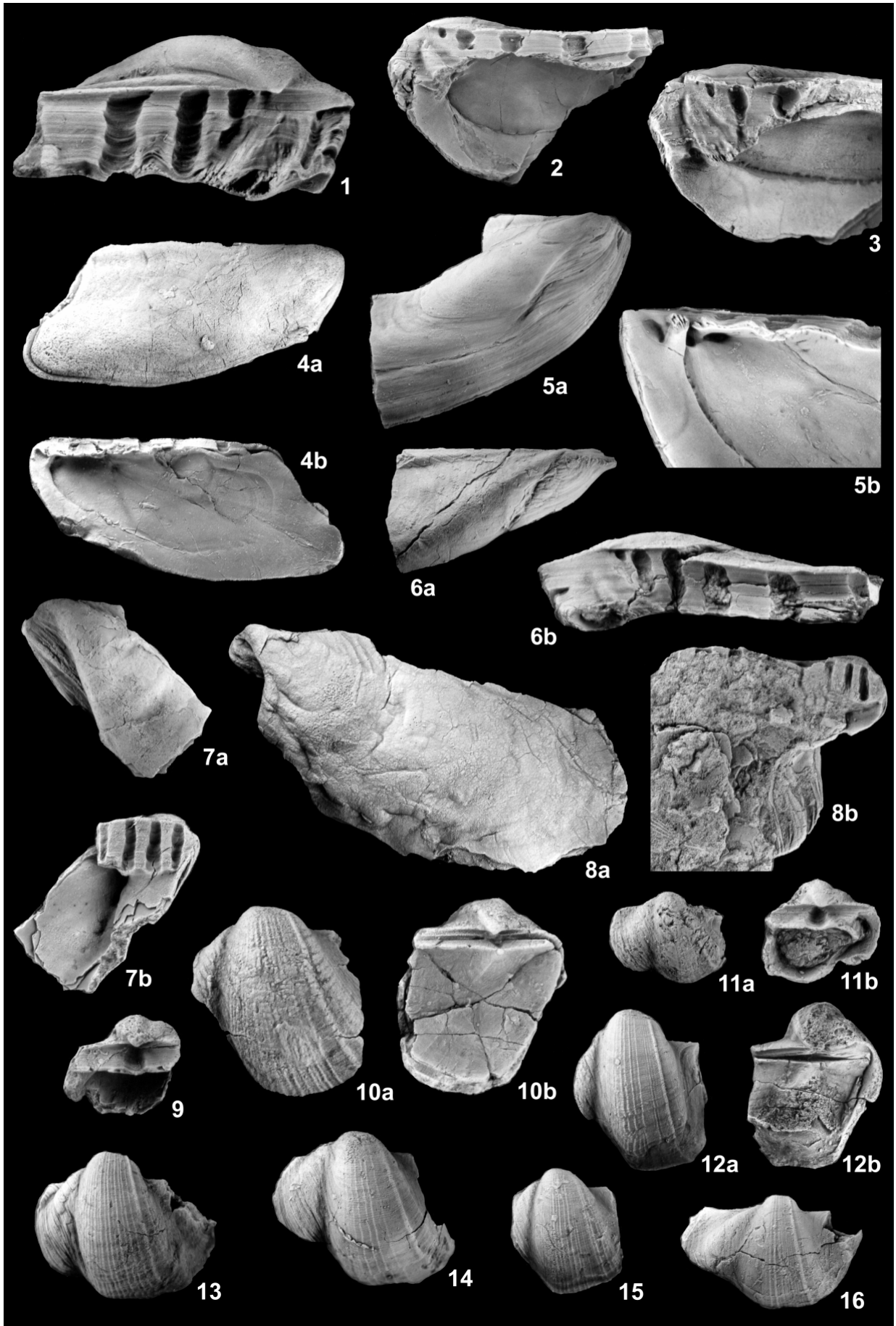
Die Ligamentarea ist relativ hoch und in sich gedreht, wobei der Winkel zur Kommissurebene von vorne nach hinten spitzer wird. Von den bis zu acht Ligamentgruben liegt die erste als winzige rundliche Vertiefung direkt unterhalb des Wirbels, und auch die zweite und dritte Grube erreichen bei ausgewachsenen Individuen nicht die Unterkante der Ligamentarea, atrophieren also im Laufe der Ontogenese. Nach hinten werden die Ligamentgruben breiter und flacher und ihre Abstände größer, während die Höhe der Ligamentarea etwas abnimmt. Das Schloss der rechten Klappe besitzt unterhalb des Wirbels einen gerieften, leicht prosoklinen Hauptzahn, der von unten durch eine Leiste gestützt wird (Taf. 8, Fig. 2, 3, 5b). Vor und hinter dem Zahn befindet sich je eine schmale Zahngrube; hinter der zweiten Grube ist ein weiterer schwacher Zahn angedeutet. Das Schloss der linken

## TAFEL 8

**Fig. 1-6. *Hoernesia shaniorum* (HEALEY, 1908).** 1. PIW1999II/129. Parvadeh. Linke Klappe, Ligamentarea und Schlosszähne, x 2. 2. PIW1999II/130. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe, Ligamentarea und Schlosszähne, x 1,5. 3. PIW1999II/131. Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Rechte Klappe, Ligamentarea und Schlosszähne, x 2. 4. PIW1999II/132. Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 5. PIW1999II/133. Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, x 1; b Innenseite, leicht gekippt, zeigt Schlosszahn, Muskelansatzstellen und Palliallinie, x 2. 6. PIW1999II/134. Parvadeh. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Ligamentarea x 1,5.

**Fig. 7-8. *Bakevelliidae?*, gen. nov. sp. A.** 7. PIW1999II/135. Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 8. PIW1999II/136. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite des vorderen Klappenbereichs x 1,5.

**Fig. 9-16. *Cassianella inaequiradiata* (SCHAFHÄUTL, 1851).** 9. PIW1999II/137. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 2. 10. PIW1999II/138. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 4. 11. PIW1999II/139. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 12. PIW1999II/140. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 2. 13. PIW1999II/141. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Linke Klappe, Außenseite, x 2. 14. PIW1999II/142. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Linke Klappe, Außenseite, x 2. 15. PIW1999II/143. Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Linke Klappe, Außenseite, x 2. 16. PIW1999II/144. Aliabad (3m). Linke Klappe, Außenseite, x 2.



Klappe besitzt entsprechend eine zentrale, geriefte Grube, die von zwei schmalen Zähnen flankiert wird. (Taf. 8, Fig. 1). Hinter den Hauptzähnen und entsprechenden Gruben ist der Schlossrand manchmal noch leicht krenuliert. Etwa auf Höhe der vierten Ligamentgrube setzt bei der rechten Klappe ein hinterer Leistenzahn ein, der bis zum Ende des Hinterflügels reicht (Taf. 7, Fig. 11b). Der entsprechende Bereich der Gegenklappe ist unbekannt.

Die integripalliate Mantellinie verbindet den am Ende des Hinterflügels gelegenen hinteren Adduktordruck (Taf. 8, Fig. 4b) mit einer im Umbonalbereich, in der rechten Klappe unmittelbar hinter der Zahnstütze gelegenen kleinen Grube (Taf. 8, Fig. 5b), an der wohl ein rudimentärer vorderer Adduktor inserierte. Hinter dieser Grube liegt ein weiterer kleiner Muskelabdruck, der vermutlich dem Byssusretraktor zuzuordnen ist (Taf. 8, Fig. 5b). Der Byssusaustritt erfolgte über eine rinnenförmige, durch ein Septum von der Umbonalhöhle abgetrennte Vertiefung am Vorderende der linken Klappe (Taf. 7, Fig. 7b).

Anmerkungen: Die von HEALEY (1908) aus Burma beschriebenen Exemplare sind allgemein etwas großwüchsiger als die iranischen Stücke, stimmen mit diesen aber in allen wichtigen Merkmalen wie Gesamtform, Schlossbau, Form der Ligamentarea, Lage der Muskelansatzstellen und Ornamentierung gut überein. Durch die vollständigere Erhaltung und geringere Deformation des iranischen Materials lässt sich die Beschreibung der Art präzisieren und erweitern.

Lebensweise: Pleurothetische, vermutlich mit dem Wirbel der linken Klappe leicht ins Substrat eingesunkene und zusätzlich byssat verankerte Liegeform (vgl. MUSTER 1995: 99).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Burma, Rhät; fraglich Yunnan (China), Rhät; fraglich Vietnam, Nor.

#### Bakevelliidae?, gen. nov. sp. A

Taf. 8, Fig. 7-8

Material: Je eine linke Klappe aus PAR-I 109,5 m [PIW1999II/135] und PAR-I unhorizontiert [PIW1999II/136].

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/136	76	40

Beschreibung: Klappen relativ schmal und extrem nach hinten verlängert, mit kleinem Vorder- und nur undeutlich differenziertem Hinterflügel. Wirbel klein, stark prosogy und weit vorne, aber nicht endständig

gelegten, den Dorsalrand kaum überragend. Schloss mit mindestens sieben schmalen, dicht stehenden Ligamentgruben, die stets bis zum Unterrand der Ligamentarea reichen, sowie einem leistenförmigen vorderen Zahn, der noch vor der ersten Ligamentgrube ansetzt und etwa parallel zum Vorderrand verläuft (Taf. 8, Fig. 7b). Schalenrand unterhalb des Vorderflügels nach innen umgeschlagen, wobei zur Kommissurebene ein schmaler Byssuspalt frei bleibt (Taf. 8, Fig. 8b). Vorderrand zunächst steil abfallend, ventral in konvexem Bogen zum lang gestreckten Unterrand überleitend (Taf. 8, Fig. 8a). Skulptur nur aus Anwachsflächen.

Anmerkungen: Diese Art wird auf Grund des Besitzes von Schlosszähnen, eines kleinen Vorderflügels und der nach hinten weit gestreckten Form vorläufig zur Familie Bakevelliidae gestellt. Die schmalen, eng und regelmäßig angeordneten und stets bis zum Unterrand der Area reichenden Ligamentgruben erinnern dagegen eher an Isognomidae. Die Kombination dieser Merkmale ist bei keiner beschriebenen Gattung bekannt. Die ähnlichste Gattung ist *Songdaella* VU KHUC, 1977, die sich jedoch durch endständige Wirbel unterscheidet und sich damit morphologisch stärker an die Isognomidae annähert.

#### Familie Cassianellidae ICHIKAWA, 1958

Anmerkung: Die Cassianellidae sind mit den nahe verwandten Bakevelliidae durch Übergangsformen verbunden und entsprechend schwer von diesen abzugrenzen. So besitzt etwa *Cassianella beyrichii* BITTNER, 1895 mitunter mehr als eine Ligamentgrube, während ein internes Septum auch bei der Bakevelliidengattung *Hoernesia* vorhanden sein kann. Die Lage des internen Septums ist bei *Cassianella* allerdings anders als bei *Hoernesia*, was wegen unklarer oder irreführender Angaben in der Literatur oft nicht erkannt wurde. BEYRICH (1862: 9) gab bei der Aufstellung von *Cassianella* an, das Septum sei „unterhalb der Grenze des vorderen Ohrs“ gelegen, während ICHIKAWA (1958: 195) in der Diagnose der Familie Cassianellidae von einer „inneren Scheidewand auf der Innenseite des hoch aufgewölbten Wirbels“ sprach, was eine Position in der Klappenmitte nahelegt. Gut dargestellt ist der Verlauf des Septums bei BITTNER (1895: Taf. 7, Fig. 10) an *Cassianella decussata* (MÜNSTER, 1838), wo dieses dorsal etwa an der Grenze Vorderflügel/Hauptkörper beginnt und von dort aus nach vorne/unten (opisthoklin) verläuft, d. h. der Schräge des Hauptkörpers entgegengesetzt gerichtet ist. Der Vorderflügel

wird durch das Septum also zweigeteilt, was auch durch das iranische Material bestätigen wird (s. u.). Bei *Hoernesia* ist das Septum dagegen tatsächlich das interne Äquivalent der medianen Wirbeldepression, verläuft also in die genau entgegengesetzte Richtung.

#### Gattung *Cassianella* BEYRICH, 1862

Typusart: *Avicula gryphaeata* MÜNSTER, 1838 (ursprüngliche Festlegung).

#### *Cassianella inaequiradiata* (SCHAFHÄUTL, 1851)

Taf. 8, Fig. 9-16

- \* 1851 *Avicula inaequiradiata* sp. nov. – SCHAFHÄUTL: 53.
- 1852 *Avicula inaequiradiata* SCHAFHÄUTL – SCHAFHÄUTL: 284, Taf. 3, Fig. 7.
- 1853 *Avicula speciosa* sp. nov. – MERIAN (in: ESCHER VON DER LINTH): 19, Taf. 2, Fig. 1-13.
- 1859 *Avicula inaequiradiata* SCHAFHÄUTL – WINKLER: 13.
- 1861 *Avicula inaequiradiata* SCHAFHÄUTL – STOPPANI: 69, Taf. 11, Fig. 2.
- 1864 *Cassianella speciosa* MERIAN sp. – v. DITTMAR: 164.
- ? 1899 *Cassianella pulchella* sp. nov. – BITTNER: 58, Taf. 8, Fig. 10.
- 1906 *Cassianella Escheri* MERIAN – v. ARTHABER: Taf. 49, Fig. 5.
- 1917 *Cassianella inaequiradiata* SCHAFH. sp. – GOETEL: 126.
- ? 1929 *Cassianella decussata* MÜNSTER – DOUGLAS: 638.
- ? 1976 *Cassianella* cf. *inaequiradiata* SCHAFHÄUTL – WEN SHIXUAN et al.: 39, Taf. 8, Fig. 12-13.

Material: Insgesamt 85 linke Klappen und drei doppelklappige Exemplare aus NAY 1052,9 m [PIW1999II/469], NAY 1100,6 m [PIW1999II/470], NAY 1454,3 m [PIW1999II/471], NAY 2075 m [PIW1999II/472], NAY 2145,5 m [PIW1999II/473], PAR-I 68 m [PIW1999II/474], (2) [PIW1999II/475], (3f) [PIW1999II/476], (3h) [PIW1999II/137, 139, 477], (3j) [PIW1999II/478], (3k) [PIW1999II/479], (3l) [PIW1999II/480], (3m) [PIW1999II/144, 481], (3) unhorizontiert [PIW1999II/138, 140-143, 482].

Maße: Da Flügel und Ventralrand fast immer abgebrochen sind, lassen sich trotz der großen Zahl der vorliegenden Stücke keine statistisch verwertbaren biometrischen Daten gewinnen. Das größte vorliegende Exemplar erreicht eine Höhe von 33 mm und eine Wölbung der linken Klappe von 18,5 mm; typische Werte liegen bei 15-20 mm Höhe und 8-12 mm Wölbung. Die Breite der Klappen ist allgemein geringer als ihre Höhe.

Beschreibung: Die linke Klappe ist in der gattungstypischen halben Spiralwindung gedreht und besitzt ein abgeflachtes Hauptfeld, das nach vorne und hinten steil zu den beiden Flügeln abfällt und sechs bis zehn kräftige Radialrippen trägt. Die Abstände dieser Rippen vergrößern sich nach hinten etwas, wobei vor der letzten, besonders kräftig ausgebildeten Rippe ein größeres, oft leicht eingesenktes Feld freibleibt. Zu den Hauptrippen kann eine feinere Nebenberippung treten, die die Zwischenräume füllt und sich auch auf

die Flanken erstreckt. Eine feine konzentrische Anwachsstreifung gibt der Oberfläche bei Betrachtung mit der Lupe ein gegittertes Aussehen. Der stark gewölbte Vorderflügel trägt deutliche, etwas unregelmäßig verlaufende Anwachsstreifen und wird intern durch ein Septum zweigeteilt (Taf. 8, Fig. 11b). Der geringer gewölbte Hinterflügel ist länger ausgezogen als der Vorderflügel und mit regelmäßigeren und feineren Anwachsstreifen versehen. Die breite, aber niedrige Ligamentarea besitzt unterhalb des Wirbels einen einfachen, aklinen, breit U-förmigen Resilifer (Taf. 8, Fig. 9, 11b). Schlosszähne fehlen, aber teilweise ist eine leichte Krenulierung des Schlossrandes vorhanden. Die rechte Klappe ist konkav gebogen und unskulptiert. Von dem winzigen, aklinen Wirbel geht eine zentrale Aufwölbung aus, die sich jedoch ventral ausglättet (Taf. 8, Fig. 10b).

Anmerkungen: *Cassianella inaequiradiata* wurde zwar häufig beschrieben, aber nie wirklich gut abgebildet. Untersuchungen an Stücken aus dem Typusgebiet (Kössener Schichten, Nordalpen) in den Sammlungen der Geologischen Bundesanstalt und des Naturhistorischen Museums in Wien konnten jedoch die artliche Übereinstimmung mit dem iranischen Material bestätigen.

Vergleiche: *Cassianella pulchella* BITTNER, 1899 aus dem Himalaya besitzt das gleiche Berippungsmuster wie *C. inaequiradiata*, unterscheidet sich aber durch schwächer entwickelte Flügel und ein gewölbtes Hauptfeld. Leider ist die Art nur durch ein einziges, offensichtlich juveniles Individuum belegt, sodass auch eine artliche Übereinstimmung mit *C. inaequiradiata* möglich erscheint. BITTNER (1899) selbst sieht in seiner Art einen potentiellen Vorfahren von „*C. speciosa*“, einem jüngeren Synonym der *C. inaequiradiata*. Das von WEN SHIXUAN et al. (1976: 39, Taf. 8, Fig. 12-13) als „*C. cf. inaequiradiata*“ beschriebene Material ist zu schlecht abgebildet, als dass man die Artzugehörigkeit beurteilen könnte. *C. yunnanensis* GUO, 1985 unterscheidet sich durch gleichbleibende Stärke und Abstände der Radialrippen und durch eine deutliche Einsenkung des Hauptfeldes von *C. inaequiradiata*. Ähnliche Arten aus stratigraphisch älteren Schichten sind *C. sturi* WÖHRMANN, 1889 aus den alpinen *Cardita*-Schichten sowie *C. planidorsata* (MÜNSTER, 1841) aus den Cassianer Schichten.

Lebensweise: Cassianellen lagen mit ihrer linken Klappe frei auf der Sedimentoberfläche (FÜRSICH & WENDT 1977).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Rhät; fraglich Himalaya, Nor.

Familie **Isognomidae** WOODRING, 1925

Gattung *Isognomon* LIGHTFOOT, 1786

Untergattung *Isognomon* LIGHTFOOT, 1786

Typusart: *Ostrea perna* LINNÉ, 1767 (Monotypie).

*Isognomon (Isognomon) repini* sp. nov.

Taf. 9, Fig. 1-3

Derivatio nominis: Nach YU. S. REPIN, St. Petersburg, der einige Muscheln der Nayband-Formation beschrieb.

Material: Eine isolierte linke Klappe [PIW1999II/147] und eine linke Klappe mit anhängendem Fragment der rechten Klappe [PIW1999II/145] aus PAR-II 165 m; eine linke Klappe aus (3m) [PIW1999II/146].

Holotypus: PIW1999II/145 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe, mit anheftendem Fragment der Gegenklappe, aus Parvadeh, Bidestan-Member, Horizont PAR-II 165 m. Taf. 9, Fig. 1 a-b.

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/145	>37,5	>24
PIW1999II/146	>22,5	>16,5
PIW1999II/147	>45	>49,5

Diagnose: Klappen weit nach hinten gestreckt, kaum höher als lang, mit geradem Vorderrand und nur undeutlich abgesetztem Hinterflügel. Winkel zwischen Vorder- und Dorsalrand zwischen 50° und 60°.

Diagnosis: Valves with straight anterior margin and poorly limited posterior wing. Outline triangular, height hardly exceeding length. Angle formed by anterior and dorsal margins between 50 and 60 degrees.

Beschreibung: Mittelgroße Art mit einem geraden bis schwach konvexen, durch eine leichte Depression flügelartig abgesetzten Dorsalrand, der mit dem geraden Vorderrand einen Winkel von 50° bis 60° einschließt. Unter- und Hinterrand konvex. Wirbel prosogyr und endständig, nicht über den Dorsalrand herausragend. Vorderrand beider Klappen unterhalb der Wirbel nach innen umgeschlagen, einen schmalen Byssusaustritt freilassend. Ligamentarea relativ hoch, mit zahlreichen tiefen Ligamentgruben, die von deutlich schmälere Stegen getrennt werden. Skulptur aus feinen Anwachslineen.

Vergleiche: Von allen triadischen Arten der Gattung *Isognomon* besitzt *I. repini* sp. nov. die am stärksten nach hinten verlängerten Klappen. Ähnliche Formen der Gattung *Songdaella* VU KHUC, 1977 (z. B. *Songdaella graciosa* VU KHUC, 1977) unterscheiden sich durch den Besitz von subumbonalen und hinteren Schlosszähnen.

Lebensweise: Die terminalen Wirbel und die abgeflachte Vorderseite mit dem Byssusaustritt zwischen den Klappen belegen eine epibyssate Fixierung.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

Überfamilie **Pinnoidea** LEACH, 1819

Familie **Pinnidae** LEACH, 1819

Anmerkungen: Übereinstimmungen in der Schalenmikrostruktur und der Ausbildung der Tentakel des Mantelrandes sind nach WALLER (1978: 351, 359) als Synapomorphien der Pinnoidea und Pterioidea anzusehen. Eine Verwandtschaft beider Gruppen wird auch durch neue molekularbiologische Untersuchungen gestützt (ADAMKEWICZ et al. 1997, STEINER & HAMMER 2000).

## TAFEL 9

**Fig. 1-3. *Isognomon (Isognomon) repini* sp. nov.** 1. PIW1999II/145 (Holotypus). Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Linke Klappe mit anhängendem Fragment der rechten Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 2. PIW1999II/146. Aliabad (3m). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 3. PIW1999II/147. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 4-5. *Pinna (Pinna) cf. meriani* WINKLER, 1859.** 4. PIW1999II/148. Parvadeh, Horizont PAR-I 88 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. 5. PIW1999II/149. Profil Nayband, Horizont NAY 1012,7 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 6-8. *Pinna (Pinna) cf. tommasii* WÖHRMANN, 1892.** 6. PIW1999II/150. Profil Nayband, Horizont NAY 1034,9 m. Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, Außenseite, x 1. 7. PIW1999II/151. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 8. PIW1999II/152. Aliabad (3h). Spitze einer rechten Klappe, Innenseite, x 1.





Gattung *Pinna* LINNÉ, 1758Untergattung *Pinna* LINNÉ, 1758

Typusart: *Pinna rudis* LINNÉ, 1758 (nachträgliche Festlegung CHILDREN 1823).

Anmerkung: Zur Orientierung der meist nur bruchstückhaft erhaltenen Klappen lassen sich folgende Merkmale heranziehen: Auf der dorsalen Klappenhälfte befindet sich der hintere Adduktorabdruck und der Abdruck des Pedalretraktors, der unmittelbar an den vorderen Adduktorabdruck angrenzt und diesen daher relativ zu dem auf der unteren Klappenhälfte gelegenen Teil nach hinten verlängert; der Dorsalrand ist i. d. R. leicht konkav gebogen. Die ventrale Klappenhälfte ist durch die Umbiegung der Anwachslien, den Byssusaustritt und i. d. R. konvexen Verlauf des Schalenrandes gekennzeichnet.

*Pinna (Pinna) cf. meriani* WINKLER, 1859

Taf. 9, Fig. 4-5

- cf. \* 1859 *Pinna Meriani* sp. nov. – WINKLER: 14.  
 cf. 1861 *Pinna Meriani* WINKLER – WINKLER: 472, Taf. 7, Fig. 1.  
 cf. 1861 *Pinna Hartmanni?* ZIET. – STOPPANI: 64, Taf. 9, Fig. 4.  
 cf. 1864 *Pinna Meriani* WINKLER – DITTMAR: 167.  
 cf. ? 1963 *Pinna meriani* WINKLER – ZAPFE: 225.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 1012,7 m [PIW1999II/149]; Fragment (Vorderende) einer rechten Klappe aus PAR-I 88 m [PIW1999II/148].

Beschreibung: Mittelgroße, dünnschalige, schwach gewölbte *Pinna* mit konkavem Dorsalrand und einem vorne geraden, hinten leicht konvexen Ventralrand. Die Skulptur besteht neben deutlichen Anwachslien aus einer schwachen Radialrippung von jeweils etwa fünf Rippen oberhalb und unterhalb des Kiels. Der Bereich unterhalb der Umbiegung der Anwachslien bleibt unberippt. Nach hinten schwächt sich die Berippung deutlich ab und ist etwa ab der halben

Klappenlänge nur noch undeutlich wahrnehmbar. Bei einem Exemplar treten auf der hinteren Klappenhälfte neben der „regulären“ Skulptierung in Abständen von 0,5-1 cm mehrere unregelmäßig gewellte, sich schuppig von der Oberfläche abhebende Linien auf, die stets von einer Wachstumslinie ausgehen und mit ihren Loben unterschiedlich tief nach unten (bezogen auf die Lebendstellung) greifen (Taf. 9, Fig. 5). Ventral brechen sie stets in der Umbiegung der Anwachslien ab, betreffen also offensichtlich nur den Teil der Klappe, der beim lebenden Tier die Sedimentoberfläche überragte. Vermutlich handelt es sich um die Folge von Verletzungen des Mantelrandes durch mechanische Beanspruchung, Bioerosion oder Parasitismus.

Anmerkungen: Der Unterschied zu dem Typusmaterial von *Pinna meriani* WINKLER, 1859 besteht nur in der Abschwächung der Radialrippen nach hinten. Die Variabilität dieses Merkmals bei der iranischen Form lässt sich mangels weiterer Exemplare nicht angeben.

*Pinna (Pinna) cf. tommasii* WÖHRMANN, 1892

Taf. 9, Fig. 6-8, Taf. 10, Fig. 1

- cf. \* 1892 *Pinna Tommasii* n. sp. – WÖHRMANN in WÖHRMANN & KOKEN: 177, Taf. 10, Fig. 1-2.  
 cf. 1903 *Pinna Tommasi* [sic] v. WÖHRM. – BROILI: 193, Taf. 23, Fig. 5.  
 ? 1928 *Pinna cf. tommasii* WÖHRMANN – DOUGLAS: 628.  
 cf. 1966 *Pinna (Pinna) tommasii* WÖHRMANN & KOKEN – ALLASINAZ: 649, Taf. 42, Fig. 1-2.  
 cf. 1979 *Pinna tommasii* WÖHRMANN & KOKEN – LIEBERMAN: 100.

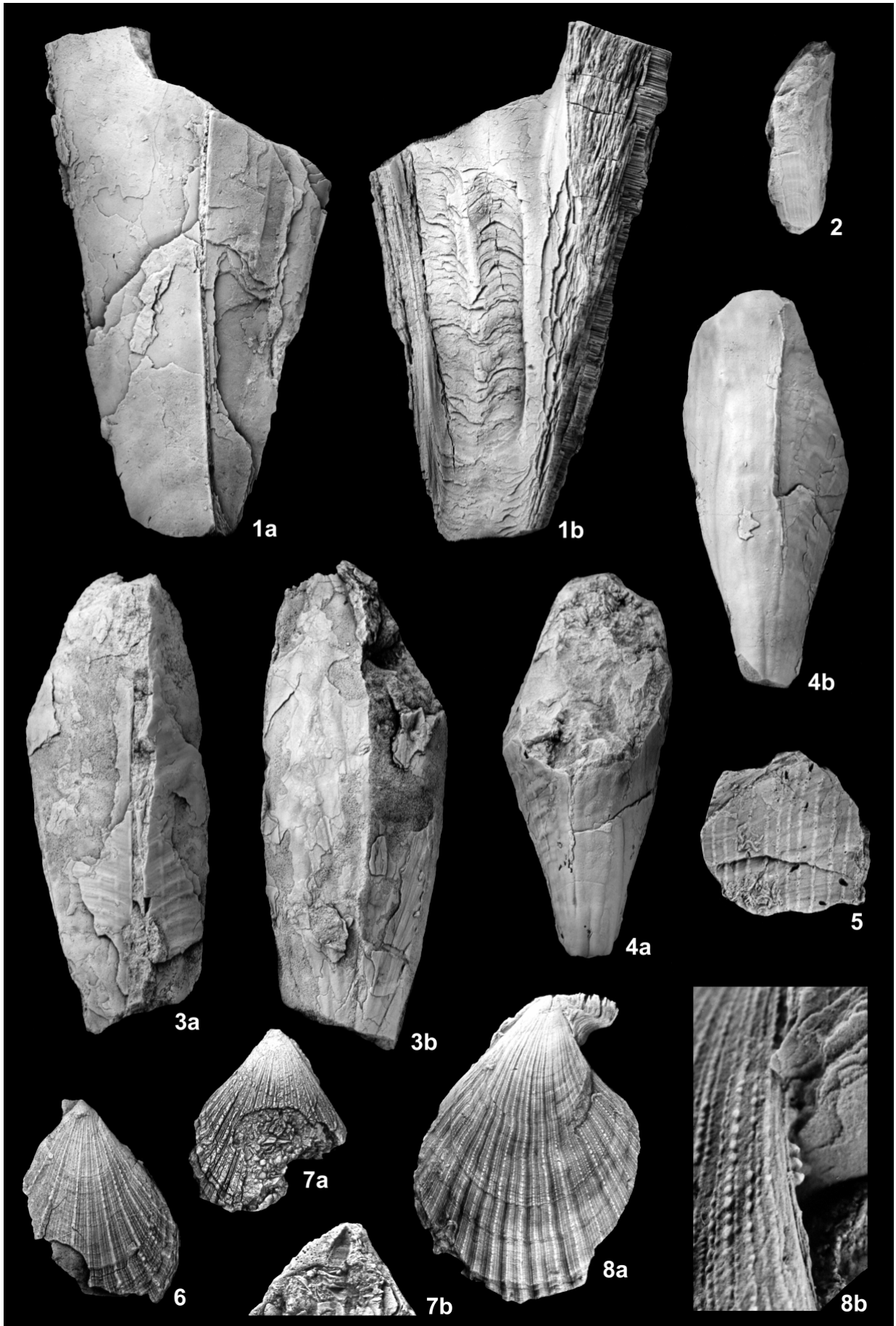
Material: Drei doppelklappige Exemplare aus NAY 1034,9 m [PIW1999II/150, 483], zwei Bruchstücke aus NAY 1095,1 m [PIW1999II/484]; insgesamt 15 Bruchstücke aus PAR-I 39 m [PIW1999II/485], PAR-I 95,5 m [PIW1999II/486], PAR-I 131,5 m [PIW1999II/487], PAR-I 140,5 m [PIW1999II/488], PAR-II 76 m [PIW1999II/489], PAR-II 121 m [PIW1999II/490]; eine linke Klappe und eine rechte Klappe aus Parvadeh (unhorizontiert) [PIW1999II/151, 153]; eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/152], vier Bruchstücke aus (3) unhorizontiert [PIW1999II/491]; diverse weitere Bruchstücke aus (2) [PIW1999II/492], vom Kuh-e Nayband [PIW1999II/493] sowie aus (5) [PIW1999II/494].

## TAFEL 10

**Fig. 1.** *Pinna (Pinna) cf. tommasii* WÖHRMANN, 1892. PIW1999II/153. Parvadeh. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1.

**Fig. 2-5.** *Pinna (Pinna) sp. A. 2.* PIW1999II/154. Aliabad (3a). Spitze eines doppelklappigen Exemplars, linke Klappe, x 1. **3.** PIW1999II/155. Howz-e-Khan-Member, Lok. (5). Doppelklappiges Exemplar; a Dorsalansicht, b Ventralansicht; x 1. **4.** PIW1999II/156. Nayband-Ort (2). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. **5.** PIW1999II/157. Parvadeh, Horizont PAR-I 50 m. Fragment mit kräftiger Radialberippung. x 1.

**Fig. 6-8.** *Primahinnites iranica* REPIN, 1996. **6.** PIW1999II/158. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Linke Klappe?, Außenseite, x 1. **7.** PIW1999II/159. Parvadeh, Horizont PAR-I 88 m. Linke Klappe?; a Außenseite x 1; b Ligamentarea x 2. **8.** PIW1999II/160. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Byssusaustritt und Ctenolium x 8.



Beschreibung: Große *Pinna* mit konvexem Ventral- und leicht konkavem Dorsalrand, dadurch insgesamt von sichelförmiger Gestalt (Taf. 9, Fig. 6). Die Wölbung ändert sich von der Spitze bis zum hinteren Gehäuseteil nur wenig. Der kräftige Kiel (Pseudoligament) verläuft etwa median. Die äußere Prismenschicht ist aus mehreren Einzellagen aufgebaut und besonders am Ventralrand stark verdickt (Taf. 10, Fig. 1b). Die Skulptur aus schwachen Radialrippen fehlt oft erhaltungsbedingt, da die äußeren Schalenlagen leicht abplatzen. Der vorderer Adduktorabdruck ist durch den Kiel zweigeteilt und bei größeren Exemplaren durch Verlagerung des Muskels mit dem Schalenwachstum sehr langgestreckt (Taf. 10, Fig. 1b), wobei mit der Verlagerung sukzessive einzelne Septen zwischen Adduktor und Klappenvorderende eingeschaltet werden (Taf. 9, Fig. 8). Die obere Hälfte des vorderen Adduktorabdrucks wird durch den sich unmittelbar anschließenden, aber nicht klar abgegrenzten Abdruck des Pedalretraktors relativ zur unteren nach hinten verlängert (Taf. 10, Fig. 1b). Hinter dem vorderen Adduktor ist der Ventralrand nach innen zum Byssusaustritt umgeschlagen (Taf. 9, Fig. 7b).

Anmerkungen: Der Vergleich mit *Pinna tommasii* wird nicht nur durch die unvollständige Erhaltung des iranischen Materials, sondern auch durch die der Typusstücke erschwert. Diese sind kleiner als die persischen Stücke, besitzen aber die gleiche sichelförmige Gestalt und sind ebenfalls extrem dickschalig. Schwache Radialrippen sind entgegen der Originalbeschreibung bei einem der abgebildeten Stücke vorhanden (WÖHRMANN & KOKEN 1892: Taf. 10, Fig. 1) und dürften bei dem anderen Exemplar, wie bei den meisten persischen Stücken, nur erhaltungsbedingt fehlen.

### *Pinna (Pinna)* sp. A

Taf. 10, Fig. 2-5

? 1908 *Pinna* cf. *blanfordi* BOETTGER – HEALEY: 14, Taf. 1, Fig. 24-26.

Material: Ca. 30 fragmentarische Stücke aus PAR-I 50 m [PIW1999II/157], PAR-I 68 m [PIW1999II/495], PAR-II 126,5 m [PIW1999II/496], PAR-II 167 m [PIW1999II/497]; aus (2) [PIW1999II/156]; aus (3a) [PIW1999II/154], (3d) [PIW1999II/498], (3h) [PIW1999II/499]; aus (5) [PIW1999II/155, 500].

Beschreibung: Von dieser relativ großen Art liegen hauptsächlich die gerundet viereckigen, stark gewölbten Spitzen sowie Fragmente des vermutlich stärker abgeflachten hinteren Klappenteils vor. Die

Skulptur besteht aus deutlichen Radialrippen, die sich mit den schwächeren Anwachslinien kreuzen. Letztere sind auf dem unteren Drittel der ventralen Klappenhälfte, etwa bis zum Bereich der Umbiegung, am deutlichsten ausgebildet. Die Morphologie der Klappeninnenseiten ist unbekannt.

Anmerkungen: Die genaue Anzahl der Radialrippen lässt sich wegen der unvollständigen Erhaltung nicht angeben, dürfte aber der von *Pinna* cf. *blanfordi* bei HEALEY (1908: Taf. 1, Fig. 24) in etwa entsprechen. *Pinna blanfordi* BOETTGER, 1880 ist dagegen deutlich dichter berippt. Allerdings scheint die Rippenzahl bei der persischen Form nach hinten zuzunehmen, falls die vorliegenden Fragmente nicht z. T. noch einer weiteren Art angehören.

## Unterordnung **Pectinina** WALLER, 1978

### Überfamilie **Pectinoidea** WILKES, 1810

#### Familie **Aviculopectinidae** MEEK & HAYDEN, 1864

##### Gattung *Primahinnites* REPIN, 1996

Typusart: *Primahinnites iranica* REPIN, 1996 (ursprüngliche Festlegung).

Revidierte Diagnose: Nahezu gleichseitiger Diskus mit spitzem Apikalwinkel. Vorderes Ohr groß, mit tiefem Byssuseinschnitt. Vorderrand der rechten Klappe mit kurzem Ctenolium unterhalb des Ohrs. Ligament alivinkular, mit einfachem, submarginalem Resilifer. Ornamentierung aus Radialrippen mehrerer Ordnungen, z. T. mit Knoten besetzt.

Revised diagnosis: Nearly equilateral disc with acute apical angle. Anterior auricle well developed, with deep byssal notch. Short ctenolium present. Ligament alivincular with simple, submarginal resilifer. Ornamentation of radial ribs of different orders, which may develop small knots.

Anmerkungen: REPIN (1996b: 367) stellte *Primahinnites* wegen der Ähnlichkeit des Ligamentes zur Familie Prosondyliidae, konstatierte aber eine für diese Familie untypische „pectinidale“ Ornamentierung. Daneben ist *Primahinnites* vor allem durch eine ausschließlich byssate Verankerung (s. u.) klar von den zumindest post-nepionisch zementierenden Prosondyliidae (wie auch von *Hinnites*) unterschieden. Durch das neue Material konnte außerdem ein *Chlamys*-artiges Vorderrohr und ein Ctenolium nachgewiesen werden, was zusammen mit dem primitiven alivinkularen Bruchligament (das als

plesiomorphes Merkmal allein keine sichere Aussage über Verwandtschaften zulässt) für die hier vorgenommene Zuweisung zur Familie Aviculopectinidae spricht.

*Primahinnites iranica* REPIN, 1996

Taf. 10, Fig. 6-8

\* 1996 *Primahinnites iranica* sp. nov. – REPIN: 6, Taf. 2, Fig. 2.

Material: Insgesamt 14 Einzelklappen aus PAR-I 88 m [PIW1999II/159], PAR-I 107,5 m [PIW1999II/501], PAR-I 131,5 m [PIW1999II/502], PAR-I unhorizontiert [PIW1999II/160, 506], PAR-II 30 m [PIW1999II/503], PAR-II 160 m [PIW1999II/504], PAR-II 165 m [PIW1999II/158, 505] (sichere Unterscheidung von rechter und linker Klappe bei den meisten Stücken nicht möglich).

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/158	>30,5	>37,5
PIW1999II/159	>29	>34,5
PIW1999II/160	>41	>54,6

Beschreibung: Diskus mittelgroß, etwa gleichseitig und deutlich höher als lang, mit einem Apikalwinkel von ca. 75°. Vorderohr der rechten Klappe mit tiefem Byssuseinschnitt. Ctenolium mit mindestens drei kleinen Dentikeln. Skulptur aus bis zu 18 radialen Faltrippen, die auf ihren Kämmen nodose Rippen zweiter Ordnung, auf den Flanken und in den Intercostalfurchen feinere Rippen dritter Ordnung tragen. Ligamentarea flach und niedrig, kaum gegen die Kommissurebene geneigt, mit einer schmalen zentralen Ligamentgrube.

Anmerkungen: Die Artbeschreibung von REPIN (1996) stützt sich hauptsächlich auf eine rechte Klappe (in der Tafelerläuterung irrtümlich als linke Klappe bezeichnet), bei der allerdings die Ohren nicht vollständig erhalten sind. Aus dem Verlauf der Anwachslineien schloss REPIN (1996) jedoch auf das Vorhandensein eines kleinen Byssusaustritts. Tatsächlich besitzt *Primahinnites iranica* einen sehr deutlichen Byssusaustritt unterhalb des vorderen Ohres der rechten Klappe (Taf. 10, Fig. 8 a-b). Ein zementierter Bereich fehlt bei allen untersuchten Stücken wie auch beim Holotypus (REPIN 1996: Taf. 2, Fig 2b). Der Vergleich mit zementierenden Formen wie Prospondyliden oder *Hinnites* ist deshalb nur schwer nachzuvollziehen, zumal sich *P. iranica* durch die Gesamtform, die Ornamentierung, den Besitz eines Ctenoliums und die Form des Ligamentes zwanglos an die in der Trias noch weit verbreiteten Aviculopectinidae anschließt.

Lebensweise: Epibyssater Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

Familie **Entoliidae** v. TEPPNER, 1922

Gattung *Entolium* MEEK, 1865

Untergattung *Entolium* MEEK, 1865

Typusart: „*Pecten demissus* PHILLIPS“ *sensu* QUENSTEDT (1856) [= *Pecten disciforme* SCHUEBLER, 1833] (ursprüngliche Festlegung).

*Entolium (Entolium) incognitum* (BITTNER, 1901)

Taf. 11, Fig. 1-2

- ? 1853 *Pecten Hellii* sp. nov. – EMMRICH: 367.
- ? 1889 *Pecten Schlosseri* sp. nov. – WÖHRMANN: 203, Taf. 7, Fig. 1-2.
- 1889 *Pecten filiosus* v. HAUER – WÖHRMANN: 204, Taf. 7, Fig. 3-4.
- \* 1901 *Pecten incognitus* sp. nov. – BITTNER: 35.
- ? 1901 *Pecten Hellii* EMMR. – BITTNER: 105, Taf. 8, Fig. 36-37.

Material: Eine Klappe aus NAY 1100,6 m [PIW1999II/162], eine rechte Klappe aus (2) [PIW1999II/161] (Unterscheidung von linker und rechter Klappe folgt JOHNSON 1984: 35).

Maße [mm] (Höhe ab Wirbelspitze, d. h. ohne die randlich hochgebogenen Ohren gemessen):

	L	H
PIW1999II/161	17,8	17,5
PIW1999II/162	13,4	14

Beschreibung: Kleine, gleichseitige, leicht quer- bis leicht hochovale Klappen. Zwei Innenrippen, die mit 70° bis 75° divergieren. Apikalwinkel ca. 105°. Ohren der rechten Klappe randlich hochgebogen, Dorsalrand dadurch gewinkelt. Schale zweischichtig: äußere Schicht bis auf schwache Anwachsstreifung glatt, mit der inneren Schicht durch radiale, in der Schalenmitte zickzackförmig verlaufende Grate verzahnt. Bei Abwitterung der äußeren Schicht entsprechende Pseudoskulptur (*filiosus*-Struktur *sensu* ALLASINAZ 1972) sichtbar (Taf. 11, Fig. 1).

Anmerkungen: Die Nomenklatur triadischer Entoliidae ist durch eine große Zahl schlecht dokumentierter Arten belastet. EMMRICH (1853) beschrieb „*Pecten Hellii* sp. nov.“ aus den Kössener Schichten, ohne eine Abbildung zu geben. BITTNER (1901) bildete später zwei Individuen aus dem Rhät von Károlyháza am Balatonsee (Ungarn) ab, die er auf Grund der

Beschreibung von EMMRICH (1853) mit dieser Art identifizierte. In der gleichen Arbeit benannte BITTNER (1901) die bei WÖHRMANN (1889) fälschlich als „*Pecten filiosus* HAUER“ beschriebenen Stücke aus den karnischen *Cardita*-Schichten als *Pecten incognitus* sp. nov., stellte aber gleichzeitig fest, dass die Art möglicherweise nicht von *Pecten hellii* EMMRICH zu trennen sei (BITTNER 1901: 106). Der Unterschied von *Pecten incognitus* zu den von WÖHRMANN (1889) als „*Pecten schlosseri* sp. nov.“ beschriebenen Stücken liegt möglicherweise nur in der Erhaltung der äußeren Schalenschicht bei letzteren, sodass *schlosseri* ebenfalls Priorität vor *incognitus* haben könnte. Da sich diese nomenklatorischen Probleme auf Grundlage der Literatur nicht lösen lassen, wird in dieser Arbeit der Arname *incognitus* vorläufig aufrecht erhalten.

Die auffallende Schalenstruktur (s. o.) ist von ALLASINAZ (1972) als gattungsspezifisches Merkmal seiner neuen Gattung *Filopeecten* (Typusart: *Pecten filiosus* HAUER, 1857) gewertet worden. Morphologisch ist *Filopeecten* von *Entolium* durch von unten nach oben breiter werdende Ohren, den in beiden Klappen geraden Schlossrand und einen leichten Byssuseinschnitt im vorderen Ohr unterschieden. Beide Merkmale (Schalenstruktur und Morphologie der Ohren) sind jedoch nicht gekoppelt, da morphologisch eindeutig zu *Entolium* zu stellende Arten wie *E. discites* (von SCHLOTHEIM, 1820), *E. quotidianum* (HEALEY, 1908) und die oben beschriebene Art *E. incognitum* (BITTNER, 1901) ebenfalls die *filiosus*-Struktur aufweisen. Die Schalenstruktur sollte deshalb innerhalb der Familie nicht zur Gattungsabgrenzung herangezogen werden.

Eine vergleichbare Struktur kommt auch bei der Pectinidengattung *Indopeecten* DOUGLAS, 1929 vor, ist dort allerdings auf die linke Klappe beschränkt (s. u.).

Lebensweise: *Entolium incognitum* besaß im Adultstadium keinen Byssusaustritt und lag folglich frei auf der Sedimentoberfläche. Die gerundeten, äquilateralen und dünnchaligen Klappen mit dem relativ großen Apikalwinkel sind paradigmatisch für schwimmfähige Pectiniden (STANLEY 1972).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Karn und fraglich Rhät; fraglich Ungarn, Rhät.

*Entolium (Entolium) cf. quotidianum* (HEALEY, 1908)

Taf. 11, Fig. 3

- cf. \* 1908 *Pecten (Syncyclonema) quotidianus* sp. nov. – HEALEY: 46, Taf. 7, Fig. 4-11.  
 cf. 1914 *Pecten (Entolium) sp. aff. quotidianus* HEALEY – KRUMBECK: 241, Taf. 15, Fig. 16-17.  
 cf. 1927 *Pecten (Syncyclonema) cf. quotidianus* HEALEY – REED: 228, Taf. 19, Fig. 7.  
 cf. 1976 *Entolium quotidianum* HEALEY – WEN SHIXUAN et al.: 53, Taf. 12, Fig. 2-3.  
 cf. 1976 *Entolium cf. quotidianum* HEALEY – GU ZHIWEI et al.: 210, Taf. 34, Fig. 14.  
 cf. 1979 *Entolium quotidianum* HEALEY – WEN SHIXUAN: 263, Taf. 63, Fig. 13-14.

Material: Eine linke Klappe aus (5) [PIW1999II/163].

Beschreibung: Bruchstück einer deutlich hochovalen linken Klappe. Schlossrand gerade, Apikalwinkel ca. 90°.

## TAFEL 11

**Fig. 1-2.** *Entolium (Entolium) incognitum* (BITTNER, 1901). **1.** PIW1999II/161. Nayband-Ort (2). Rechte Klappe, Außenseite, x 2. **2.** PIW1999II/162. Profil Nayband, Horizont NAY 1100,6 m. Außenseite, x 2.

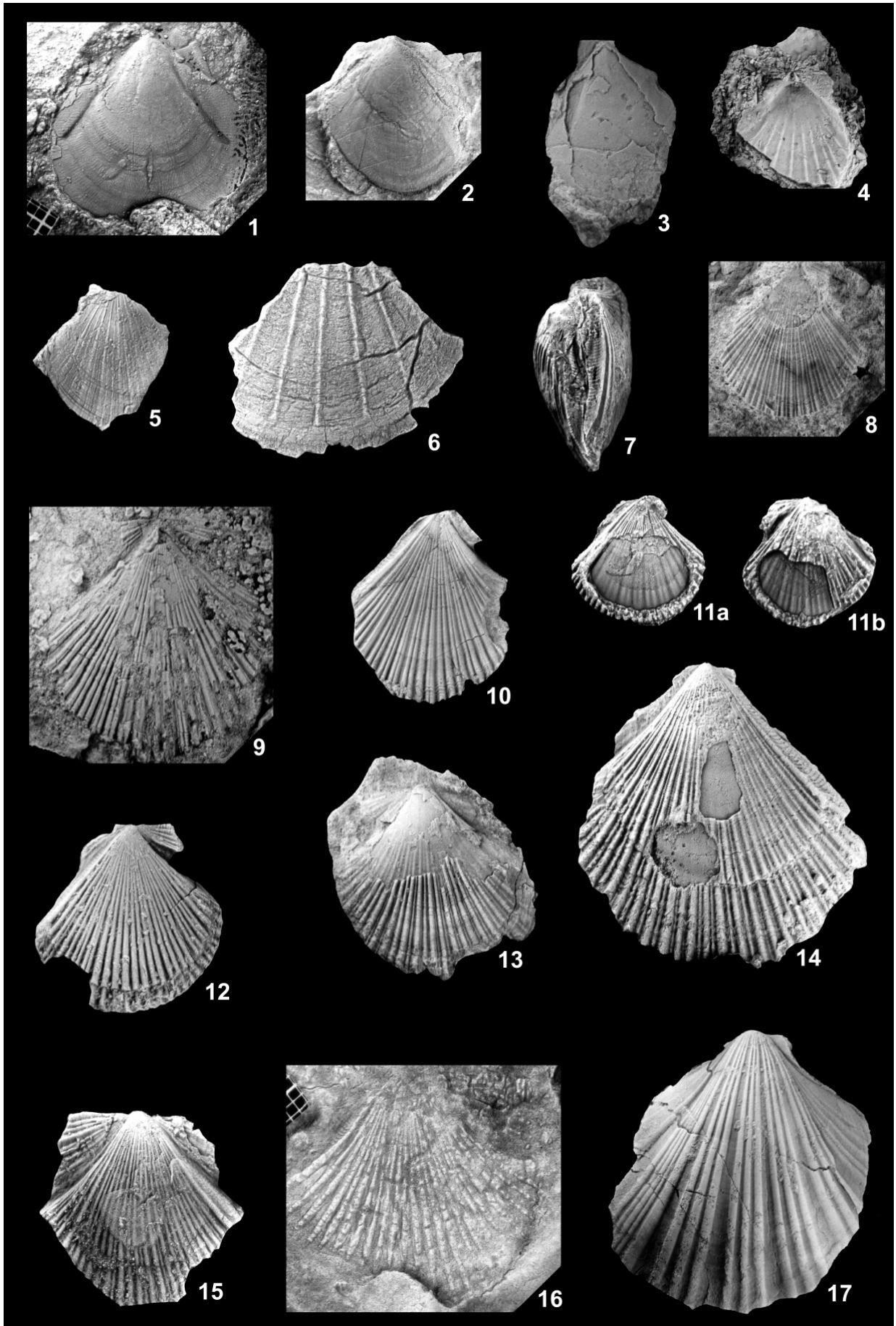
**Fig. 3.** *Entolium (Entolium) cf. quotidianum* (HEALEY, 1908). PIW1999II/163. Howz-e-Khan-Member, Lok. (5). Linke Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 4-6.** *Propeamussium (Parvamussium) schafhaeutli* (WINKLER, 1859). **4.** PIW1999II/164. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 1. **5.** PIW1999II/165. Profil Nayband, Horizont NAY 1454,3 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1. **6.** PIW1999II/166. Aliabad (3l). Innenseite eines isolierten Bruchstückes, x 2.

**Fig. 7-15.** *Chlamys (Chlamys) favrii* (STOPPANI, 1863). **7.** PIW1999II/167. Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar, Hinterrand, x 2. **8.** PIW1999II/168. Aliabad (3c). Außenabdruck einer linken Klappe, x 1. **9.** PIW1999II/169. Parvadeh, Lok. (4). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **10.** PIW1999II/170. Parvadeh, Horizont PAR-I 68 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **11.** PIW1999II/171. Aliabad (3m). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 2. **12.** PIW1999II/172. Aliabad (3l). Rechte Klappe, Außenseite, x 2. **13.** PIW1999II/173. Parvadeh, Lok. (4). Linke Klappe, Außenseite, x 1. **14.** PIW1999II/174. Parvadeh, Lok. (4). Linke Klappe, Außenseite, x 2. **15.** PIW1999II/175. Aliabad (3a). Linke Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 16.** *Chlamys (Chlamys) foipiani* (STOPPANI, 1861). Original zu HUCKRIEDE et al. (1962), Sammlung BGR Hannover. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 17.** *Indopeecten glaber* DOUGLAS, 1929. PIW1999II/176. Kuh-e Nayband, Bidestan-Member. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.



Anmerkung: HEALEY (1908) gab an, die Ohren von *E. quotidianum* würden generell über den Wirbel hinausragen (d. h. der Schlossrand wäre gewinkelt), aber dieses Merkmal ist bei *Entolium* normalerweise auf die rechte Klappe beschränkt (JOHNSON 1984: 35).

Vergleiche: Der Unterschied zu *Entolium incognitum* liegt in dem deutlich geringeren Apikalwinkel.

Familie **Propeamussiidae** TUCKER ABBOTT, 1954

Gattung *Propeamussium* de GREGORIO, 1884

Untergattung *Parvamussium* SACCO, 1897

Typusart: *Parvamussium duodecylamellatum* BRONN, 1831 (ursprüngliche Festlegung).

*Propeamussium (Parvamussium) schafhaeutli*  
(WINKLER, 1859)

Taf. 11, Fig. 4-6

- \* 1859 *Pecten Schafhäutli* sp. nov. – WINKLER: 8, Taf. 1, Fig. 4.
- 1861 *Pecten Massalongi* sp. nov. – STOPPANI: 77, 208, Taf. 14, Fig. 8-12, Taf. 36, Fig. 1.
- 1864 *Pecten Schafhäutli* WINKLER – v. DITTMAR: 157 [cum synonymis].
- 1917 *Pecten (Variamussium) Schafhäutli* WINKLER – GOETEL: 156.
- 1962 *Variamussium schafhäutli* (WINKLER) 1859 – ALLASINAZ: 345, Taf. 27, Fig. 6.
- 1967 *Variamussium schafhaeutli* (WINKLER, 1859) – KOCHANOVÁ: 732, Taf. 62, Fig. 1-6, Taf. 63, Fig. 1-5.
- 1973 *Variamussium schafhaeutli* (WINKLER, 1859) – KOCHANOVÁ: 173, Taf. IIA, Fig. 3-7.

Material: Bruchstück einer linken Klappe aus NAY 1454,3 m [PIW1999II/165], eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/164], ein Bruchstück aus (3l) [PIW1999II/166].

Beschreibung: Nahezu gleichseitige Klappen mit einem Apikalwinkel von ca. 90°. Dorsalrand gerade, Ohren etwa gleich groß, Vorderohr ohne deutlichen Byssusspalt. Elf Innenrippen, die fast bis zum Ventralrand reichen (Taf. 11, Fig. 6). Adduktorabdruck weit dorsal, oberhalb des Ansatzes der Innenrippen gelegen. Resilifer klein, dreieckig, von Kardinalcruren begrenzt. Außenskulptur der linken Klappe aus mindestens 13 Hauptradialrippen, zwischen die sich feinere Rippen zweiter Ordnung schalten können. Außenseite der rechten Klappe nach KOCHANOVÁ (1967) bis auf Wachstumslinien unskulptiert.

Vergleiche: *Propeamussium (Parvamussium) schafhaeutli* (WINKLER, 1859) ist die einzige bekannte

*Propeamussium*-Art aus der Trias. *P. (Parvamussium) pumilum* (LAMARCK, 1819) aus dem Lias und Dogger ist besonders durch die kolbenförmige Verdickung am Ende der Innenrippen leicht zu unterscheiden.

Lebensweise: Das Fehlen eines Byssusaustritts und die gleichseitige Form der Klappen weisen darauf hin, dass *Propeamussium (Parvamussium) schafhaeutli* eine freiliegende und vermutlich schwimmfähige Art war.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Rhät; Tatra, Rhät; Karpaten, Nor.

Familie **Pectinidae** WILKES, 1810

Unterfamilie **Chlamydinae** v. TEPPNER, 1922

Anmerkungen: Die Synapomorphie der Chlamydinae ist nach WALLER (1993: 199) eine Beschränkung von kreuzlamellarem Aragonit auf den Bereich innerhalb der Palliallinie, die erst mit Beginn des Tertiärs aufträte. Allerdings wurde der Gattungsname *Chlamys* sowohl in der umfangreichen Revision triadischer Pectinidae durch ALLASINAZ (1972) als auch in der jurassischer Pectinidae durch JOHNSON (1984) aufrecht erhalten. In der Praxis fehlen morphologische Kriterien, um die mesozoischen Formen abzutrennen, zumal deren Schalenstruktur meist unbekannt ist.

Gattung *Chlamys* RÖDING, 1798

Untergattung *Chlamys* RÖDING, 1798

Typusart: *Pecten islandicus* MÜLLER, 1776 (nachträgliche Festlegung HERRMANNSEN 1847).

*Chlamys (Chlamys) favrii* (STOPPANI, 1863)

Taf. 11, Fig. 7-15

- \* 1863 *Pecten favrii* sp. nov. – STOPPANI: 206, Taf. 36, Fig. 6.
- 1917 *Pecten favrii* STOPPANI – GOETEL: 146.
- non 1917 *Pecten favrii* STOPPANI var. nov. *tatrica* – GOETEL: 148, Taf. 8, Fig. 11.
- 1929 *Chlamys* sp. – DOUGLAS: 636, Taf. 44, Fig. 8.
- ? 1976 *Chlamys dingriensis* sp. nov. – J. CHEN in WEN SHIXUAN et al.: 45, Taf. 8, Fig. 20-21.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar und zwei Bruchstücke aus NAY 2075,5 m [PIW1999II/507]; eine rechte Klappe aus PAR-I 68 m [PIW1999II/170]; eine linke Klappe aus (3a) [PIW1999II/508], 14 bruchstückhafte Einzelklappen aus (3c) [PIW1999II/168, 509], vier linke, drei rechte Klappen und ein doppelklappiges Exemplar aus (3h) [PIW1999II/167, 510], eine rechte Klappe und zwei Bruchstücke aus (3l) [PIW1999II/172, 511], ein doppelklappiges



Exemplar aus (3m) [PIW1999II/171, 512]; zwei linke und eine rechte Klappe aus (4) [PIW1999II/169, 173-174].

Maße [mm] (Höhe inkl. Wirbel):

	L	H	W
PIW1999II/169	41,5	45,7	-
PIW1999II/171	12,4	12	5,1
PIW1999II/172	17,3	17,3	-

**Beschreibung:** Kleine bis mittelgroße, ungleichklappige, leicht prosokline *Chlamys* mit einem Apikalwinkel zwischen 85° und 100°. Linke Klappe etwas stärker gewölbt als rechte. Diskus mit 32 bis 42 (durchschnittlich 36) Radialrippen, in der linken Klappe in Form stärkerer Haupt- und schwächerer Schaltrippen, in der rechten Klappe dagegen in Paaren gleicher Stärke angeordnet. Schaltrippen der linken Klappe meist erst ein Stück weit vom Apex entfernt einsetzend, Rippenpaare der rechten Klappe dorsal oft verschmolzen. Anwachsstreifung periodisch zu feinen Stegen verstärkt (Taf. 11, Fig. 14), die jedoch leicht abwittern. Hinterrand des Diskus mit feinen Querrippen besetzt (Taf. 11, Fig. 7, 14), Vorderrand dagegen glatt. Ohren groß, berippt, vorderes Ohr der rechten Klappe mit Bysuseinschnitt.

**Anmerkungen:** Das unterschiedliche Berippungsmuster von rechter und linker Klappe erklärt sich einfach durch ein Durchpausen der Skulptur und die damit verbundene Invertierung von Furchen und Rippen: Eine Furche mit zentraler Nebenrippe in der linken Klappe erscheint auf deren Innenseite als gegabelte Rippe, diese auf der Innenseite der rechten Klappe wieder als Furche mit zentraler Nebenrippe und auf der Außenseite schließlich erneut als gegabelte Hauptrippe. Entsprechend zeigt auch ein Steinkern der linken Klappe die Skulptur der rechten Klappe und umgekehrt (Taf. 11, Fig. 11 a-b). Die taxonomische Relevanz dieses Berippungsmusters dürfte nur gering sein und die Abtrennung solcher Formen in der Untergattung *Praechlamys* ALLASINAZ, 1972 deshalb unnötig.

**Vergleiche:** *Chlamys favrii* var. *tatrica* GOETEL, 1917 lässt sich durch den kleineren Apikalwinkel (ca. 80°) und die wesentlich geringere Rippenzahl (nur zehn Rippenpaare) wohl konsequent abtrennen und daher als eigene Art *Chlamys tatrica* GOETEL, 1917 betrachten. Das von CHEN CHUZHEN (1998: Taf. 1, Fig. 8) als „*Praechlamys* sp.“ abgebildete Exemplar dürfte zu dieser Art zu stellen sein.

**Lebensweise:** Epibyssater Filtrierer.

**Vorkommen:** Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Rhät; Tatra, Rhät; fraglich Himalaya (Südtibet), Nor.

### *Chlamys (Chlamys) foipiani* (STOPPANI, 1861)

Taf. 11, Fig. 16

**Material:** Eine rechte Klappe aus dem Profil Bulbulu bei Kerman (Original zu HUCKRIEDE et al. (1962), Sammlung BGR).

- \* 1861 *Pecten Foipiani* sp. nov. – STOPPANI: 75, Taf. 14, Fig. 1-2.
- 1861 *Pecten Falgeri* MER. – STOPPANI: 76, Taf. 14, Fig. 3.
- v 1962 *Chlamys falgeri* (MERIAN) – HUCKRIEDE et al.: 74.

Maße [mm] (SR = Länge des Schlossrandes):

	L	H	SR
BGR	>24	>21	17,2

**Beschreibung:** Akliner Diskus mit 24 Radialrippen gleicher Stärke. Hinter der letzten Radialrippe steil abfallendes Feld mit Querrippen. Ohren radial berippt, vorderes Ohr deutlich länger als hinteres.

**Lebensweise:** Epibyssater Filtrierer.

**Vorkommen:** Zentraliran, Nor bis Rhät; Südalpen, Rhät.

### Unterfamilie **Pectininae** WILKES, 1810

#### Gattung *Indopecten* DOUGLAS, 1929

**Typusart:** *Pecten (Aequipecten) clignetti* KRUMBECK, 1913 (ursprüngliche Festlegung).

**Revidierte Diagnose:** Aklin bis prosoklin, ungleichklappig, rechte Klappe stärker gewölbt als linke. Außenskulptur mit fünf Hauptrippen auf der rechten und sechs Hauptrippen auf der linken Klappe. Zwischenrippen, Rippen zweiter Ordnung und nodose Ornamentierung häufig. Hauptrippen im Allgemeinen plicat, Ventralrand dadurch leicht gewellt. Zehn kräftige Innenrippen in der linken Klappe, zehn bis zwölf in der rechten Klappe. Resilifer dreieckig, vollständig intern gelegen. Kardinalcruren der linken Klappe paarig, innere Cruren randlich in den Resilifer der rechten Klappe eingreifend, äußere Cruren in spezielle Gruben. Kardinalcruren der rechten Klappe einfach, zwischen den beiden Crurenpaare der linken Klappe eingreifend. Auricularcruren vorhanden. Schale der linken Klappe zweischichtig, dabei dünnere äußere Schicht über radiale, in der Schalenmitte

zickzackartig verlaufende Grate mit der dickeren inneren Schicht verzahnt.

Revised diagnosis: Acline to prosocline, inequivalved, right valve more convex than left valve. Five external major ribs on right and six on left valve. Secondary ribs and nodose ornamentation frequently present. Major ribs usually plicate, ventral margin consequently slightly wavy. Ten strong internal ribs on left, ten or twelve on right valve. Resilifer triangular, located entirely internally. Cardinal crura of left valve paired, inner ones projecting into resilifer of right valve, outer ones into grooves located more marginally. Cardinal crura of right valve simple, each fitting between opposite pair of crura. Auricular crura present. Shell of left valve with two distinct layers, the outer one usually thinner, connected with the thicker inner layer by ridges, which are marginally radially, in the centre zigzag-like arranged.

Anmerkungen: Die charakteristische Struktur der linken Klappe ist detailliert von KRUMBECK (1913: 38-40) untersucht und später von HUDSON & JEFFERIES (1961: 18) als „*Indopecten*-Struktur“ bezeichnet worden. Die Sichtbarkeit dieser Struktur ist allerdings stark von der Erhaltung abhängig. Bei *Indopecten uninodosus* sp. nov. konnten beispielsweise drei verschiedene Erhaltungszustände beobachtet werden:

1. Äußere Schicht relativ dick und gut erhalten, *Indopecten*-Struktur nur partiell erkennbar (Taf. 16, Fig. 2a).
2. Äußere Schicht abgewittert, *Indopecten*-Struktur deutlich sichtbar (Taf. 16, Fig. 6).
3. Innere Schalenschicht frühdiagenetisch gelöst, *Indopecten*-Struktur auf Steinkern sichtbar (Taf. 16, Fig. 4).

Bei einigen Arten wie *Indopecten serraticosta* und *I. variecostatus* ist die *Indopecten*-Struktur dagegen bisher noch nicht beobachtet worden, wobei unklar ist, ob diese wirklich fehlt oder nur unter einer extrem dicken äußeren Schalenschicht verborgen ist. Morphologisch sind diese Arten jedenfalls zweifelsfrei zu *Indopecten* zu stellen. Eine untersuchte linke Klappe von *I. serraticosta* war zu stark rekristallisiert, um im Acetatfolienabzug innere und äußere Schalenschicht unterscheiden zu können.

Die Frage der Funktion der *Indopecten*-Struktur wird sowohl bei KRUMBECK (1913) als auch bei HUDSON & JEFFERIES (1961) diskutiert. KRUMBECK (1913: 39) nimmt eine Verstärkungsfunktion der anatomisch oberen Klappe an, während HUDSON & JEFFERIES (1961: 18) in der *Indopecten*-Struktur den Ausdruck einer ehemaligen Farbbänderung sehen. In beiden

Arbeiten wird eine Reihe weiterer Taxa aufgeführt, in denen ähnliche Strukturen vorkommen, größtenteils Vertreter der Entoliidae (s. o.). Die morphologischen Ähnlichkeiten zwischen beiden Gruppen wie der Besitz von Innenrippen und die gleichseitige Form der Klappen sind allerdings zu unspezifisch, als dass man daraus eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft ableiten könnte. Die taxonomische Relevanz der *Indopecten*-Struktur bleibt daher ebenso unklar wie die Frage nach der Herkunft der Gattung.

### *Indopecten glaber* DOUGLAS, 1929

Taf. 11, Fig. 17; Taf. 12, Fig. 1-2; Taf. 13, Fig. 1-6; Taf. 14, Fig. 1-2

- non 1913 *Pecten (Aequipecten) clignetti* BÖHM var. *glabra* var. nov. – KRUMBECK: 43, Taf. 2, Fig. 9-12.  
 ? 1922 *Aequipecten iranicus* sp. nov. – KRUMBECK: Tab. 1 [nomen nudum].  
 \* 1929 *Indopecten glabra* [sic] sp. nov. – DOUGLAS: 635, Taf. 43, Fig. 1-2, Taf. 44, Fig. 13, Taf. 45, Fig. 2.  
 1947 *Pecten (Indopecten) glabra* [sic] DOUGLAS – KIPARISOVA: 111, Taf. 20, Fig. 14, Taf. 21, Fig. 11.  
 1980 *Indopecten glabra* [sic] KRUMBECK, 1913 [sic] – FALLAHI: 179, Taf. 8, Fig. 1-2; Taf. 9, Fig. 1.  
 1983 *Indopecten glabra* [sic] DOUGLAS – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 67.  
 1985 *Indopecten glabra* [sic] DOUGLAS – ZHANG ZUO-MING et al.: 78, Taf. 25, Fig. 18-19.

Material: Zwei linke Klappen aus PAR-I 7,5 m [PIW1999II/179, 183], zwei linke Klappen aus PAR-I 95,5 m [PIW1999II/513], eine linke Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/514], 39 linke und 14 rechte Klappen aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/177, 182, 185, 515], zwei rechte Klappen aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/516]; vier linke und vier rechte Klappen aus PAR-II 76 m [PIW1999II/517], eine rechte Klappe aus PAR-II 116 m [PIW1999II/518]; drei linke und eine rechte Klappe aus Parvadeh (unhorizontiert) [PIW1999II/519]; ein doppelklappiges Exemplar aus (2) [PIW1999II/184]; zwei doppelklappige Exemplare aus (3a) [PIW1999II/181, 520]; eine linke und eine rechte Klappe sowie 14 doppelklappige Exemplare aus (4) [PIW1999II/178, 180, 521], zwei doppelklappige Exemplare aus (5) [PIW1999II/522]; eine rechte Klappe aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/176]; fünf doppelklappige Exemplare aus dem Nayband-Gebiet (*legit* Dr. SENOWBARI-DARYAN) [PIW1999II/523].

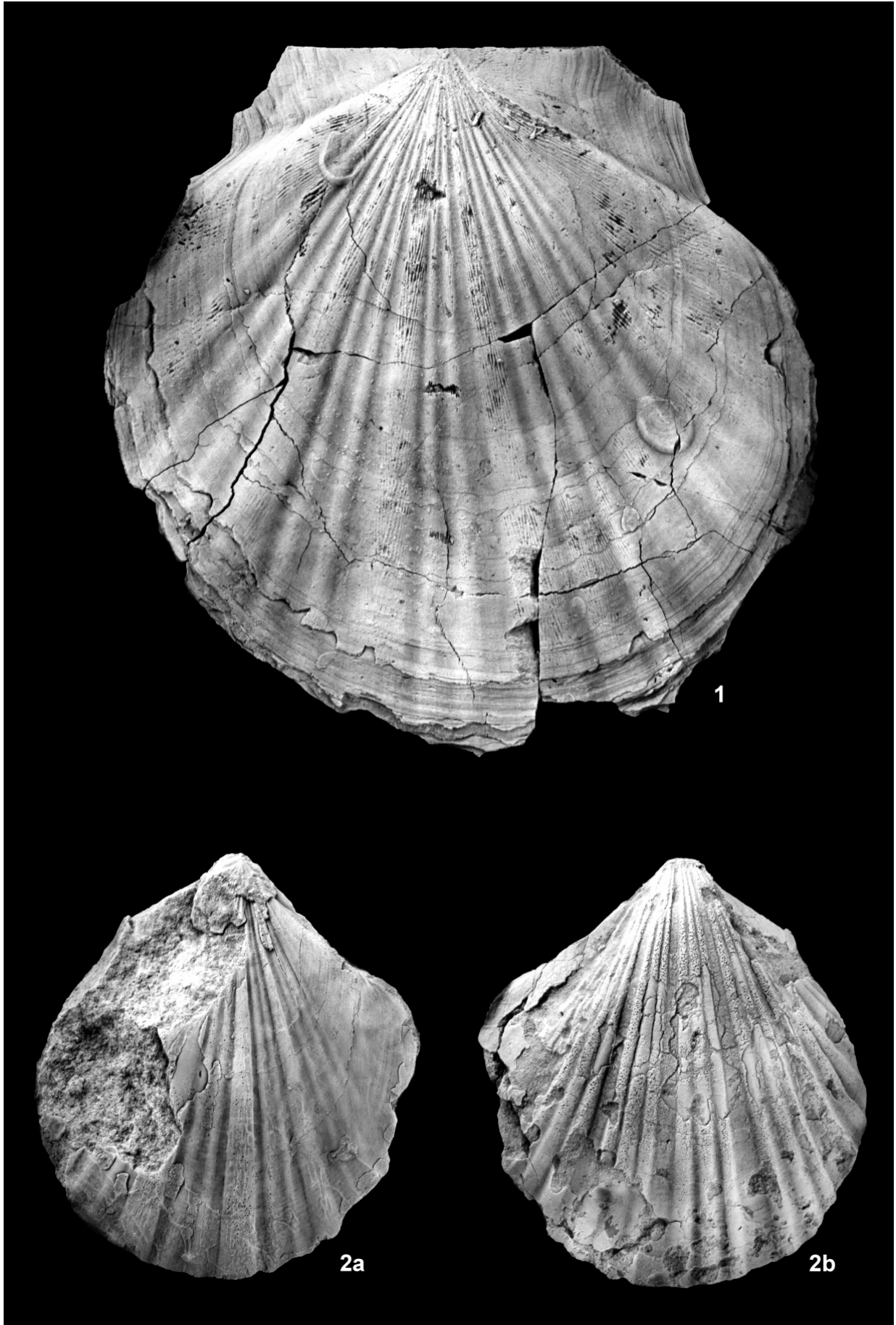
Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/177	123,5	124,4

Beschreibung: Extrem großwüchsige Art mit aklinen, aequilateralen Klappen von fast kreisrundem Umriss. Schlossrand lang und gerade. Vorderes und hinteres Ohr der linken Klappe etwa gleichgroß, Ohren der rechten Klappe nicht vollständig erhalten.

## TAFEL 12

**Fig. 1-2. *Indopecten glaber* DOUGLAS, 1929. 1.** PIW1999II/177. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1. **2.** PIW1999II/178. Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1.



Rechte Klappe konvex, mit fünf Hauptrippen, die jeweils in drei, selten auch vier oder fünf Nebenrippen aufspalten. Vor der ersten Hauptrippe drei bis vier, am hinteren Schalenrand zwei weitere feine Nebenrippen.

Linke Klappe flach, mit sechs einfachen Hauptrippen, zwischen denen jeweils zwei schwächere Nebenrippen liegen. Hinterste Hauptrippe nur geringfügig stärker als Nebenrippen. Gelegentlich weitere feine Nebenrippen vor bzw. hinter den beiden äußeren Hauptrippen. Schale zweischichtig, dünnere äußere Schicht über radiale, in der Schalenmitte zickzackartig verlaufende Grate mit der dickeren inneren Schicht verzahnt. Schaleninnenseite mit zehn Innenrippen, die inneren acht paarweise den externen Hauptrippen gegenüberliegend, die beiden äußeren unpaar und im Verhältnis zu den beiden randlichen Außenrippen etwas nach innen gerückt (Taf. 13, Fig. 1). Zwei kräftige Auricularcruren.

Resilifer dreieckig, Resilium außen fibrös (Taf. 13, Fig. 2, 6), im Kern vermutlich lamellar. Kardinalcruren der linken Klappe paarig (Taf. 13, Fig. 2, 6), innere Cruren direkt in den Resilifer der rechten Klappe eingreifend, äußere Cruren in weiter randlich gelegene Gruben (Taf. 13, Fig. 5b). Adduktorabdruck groß und rund, weit dorsal und vollständig in der hinteren Klappenhälfte gelegen (Taf. 14, Fig. 1).

Anmerkungen: DOUGLAS (1929) betrachtete *Indopecten glaber* als identisch mit *Pecten (Aequipecten) clignetti* BÖHM var. *glabra* KRUMBECK, 1913 aus den Fogi-Schichten West-Burus (die weibliche Form „*glabra*“ bezieht sich bei KRUMBECK (1913) selbstverständlich auf var(*ietas*) und nicht auf den (männlichen) Gattungsnamen *Pecten*, wie DOUGLAS (1929) offenbar irrtümlich annahm). Diese Synonymisierung ist völlig unverständlich, da der von KRUMBECK (1913) beschriebenen Art sowohl die charakteristische Aufspaltung der Hauptrippen der rechten Klappe wie auch die bis zum Ventralrand reichenden Nebenrippen der linken Klappe fehlen. JAWORSKI (1915) konnte zeigen, dass *Pecten clignetti* var. *glabra* eine eigene Art ist, für die er den Namen „*Pecten krumbecki*“ vergab. Diese Art ist übrigens auch bei DOUGLAS (1929: 633) als eigenständige Art der Gattung *Indopecten* aufgeführt.

Die Art der Ligamenterhaltung bei einigen der vorliegenden Stücke (Taf. 13, Fig. 2, 6) zeigt, dass das fibröse (verkalkte und deshalb erhaltungsfähige) Ligament bei *Indopecten*, genau wie bei rezenten Pectiniden, ein äußeres, dem Resilifer direkt aufliegendes Kissen bildete, während der innere Kern offensichtlich aus stark hypertrophiertem lamellarem Material bestand, das fossil nicht erhaltungsfähig war. Wegen der Bedeutung der Feinstruktur des Resiliums für die Taxonomie pteriomorpher Muscheln (WALLER 1978) ist der Nachweis dieses Aufbaus bei frühen Pectiniden besonders interessant.

Lebensweise: Obwohl das Vorderrohr der rechten Klappe unbekannt ist, entsprechen die Gleichseitigkeit, die flache obere und konvexe untere Klappe sowie der große Apikalwinkel dem Paradigma frei auf der Sedimentoberfläche liegender Formen, die durch plötzliches Schließen der Klappen schwimmfähig sind.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Wedi-Tschai-Tal (Armenien), Nor; Laba-Tal (Nordkaukasus), Nor; Zuogongmeiyu (Tibet), Obertrias (Bolila-Formation).

*Indopecten krumbecki iranicus* subsp. nov.

Taf. 14, Fig. 3-5

? v 1962 *Indopecten* cf. *clignetti* (KRUMBECK) – HUCKRIEDE et al.: 74.

? 1980 *Indopecten verbeeki* (BOETTGER), 1880 – FALLAHI: 181, Taf. 7, Fig. 10; Taf. 8, Fig. 1-2.

? 1998 *Indopecten* sp. – CHEN CHUZHEN: 303, Taf. 1, Fig. 10 a-b.

Derivatio nominis: Nach dem Fundland.

Material: Eine rechte Klappe aus NAY 1949 m [PIW1999II/188], vier linke Klappen aus (12) [PIW1999II/186-187, 524].

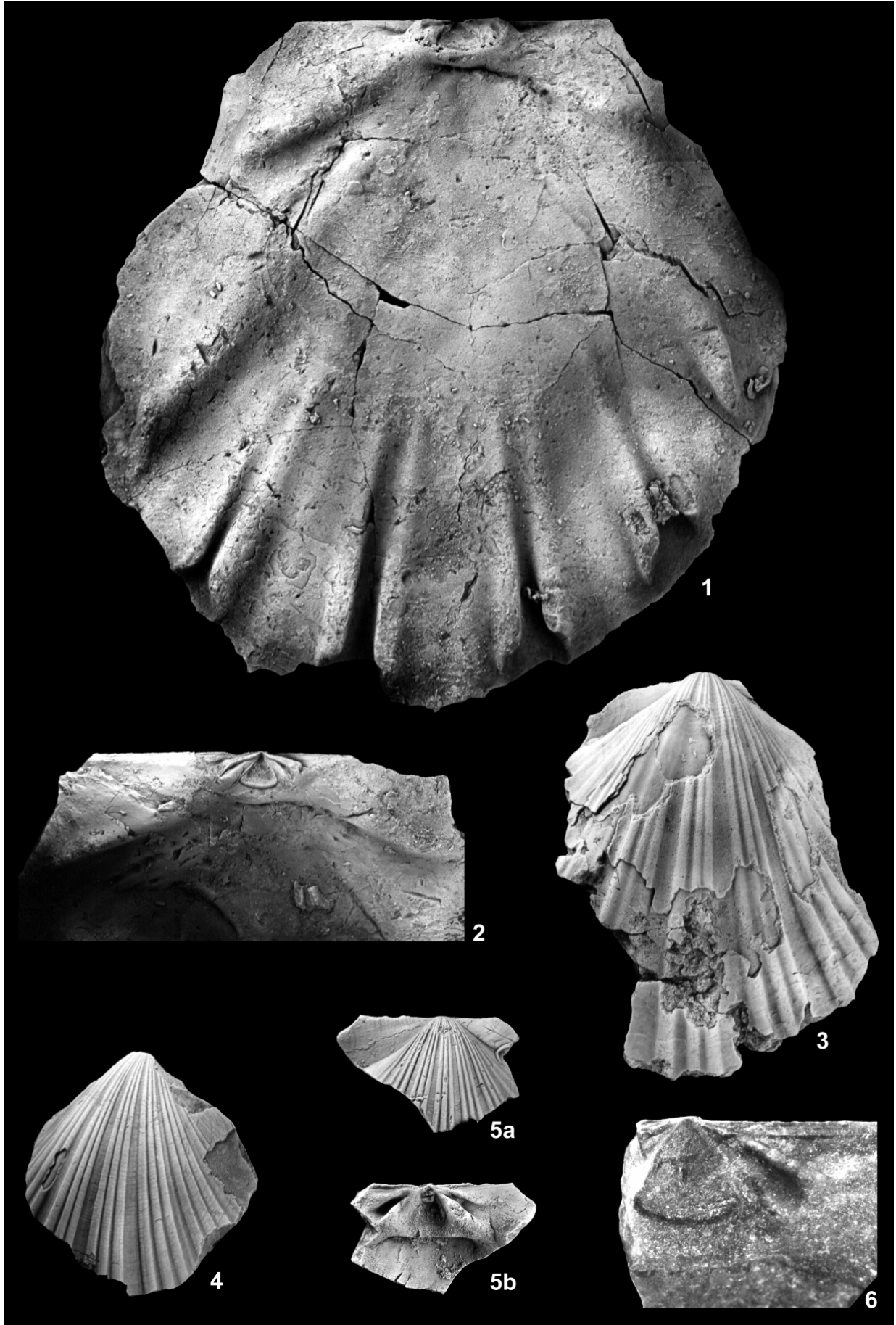
Holotypus: PIW1999II/187a (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus der basalen Nayband-Formation bei Espahk, Lokalität (12). Taf. 14, Fig. 4.

Diagnose: Linke Klappe deutlich konvex, ohne Zwischenrippen im Wirbelbereich.

Diagnosis: Left valve distinctly convex, without secondary ribs on its dorsal part.

### TAFEL 13

**Fig. 1-6.** *Indopecten glaber* DOUGLAS, 1929. **1.** PIW1999II/177. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Linke Klappe, Innenseite, x 1. **2.** PIW1999II/179. Parvadeh, Horizont PAR-I 7,5 m. Linke Klappe, Schlossbereich, x 1. **3.** PIW1999II/180. Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, x 1. **4.** PIW1999II/181. Aliabad (3a). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **5.** PIW1999II/182. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Wirbelbereich einer rechten Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. **6.** PIW1999II/183. Parvadeh, Horizont PAR-I 7,5 m. Linke Klappe, Resilifer und Kardinalcruren, x 2. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft.



Beschreibung: Gehäuse bikonvex, Klappen gleichseitig, von kreisförmigem Umriss. Linke Klappe mit sechs glatten Hauptrippen, die etwa ebenso breit sind wie die Intercostalfurchen und ventral zunehmend flach gerundet werden. Vorderste und hinterste dieser Rippen ziemlich schwach. Keine *Indopecten*-Struktur sichtbar. Rechte Klappe mit fünf ebenfalls glatten Hauptrippen. Verlauf der Anwachslineien auf dem vorderen Ohr weist auf Existenz eines Byssus-einschnitts hin.

Anmerkungen: Das von HUCKRIEDE et al. (1962) aus dem Profil Bulbulu bei Kerman als *Indopecten* cf. *clignetti* (KRUMBECK, 1913) beschriebene Stück kann durch das Berippungsmuster und die Gesamtform trotz schlechter Erhaltung mit relativ großer Wahrscheinlichkeit der neuen Unterart zugeordnet werden. Das bei CHEN CHUZHEN (1998) als „*Indopecten* sp.“ abgebildete Bruchstück eines doppelklappigen Exemplars stimmt in den erkennbaren Merkmalen ebenfalls mit der neuen Unterart überein.

Vergleiche: Die neue Unterart unterscheidet sich von *Indopecten krumbecki krumbecki* (JAWORSKI, 1915) durch eine stärker konvexe linke Klappe, der Zwischenrippen im Wirbelbereich fehlen.

Lebensweise: Die konvexe obere Klappe und der angedeutete Byssuseinschnitt machen eine epibyssate Lebensweise wahrscheinlicher als eine freiliegend-mobile wie bei *Indopecten glaber*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; fraglich Pamir (West-Xinjiang, China), Nor.

*Indopecten seinaamensis* (KRUMBECK, 1924)

Taf. 14, Fig. 6-11

- \* 1924 *Pecten (Aequipecten) seinaamensis* sp. nov. – KRUMBECK: 202, Taf. 143 (15), Fig. 10-12.
- p 1924 *Pecten (Aequipecten) subserraticosta* sp. nov. – KRUMBECK: 200, Taf. 143 (15), Fig. 8, 16 (non Fig. 6-7).
- 1929 *Pecten (Indopecten) seinaamensis* (KRUMBECK) – DOUGLAS: 633, Taf. 44, Fig. 1, 4-5.
- 1976 *Indopecten seinaamensis multicostatus* J. CHEN (subsp. nov.) – WEN SHIXUAN et al.: 49, Text-Fig. 3, Taf. 9, Fig. 14-15.
- 1980 *Indopecten seinaamensis* (KRUMBECK), 1924 – FALLAHI: 170, Taf. 8, Fig. 3.
- 1983 *Indopecten seinaamensis* (KRUMBECK, 1924) – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 68.
- 1985 *Indopecten seinaamensis baxoensis* ZHANG (subsp. nov.) – ZHANG ZUO-MING et al.: 80, Taf. 27, Fig. 6-7, 11, 15-16.

Material: Eine linke Klappe aus PAR-I 68 m [PIW1999II/190], zwei rechte Klappen aus PAR-I 95,5 m [PIW1999II/525], fünf linke und 22 rechte Klappen aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/192, 194, 526], zwei linke und fünf rechte Klappen aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/189, 191, 527], zwei rechte Klappen und zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/528]; eine linke und eine rechte Klappe aus PAR-II 129 m [PIW1999II/193, 529], drei linke und zwei rechte Klappen aus PAR-II 160 m [PIW1999II/530]; eine linke und fünf rechte Klappen und ein doppelklappiges Exemplar aus Parvadeh (verschiedene Horizonte) [PIW1999II/531], eine rechte Klappe aus (2) [PIW1999II/532].

Maße [mm] (Höhe inkl. Wirbel):

	L	H
PIW1999II/189	>21	23
PIW1999II/90	>28	>31
PIW1999II/91	30	32,5
PIW1999II/92	>23,3	26,2
PIW1999II/93	25	27,3

Beschreibung: Kleiner und dünnschaliger *Indopecten* mit gleichseitigem bis schwach prosoklinem Diskus.

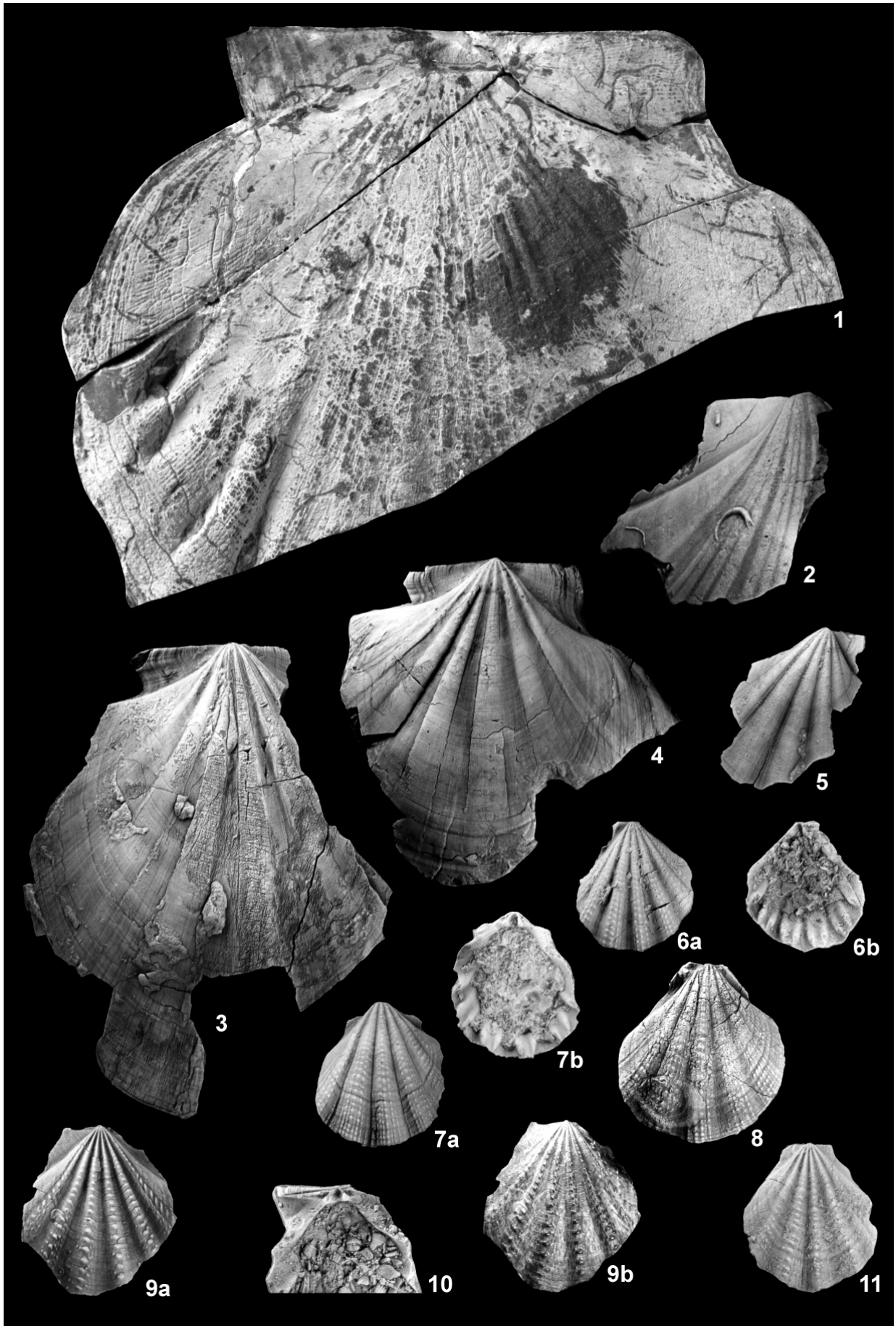
Rechte Klappe konvex, mit fünf Hauptrippen, die mehrere sehr feine, mit Knoten besetzte Nebenrippen tragen. Zahl dieser Nebenrippen mit dem Wachstum

## TAFEL 14

**Fig. 1-2. *Indopecten glaber* DOUGLAS, 1929.** 1. PIW1999II/184. Nayband-Ort (2). Innenabdruck einer linken Klappe, x 1. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft. 2. PIW1999II/185. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Hinteres Fragment einer rechten Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 3-5. *Indopecten krumbecki iranicus* subsp. nov.** 3. PIW1999II/186. Basale Nayband-Formation bei Espahk. Linke Klappe, Außenseite, x 1. 4. PIW1999II/187 (Holotypus). Basale Nayband-Formation bei Espahk. Linke Klappe, Außenseite, x 1. 5. PIW1999II/188. Profil Nayband, Horizont NAY 1949 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 6-11. *Indopecten seinaamensis* (KRUMBECK, 1924).** 6. PIW1999II/189. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Rechte Klappe, a Außenseite, b Innenseite, x 1. 7. PIW1999II/192. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe, a Außenseite, b Innenseite, x 1. 8. PIW1999II/191. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. 9. PIW1999II/190. Parvadeh, Horizont PAR-I 68 m. Linke Klappe Außenseite; a geschwärzt und mit MgO bedampft, b ungeschwärzt und nicht bedampft, x 1. 10. PIW1999II/194. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe, Schloss, x 1,5. 11. PIW1999II/193. Parvadeh, Horizont PAR-II 129 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1.



der Schale zunehmend, von einer im Bereich des Wirbels über drei auf mittlerer Höhe bis zu sieben am äußeren Schalenrand reichend (Taf. 14, Fig. 6a, 7a, 8). Vor und hinter den Hauptrippen je eine weitere, im Wirbelbereich zunächst kräftige, zum Schalenrand hin sich verlierende Rippe. Innenskulptur aus vier Paar Innenrippen, die den vier äußeren Intercostalfurchen entsprechen, und zwei unpaaren Schalenverdickungen, die jeweils der randlichen Begrenzung der beiden äußeren Rippen gegenüberliegen (Taf. 14, Fig. 6b, 7b). Resilifer dreieckig, randlich von Kardinalcruren begrenzt. Schale entlang des Dorsalrandes nach innen (zur Kommissurebene) umgeschlagen und dabei wohl über den Schlossrand der Gegenklappe übergreifend. Laterales Ligament in schmaler Rinne darunter (Taf. 14, Fig. 10).

Linke Klappe flacher als rechte, mit sechs im Wirbelbereich spitzwinkligen, ventral flacher und breiter werdenden Rippen, die nur eine Knotenreihe tragen (Taf. 14, Fig. 9a, 11). Vorderste dieser Rippen manchmal etwas schwächer als die übrigen ausgebildet. *Indopecten*-Struktur im Allgemeinen deutlich sichtbar (Taf. 14, Fig. 9b). Schloss aus paarigen Cruren, die jeweils eine Grube zur Aufnahme der Kardinalcruren der Gegenklappe einschließen.

Anmerkungen: Die Artbeschreibung bei KRUMBECK (1924) beruht nur auf rechten Klappen. DOUGLAS (1929: 634) bemerkte, dass die ihm vorliegenden linken Klappen von *Indopecten seinaamensis* nicht von den bei KRUMBECK (1924: Taf. 143 (15), Fig. 8, 16) zu *I. subserraticosta* gestellten linken Klappen zu unterscheiden seien, sodass KRUMBECK, dem keine doppelklappig erhaltenen Exemplare vorlagen, hier eventuell eine falsche Zuordnung vorgenommen habe. Bei dem aus Seran beschriebenen doppelklappigen Exemplar von *I. subserraticosta* (KRUMBECK 1923: Taf. 13, Fig. 6-7) ist die linke Klappe morphologisch tatsächlich nur durch ihre Größe und etwas stärkere Wölbung von einer linken Klappe des *I. seinaamensis* unterscheidbar. Allerdings fehlt dieser Klappe (*vidi*) die *Indopecten*-Struktur, die bei *I. seinaamensis*

generell gut sichtbar ist und auch bei den beiden von KRUMBECK (1924) zu *I. subserraticosta* gestellten linken Klappen vorhanden ist. Diese Beobachtung bestätigt die Vermutung von DOUGLAS (1929) und spricht außerdem für die im folgenden vorgenommene Synonymisierung von *I. subserraticosta* (KRUMBECK 1923) mit *I. serraticosta* (BITTNER, 1899).

WEN SHIXUAN et al. (1976) unterscheiden die Unterart *I. seinaamensis multicostatus*, zu der auch die bei DOUGLAS (1929) abgebildeten Exemplare zu zählen seien, auf Grund ihrer feineren Knoten von *I. seinaamensis seinaamensis* aus Timor. Das vorliegende Material zeigt allerdings, dass eine konsequente Trennung dieser Unterarten nicht möglich ist.

Lebensweise: Wie *Indopecten krumbeki iranicus*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Timor (Indonesien), Nor; Himalaya (Südtibet), Nor; Basubangda (Tibet), Obertrias (Bagong-Fm.).

#### *Indopecten serraticosta* (BITTNER, 1899)

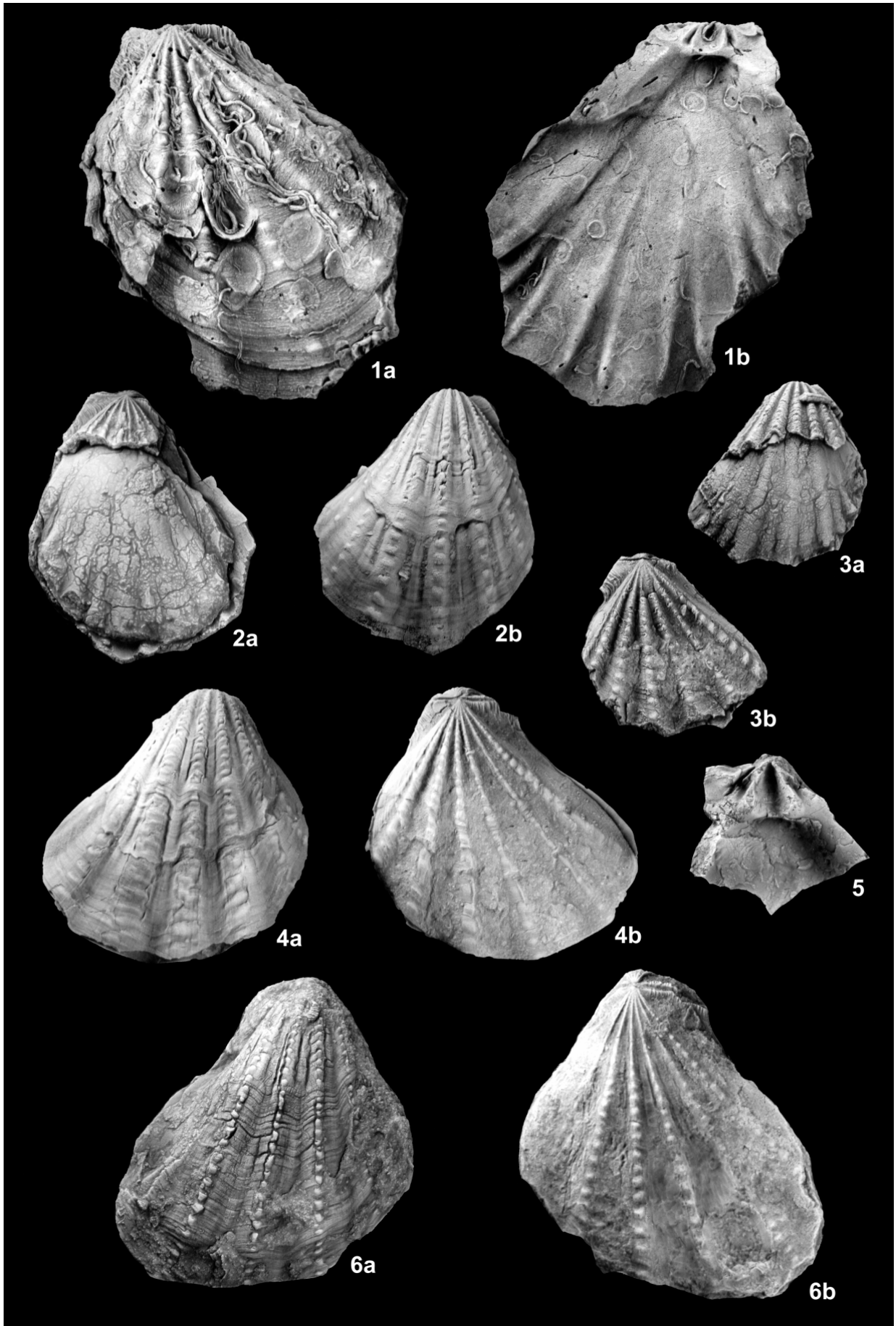
Taf. 15, Fig. 1-6

- \* 1899 *Lima serraticosta* sp. nov. – BITTNER: 50, Taf. 8, Fig. 12-13, Taf. 10, Fig. 26.
- 1923 *Pecten (Aequipecten) subserraticosta* KRUMB. var.? – KRUMBECK: 204, Taf. 13, Fig. 5-7.
- p 1924 *Pecten (Aequipecten) subserraticosta* sp. nov. – KRUMBECK: 200, Taf. 15, Fig. 6-7 (non Fig. 8, 16).
- 1929 *Indopecten subserraticosta* KRUMBECK – DOUGLAS: 635.
- 1961 *Aequipecten serraticosta* BITTNER – HUDSON & JEFFERIES: 17, Taf. 2, Fig. 18, 23-24 und Textfig. 3A.
- non 1976 *Indopecten serraticostus* [sic] (BITTNER) – WEN SHIXUAN et al.: 46, Taf. 8, Fig. 1-3.
- non 1976 *Indopecten serraticostus* [sic] BITTNER – GU ZHIWEI et al.: 166, Taf. 30 Fig. 19, 21-22.
- 1980 *Indopecten serraticosta* (BITTNER), 1899 – FALLAHI: Taf. 9, Fig. 7; Taf. 10, Fig. 1; Taf. 12, Fig. 1-2.
- 1983 *Indopecten serraticosta* (BITTNER 1899) – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 70.
- 1985 *Indopecten serraticostus* [sic] (BITTNER) – ZHANG ZUO-MING et al.: 80, Taf. 27, Fig. 1-5, 8-9.

### TAFEL 15

**Fig. 1-6. *Indopecten serraticosta* (BITTNER, 1899).** 1. PIW1999II/195. Profil Nayband, Horizont NAY 2145,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 2. PIW1999II/196. Aliabad (3k). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. 3. PIW1999II/197. Aliabad (3l). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b linke Klappe; x 1. 4. PIW1999II/198. Aliabad (3m). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b linke Klappe; x 1. 5. PIW1999II/199. Parvadeh, Horizont PAR-II 110,5 m. Schloss einer rechten Klappe, x 1. 6. PIW1999II/200. Aliabad (3l). Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b linke Klappe; x 1.





Material: Eine rechte Klappe und zwei doppelklappige Exemplare aus NAY 2075 m [PIW1999II/533] sowie eine linke Klappe aus NAY 2145,5 m [PIW1999II/195]; ca. 50 Bruchstücke aus PAR-II 76 m [PIW1999II/534], eine rechte Klappe aus Parvadeh PAR-II 110,5 m [PIW1999II/199]; neun Bruchstücke aus (2) [PIW1999II/535]; eine linke Klappe aus (3f) [PIW1999II/536], sechs linke und fünf rechte Klappen und ein doppelklappiges Exemplar aus (3h) [PIW1999II/537], eine rechte Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus (3k) [PIW1999II/196, 538], zwei doppelklappige Exemplare aus (3l) [PIW1999II/197, 200], ein doppelklappiges Exemplar aus (3m) [PIW1999II/198], zwei doppelklappige Exemplare und eine linke Klappe aus (3n) [PIW1999II/539]; zehn Bruchstücke aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/540]; 23 Einzelklappen von (5) [PIW1999II/541].

Maße [mm]:

	L	H (LV)	H (RV)	W
PIW1999II/198	50,5	48,5	52,9	17,4

Beschreibung: Gehäuse mittelgroß, deutlich nach hinten verlängert, mit stark gewölbter rechter und flacher oder schwach konvexer linker Klappe. Wirbel orthogyr, in der rechten Klappe den geraden Schlossrand deutlich überragend, in der linken Klappe dagegen mit dem Schlossrand abschließend (Taf. 15, Fig. 4b, 6b). Vorderrohr mit Byssuseinschnitt, Hinterrohr rechtwinklig gegen den Schloss- und stumpfwinklig gegen den hinteren Schalenrand verlaufend.

Rechte Klappe mit fünf Hauptrippen, die eine Reihe runder (Taf. 15, Fig. 6a) bis quer verlängerter (Taf. 15, Fig. 4a) Knoten tragen. Vor und hinter den Hauptrippen ein bis zwei weitere, deutlich schwächere Rippen, die ebenfalls Knoten tragen. Selten sind schwache, unornamentierte Zwischenrippen vorhanden (Taf. 15, Fig. 2b). Zwölf zu Paaren angeordnete Innenrippen, die erst nahe am Ventralrand einsetzen; erstes und letztes Paar dorsal z. T. verschmolzen.

Linke Klappe mit sechs Hauptrippen, diese deutlich schärfer als auf der Gegenklappe, aber wie jene mit einer Knotenreihe besetzt, sowie mit je einer schwächeren zusätzlichen Rippe vorne und hinten. Vier Paar schlanker, weit oben einsetzender Innenrippen sowie je eine unpaare Innenrippe vorne und hinten (Taf. 15, Fig. 1b). Keine *Indopecten*-Struktur sichtbar.

Anwachslinien auf beiden Klappen schuppig hervortretend.

Cruren der rechten Klappe kräftig (Taf. 15, Fig. 5), in Zahngruben zwischen den paarigen Cruren der Gegenklappe (Taf. 15, Fig. 1b) eingreifend. Resilifer dreieckig, tief. Adduktorabdruck weit oben gelegen (Taf. 15, Fig. 1b).

Anmerkungen: Die Beschreibung von BITTNER (1899) beruht auf einer ziemlich schlecht erhaltenen rechten Klappe, einem Steinkern sowie einer linken Klappe aus einem höheren stratigraphischen Niveau, die er mit Vorbehalt dieser Art zugerechnet hat. Der schlechten Erhaltung ist die irrtümliche Zuordnung zu *Lima* zuzuschreiben. Das vorliegende Material erlaubt durch Umfang und Erhaltungsqualität jetzt eine genaue Charakterisierung dieser morphologisch variablen Art. *Indopecten serraticosta* unterscheidet sich durch die deutlich nach hinten verlängerte Form, das schuppige Abheben der Anwachslinien und die fehlende (bzw. nicht sichtbare) *Indopecten*-Struktur von den übrigen Arten dieser Gattung. Die von KRUMBECK (1924: 201) aufgeführten Unterschiede von *I. subserraticosta* (breitere und niedrigere Gesamtform, größere Ohren, breitere Radialrippen und quer verlängerte Knoten) liegen innerhalb der artlichen Variabilität von *I. serraticosta*. Bei der Beschreibung der linken Klappe von *I. subserraticosta* lag eine Verwechslung mit *I. seinaamensis* vor (s. o.). HUDSON & JEFFERIES (1961: 17) stellten *I. serraticosta* wegen dem Fehlen der

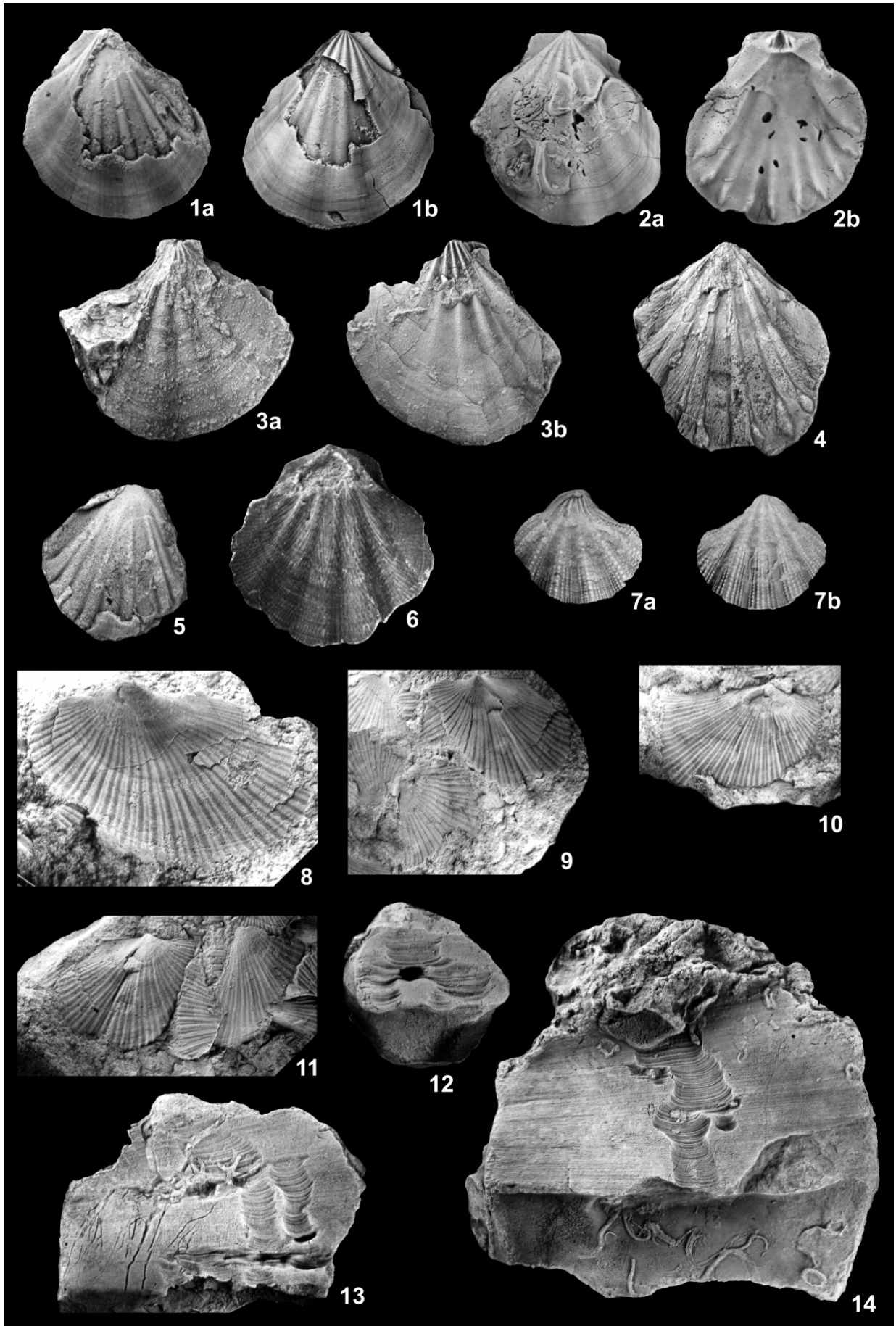
## TAFEL 16

**Fig. 1-6. *Indopecten uninodosus* sp. nov.** 1. PIW1999II/201 (Holotypus). Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. 2. PIW1999II/202. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 3. PIW1999II/203. Bidestan-Member am Kuh-e Nayband. Doppelklappiges Exemplar, a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. 4. PIW1999II/204. Parvadeh, Lok. (4). Doppelklappiges Exemplar, Schale größtenteils abgewittert. Ansicht der linken Klappe, x 1. 5. PIW1999II/205. Parvadeh, Lok. (4). Linke Klappe, Steinkern, x 1. 6. PIW1999II/206. Parvadeh, Lok. (4). Linke Klappe, Außenseite, x 1. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft.

**Fig. 7. *Indopecten variecostatus* WEN & LAN, 1976.** PIW1999II/207. Aliabad (3m). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1.

**Fig. 8-11. *Monotis (Monotis) salinaria* (v. SCHLOTHEIM, 1820).** 8. PIW1999II/402. Zefreh („Salzbrunnen“) nördlich Isphahan (*legit* Prof. Dr. SEYED EMAMI). Rechte Klappe, Innenseite, x 2. 9. Sammlung Pal. Inst. Wien (*legit* FALLAHI 1980). Innenseite mehrerer Klappen, x 1. 10. Sammlung Pal. Inst. Wien (*legit* FALLAHI 1980). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. 11. Sammlung Pal. Inst. Wien (*legit* FALLAHI 1980). Mehrere Klappen, Außenseite, x 1.

**12-14. *Newaagia stocklini* (REPIN, 1996).** 12. PIW1999II/208. Howz-e Khan, Lok. (6). Linke Klappe, Ligamentarea, x 1. 13. PIW1999II/1. Aliabad (3p). Linke Klappe, Ligamentarea, x 1. 14. PIW1999II/209. Aliabad (3p). Linke Klappe, Ligamentarea, x 1.



*Indopecten*-Struktur zu *Aequipecten* FISCHER, 1886. Angesichts der morphologischen Übereinstimmung mit den übrigen *Indopecten*-Arten (Ornamentierung, Innenberippung, Schlossbau) lässt sich diese Trennung jedoch nicht aufrechterhalten. Zur taxonomischen Bedeutung der *Indopecten*-Struktur siehe auch Diskussion der Gattung.

Lebensweise: Die schräge Form der Klappen und der deutlichen Byssuseinschnitt belegen eine sessile, epi-byssate Lebensweise.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Bambanag (Himalaya), Nor; Seran (Indonesien), Nor; Timor (Indonesien), Nor; Oman, Nor; Basubangda (Tibet), Obertrias (Bagong-Fm.).

*Indopecten uninodosus* sp. nov.

Taf. 16, Fig. 1-6

? 1980 *Indopecten clignetti* (KRUMBECK), 1924 [sic] – FALLAHI: 176, Taf. 8, Fig. 13.

Derivatio nominis: *Uninodosus* (lat.) = einknotig, bezieht sich auf die einfachen Knotenreihen auf den Rippen beider Klappen.

Material: Eine linke Klappe aus Parvadeh PAR-I [PIW1999II/202], ein doppelklappiges Exemplar und vier linke Klappen aus (4) [PIW1999II/201, 204,-206, 542]; ein doppelklappiges Exemplar aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/203].

Holotypus: PIW1999II/201 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Doppelklappiges Exemplar aus dem Kadir-Member von Parvadeh, Lokalität (4). Taf. 16, Fig. 1 a-b.

Maße [mm]:

	L	H	W/2	W
PIW1999II/201	>34,5	35,5	-	>10
PIW1999II/202	33,2	35,5	6,5	-
PIW1999II/206	36,7	37,4	-	-

Diagnose: Gleichseitiger *Indopecten* mit je einer einfachen Reihe feiner Knoten auf den Rippen beider Klappen, die sich von der Wirbelspitze bis etwa zur halben Gehäusehöhe erstreckt.

Diagnosis: Equilateral *Indopecten* with simple row of small tubercles on ribs of both valves, extending from the tip of the umbo to approximately half the height of the shell.

Beschreibung: Kleine bis mittelgroße *Indopecten*-Art mit einem Apikalwinkel von ca. 90°. Vorder- und Hinterrohr etwa gleichgroß. Byssuseinschnitt stumpfwinklig und undeutlich.

Rechte Klappe mit fünf im Wirbelbereich spitzen und mit einer Reihe feiner Knoten besetzten Rippen, die ventral zunehmend flach gerundet bis abgeplattet

werden und die Tuberkel verlieren. Vorn und hinten tritt zusätzlich je eine weitere, schwächere Nebenrippe auf, die sich zum Rand hin verlieren kann.

Linke Klappe flacher als rechte, aber immer noch konvex, mit sechs Hauptrippen, die im Wirbelbereich ebenfalls eine Reihe feiner Knoten tragen. *Indopecten*-Struktur deutlich (Taf. 16, Fig. 6) bis kaum sichtbar. Zehn kräftige Innenrippen (Taf. 16, Fig. 2b), vorderste und hinterste unpaar, hinterlassen auf Steinkernen ein charakteristisches Muster aus zwei schmalen mittleren und je einer gegabelten vorderen und hinteren Pseudorippe (Taf. 16, Fig. 4-5).

Vergleiche: Die morphologisch ähnlichste Art, *Indopecten clignetti* (KRUMBECK, 1913), unterscheidet sich durch jeweils doppelte Knotenreihen auf den drei mittleren Hauptrippen der rechten Klappe sowie durch den Besitz feiner Zwischenrippen auf der linken Klappe. *I. microglyptus* (BOETTGER, 1880) und *I. verbeeki* (BOETTGER, 1880) besitzen einen tiefen Byssuseinschnitt und abweichende Innenrippen, *I. verbeeki* außerdem einen querovalen Umriss. (Möglicherweise sind diese beiden Arten synonym, wobei die größere, querovale Form von *I. verbeeki* durch allometrisches Wachstum aus *I. microglyptus* hervorgeht.) *I. margariticostatus* (DIENER, 1908) besitzt schmälere Radialrippen mit Knotenreihen, die bis zum ventralen Schalenrand reichen. *I. himalayensis* WEN & LAN, 1976 ist vermutlich ein jüngeres Synonym von *I. margariticostatus*.

Lebensweise: Wie *Indopecten serraticosta*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

*Indopecten variecostatus* WEN & LAN, 1976

Taf. 16, Fig. 7

\* 1976 *Indopecten variecostatus* WEN et LAN sp. nov. – GU ZHIWEI et al.: 166, Taf. 30, Fig. 20, 25.

1976 *Indopecten himalayensis variecostatus* [sic] WEN et LAN – WEN SHIXUAN et al.: 48, Taf. 9, Fig. 16-22.

1985 *Indopecten himalayensis variecostatus* [sic] WEN et LAN – ZHANG ZUO-MING et al.: 79, Taf. 28, Fig. 1-2, 4-5.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus (3h) [PIW1999II/543], ein doppelklappiges Exemplar aus (3m) [PIW1999II/207].

Maße [mm]:

	L	H	W
PIW1999II/207	23	20,9	8,5

Beschreibung: Kleine, runde bis querovale *Indopecten*-Art mit charakteristischer Skulptur: Auf

dem Kamm der Hauptrippen sitzt bei beiden Klappen im Wirbelbereich zunächst eine beknotete Nebenrippe, zu der ventral immer weitere, ebenfalls mit Knoten besetzte Nebenrippen treten, die jeweils feiner sind als die Nebenrippen der vorangegangenen Ordnung. Die Anordnung dieser Nebenrippen erfolgt dabei immer paarweise und symmetrisch zur ersten Nebenrippe, zunächst auf den Flanken der Hauptrippen, bis nahe am Ventralrand dann auch die Intercostalfurchen besetzt werden. Die Anwachsstreifung ist schuppig, eine *Indopecten*-Struktur der linken Klappe ist nicht sichtbar. Die Form der Ohren ist unbekannt. Die Kommissur ist am Ventralrand sinusförmig geschwungen.

Anmerkungen: WEN SHIXUAN et al. (1976) fassen *Indopecten variegostatus* als Unterart von *I. himalayensis* [= *I. margariticostatus* (DIENER, 1908) ?] auf. Berippungsmuster, Umriss und Größe erinnern allerdings stärker an *I. seinaamensis* (KRUMBECK, 1924).

Lebensweise: Obwohl die Form der Ohren unbekannt ist, lässt sich aus dem großen Apikalwinkel und der flachen oberen Klappe auf eine Schwimffähigkeit von *Indopecten variegostatus* und damit auf eine epifaunal-mobile Lebensweise schließen.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Himalaya (Südtibet), Nor; Basubangda (Tibet), Obertrias (Bagong-Fm.).

Familie **Monotidae** FISCHER, 1887

Gattung *Monotis* BRONN, 1830

Untergattung *Monotis* BRONN, 1830

Typusart: *Pectinites salinarius* v. SCHLOTHEIM, 1820 (nachträgliche Festlegung HERMANNSEN 1852).

*Monotis (Monotis) salinaria* (v. SCHLOTHEIM, 1820)

Taf. 16, Fig. 8-11

- \* 1820 *Pectinites salinarius* sp. nov. – v. SCHLOTHEIM: 230.
- 1830 *Monotis salinaria* v. SCHLOTHEIM – BRONN: 279, Taf. 4, Fig. 1.
- 1830 *Monotis inaequalis* sp. nov. – BRONN: 284, Taf. 4, Fig. 2.
- 1906 *Monotis salinaria* v. SCHLOTHEIM – v. ARTHABER: Taf. 49, Fig. 2.
- non 1917 *Monotis salinaria* BRONN [sic] – TRECHMANN: 195, Taf. 19, Fig. 10, Taf. 20, Fig. 1-3 [= *Monotis richmondiana* ZITTEL, 1864].
- 1924 *Monotis salinaria* v. SCHLOTHEIM – KRUMBECK: 108, Taf. 8, Fig. 17-20.
- 1952 *Monotis salinaria* BRONN [sic] – WANNER et al.: 76.

- 1958 *Monotis salinaria salinaria* v. SCHLOTHEIM – ICHIKAWA: 173, Taf. 23, Fig. 1-4 [cum synonymis].
- non 1966 *Monotis salinaria* (SCHLOTHEIM) – WESTERMANN: 981 [= *Monotis (Monotis) alaskana* SMITH, 1927].
- 1976 *Monotis (Monotis) salinaria* BRONN [sic] – WEN SHIXUAN et al.: 60, Taf. 13, Fig. 4-7, 10-12, 16-18.
- v 1980 *Monotis salinaria* v. SCHLOTHEIM – FALLAHI: 188, Taf. 8, Fig. 4-6, 11-12.
- v 1983 *Monotis salinaria* v. SCHLOTHEIM – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 65.
- 1985 *Monotis (Monotis) salinaria* BRONN [sic] – ZHANG ZUO-MING et al.: 96, Taf. 34, Fig. 16-20.

Material: Das der Dissertation von FALLAHI (1980) zu Grunde liegende Material (etwa zwei Dutzend Exemplare, teils als Abdrücke in Sandsteinen, teils mit Schalenerhaltung in monospezifischen Schillagen) aus der Nayband-Formation bei Isfahan; eine rechte Klappe aus der Lokalität Zefreh („Salzbrunnen“) bei Isfahan (*legit* Prof. SEYED EMAMI).

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare zeigen das typische Berippungsmuster dieser Art mit bis zu 30 Hauptrippen und dazwischen liegenden, schwächeren Rippen zweiter Ordnung. Rippen höherer Ordnung treten nur selten auf. Im vorderen Klappenbereich sind Haupt- und Nebenrippen oft nicht klar zu unterscheiden. Die Rippen pausen sich auf die Klappeninnenseite durch, wo das Muster entsprechend invertiert erscheint, d. h. die durch eine Rippe zweiter Ordnung geteilte Hauptfurchung erscheint hier als gegabelte Hauptrippe (vgl. Taf. 16, Fig. 8-9 mit Fig. 10-11).

Anmerkungen: *Monotis (Monotis) salinaria* unterscheidet sich von *M. (Monotis) haueri* KITTL, 1912 durch weniger kräftige, dafür zahlreichere Rippen. Der Unterschied ist besonders im vorderen Klappensektor auffallend. *M. (Monotis) haueri* wurde von WESTERMANN & SEYED EMAMI (1981: 173) aus einer nicht näher bekannten Lokalität wenige Kilometer südwestlich von Nayband beschrieben. ICHIKAWA (1958: 177) betrachtet *M. (Monotis) haueri* lediglich als Unterart von *M. (Monotis) salinaria*, was wegen der geographischen Überschneidung der Verbreitungsgebiete allerdings problematisch ist.

Lebensweise: *Monotis (Monotis) salinaria* besitzt einen schmalen Byssusspalt zwischen dem Diskus und dem winzigen, etwas nach innen/vorne geneigten Vorderrohr der geringer gewölbten rechten Klappe (ICHIKAWA 1958; am vorliegenden Material nicht verifizierbar). GRANT-MACKIE (1980) nimmt für *Monotis* eine epibyssate Fixierung auf tangartigen Wasserpflanzen an, mit denen sie durch Sturmereignisse pseudoplanktonisch verdriften konnte, was die weite geographische Verbreitung und das Vorkommen in tiefermarinen Ablagerungen erklären würde.

Vorkommen: Gesamter Tethysraum, Nor. Die aus Neuseeland (TRECHMANN 1917) und Nordamerika (WESTERMANN 1966) beschriebenen Vorkommen haben sich nicht bestätigt (MARWICK 1953 bzw. GRANT-MACKIE 1990).

#### Familie **Prospodylidae** PCELINCEV, 1960

Revidierte Diagnose (HAUTMANN 2001): Monomyare Muscheln, die im Adultstadium ihre rechte Klappe auf hartes Substrat zementieren. Nepionisches Stadium bei primitiven Formen byssat, während bei fortgeschrittenen Arten die Zementation unmittelbar nach der Metamorphose erfolgt, sodass diesen ein pectiniformes Juvenilstadium fehlt. Schloss zahnlos oder mit schwachen Cruren. Ligamentarea breit und teilweise extrem hoch. Ligament submarginal, alivinkular. Resilifer breit, flach und gelegentlich multipel bei primitiven Formen, tief und schmal bei fortgeschrittenen Arten. Mantellinie integripalliat, streng parallel zum Umriss der Klappen verlaufend. Ornamentierung mit kräftigen Radialrippen, die sich häufig in Stacheln fortsetzen. Schalenmikrostruktur nur bei *Newaagia* bekannt, die eine foliate, untergeordnet auch fibrös-prismatische äußere Kalzitschicht und eine innere Aragonitschicht mit kreuzlamellaren sowie untergeordnet irregulär-einfachprismatischen Strukturen besitzt.

Revised diagnosis (HAUTMANN 2001): Monomyarian bivalves cemented to the substrate with their right valve in adult stage. Juvenile pectiniform stage present in primitive but absent in some advanced forms. Hinge edentulous or with weak crura; ligament area broad and sometimes very high. Ligament submarginal, alivincular; resilifer broad and shallow, rarely multiple in early and primitive forms, deep and narrow in advanced genera. Pallial line distinct, round to oval, integripalliate. Ornamentation of strong radial ribs, often continued in spines. Shell microstructure only known in *Newaagia*, which possesses an outer calcitic layer with fibrous prismatic and foliated structures and an inner aragonitic layer with crossed-lamellar and irregular simple prismatic structures.

Anmerkungen: Entgegen NEWELL (in COX et al. 1969: N342) lässt sich *Prospodylus* ZIMMERMANN, 1886 unter anderem durch den im Adultstadium vollständig geschlossenen Byssuspalt klar von *Pseudomonotis* BEYRICH, 1862 trennen (NEWELL & BOYD 1970),

sodass auch der Familienname Prospodylidae PCELINCEV, 1960 verfügbar ist (vgl. auch REPIN 1996). Gemäß der revidierten Diagnose unterscheiden sich die Prospodylidae von den Pseudomonotidae NEWELL, 1938 (von denen sie wahrscheinlich abzuleiten sind) durch das Fehlen eines Byssusaustritts im Adultstadium in Folge ihrer post-nepionisch ausschließlich zementierten Verankerung. Die revidierte Familie Prospodylidae umfasst die paläozoischen Gattungen *Prospodylus* ZIMMERMANN, 1886, *Pegmavalvula* NEWELL & BOYD, 1970 und *Paleowaagia* NEWELL & BOYD, 1970 sowie die mesozoischen Gattungen *Enantiostreon* BITTNER, 1901, *Newaagia* HERTLEIN, 1952, *Persia* REPIN, 1996 und *Terquemia* TATE, 1867. Der Familienname Terquemiidae COX, 1964 ist als jüngeres Synonym der Prospodylidae anzusehen. Innerhalb der Prospodylidae besteht die Tendenz zur ontogenetischen Vorverlegung der Zementation (HAUTMANN 2001). Der Übergang von der ausschließlich byssaten Gattung *Pseudomonotis* (Karbon bis Perm) über die post-nepionisch zementierende Gattung *Prospodylus* (spätes Perm, Untertrias?) zur ausschließlich zementiert befestigten mittel- bis obertriadischen Gattung *Newaagia* ist dabei fließend und scheint eine anagenetische Entwicklungsreihe darzustellen (NEWELL & BOYD 1970: 231, 253).

Gattung *Newaagia* HERTLEIN, 1952 (pro *Philippiella* WAAGEN, 1907, non PFEIFFER, 1886)

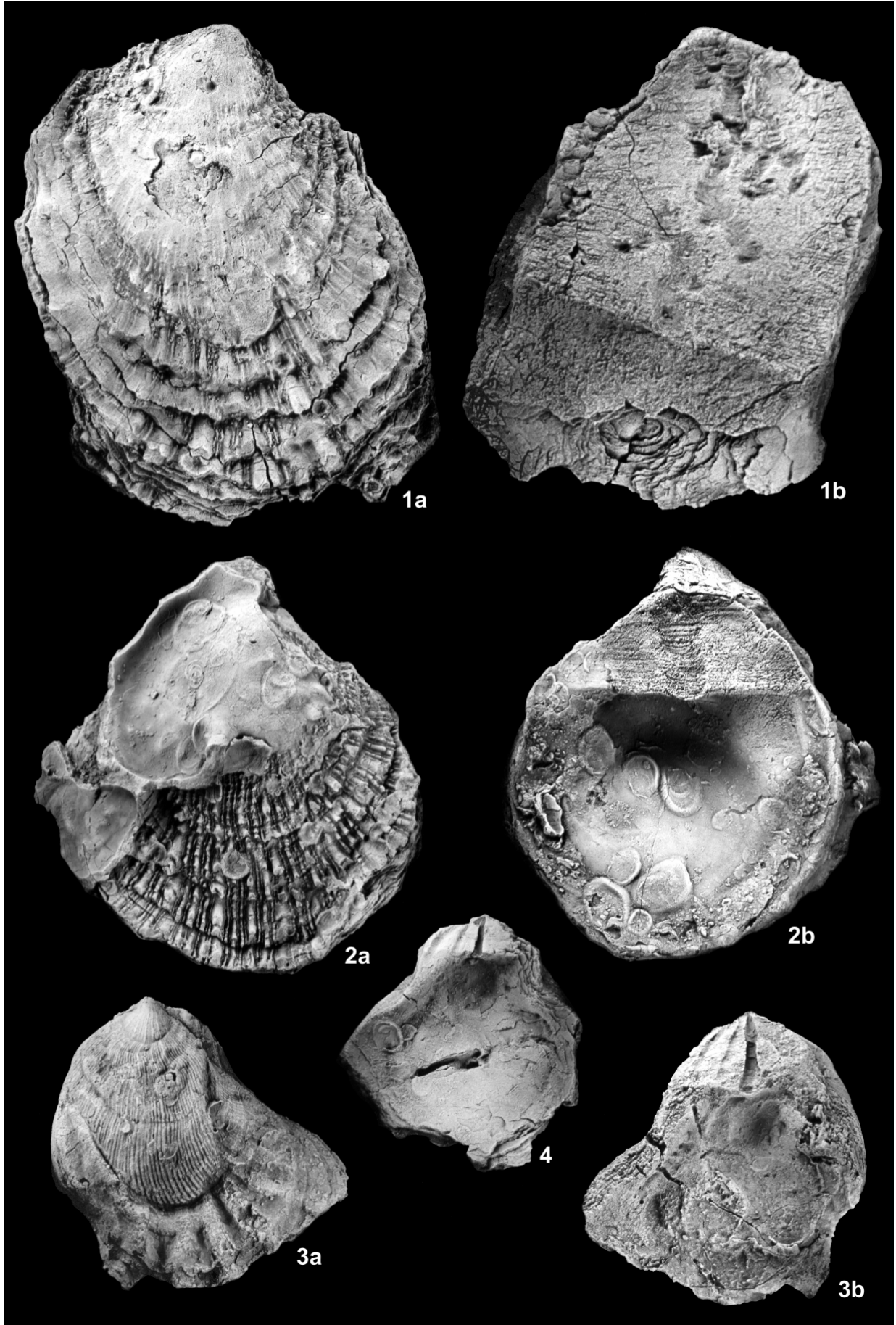
Typusart: *Spondylus obliquus* MÜNSTER, 1841 (ursprüngliche Festlegung).

Revidierte Diagnose (modifiziert nach HAUTMANN 2001): Vertreter der Prospodylidae, die die rechte Klappe unmittelbar nach der Metamorphose auf hartes Substrat zementieren, d. h. kein pectiniformes Juvenilstadium besitzen. Ligamentarea breit, niedrig bis extrem hoch, mit einem flachen und gelegentlich multiplen Resilifer. Zwei kleine, aber deutlich erkennbare Ohren. Wuchsform im Allgemeinen nach hinten gekrümmt. Ornamentierung mit radialen Rippen mehrerer Ordnungen, die sich in Stacheln fortsetzen.

#### TAFEL 17

**Fig. 1-2.** *Newaagia stocklini* (REPIN, 1996). 1. PIW1999II/6. Aliabad. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite (Ligamentarea); x 1. 2. PIW1999II/5. Aliabad. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1.

**Fig. 3-4.** *Persia monstrosa* REPIN, 1996. 3. PIW1999II/9. Parvadeh, Horizont PAR-II 113 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 4. PIW1999II/210. Parvadeh, Horizont PAR-II 110,5 m. Linke Klappe, Innenseite, x 1.



Revised diagnosis (modified after HAUTMANN 2001): Ovate, slightly prosocline members of the Prospodylidae which became cemented to the substrate by their right valve immediately after metamorphosis, lacking an early pectiniform stage. Ligament area broad, low to extremely high, provided with a shallow and occasionally multiple resilifer. Valves generally curved backward. Two small but distinct ears. Ornamentation of radial ribs of different orders, fitted with spines.

Vergleiche: *Newaagia* unterscheidet sich von *Prospodylus* durch das Fehlen eines pectiniformen Juvenilstadiums, von *Terquemia* durch den breiten und flachen Resilifer und durch den Besitz von Ohren.

*Newaagia stocklini* (REPIN, 1996)

Taf. 16, Fig. 12-14; Taf. 17, Fig. 1-2

\* 1996 *Prospodylus?* *stocklini* sp. nov. – REPIN: 5, Taf. 2, Fig. 1, 3.

2001 *Newaagia stocklini* (REPIN, 1996) – HAUTMANN: 343, Taf. 1, Fig. 5; Taf. 2, Fig. 1-4.

Material: Eine linke Klappe aus NAY 2075,5 m [PIW1999II/544]; je eine linke Klappe aus PAR-I 39 m [PIW1999II/545], PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/546], PAR-II 113 m [PIW1999II/547]; eine bruchstückhafte Klappe aus (3l) [PIW1999II/548], vier linke Klappen aus (3p) [PIW1999II/1, 209, 549], drei linke Klappen aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/5-6, 550]; fünf bruchstückhafte Exemplare aus (6) [PIW1999II/208, 551].

Beschreibung: Große und dickschalige *Newaagia* mit posteroventral gestrecktem Diskus. Skulptur spondyloid aus squamosen Radialrippen unterschiedlicher Stärke, die mit Stacheln besetzt sind. Wirbel opisthogy, etwa mittig gelegen und die Ligamentarea schnabelartig überragend. Ligamentarea breit, durch ungleiches Wachstum vorne höher als hinten und im Laufe der Ontogenese stark an Höhe zunehmend (Taf. 16, Fig. 13-14). Bei ausgewachsenen Exemplaren können dabei extreme Dimensionen erreicht werden (Taf. 17, Fig. 1b). Der flache Resilifer beginnt unterhalb der Wirbelspitze und kann sich mit dem Wachstum der Schale seitlich verlagern, aufspalten oder durch einen unvermittelt einsetzenden weiteren Resilifer ergänzt oder abgelöst werden (Taf. 16, Fig. 12-14; Taf. 17, Fig. 1b). Keine Cruren vorhanden. Mantellinie integripalliat und streng parallel zum Schalenrand verlaufend.

Anmerkungen: Die (fragliche) Zuordnung dieser Art zu *Prospodylus* ist bei REPIN (1996) nicht klar begründet. Obwohl rechte Klappen bei *Newaagia stocklini* unbekannt sind, ist die Existenz eines juvenilen Byssusaustritts nach der Morphologie des vorderen Bereichs der linken Klappe sehr unwahrscheinlich. *Prospodylus* ist bisher nur (unsicher) bis in die Untertrias nachgewiesen („*Hinnites*“ *comptus*, BITTNER 1898: 714, Fußnote 1).

Vergleiche: Die morphologischen Unterschiede zwischen *Newaagia stocklini* und der bei REPIN (1996) nicht diskutierten *N. spondylina* (BITTNER, 1895) aus den Cassianer Schichten sind nur gering. Die Gesamtform ist bei *N. spondylina* weniger stark nach hinten gekrümmt und der Resilifer verläuft gradliniger, ohne aufzuspalten oder multipel zu werden.

Lebensweise: Riffbildender Zementierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

Gattung *Persia* REPIN, 1996

Typusart: *Persia monstrosa* REPIN, 1996 (ursprüngliche Festlegung).

Revidierte Diagnose (modifiziert nach HAUTMANN 2001): Großwüchsige Vertreter der Prospodylidae mit deutlich differenzierten Ohren, schmalem und tiefem Resilifer und schwachen Cruren.

Revised diagnosis (modified after HAUTMANN 2001): Large representatives of the Prospodylidae, characterized by distinct ears, a deep and narrow resilifer and weak crura.

Vergleiche: *Persia* besitzt als einzige Gattung der Prospodylidae schwache Cruren. Von *Terquemia* unterscheidet sich *Persia* außerdem durch den Besitz von Ohren, von *Newaagia* durch den schmalen und tiefen Resilifer und durch das Fehlen von echten Stacheln. Obwohl der juvenile Teil der rechten Klappe bei allen vorliegenden Exemplaren unter der zementierten Aufwuchsfläche verborgen ist, deutet der Einschnitt zwischen Vorderohr und Diskus (Taf. 18,

TAFEL 18

**Fig. 1-5.** *Persia monstrosa* REPIN, 1996. **1.** PIW1999II/4. Profil Nayband, Horizont NAY 2075,5 m. Rechte Klappe, Ligamentarea, x 2. **2.** PIW1999II/8. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **3.** PIW1999II/3. Aliabad. Rechte Klappe, fixiert auf Innenseite einer weiteren rechten Klappe der gleichen Art, Innenseite, x 1. **4.** PIW1999II/2. Parvadeh. Rechte Klappe, Innenseite, x 1. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft. **5.** PIW1999II/7. Parvadeh. Linke Klappe, Außenseite, x 1. **Fig. 6.** *Eoplicatula parvadehensis* HAUTMANN, 2001. PIW1999II/10. Parvadeh, Horizont PAR-I 107,5 m. Linke Klappe; a Innenseite, ungeschwärzt und nicht bedampft, x 1; b Ligamentarea x 2.



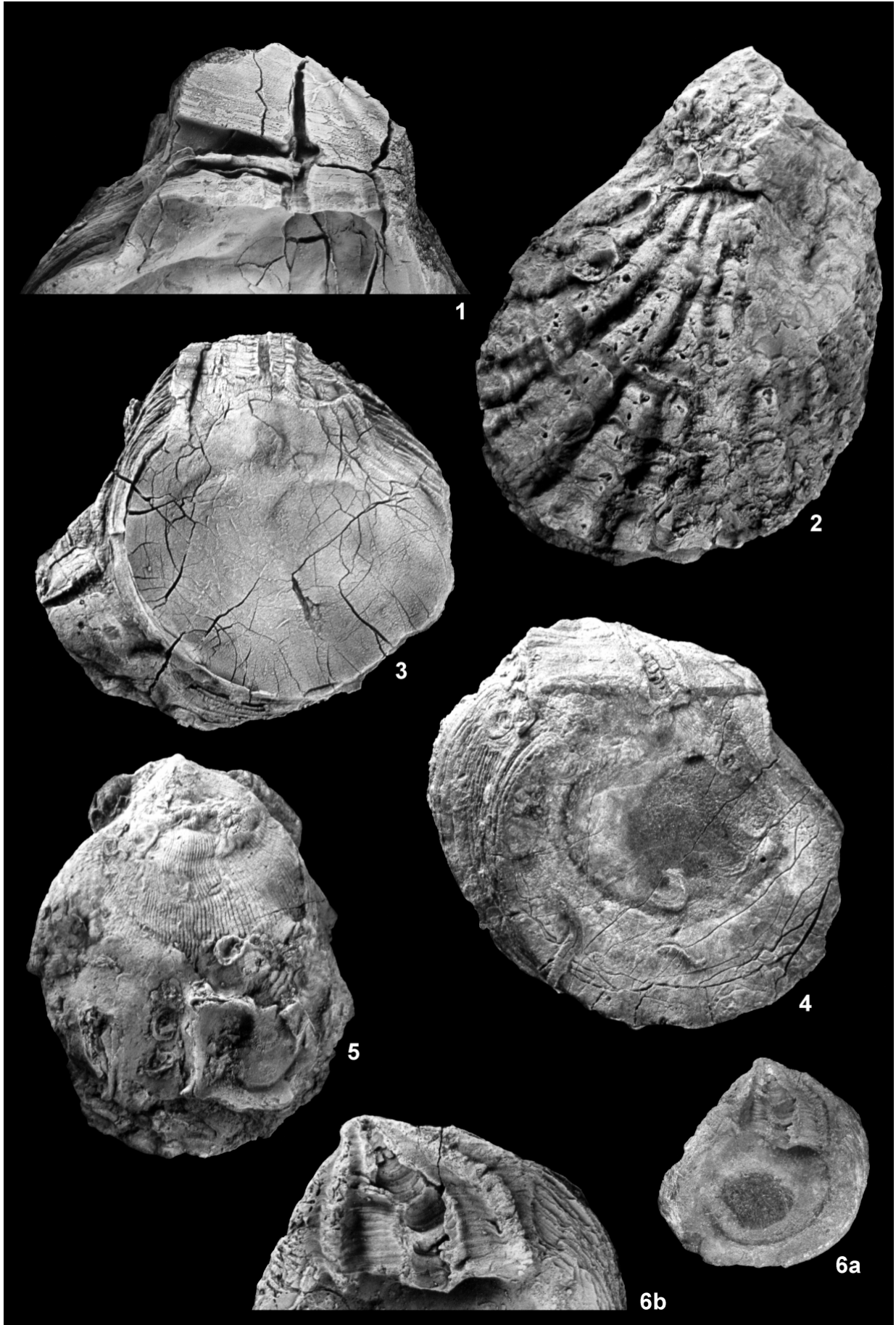


Fig. 4) auf die Existenz eines der Zementation vorausgehenden byssaten Stadiums hin. *Terquemia* leitet sich möglicherweise von *Persia* auf die gleiche Weise ab wie *Newaagia* von *Prospodylus*, nämlich durch ontogenetische Vorverlegung der Zementation.

*Persia monstrosa* REPIN, 1996

Taf. 17, Fig. 3-4; Taf. 18, Fig. 1-5

- \* 1996 *Persia monstrosa* sp. nov. – REPIN: 4, Taf. 1, Fig. 1-3.  
2001 *Persia monstrosa* REPIN, 1996 – HAUTMANN: 346, Taf. 1, Fig. 6-8; Taf. 3, Fig. 1-3, 6.

Material: Insgesamt 72 linke und 18 rechte Klappen aus NAY 2075 m [PIW1999II/4], PAR-I 39 m [PIW1999II/552], PAR-I 131,5 m [PIW1999II/553], PAR-II 30 m [PIW1999II/554], PAR-II 110,5 m [PIW1999II/210, 555], PAR-II 112 m [PIW1999II/556], PAR-II 113 m [PIW1999II/9, 557], PAR-II 160 m [PIW1999II/558], PAR-II 165 m [PIW1999II/559], Parvadeh (unhorizontiert) [PIW1999II/2, 7, 560], (3h) [PIW1999II/8, 561], (3l) [PIW1999II/562], (3e) [PIW1999II/563] und aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/3, 564].

Beschreibung: Großwüchsige und dickschalige Art mit subzirkularem bis ovalem, leicht posteroventral gestrecktem Diskus. Die Zementation erfolgt in Abhängigkeit von der verfügbaren Fläche nur mit dem Wirbelbereich oder fast mit der gesamten Oberfläche der rechten Klappe. Wirbel klein, spitz und orthogyr; Apikalwinkel 100° bis 110°. Schlossrand gerade, Vorderrohr in rechtem oder leicht stumpfem, Hinterrohr in deutlich stumpfem Winkel vom Diskus abgesetzt (Taf. 18, Fig. 4). Ligamentarea breit und hoch, mit bis zu 45° gegen die Kommissurebene geneigt. Resilifer schmal und tief, unter der Wirbelspitze beginnend und sich mit dem Wachstum nach hinten verlagernd. Hinter dem Resilifer befinden sich leistenförmige Erhebungen und Einsenkungen auf der Ligamentarea (Taf. 17, Fig. 3b, 4; Taf. 18, Fig. 1, 3-4), die wahrscheinlich die Spuren schwacher Schlosszähne und entsprechender Gruben repräsentieren (s. u.). Gelegentlich treten ähnliche, aber schwächer ausgebildete Leisten und Gruben auch vor dem Resilifer auf. Palliallinie integripalliat, dem Umriss der Klappe folgend, ohne die Ansatzstelle des runden Adduktors zu berühren (Taf. 18, Fig. 4). Ornamentierung der rechten Klappe außerhalb des zementierten Bereichs mit bis zu 20 groben und unregelmäßigen, leicht squamosen Radialrippen (Taf. 18, Fig. 2), die eine flache Wellung des inneren Schalenrandes erzeugen. Die linke Klappe trägt im Wirbelbereich fadenförmige, etwas wellig verlaufende Radialrippen, die ventral unvermittelt abbrechen und durch grobe Rippen wie auf der Gegenklappe abgelöst werden (Taf. 17, Fig. 3a; Taf. 18, Fig. 5). Beide Klappen sind konvex gewölbt.

Anmerkungen: Obwohl keine doppelklappig erhaltenen Exemplare vorliegen, dürfte die auffallende Skulpturänderung auf der linken Klappe dem Übergang von aufzementiertem zu freiem Wachstum bei der Gegenklappe entsprechen, wofür auch die vergleichbare Größe dieser Bereiche spricht. Eine ähnlich zweigeteilte Skulptur tritt auch bei manchen Plicatuliden (z. B. *Plicatula praenipponica* HAYAMI, 1959 aus der unterliassischen Higashinagano Formation aus Japan) auf.

REPIN (1996) nahm an, dass die Einsenkungen hinter dem Resilifer zusätzliche Ligamentgruben darstellten. Diese Interpretation erscheint zweifelhaft, da die Tiefe von Ligamentgruben bei multivinkularen Ligamenten normalerweise nur geringfügig variiert. Da außerdem die abgrenzenden Leisten generell über die Oberfläche der Ligamentarea hinausragen, erscheint es wahrscheinlicher, dass die Einsenkungen die Spur schwacher Zahngruben darstellen und die Leisten die Spur entsprechender Schlosszähne. Die stärkere Ausbildung dieser Strukturen hinter dem Resilifer erklärt sich durch die azentrische Lage des Adduktors, der mit dem Resilifer eine schräge Linie zur Schlossachse einnimmt. Die Position der artikulierenden Schlosselemente genau oberhalb des Adduktors setzt die Kraft senkrecht zur Schlossachse um, sodass auf diese keine Rotationskräfte wirken (Prinzip „Kurbel“).

Lebensweise: Riffbildender Zementierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

Familie **Plicatulidae** WATSON, 1930

Revidierte Diagnose (modifiziert nach HAUTMANN 2001): Monomyare Muscheln, die ihre rechte Klappe unmittelbar nach der Metamorphose auf hartes Substrat zementieren. Byssusspalt auch im frühontogenetischen Stadium fehlend. Primäres Ligament in schmaler Grube, bei primitiven Formen submarginal gelegen, bei modernen Formen intern und dabei dorsal von den Mantelrändern überspannt, welche entlang des Schlossrandes ein sekundäres Ligament ausscheiden. Resilium vollständig fibrös, aber strukturell diskontinuierlich zwischen den Klappen. Schloss bei beiden Klappen mit je einem Paar kräftiger Cruren, die symmetrisch zum Resilifer angeordnet sind; Cruren der rechten Klappe gewöhnlich an den Resilifer angrenzend, Cruren der linken Klappe entsprechend nach außen gerückt. Palliallinie rund bis oval, integripalliat. Klappen plicat, bei einigen Arten mit Stacheln besetzt. Äußere Schalenschicht kalzitisch, mit dünner, einfach-

prismatischer Externlage und einer foliaten Lage darunter, innere Schalenschicht aus kreuzlamellarem Aragonit. Kiemen filibranch.

Revised diagnosis (modified after HAUTMANN 2001): Monomyarian bivalves cemented to the substrate by their right valve. Byssal notch lacking even in early ontogenetic stage. Primary ligament in narrow groove, submarginal in primitive forms, internal in modern forms, then overarched by the mantle margins, which secrete a secondary ligament along the hinge margin. Resilium completely fibrous, but structurally discontinuous between valves. Hinge of each valve provided with a strong pair of crura arranged symmetrically on either side of the ligament pit, that of the right valve usually adjacent to the resilifer. Pallial line round to oval, integripalliate. Shell plicate, ornamented with spines in some forms. Outer shell layer of foliated calcite, inner shell layer of crossed lamellar aragonite. Simple prismatic outer shell layers thin or absent. Gills filibranch.

Anmerkungen: Bei primitiven Plicatuliden bilden die Schlosselemente (Cruren, Resilifer) durch ventrale Verlagerung mit dem Schalenwachstum eine hohe Ligamentarea, aber ihr funktioneller Bereich bleibt auf einen schmalen Streifen entlang der Schlossachse beschränkt (Gattung *Eoplicatula* CARTER, 1990, revidiert). Bei stammesgeschichtlich fortgeschrittenen Arten werden die Cruren und der Resilifer dagegen unter den Dorsalrand verlegt, während die Mantelränder gleichzeitig nach oben wachsen, das Resilium umschließen und schließlich dorsal von diesem verwachsen (vgl. YONGE 1975: 547). Die Verlagerung der Mantelränder schließt die Epithelia ein, welche die Schlosselemente und das Ligament abscheiden (YONGE 1973: 193, 198), wobei die Auswirkungen auf die Struktur des Ligamentes allerdings umstritten sind (WALLER 1978: 353). Die Verlagerung der Schlosselemente lässt sich jedoch gut im Fossilbericht verfolgen: Bei den primitivsten Formen ist die Ligamentarea einheitlich, wobei sich Cruren und Resilifer von der Wirbelspitze bis leicht unter die Schlossachse erstrecken (Gattung *Eoplicatula*, revidiert). Bei stammesgeschichtlich fortgeschrittenen Formen verlagern sich die Cruren und der Resilifer unter die Schlossachse, entlang derer die nach oben gewachsenen Mantelränder ein „sekundäres Ligament“ (YONGE 1975: 548) aus Periostracum abscheiden. Da die Mantelränder jedoch das Resilium noch nicht überspannen, bleibt oberhalb des Resilifer eine Lücke, deren Spur sich als Grube dorsal bis unter die Wirbelspitze erstreckt (Gattung *Pseudoplacunopsis* BITTNER, 1895, revidiert). Das Verschmelzen der Mantelränder oberhalb des Resiliums führt schließlich zur Sekretion eines kohärenten sekundären Ligamentes, das den gesamten

Schlossapparat überspannt (Gattung *Plicatula* LAMARCK, 1801). Die Area ist bei solchen Formen folglich oberhalb der Schlossachse vollständig glatt, d. h. eine dorsale Extension des Resilifer fehlt.

Die systematische Stellung der Familie Plicatulidae ist stark umstritten. Während sie von COX et al. (1969) den Pectinoidea zugeordnet werden, vereinigen sie NEVESSKAYA et al. (1971) mit den Spondylidae GRAY, 1826 und den Prospondylidae zur Überfamilie Spondyloidea. YONGE (1975) fasst dagegen Plicatulidae und Dimyidae FISCHER, 1886 zur Überfamilie Plicatuloidea zusammen, WALLER (1978) schließlich die in den Rang von Überfamilien erhobenen Dimyoidea und Plicatuloidea mit den Ostreoidea RAFINESQUE, 1815 in der Unterordnung Ostreina. Die letztgenannte Klassifikation wurde in den darauffolgenden Jahren von den meisten Autoren trotz offenkundiger Unterschiede zwischen den drei (Über)familien in Orientierung der Klappen (rechts- oder linksseitige Anheftung), Anzahl der Schließmuskeln und Bau des Schlosses übernommen. Die Fauna der Nayband-Formation enthält (mit Ausnahme der posttriadischen Spondylidae) Vertreter der genannten Familien in hervorragender Erhaltungsqualität und repräsentiert außerdem eine Zeitebene kurz nach dem ersten Erscheinen der Plicatulidae, Dimyidae und Ostreidae. Wegen ihrer besonderen Bedeutung wurde die Taxonomie und Phylogenie dieser Familien in einer gesonderten Arbeit publiziert (HAUTMANN 2001). Eine Verwandtschaft der Plicatulidae mit den Ostreidae und Dimyidae ist demnach auf Grund wichtiger Unterschiede in der Gehäusemorphologie und Schalenmikrostruktur unwahrscheinlich und widerspricht im Falle der Ostreidae auch neueren molekularbiologischen Untersuchungen (ADAMKEWICZ et al. 1997; CAMPBELL 2000; STEINER & HAMMER 2000). Zeitliches und räumliches Auftreten und conchologische Merkmale wie das Fehlen eines Byssusaustritts auch im frühontogenetischen Stadium, die Zementation der rechten Klappe, der tiefe und schmale Resilifer, die Anwesenheit von artikulierenden Cruren sowie Übereinstimmungen in der Schalenmikrostruktur verknüpfen dagegen fortgeschrittene Prospondyliden mit primitiven Plicatuliden. Das vermutete Abspalten der Plicatulidae von einem Vertreter der Prospondylidae dürfte im Ladin oder unteren Karn stattgefunden haben und führte bereits im Lias zu modernen Formen, wobei die Entwicklung in folgenden Schritten verlief (Abb. 18):

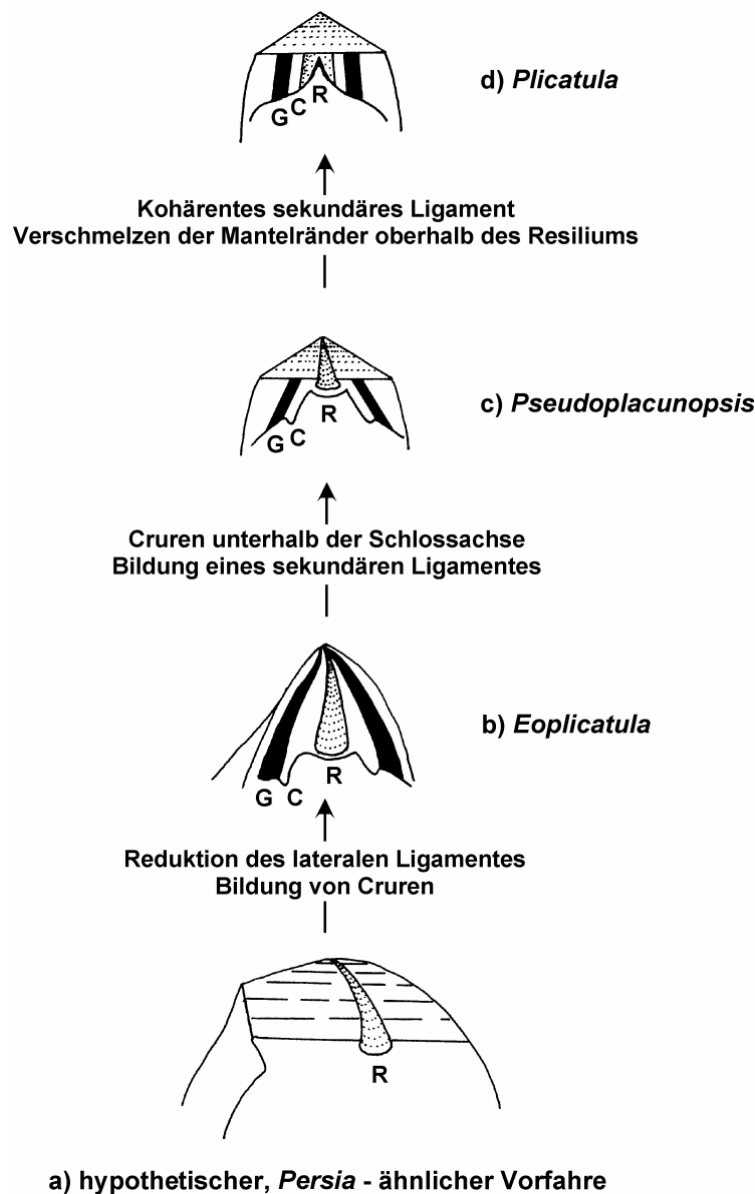


Abb. 18: Evolution des Schloßes bei den Plicatulidae. R = Resilifer, C = Crus, G = Zahngrube. Abgebildet ist jeweils die rechte Klappe.

- (1) Vertiefung und Verschmälerung des Resilifer, ontogenetische Vorverlegung der Zementation;
- (2) Ersatz des lateralen Ligamentes durch artikulierende Schlosselemente (Cruren);
- (3) ventrale Verlagerung der Cruren und des Resilifer bei gleichzeitigem Aufwärtswachstum der Mantelränder, die entlang des Schlossrandes ein durch den Resilifer zweigeteiltes sekundäres Ligament abscheiden;
- (4) Verschmelzung der Mantelränder oberhalb des Resiliums und Bildung eines kohärenten sekundären Ligamentes, welches das primäre Ligament überspannt.

Gattung *Eoplicatula* CARTER, 1990

Typusart: *Plicatula imago* BITTNER, 1895 (ursprüngliche Festlegung).

Revidierte Diagnose (HAUTMANN 2001): Vertreter der Plicatulidae mit einem submarginalen Resilifer und Cruren, die ober- und unterhalb der Schlossachse artikulieren. Durch ventrale Verlagerung mit dem Schalenwachstum bilden diese Schlosselemente eine einheitliche und z. T. sehr hohe Ligamentarea. Ein sekundäres Ligament und ein entsprechend differenzierter dorsaler Bereich der Ligamentarea fehlen.

Revised diagnosis (HAUTMANN 2001): Members of the Plicatulidae with a submarginal resilifer and crura articulating above and below the hinge line. When moved downward during shell growth, these hinge elements form a uniform and occasionally very high ligament area. A secondary ligament and consequently a differentiated dorsal part of the ligament area is lacking.

Anmerkungen: CARTER (1990: 221) betrachtete bei der Aufstellung von *Eoplicatula* das Fehlen von wulstartigen Erhebungen als Begrenzung des Resilifer der linken Klappe als wichtigstes Gattungsmerkmal, aus dem er folgerte, dass an der sich lateral anschließenden Plattform rudimentär noch (lamellares) Ligament vorhanden war. Diese Schlussfolgerung erscheint jedoch zweifelhaft, da der Resilifer der Gegenklappe wie üblich direkt von den Cruren begrenzt wird (CARTER 1990: Fig. 33 D), d. h. eine Ansatzstelle für das angenommene laterale Ligament der linken Klappe in der rechten fehlt. Die Anwesenheit eines lateralen Ligamentes an dieser Stelle ist auch funktionsmorphologisch unwahrscheinlich, da es beim Öffnen und Schließen der Klappen durch die Cruren der rechten Klappe gesichert würde. Schließlich sind bei dem einzigen Stück aus dem Typusmaterial von *Plicatula imago*, das das Schloss zeigt (BITTNER 1895: Taf. 23, Fig. 29), durchaus schwache Leisten als Begrenzung des Resilifer vorhanden, wie Untersuchungen am Originalmaterial zeigten (HAUTMANN 2001). Die An- oder Abwesenheit solcher Wülste ist also möglicherweise kein konstantes Merkmal der Typusart. Durch seine primitiven submarginalen Schlosselemente unterscheidet sich *Plicatula imago* dennoch von allen verfügbaren Gattungen der Plicatulidae, sodass sich der Name *Eoplicatula* aufrecht erhalten lässt. Gemäß der revidierten Diagnose ist es unerheblich, ob die den Resilifer der linken Klappe begrenzenden Leisten schwach oder kräftig sind, sodass *Eoplicatula* für eine große Gruppe primitiver Plicatulidae verfügbar ist.

Vergleiche: Die liassische Gattung *Harpax* PARKINSON, 1811 weist durch ihr primitives Schloss, d. h. durch das Fehlen eines sekundären Ligamentes und eines entsprechend differenzierten dorsalen Teils der Area Ähnlichkeit mit *Eoplicatula* auf. Bei der Typusart dieser Gattung, *Harpax parkinsoni* BRONN, 1824 (nachträgliche Festlegung BRONN 1824), sind die Grate, die den Resilifer der linken Klappe begrenzen, allerdings extrem kräftig ausgebildet. Sie übertreffen die echten Cruren (die lateral jenseits der Zahngruben folgen) sogar an Stärke und spielen offensichtlich eine bedeutende Rolle bei der Artikulation der Klappen. Die Cruren der rechten Klappe sind entsprechend nach außen gerückt und begrenzen daher den Resilifer nicht mehr unmittelbar. Eine weitere Besonderheit ist eine

flachere rechte (aufzementierte) und gewölbtere linke (freie) Klappe, die den Eindruck einer Inversion von rechter und linker Klappe noch verstärkt. Möglicherweise bedingt die abweichende Klappenkrümmung auch die funktionelle Inversion der Schlosselemente. Die korrekten Homologien sind jedoch bereits von EUDES-DESLONGCHAMPS (1860: Tabelle im Anschluss an Seite 26 und Taf. 7, Fig. 9) und DECHASEAUX (1937: Fig. 1-4) erkannt worden. Wenn man die weiteren Arten, die der erstgenannte Autor zu *Harpax* stellt, berücksichtigt, scheint die Stärke der Resiliargrate („rebors de la cavité ligamentaire“) bei dieser Gattung relativ variabel zu sein. *Eoplicatula* könnte daher zu *Harpax* näher verwandt sein, als die ursprüngliche Diagnose von CARTER (1990) vermuten lässt.

#### *Eoplicatula parvadehensis* HAUTMANN, 2001

Taf. 18, Fig. 6; Taf. 19, Fig. 1-4; Taf. 20, Fig. 1-6; Abb. 19

\* 2001 *Eoplicatula parvadehensis* sp. nov. – HAUTMANN: 350, Taf. 3, Fig. 5; Taf. 4, Fig. 1-5, 7; Taf. 5, Fig. 1-4; Text-Fig. 3.

Material: Insgesamt 15 linke und sieben rechte Klappen aus PAR-I 98 m [PIW1999II/566], PAR-I 107,5 m [PIW1999II/10, 564], PAR-I 109,5 m [PIW1999II/12, 565], PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/13-15, 211, 567, 569], Parvadeh westl. Profil PAR-I [PIW1999II/568].

Beschreibung: Mittelgroße bis große *Eoplicatula* von unregelmäßiger Wuchsform. Ornamentierung aus schuppigen Wachstumslamellen. Schwache Radialrippen gelegentlich vorhanden (Taf. 20, Fig. 1a), deren Faltung sich aber nicht bis auf die Innenseite durchpaust (Taf. 20, Fig. 1b). Rechte Klappe konvex, linke Klappe flach konvex, eben oder konkav. Umriss von hochoval-tropfenförmig (häufigste Form) über rundlich bis zu (selten) queroval variierend, dabei meist mehr oder weniger in posteroventrale, selten aber auch in anteroventrale Richtung gestreckt. Eine sichere Unterscheidung von linker und rechter Klappe kann daher nur durch das Schloss oder die Aufwuchsstelle erfolgen. Ligamentarea hoch, bei der rechten Klappe meist nach außen, bei der linken Klappe dagegen oft nach innen geneigt, sodass die Fläche für die Artikulation erhöht wird. Der Resilifer wird in der rechten Klappe unmittelbar von den beiden kräftigen Cruren begrenzt, die sich ventral noch ein kurzes Stück in den Schalenhohlraum hinein fortsetzen. Nach außen folgt auf die beiden Zahngruben ein aus verdicktem Schalenrand gebildetes Paar Pseudocruren (Taf. 20, Fig. 4-6). Die Zahngruben der linken Klappe werden durch zwei schmale Grate vom Resilifer abgegrenzt (Taf. 18, Fig. 6b; Taf. 20,

Fig. 2-3). Die Cruren der linken Klappe sind kräftig, dorsal divergierend, ventral oft subparallel und in den Gehäusehohlraum hinein verlängert. Bei guter Erhaltung ist eine feine Querriefung der Cruren erkennbar. Die integripalliate Mantellinie beginnt unterhalb der Cruren und hält konstanten Abstand zum Schalenrand, wobei der runde bis querovale Adduktorabdruck umschlossen, aber nicht berührt wird (Taf. 18, Fig. 6a; Taf. 20, Fig. 6).

Vergleiche: Aus der Trias ist keine ähnliche Art bekannt.

Schalenmikrostruktur (HAUTMANN 2001): Die äußere, primär kalzitische Schalenschicht der linken Klappe wird überwiegend von flachwinkligen, regelmäßig foliaten und unregelmäßig komplex-kreuzfoliaten Strukturen aufgebaut, die sich mit der mittleren Schalenschicht z. T. verzahnen. Gelegentlich ist eine dünne einfach-prismatische äußerste Lage vorhanden (Taf. 19, Fig. 1). Die primär aragonitische mittlere und innere Schalenschicht lässt trotz Rekristallisierung reliktsche Kreuzlamellenstrukturen erkennen (Taf. 19, Fig. 3). Die Lamellen erster Ordnung besitzen mittlere Breite und variieren zwischen linear und verzweigend. Innerhalb des Myostracums sind einige reliktsche Vertikalprismen erkennbar.

Die äußere Schalenschicht der rechten Klappe zeigt vorwiegend flachwinkliger, regelmäßig-foliate (Taf. 19, Fig. 2) und sehr breite, kegelförmig komplex-kreuzfoliate Strukturen, letztere im Allgemeinen auf

den äußeren Bereich beschränkt (Taf. 19, Fig. 4). Selten finden sich relativ grobe und unregelmäßige einfach-prismatische Strukturen. Die äußere Schicht verzahnt sich wie in der Gegenklappe mit der rekristallisierten mittleren Schalenschicht, die ebenso wie die innere Schicht reliktsche Kreuzlamellenstrukturen erkennen lässt. Primär kalzitische Partien fehlen im Schlossbereich beider Klappen (für die rechte Klappe siehe Abb. 19).

Anmerkungen: YONGE (1973: 198) vermutete, dass das Auftreten von kreuzlamellarem Aragonit in der Schlossregion von *Plicatula* Folge des Aufwärtswachsens der Mantelränder sei (s. o.). Diese Idee scheint durch die Beobachtung von CARTER et al. (1998: 1001, fig. 6) bestätigt zu werden, dass die Schlossregion der unterjurassischen Art *Harpax spinosus*, im Gegensatz zu Arten der modernen Gattung *Plicatula*, tatsächlich primär kalzitisch war. Die Schlossregion von *Eoplicatula parvadehensis* war allerdings primär aragonitisch (s. o.) und nicht kalzitisch, wie man entsprechend erwarten müsste. Da HARPER et al. (1997) einen Zusammenhang zwischen Änderungen des Meerwasserchemismus und der Skeletmineralogie bei Muscheln nachgewiesen haben, ist es denkbar, dass die Ausdehnung von Kalzit in der Schale frühjurassischer Plicatuliden durch den Wechsel vom „Aragonitmeer“ der Trias zum „Kalzitmeer“ des Jura (SANDBERG 1983, 1985) begünstigt wurde.

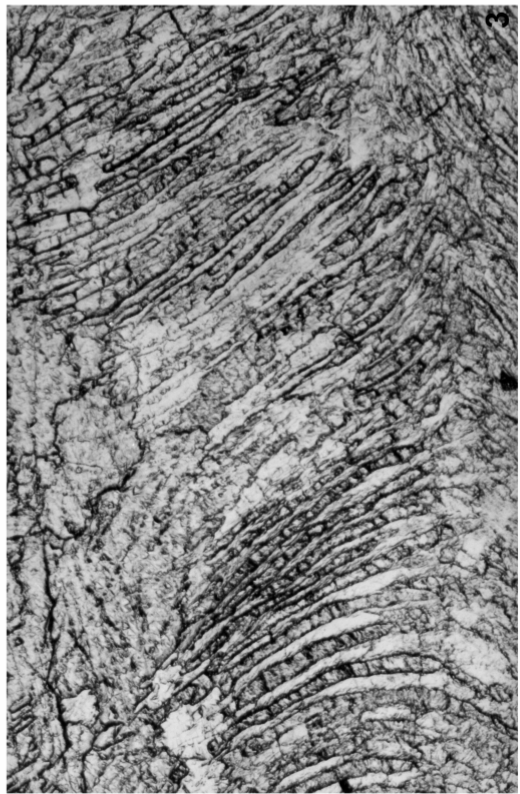
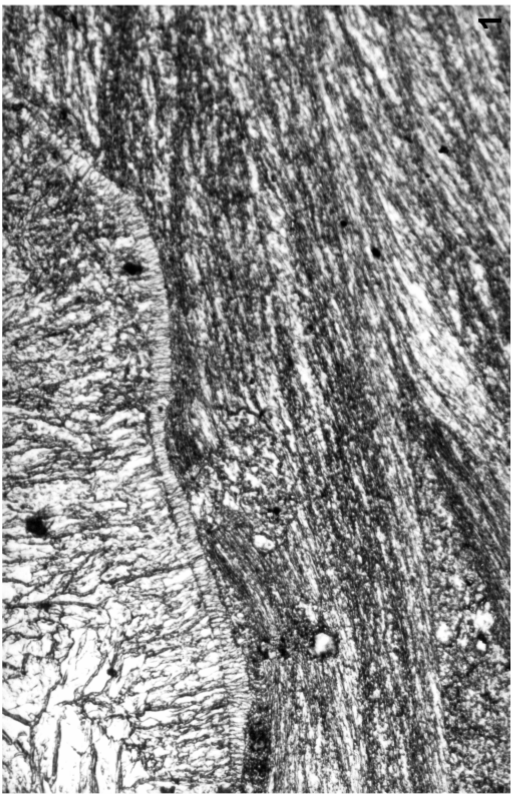
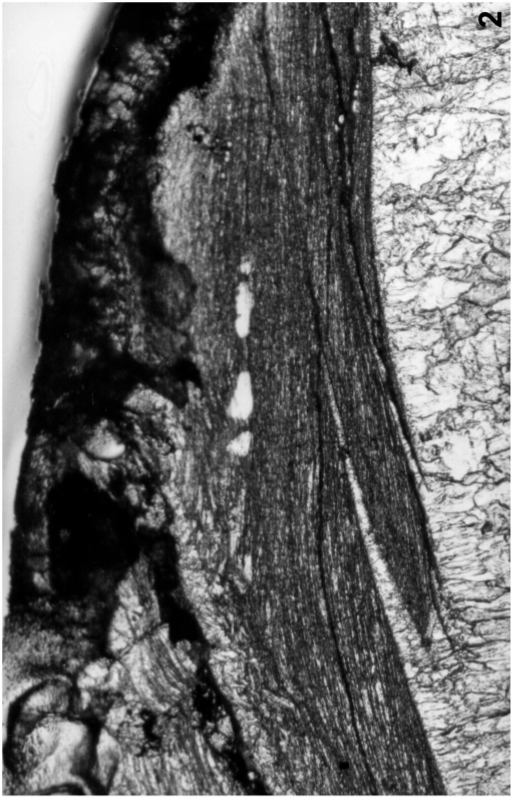


Abb. 19: Radialschnitt durch eine rechte Klappe von *Eoplicatula parvadehensis*. Exemplar aus Parvadeh, westl. des Profils PAR-I. Umbo rechts, Ventralrand links. Erläuterungen im Text. Acetatfolienabzug, x 4.

## TAFEL 19

**Fig. 1-4. Schalenmikrostruktur von *Eoplicatula parvadehensis* HAUTMANN, 2001.** 1. Äußere Schalenschicht der linken Klappe mit dünner prismatischer Externschicht und darunterliegenden foliaten Strukturen. Durch Verzahnung liegt die mittlere, rekristallisierte Schalenschicht in diesem Bildausschnitt über der äußeren Schalenschicht. Acetatfolienabzug, x 125. 2. Äußere, regelmäßig-foliate Schalenschicht der rechten Klappe, auf der unteren Bildhälfte mit der rekristallisierten mittleren Schalenschicht verzahnend. Acetatfolienabzug, x 50. 3. Reliktsche Kreuzlamellenstruktur der inneren Schalenschicht einer linken Klappe. Acetatfolienabzug, x 50. 4. Kegelförmig komplex-kreuzfoliate Strukturen der äußeren Schalenschicht einer rechten Klappe. Acetatfolienabzug, x 50.

Bei allen Abbildungen weist der obere Bildrand zur Außenseite.



Lebensweise: Zementierender Filtrierer, z. T. an Riffbildung beteiligt.

Vorkommen: Zentraliran, Sevat (Nor).

Gattung *Pseudoplacunopsis* BITTNER, 1895

Typusart: *Pseudoplacunopsis affixa* BITTNER, 1895 (Monotypie).

Revidierte Diagnose (HAUTMANN 2001): Primäres Ligament intern, sekundäres Ligament entlang des Schlossrandes vorhanden, aber (im Gegensatz zu *Plicatula*) nicht oberhalb des Resiliums verschmolzen. Die Ligamentarea ist folglich (im Gegensatz zu *Eoplicatula*) zweigeteilt: Der dorsale Abschnitt besitzt transversale Riefen, an denen das sekundäre Ligament ansetzte, sowie einen zentralen Einschnitt als Spur des Resilifer, während der ventrale Abschnitt die Cruren, Zahngruben und den Resilifer trägt. Der beschriebene Schlossbau vermittelt zwischen dem von *Eoplicatula* und *Plicatula*.

Revised diagnosis (HAUTMANN 2001): Primary ligament internal, secondary ligament formed along the dorsal margin by periostracum, but, in contrast to *Plicatula*, the latter interrupted by the dorsal extension of the resilifer which is traceable up to the tip of the umbo. Thus (in contrast to *Eoplicatula*), the area consists of a dorsal part with transverse striations as traces of the secondary ligament and a central ligament slit, and a lower ventral part provided with crura and the pit for reception of the primary ligament. The described hinge is transitional between that of *Eoplicatula* and *Plicatula*.

Anmerkungen: *Pseudoplacunopsis* wurde von BITTNER (1895: 215) ursprünglich als Untergattung von *Plicatula* für solche Arten aufgestellt, die eine konkave rechte (aufzementierte) und konvexe linke (freie) Klappe besitzen. Obwohl BITTNER (1895) bereits eine präzise Beschreibung des Schlosses der Typusart gab, betrachtete er dessen Bau offensichtlich nicht als wesentliches Gattungsmerkmal von *Pseudo-*

*placunopsis*. COX (1932: 103) stellte später fest, dass die Krümmung der Klappen bei *Pseudoplacunopsis* „etwas variabel zu sein scheint“ und dass eine Ornamentierung mit feinen, fadenartigen Radialrippen, wie sie bei „*Anomia*“ *fissistriata* WINKLER, 1861 vorhanden sei (welche COX zu *Pseudoplacunopsis* stellte), möglicherweise eine wichtigere diagnostische Eigenschaft der (Unter)gattung sei. Die Untersuchung der Typusart von *Pseudoplacunopsis* zeigte jedoch, dass diese keine entsprechenden Radialrippen besitzt (HAUTMANN 2001). Die Krümmung der Klappen hängt natürlich von der Art der Oberfläche ab, auf welche die Schale zementiert wurde, und ist deshalb keine taxonomisch bedeutsame Eigenschaft. Andererseits gehört die Typusart von *Pseudoplacunopsis* zu einer großen Gruppe mesozoischer Plicatuliden, deren Schlossbau zwischen *Eoplicatula* und *Plicatula* vermittelt: Die Mantelränder sind relativ zum Resilium nach oben gewachsen und scheiden entlang des Schlossrandes ein sekundäres Ligament ab, sind aber noch nicht oberhalb des Resiliums verschmolzen, sodass das sekundäre Ligament in der Mitte unterbrochen bleibt und sich die Spur des Resilifer dorsal als schmale Grube bis unter die Wirbelspitze verfolgen lässt. *Pseudoplacunopsis* ist damit für solche Formen verfügbar, obwohl weder der Name noch die Typusart besonders günstig sind.

*Pseudoplacunopsis asymmetrica* HAUTMANN, 2001

Taf. 20, Fig. 7-12

\* 2001 *Pseudoplacunopsis asymmetrica* sp. nov. – HAUTMANN: 354, Taf. 6, Fig. 2-5.

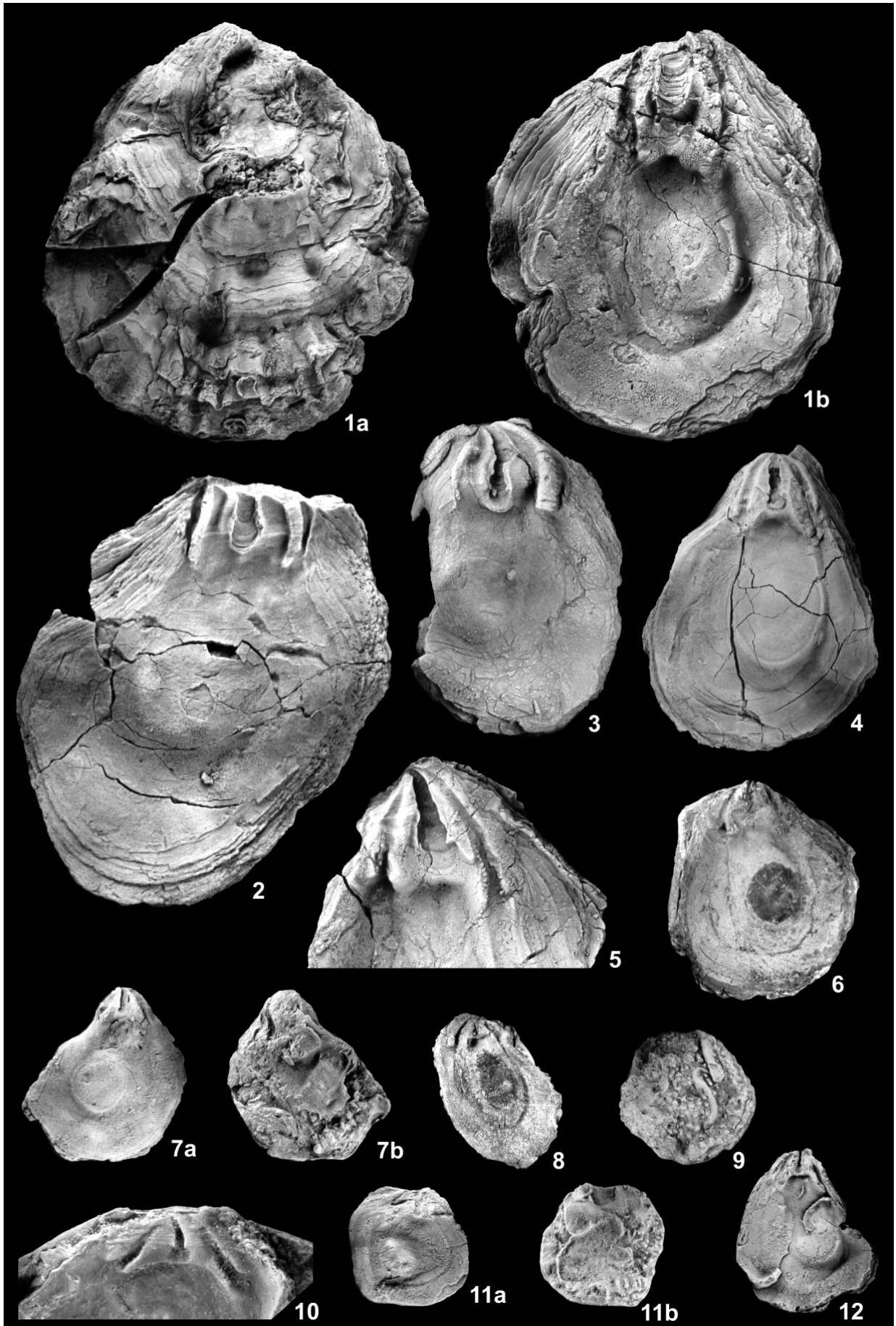
Material: Eine linke Klappe aus NAY 2075,5 m [PIW1999II/570]; drei linke Klappen aus PAR-I 98 m [PIW1999II/16, 213, 571], eine rechte und vier linke Klappen aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/17, 212, 214, 572], eine rechte und drei linke Klappen aus Parvadeh westl. PAR-I [PIW1999II/573]; eine rechte Klappe aus (3f) [PIW1999II/18], fünf linke Klappen aus (3h) [PIW1999II/574], eine linke Klappe und drei Bruchstücke aus (3l) [PIW1999II/575].

## TAFEL 20

**Fig. 1-6.** *Eoplicatula parvadehensis* HAUTMANN, 2001. **1.** PIW1999II/211. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. **2.** PIW1999II/13a. Parvadeh. Linke Klappe, Innenseite, x 1. **3.** PIW1999II/15. Parvadeh. Linke Klappe, Innenseite, x 1. **4.** PIW1999II/14. Parvadeh. Rechte Klappe, Innenseite, x 1. **5.** PIW1999II/13b. Parvadeh. Rechte Klappe, Ligamentarea, x 2. **6.** PIW1999II/12. Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Rechte Klappe, Innenseite, x 1. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft.

**Fig. 7-12.** *Pseudoplacunopsis asymmetrica* HAUTMANN, 2001. **7.** PIW1999II/16. Parvadeh, Horizont PAR-I 98 m. Linke Klappe; a Innenseite, b Außenseite; x 1. **8.** PIW1999II/17. Parvadeh. Rechte Klappe, Innenseite, x 1. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft. **9.** PIW1999II/212. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe, Außenseite, x 1. **10.** PIW1999II/18. Aliabad (3f). Rechte Klappe, Schloss, x 4. **11.** PIW1999II/213. Parvadeh, Horizont PAR-I 98 m. Linke Klappe; a Innenseite, b Außenseite; x 1. **12.** PIW1999II/214. Parvadeh. Rechte Klappe, Innenseite, x 1.





Beschreibung: Kleine *Pseudoplacunopsis* von unregelmäßiger, mehr oder weniger rückwärtsgekrümmter Wuchsform. Während die gerieften Cruren der rechten Klappe vollständig unterhalb des Schlossrandes liegen (Taf. 20, Fig. 8, 10, 12), greift das vordere Crus der linken Klappe gewöhnlich ein Stück weit über den Schlossrand hinaus (Taf. 20, Fig. 7a, 11a). Die integripalliate Mantellinie beginnt in Verlängerung der Cruren und verläuft etwa parallel zum Schalenrand, wobei der runde bis ovale Adduktorabdruck nicht berührt wird (Taf. 20, Fig. 8). Die Ornamentierung besteht aus feinen, mit Stacheln besetzten Radialrippen (Taf. 20, Fig. 7b, 9, 11b).

Anmerkungen: Die Asymmetrie der Cruren der linken Klappe wird wahrscheinlich durch die stark zurückgekrümmte Wuchsform bedingt. Bei einer weniger stark zurückgekrümmten linken Klappe, die mit Vorbehalt zu *Pseudoplacunopsis asymmetrica* gerechnet wird, ist auch das hintere Crus ein kurzes Stück über den Schlossrand hinaus verlängert. Die dorsale Verlängerung der Cruren der linken Klappe ist wohl als Atavismus zu werten, wobei das sekundäre Ligament durch die Cruren bzw. Zahngruben offensichtlich nur unterbrochen wird, da sich die transversale Riefung lateral fortsetzt (Taf. 20, Fig. 10).

Vergleiche: Die extern ähnlichste Art ist „*Plicatula difficilis* HEALEY, 1908, die jedoch auf Grund ihres Schlosses zu *Eoplicatula* zu stellen ist.

Lebensweise: Zementierender Filtrierer, z. T. an Riffbildung beteiligt.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

#### Überfamilie **Dimyoidea** FISCHER, 1886

#### Familie **Dimyidae** FISCHER, 1886

#### Gattung *Atreta* ÉTALLON, 1862

Typusart: *Ostrea blandina* D'ORBIGNY, 1850 (nachträgliche Festlegung COX 1964).

Synonyme: *Dimyodon* MUNIER-CHALMAS, 1886 (FÜRSICH & WERNER 1989), *Dimyopsis* BITTNER, 1895 (COX 1964).

#### *Atreta subrichthofeni* (KRUMBECK, 1924)

Taf. 21, Fig. 1-5, 7

\* 1924 *Dimyodon subrichthofeni* sp. nov. – KRUMBECK: 205, Taf. 193 (15), Fig. 18.

- ? 1927 *Dimyodon* cf. *subrichthofeni* KRUMBECK – REED: 221.  
 1929 *Terquemia* aff. *cassiana* (MÜNSTER) – DOUGLAS: 637, Taf. 44, Fig. 12.  
 ? 1961 *Dimyodon* cf. *subrichthofeni* KRUMBECK – HUDSON & JEFFERIES: 21.  
 2001 *Atreta subrichthofeni* (KRUMBECK, 1924) – HAUTMANN: 358, Taf. 6, Fig. 7-9.

Material: Hunderte von rechten Klappen, die meist auf anderen epifaunalen Muscheln aufgewachsen sind.

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/19a	11,6	11,3
PIW1999II/20	14,8	14,6
PIW1999II/215	10,1	9,8
PIW1999II/217	9,6	9,0

Beschreibung: Von dieser Art ist nur die mit ihrer gesamten Oberfläche festzementierte rechte Klappe bekannt. Die Gesamtform ist, wie bei allen zementierten Arten, gewissen Schwankungen unterworfen, jedoch generell prosoklin und etwas länger als hoch. Mit einer Diagonallänge von bis zu 12 mm gehört *Atreta subrichthofeni* dabei zu den größeren Vertretern der Gattung *Atreta*. Der etwa mittig gelegene Wirbel ist aklin und überragt den schwach konvex gebogenen Dorsalrand leicht. Von der Wirbelspitze aus divergieren zwei lange, fein geriefte Cruren im Winkel von etwa 130°, dazwischen liegt der tiefe, spitz-dreieckige Resilifer (Taf. 21, Fig. 7). Die Schalenperipherie ist aufgewulstet, im älteren Klappenteil sind z. T. weitere reliktsche Wülste vorhanden (Taf. 21, Fig. 4). Die Innenseite ist mit feinen, radial vom Bereich der Ligamentgrube ausstrahlenden Innenrippen versehen, die sich peripher vereinzelt gabeln (Taf. 21, Fig. 5). Diese Innenrippen bestehen aus einem etwas dunkleren Material als die übrige Schale (auf den Abbildungen durch die Magnesiumoxid-Bedampfung heller erscheinend) und reichen in diese bis zu etwa einem Drittel der Schalendicke hinein. Der kleinere vordere Muskelabdruck liegt unterhalb des distalen Endes des vorderen Crus, der größere hintere deutlich tiefer auf nicht ganz der halben Klappenhöhe (Taf. 21, Fig. 2). Die äußere Schalenschicht besteht aus foliatem Kalzit, eine innere Schalenschicht ließ sich im untersuchten Schriff nicht beobachten.

Anmerkungen: *Atreta richthofeni* (BITTNER, 1895) unterscheidet sich von *A. subrichthofeni* v. a. durch die fast schlossrandparallel verlaufenden Cruren und die Lage des vorderen Adduktors, der distal nicht über das vordere Crus hinausgeht. Die bei KRUMBECK (1924: 206) genannten Unterschiede sind dagegen eher

gradueller Art. Das von JAWORSKI (1915: 103) als „*Dimyodon richthofeni*“ beschriebene Stück aus dem Nor von Misol (Indonesien) besitzt glatte Cruren und einen geraden Dorsalrand und stellt wahrscheinlich eine eigene Art dar. „*Ostrea*“ *intusstriata* EMMRICH, 1853 aus den alpinen Kössener Schichten soll nach BITTNER (1895: 219) keine Cruren besitzen und wurde daher mit ähnlichen Formen zu einer neuen Gattung *Dimyopsis* gestellt, die COX (1964: 47) mit *Atreta* synonymisierte. Allerdings konnten eigene Untersuchungen zeigen, dass auch bei „*Ostrea*“ *intusstriata* schwache Cruren vorhanden sein können.

Lebensweise: Zementierender Filtrierer. *Atreta subrichthofeni* findet sich besonders häufig auf der Außenseite der linken (oberen) Klappe großer Pectiniden (v. a. *Indopecten glaber*), hat diese also zu deren Lebenszeit besiedelt. Selten kommt jedoch auch eine Anheftung an grabenden Muscheln (z. B. *Costatoria*) oder an Klappeninnenseiten vor, die selbstverständlich erst postmortal erfolgen konnte. Die Besiedlung lebender Tiere dürfte also eher auf einen Mangel an anderen Hartsubstraten als auf Kommensalismus zurückzuführen sein. Eine bevorzugte Orientierung auf der Oberfläche des „Wirts“ lässt sich ebenfalls nicht beobachten.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Timor (Indonesien), Obertrias; Oman, Nor.

#### Überfamilie **Anomioidea** RAFINESQUE, 1815

#### Familie **Anomiidae** RAFINESQUE, 1815

#### Gattung *Placunopsis* MORRIS & LYCETT, 1853

Typusart: Von den vier Arten, die MORRIS & LYCETT (1853) ursprünglich der Gattung *Placunopsis* zugeordnet haben, wurde nachträglich durch STOLICZKA (1871: 474) *Placuna jurensis* ROEMER, 1836 zur Typusart bestimmt. Bereits LAUBE (1867: 8) hat jedoch festgestellt, dass die bei MORRIS & LYCETT (1853: 6, Taf. 1, Fig. 8 a-b) unter diesem Namen beschriebene und abgebildete Art nicht mit der von ROEMER (1836) beschriebenen Art identisch ist, und synonymisierte sie unter Vorbehalt mit seiner neu aufgestellten Art *Placunopsis fibrosa* LAUBE, 1867. Der deshalb nach Artikel 70 ICZN notwendige Beschluss der Kommission über die gültige Typusart steht jedoch nach wie vor aus (vgl. HÖLDER 1990: 3). TODD & PALMER (im Druck) stellen fest, dass die bei MORRIS & LYCETT (1853) als „*Placunopsis jurensis* ROEM. sp.“ abgebildete Art auch nicht mit

*Placunopsis fibrosa* LAUBE, 1867 identisch ist und bisher noch keinen gültigen Artnamen besitzt. Von diesen Autoren wird ein Beschluss der Kommission zu Gunsten von *Ostrea inaequalis* PHILLIPS, 1829 als Typusart angestrebt, die zwar von MORRIS & LYCETT (1853) nicht beschrieben wurde, aber die mit Abstand am besten bekannte *Placunopsis*-Art sei und daher eine eindeutige und der nomenklatorischen Stabilität dienende Gattungsdiagnose zulasse.

Anmerkungen: TODD & PALMER (im Druck) haben die Zugehörigkeit der Gattung *Placunopsis* zur Familie Anomiidae jüngst durch eine umfangreichen Studie bestätigt, gleichzeitig aber festgestellt, dass viele triadische Arten, die konventionell zu *Placunopsis* gestellt worden sind, einer anderen Gattung und vermutlich auch einer anderen Familie angehören. Die im Folgenden beschriebene Art wird wegen mangelnder Kenntnis der unteren Klappe (An- bzw. Abwesenheit eines Byssusforamen?) und der Muskelabdrücke daher nur mit Vorbehalt zu *Placunopsis* gestellt, obwohl Morphologie und Ornamentierung durchaus für eine solche Zuordnung sprechen.

#### *Placunopsis?* *alpina* (WINKLER, 1859)

Taf. 21, Fig. 6

- \* 1859 *Anomia alpina* sp. nov. – WINKLER: 5, Taf. 1, Fig. 1.
- 1859 *Anomia Schafhäutli* sp. nov. – WINKLER: 5, Taf. 1, Fig. 2.
- 1861 *Placunopsis alpina* WINKLER – MOORE: 500, Taf. 16, Fig. 4-5.
- 1913 *Placunopsis* cf. *Schafhäutli* WINKL. – KRUMBECK: 46, Taf. 1, Fig. 21 a-b.
- 1913 *Placunopsis* sp. ind. aff. *Mortiletti* STOPP. – KRUMBECK: 47, Taf. 1, Fig. 22.
- 1917 *Placunopsis alpina* WINKLER – GOETEL: 162, Taf. 9, Fig. 2 [cum synonymis].
- 1999 *Placunopsis alpina* (WINKLER, 1859) – IVIMEY-COOK et al.: 103, Taf. 14, Fig. 4-6.

Material: ein Exemplar aus (3i) [PIW1999II/218].

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/218	14,2	14,2

Beschreibung: Fast kreisrundes Exemplar, dessen freie Klappe im Wirbelbereich konvex, ventral dann konkav gewölbt ist. Wirbel zentral und aklin, den konvex gebogenen Dorsalrand leicht überragend. Skulptur aus sehr feinen, nur mit der Lupe erkennbaren radialen Streifen, die an den Anwachsflächen z. T. lateral versetzt sind.

Lebensweise: Zementierender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Alpen, Rhät; Mitteleuropa, Rhät; Buru (Indonesien), Nor.

## Unterordnung **Limina** WALLER, 1978

Überfamilie **Limoidea** RAFINESQUE, 1815

Familie **Limidae** RAFINESQUE, 1815

Gattung *Antiquilima* COX, 1943

Typusart: *Lima antiqua* SOWERBY, 1818 (ursprüngliche Festlegung).

Vorkommen: In der Obertrias war *Antiquilima* bisher nur aus Nordamerika (NEWTON 1987), Südamerika (HAYAMI et al. 1977) und Ostsibirien (KIPARISOVA et al. 1966 *fide* HAYAMI et al. 1977: 212) bekannt und wurde als endemische Gattung des arktisch-pazifischen Raumes angesehen (HALLAM 1981: Tab. 2). Die neuen Funde aus dem Iran und der Nachweis aus dem alpinen Raum (s. u.) belegen jetzt eine kosmopolitische Verbreitung der Gattung in der Obertrias.

*Antiquilima hians* sp. nov.

Taf. 21, Fig. 8-14

Derivatio nominis: *Hiare* (lat.) = klaffen, bezieht sich auf die weite Öffnung zwischen den Vorderohren.

- ? 1963 *Lima (Ctenostreon) alpissordidae* WINKLER, 1864 – ZAPPE: 234.  
 ? 1987 *Antiquilima* sp. – NEWTON: 29, Fig. 22.5.

Material: Insgesamt sieben linke und neun rechte Klappen sowie sechs Fragmente aus NAY 2145,5 m [PIW1999II/576]; PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/224], (2) [PIW1999II/577]; (3e) [PIW1999II/577], (3f) [PIW1999II/221], (3g) [PIW1999II/578], (3h) [PIW1999II/579], (3j) [PIW1999II/580], (3k) [PIW1999II/222], (3l) [PIW1999II/220, 581]; (3p) [PIW1999II/582], Parvadeh westl. PAR-I [PIW1999II/219].

Holotypus: PIW1999II/222 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3k). Taf. 21, Fig. 11 a-c.

Maße [mm] und Zahl der Rippen auf Diskus [n(R)]:

	L	H	n (R)
PIW1999II/220	31	41,4	19
PIW1999II/222	>23,7	>26,1	21

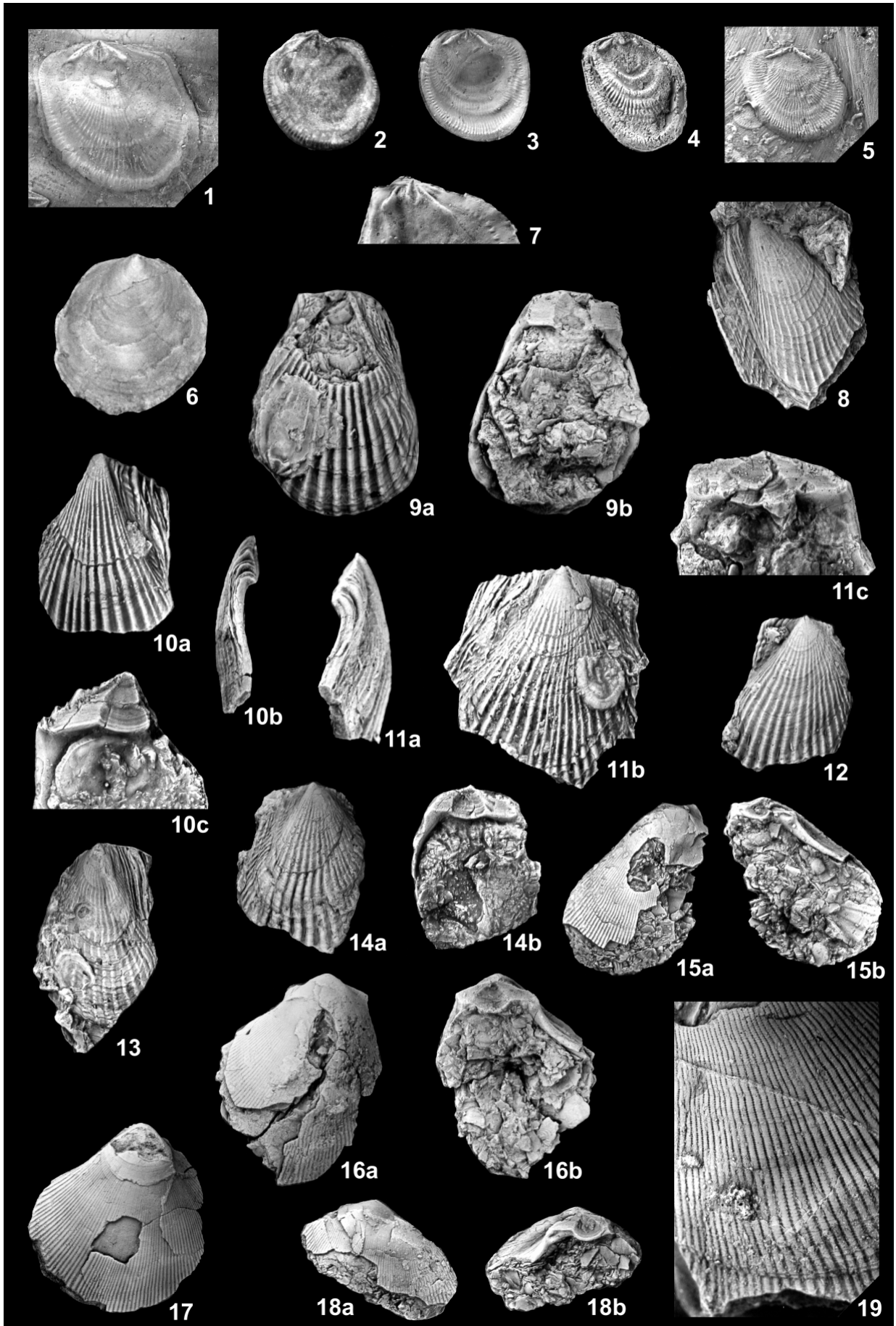
Diagnose: Schmale, gleichklappige und gering gewölbte *Antiquilima*, die zwischen den Vorderohren weit klafft. Ornamentierung mit kräftigen, einfachen Radialrippen.

Diagnosis: Narrow, equivalved and poorly inflated *Antiquilima* with wide gap between the anterior ears. Ornamentation of prominent simple radial ribs.

Beschreibung: Diskus opisthoklin, deutlich höher als lang, mit 17 bis 23 scharfen, z. T. etwas squamosen Radialrippen skulptiert. Apikalwinkel spitz (ca. 60°), Wirbel nahezu aklin. Vorderrohr deutlich vom Diskus differenziert, mit unregelmäßigen, kräftigen Anwachs-linien und gelegentlich schwach angedeuteten radialen Rippen versehen (Taf. 21, Fig. 10a). Klappen zwischen Vorderohren weit klaffend (Taf. 21, Fig. 10b, 11a). Hinterrohr undeutlicher vom Diskus abgesetzt als Vorderrohr, mit im Vergleich zum Diskus etwas abgeschwächten Radialrippen skulptiert (Taf. 21, Fig. 11b). Ligamentarea bei kleinen Exemplaren

## TAFEL 21

**Fig. 1-5, 7. *Atreta subrichthofeni* (KRUMBECK, 1924).** 1. PIW1999II/20. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Rechte Klappe, Innenseite, x 2. 2. PIW1999II/19a. Aliabad (3a). Rechte Klappe, Innenseite, x 2. Stück ungeschwärzt und nicht bedampft. 3. PIW1999II/215. Parvadeh westl. Profil PAR-I. Rechte Klappe, Innenseite, x 2. 4. PIW1999II/216. Bidestan-Member, Lok. (1). Rechte Klappe, Innenseite, x 2. 5. PIW1999II/217. Profil Nayband, Lesestein aus dem Howz-e Sheikh-Member. Rechte Klappe, Innenseite, x 2. 7. PIW1999II/19b. Aliabad (3a). Rechte Klappe, Schloss, x 4.  
**Fig. 6. *Placunopsis alpina* (WINKLER, 1859).** PIW1999II/218. Aliabad (3i). Linke Klappe, Außenseite, x 2.  
**Fig. 8-14. *Antiquilima hians* sp. nov.** 8. PIW1999II/219. Parvadeh westl. Profil PAR-I. Rechte Klappe, Außenseite, x 2. 9. PIW1999II/220. Aliabad (3l). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 10. PIW1999II/221. Aliabad (3f). Rechte Klappe; a Außenseite x 1,5; b Vorderansicht x 1,5; c Ligamentarea x 2. 11. PIW1999II/222 (Holotypus). Aliabad (3k). Linke Klappe; a Vorderansicht x 1,5; b Außenseite x 1,5; c Ligamentarea x 1,5. 12. PIW1999II/223. Aliabad (3l). Linke Klappe, Außenseite, x 1,5. 13. PIW1999II/224. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. 14. PIW1999II/225. Aliabad. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1.  
**Fig. 15-19. *Plagiostoma subvaloniense* KRUMBECK, 1923.** 15. PIW1999II/226. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 16. PIW1999II/227. Aliabad. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 17. PIW1999II/228. Parvadeh, Lok. (4). Linke Klappe, Außenseite, x 1. 18. PIW1999II/229. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 19. PIW1999II/230. Nayband-Ort (2). Oberflächenskulptur einer rechten Klappe, x 2.



dreieckig (Taf. 21, Fig. 10c, 11c), ab einer bestimmten Größe mit dem Wachstum sich nicht weiter verbreitend und dadurch von zunehmend rechteckiger Gestalt (Taf. 21, Fig. 9b). Resilifer relativ breit und flach, median gelegen und aklin (Taf. 21, Fig. 9b, 10c, 11c).

Vergleiche: „*Lima*“ *alpissordidae* WINKLER, 1864 ist deutlich größer und weniger dicht berippt. Leider sind bei dem einzigen von WINKLER (1864: Taf. 6, Fig. 5) abgebildeten Exemplar die Ohren nicht erhalten. Das von ZAPFE (1963: 234) als „*Lima* (*Ctenostreon*) *alpissordidae* WINKLER, 1864“ beschriebene, leider ebenfalls unvollständige Exemplar (Sammlung Naturhistorisches Museum Wien, Inv. Nr. 1963/471) aus dem Adnet-Kalk (Oberrhät?) der Fundstelle Kirchholz, Deißl-Bruch (Österreich), könnte dagegen mit der persischen Art identisch sein. Die aus Oregon (USA) von NEWTON (1987: 29, Fig. 22.5) beschriebene „*Antiquilima* sp.“ unterscheidet sich durch eine geringere Schräge und ein stärker abgerundetes Vorderohr nur geringfügig, ist allerdings ebenfalls nur mit einem einzigen Exemplar dokumentiert. Die übrigen triadischen *Antiquilima*-Arten weichen in der Skulptierung deutlicher ab.

Lebensweise: HAYAMI et al. (1977: 211-212) beobachteten in der rechten Klappe von *Antiquilima atacamensis* HAYAMI, MAEDA & FULLER, 1977 einen wesentlich tieferen Byssuspalt als in der linken und schlossen aus dieser Asymmetrie allgemein auf eine pleurothetische Lebensweise der Gattung *Antiquilima*. Der Byssusaustritt der hier untersuchten Stücke erfolgte dagegen eindeutig zwischen den beiden Vorderohren, was die bei NEWTON (1987: Fig. 24) rekonstruierte orthothetische Orientierung wahrscheinlicher macht.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

## Gattung *Plagiostoma* J. SOWERBY, 1814

Typusart: *Plagiostoma giganteum* J. SOWERBY, 1814 (nachträgliche Festlegung STOLICZKA 1871).

### *Plagiostoma subvaloniense* KRUMBECK, 1923

Taf. 21, Fig. 15-19; Taf. 22, Fig. 1

- \* 1923 *Plagiostoma subvaloniense* sp. nov. – KRUMBECK: 202, Taf. 12, Fig. 17-19.
- 1928 *Lima* (*Plagiostoma*) *subvaloniensis* KRUMBECK – LEES: 637.
- 1961 *Plagiostoma subvaloniense* KRUMBECK – HUDSON & JEFFERIES: 26.
- ? 1962 *Lima* (*Plagiostoma*) *punctata* – ALLASINAZ: 348.
- ? v 1963 *Lima* (*Plagiostoma*) *punctata* SOWERBY – ZAPFE: 230.
- 1973 *Plagiostoma sturi* sp. nov. – KOCHANOVÁ: 183, Taf. 6A, Fig. 5-9.
- ? 1985 *Plagiostoma baxoense* ZHANG (sp. nov.) – ZHANG ZUO-MING et al.: 99, Taf. 35, Fig. 8, 14-16; Taf. 36, Fig. 10.

Material: Insgesamt 28 linke, 21 rechte Klappen, ein doppelklappiges Exemplar und fünf Fragmente aus NAY 1905,7 m [PIW1999II/583], 2145,5 m [PIW1999II/584]; aus ALI 329 m [PIW1999II/585]; aus PAR-I 84 m [PIW1999II/231, 586], PAR-I 131,5 m [PIW1999II/587], PAR-II 110,5 m [PIW1999II/588], PAR-II 113 m [PIW1999II/589], PAR-II 116 m [PIW1999II/590]; aus (2) [PIW1999II/230]; aus (3a) [PIW1999II/591], (3f), (3h) [PIW1999II/226, 229, 592], (3j) [PIW1999II/593], (3p) [PIW1999II/594]; aus Aliabad (unhorizontierte Aufsammlungen) [PIW1999II/227, 595]; aus (4) [PIW1999II/228]; aus (5) [PIW1999II/596].

Maße [mm]:

	L	H	W
PIW1999II/231	36,8	43	24,3

Beschreibung: Mittelgroße, dünnschalige, deutlich opisthokline *Plagiostoma* mit einem Apikalwinkel von ca. 90°. Vorderrand gerade, nach innen zu einer tiefen Lunula umgeschlagen (Taf. 21, Fig. 18b; Taf. 22, Fig. 1c). Schlossrand trotz deutlich differenzierter Ohren

## TAFEL 22

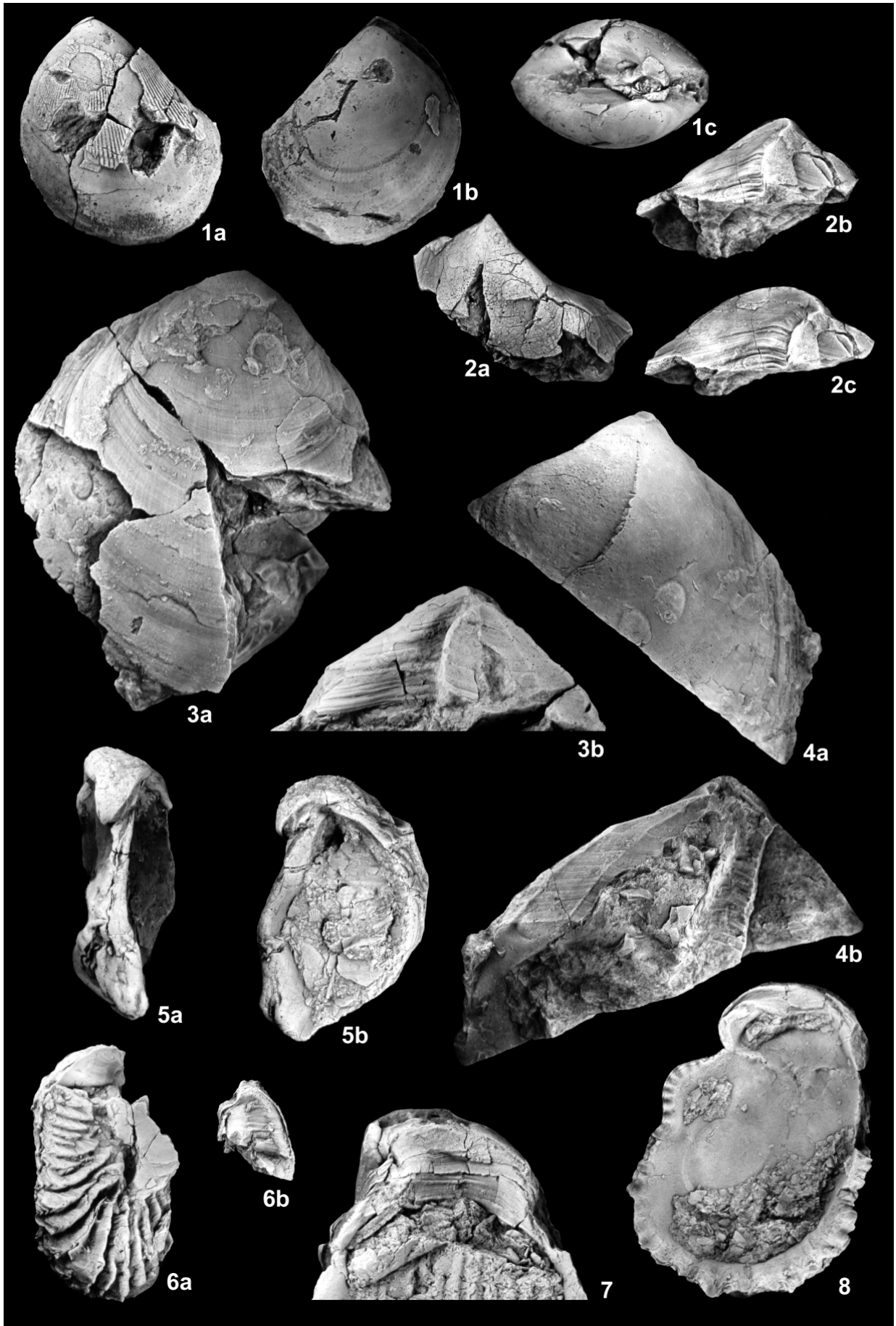
**Fig. 1.** *Plagiostoma subvaloniense* KRUMBECK, 1923. PIW1999II/231. Parvadeh, Horizont PAR-I 84 m. Doppelklappiges Exemplar, Schale größtenteils abgeplatzt; a rechte Klappe, b linke Klappe, c Dorsalansicht; x 1.

**Fig. 2-4.** *Serania seranensis* KRUMBECK, 1923. **2.** PIW1999II/232. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Schlossbereich mit Ligamentarea und Byssusaustritt, c gegenüber b um ca. 30° gedreht, um die vor der Ligamentarea gelegene Byssusrinne zu zeigen; x 1 **3.** PIW1999II/233. Parvadeh westl. Profil PAR-I. Rechte Klappe; a Außenseite, b Ligamentarea und Byssusrinne; x 1. **4.** PIW1999II/234. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Schlossbereich; x 1.

**Fig. 5, 8.** *Umbrostrea? aff. parasiticum* (KRUMBECK, 1913). **5.** PIW1999II/30. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Rückansicht, b Innenseite; x 1. **8.** PIW1999II/29. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Linke Klappe, Innenseite, x 1.

**Fig. 6-7.** *Umbrostrea iranica* HAUTMANN, 2001.

**6.** PIW1999II/21. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Doppelklappiges Exemplar; a Außenseite der linken Klappe und der freiliegenden Ligamentarea der rechten Klappe, b Ligamentarea der linken Klappe; x 1. **7.** PIW1999II/22. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Linke Klappe, Ligamentarea, x 2.



relativ kurz (Taf. 21, Fig. 16a). Ligamentarea dreieckig, mit einem zentralen, aklinen und ziemlich breiten Resilifer (Taf. 21, Fig. 15b, 16b, 18b). Skulptur aus ca. 80 feinen Radialrippen, die bei größeren Individuen ventral leicht wellig verlaufen können, sowie regelmäßigen, feinen Querrippen, die auf der Oberseite der Radialrippen jedoch oft abgeschliffen und dann nur in Form dünner Querstege in den Intercostalfurchen erkennbar sind (Taf. 21, Fig. 19).

Vergleiche: Ähnliche Formen sind aus dem alpinen Rhät als *Plagiostoma punctatum* SOWERBY, 1818 beschrieben, aber meist nicht gut oder gar nicht abgebildet worden. *P. punctatum* hat sein Typusvorkommen im Lias von England und unterscheidet sich v. a. durch seinen größeren Apikalwinkel und eine weniger dichte Berippung von *P. subvaloniense*. Am ehesten entsprechen die von STOPPANI (1861: 73, Taf. 13, Fig. 1-6) abgebildeten Exemplare dem Typusmaterial von SOWERBY (1818), während das von ALLASINAZ (1962: 348) beschriebene, aber nicht abgebildete Material mit einem Apikalwinkel von 90° vermutlich besser zu *P. subvaloniense* zu stellen ist. Auch das von ZAPFE (1963: 230) beschriebene Material aus dem oberrhätischen Adnet-Kalk (Lok. Kirchholz, Österreich), das im Naturhistorischen Museum Wien untersucht werden konnte, lässt sich vorbehaltlich der unvollständigen Erhaltung, besser zu *P. subvaloniense* stellen. Die Übereinstimmung des gut dokumentierten *P. sturi* KOCHANOVÁ, 1973 aus dem Nor der Westkarpaten mit *P. subvaloniense* kann dagegen als gesichert gelten. Die Synonymisierung von *P. baxoense* ZHANG, 1985 mit *P. subvaloniense* ist wegen der schlechten Erhaltung des Typusmaterials von *P. baxoense* unsicher.

Lebensweise: Epibyssater Filtrierer, der mit der aus Wirbeln und abgeflachter Vorderseite gebildeten Fläche orthothetisch auf dem Untergrund lag (vgl. SEILACHER 1954).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Seran (Indonesien), Nor; Oman, Nor; Alpen, Nor bis Rhät; Westkarpaten, Nor; fraglich Obertrias von Tibet (Bagong-Formation).

Gattung *Serania* KRUMBECK, 1923

Typusart: *Serania seranensis* (Monotypie).

*Serania seranensis* KRUMBECK, 1923

Taf. 22, Fig. 2-4

\* 1923 *Serania seranensis* sp. nov. – KRUMBECK: 218, Taf. 15, Fig. 12-13.

1929 *Serania seranensis* KRUMBECK – DOUGLAS: 638.

Material: Eine linke Klappe aus NAY 1020,4 m [PIW1999II/597]; ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/598], eine linke und drei rechte Klappen aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/232, 234, 599]; je eine rechte Klappe aus PAR-II 65,5 m [PIW1999II/600] und PAR-II 76 m [PIW1999II/601]; eine rechte Klappe aus Parvadeh westl. PAR-I [PIW1999II/233]; eine linke und eine rechte Klappe aus (2d) [PIW1999II/602]; zwei rechte Klappen aus (3j) [PIW1999II/603], eine linke Klappe aus (3p) [PIW1999II/604], ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/605]; eine rechte Klappe aus (5) [PIW1999II/606].

Beschreibung: Großes, aber relativ dünnchaliges, gleichklappiges, leicht opisthoklines Gehäuse. Klappenrand vorne entlang eines mehr oder weniger deutlich abgesetzten Umbonalrückens zu einer tiefen Lunula umgeschlagen. Tiefe, etwas asymmetrisch geformte Rinne vor dem Wirbel, durch die der Byssus austrat (Taf. 22, Fig. 2c, 3b). Ligamentarea schmal (Taf. 22, Fig. 2b, 3b), deshalb keine klar vom Diskus differenzierten Ohren. Resilifer prosoklin, relativ breit und flach. Skulptur aus Anwachslineen und feinen radialen Streifen, die allerdings nur bei leichter Abwitterung hervortreten (Taf. 22, Fig. 3a).

Anmerkungen: KRUMBECK (1923) hat beim Aufstellen der Art rechte und linke Klappe falsch bestimmt, sodass bei seiner Beschreibung die Angaben „vorne“ und „hinten“ entsprechend zu vertauschen sind. Andere Unstimmigkeiten gehen auf die unvollständigere Erhaltung seines Materials zurück.

Lebensweise: *Serania seranensis* lag wie *Plagiostoma* mit der Lunula orthothetisch auf der Sedimentoberfläche, allerdings mit einer im Verhältnis zur Größe deutlich geringeren Auflagefläche, sodass der Byssus besonders stark entwickelt war.

Vorkommen: Die monospezifische Gattung *Serania* ist interessanterweise bisher nur aus der Obertrias des Iran und der Insel Seran (Indonesien) bekannt.

## Unterordnung **Ostreina** FÉRUSAC, 1822

### Überfamilie **Ostreoidea** RAFINESQUE, 1815

#### Familie **Ostreidae** RAFINESQUE, 1815

Revidierte Diagnose (HAUTMANN 2001): Monomyare Muscheln, die im postlarvalen Stadium ihre linke Klappe auf hartes Substrat zementieren. Auf Festsetzung und Zementation der Larvalschale folgt die Reduktion des larvalen Fußes und Byssus. Palliallinie



fehlend mit Ausnahme der Gattung *Saccostrea*, bei der eine Linie punktförmiger Ansatzstellen der Pallialmuskulatur vorhanden ist. Kiemen pseudolamelli-branch. Ligament submarginal, alivinkular, mit einem vollständig fibrösen Resilium. Ligamentarea insgesamt schmal, mit einem im Verhältnis zu den Bourrelets breiten Resilifer. Resilifer der linken Klappe eingetieft, Resilifer der rechten Klappe dagegen im Allgemeinen erhaben. Keine Schlosszähne vorhanden. Postlarvale Schale bei nachtriadischen Arten mit einer dünnen Außenschicht aus kalzitischen Einfachprismen und einer foliat-kalzitischen inneren Schalenschicht, die häufig blasenartige Hohlraumstrukturen ausbildet, welche mit kreidiger Substanz gefüllt sein können. Aragonit bei nachtriadischen Formen auf das Ligostracum und Myostracum beschränkt, kann aber bei triadischen Arten die innere Schalenschicht aufbauen.

Revised diagnosis (HAUTMANN 2001): Monomyarian bivalves cemented by their left valve to the substrate in post-larval stage. Settling and cementation of the larval shell is followed by a reduction of the larval foot and byssus. Pallial line missing except in Recent *Saccostrea* in which a disjunct line of pallial muscle insertions is present. Ligament submarginal, alivincular, resilium completely fibrous and continuous between valves, without a lamellar junction. Ligament area with a broad resilifer, that of right valve elevated. Bourrelets narrow; hinge teeth lacking. Post-larval shell of modern forms with an outer layer of simple calcitic prisms and a middle and inner layer of foliated calcite which may develop structural chambers. Aragonite restricted to the myostracum and ligostracum in post-Triassic forms, but occurring as an inner shell layer in Triassic species. Gills pseudolamelli-branch.

Anmerkungen: „The origin of the true oysters has always been uncertain because of inadequacies in the fossil record of early Triassic oysters“ (NEWELL & BOYD 1970: 233). Die ältesten echten Austern sind die von SEILACHER (1954: 173, Fig. 5 a-d) als „*Alectryonia* sp.“ beschriebenen Exemplare aus dem Unteren Muschelkalk Süddeutschlands. Diese Stücke besitzen eine auffallend dünne Schale, die keine internen Details erkennen lässt, deren Krümmung aber anzeigt, dass die fixierte Klappe ausnahmslos die linke ist. Mehr interne Details lässt das von CARTER (1990: 217) unter der Inventarnummer „UNC 13497b“ beschriebene Stück aus den Südtiroler Cassianer Schichten erkennen. Es handelt sich dabei um eine aufzementierte linke Klappe, die einen breiten, austerntypischen Resilifer besitzt, aber zusätzlich durch Primitivmerkmale wie einen Pedalretraktorabdruck, einen (etwas fraglichen) rudimentären vorderen Adduktorabdruck sowie durch die Anwesenheit von Perlmutter in der Schale charakterisiert ist. Perlmutter bildet auch die innere Schalenschicht von *Gryphaea nevadensis* MC ROBERTS, 1992 aus der unternorischen Luning-Formation Nevadas (MC

ROBERTS & CARTER 1994), und rekristallisierter Aragonit ist in Form einer sehr dicken inneren Schalenschicht bei den im folgenden beschriebenen Austern der Nayband-Formation vorhanden. Es erscheint wahrscheinlich, dass eine aragonitische innere Schalenschicht bei triadischen Austern weit verbreitet war und dass die selektive Lösung dieser Schicht sowohl die Unterscheidung echter Austern von ähnlichen Formen wie auch deren fossile Überlieferung im Allgemeinen erschwert.

Die Schale der in der Nayband-Formation auftretenden Austernarten, für die in einer gesonderten Arbeit die Gattung *Umbrostrea* vorgeschlagen wurde, wurde lichtmikroskopisch und geochemisch untersucht. Der Grundbau der Schale ist bei allen untersuchten Stücken identisch. Beide Klappen besitzen eine äußere Prismenschicht, die von regelmäßig-foliaten bis unregelmäßig komplex-kreuzfoliaten Strukturen unterlagert wird (Taf. 23, Fig. 3-5, 7). Die Einheit aus diesen beiden Schichten, die eine perfekte Strukturhaltung zeigen, ist relativ dünn und wird nur zum Ventralrand hin etwas stärker (Abb. 20). Die dicke innere Schalenschicht ist dagegen größtenteils grob rekristallisiert (Abb. 20; Taf. 23, Fig. 1-2), was auf eine ursprünglich instabile Karbonatphase hinweist. Abgesehen von den groben Anwachs-lamellen (Taf. 23, Fig. 1) sind jedoch lokal auch feine laminare Strukturen erhalten (Taf. 23, Fig. 8). Über die gesamte Dicke der inneren Schalenschicht treten außerdem feine, plattige Brüche auf (Taf. 23, Fig. 2), die ebenfalls auf ursprünglich laminare Strukturen hinweisen (freundliche mündliche Mitteilung J. CARTER, University of North Carolina). Das Myostracum, das in die innere Schalenschicht eingebettet ist, zeigt feine, unregelmäßige Anwachs-lamellen und gelegentlich reliktsche Prismenstrukturen (Taf. 23, Fig. 6). Strukturelle Hohlräume fehlen in der gesamten Schale.

Die chemische Zusammensetzung der unterschiedlichen Schalenschichten wurde mit der Elektronenstrahlmikrosonde in polierten Dünnschliffen untersucht, und zwar bei einer linken (PIW1999II/235) und einer rechten (PIW1999II/236) Klappe von *Umbrostrea emamii* HAUTMANN, 2001 sowie zusätzlich bei einer rechten Klappe von *U. iranica* HAUTMANN, 2001 (PIW1999II/237). Die Analysen wurden freundlicherweise von Herrn Dr. U. SCHÜSSLER, Mineralogisches Institut der Universität Würzburg, durchgeführt, wobei eine CAMECA SX 50 Mikrosonde bei folgenden Messparametern verwendet wurde: Beschleunigungsspannung 12 kV, Stromstärke 15 nA (gemessen am Faradayschen Käfig), Messstrahl 8 µm Durchmesser. Die Intensität der angeregten elementspezifischen Röntgenstrahlung und die Hinter-

grundstrahlung wurden über einen Zeitraum von 20 s (Ca, Mg, Mn), 30 s (Fe) und 60 s (Sr) gemessen. Zur Kalibrierung wurden Karbonatstandards verwendet mit Ausnahme von Mn, wo ein  $MnTiO_3$  - Standard benutzt wurde. Die Matrixkorrektur wurde mit dem PAP Programm von CAMECA gerechnet. Die Nachweisgrenze der gemessenen Elemente liegt bei 500 ppm, der analytische Fehler bei 10 %.

Im Verhältnis zu den prismatischen und foliaten Schichten ist Sr in der inneren Schalenschicht aller analysierten Stücke angereichert (Abb. 21 und Tab. 2). Der Mg-Gehalt liegt dagegen bei allen gemessenen 97

Punkten der inneren Schicht unter der Nachweisgrenze, während er in 47 von 82 gemessenen Punkten der foliaten Schicht über 500 ppm liegt, wobei Maximalwerte bis zu 5500 ppm erreicht werden. Die äußerste prismatische Lage besitzt durchschnittlich 4000 ppm Mg in der analysierten linken und 3000 ppm in der analysierten rechten Klappe von *Umbrostrea emamii*. Allerdings sind hier auch Mn und Fe angereichert, was für stärkere diagenetische Veränderungen spricht. Obwohl auch bei den Sr-Gehalte eine gewisse diagenetische Umverteilung berücksichtigt werden muss, weist die beobachtete



Abb. 20: Radialschnitt durch eine linke Klappe von *Umbrostrea emamii* sp. nov. (PIW1999II/235). Umbo rechts, Ventralrand links. Erläuterungen im Text. Acetatfolienabzug, x 3.

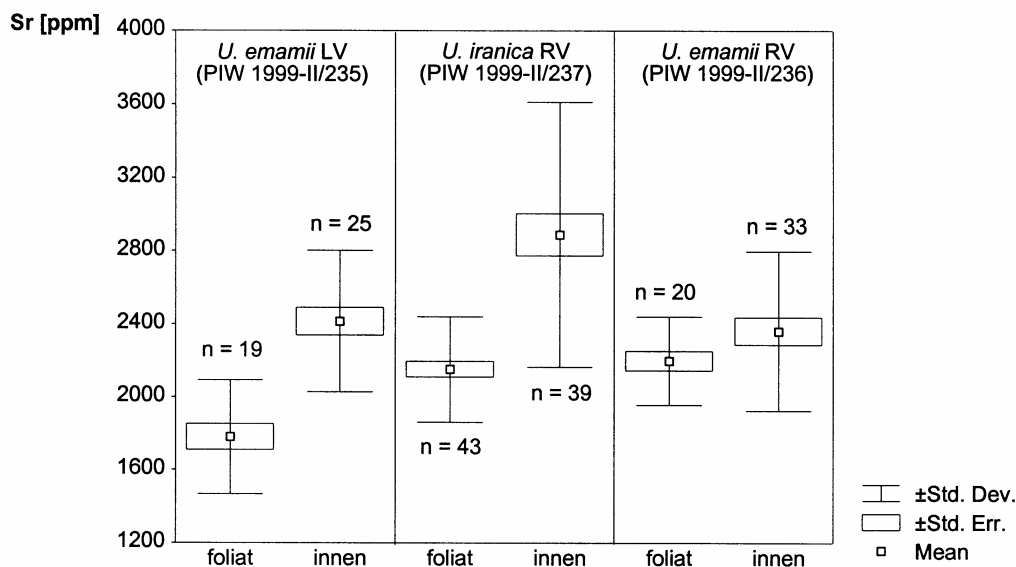


Abb. 21: Mittelwerte (Mean), Standardabweichungen (Std. Dev.) und Standardabweichungen des Mittelwertes (Std. Err.) der gemessenen Strontium-Konzentrationen in der Schale von *Umbrostrea*. n = Anzahl der Messpunkte.

PIW1999II/235	n	Mg [ppm]	Mn [ppm]	Fe [ppm]	Sr [ppm]
Prismenschicht	13	4007	989	1968	2358
foliate Schicht	19	150	196	295	1780
Myostracum	10	< NWG	241	229	2610
Innenschicht	25	< NWG	< NWG	< NWG	2414

PIW1999II/236	n	Mg [ppm]	Mn [ppm]	Fe [ppm]	Sr [ppm]
Prismenschicht	10	3030	161	213	2135
foliate Schicht	20	309	155	208	2197
Innenschicht	33	< NWG	< NWG	< NWG	2361

PIW1999II/237	n	Mg [ppm]	Mn [ppm]	Fe [ppm]	Sr [ppm]
foliate Schicht	43	1852	172	250	2152
Innenschicht	39	< NWG	< NWG	< NWG	2889

Tab. 2: Mittlere Spurenelementgehalte in den verschiedenen Schalenschichten von *Umbrostrea*. n = Anzahl der Messpunkte, NWG = Nachweisgrenze (500 ppm). PIW1999II/235: *Umbrostrea emamii* linke Klappe; PIW1999II/236: *Umbrostrea emamii* rechte Klappe; PIW1999II/237: *Umbrostrea iranica* rechte Klappe.

Elementverteilung eindeutig auf primären Kalzit in der prismatischen und foliaten Schicht und primären Aragonit in der rekristallisierten inneren Schicht hin (zur Interpretation von Spurenelementgehalten in Karbonaten siehe z. B. VEIZER 1983a, 1983b).

Da der Ursprung und die taxonomische Stellung der Austern stark umstritten ist, ist die ursprüngliche Mikrostruktur der inneren Aragonitschicht von großem Interesse. WALLER (1978, 1985) vereinigte in der Unterordnung Ostreina die Ostreoidea mit den Plicatuloidea und Dimyoidea und postulierte dabei, dass aragonitische Schalenschichten, wenn vorhanden, in dieser Unterordnung ausnahmslos kreuzlamellar seien. Seitdem wurden allerdings perlmuttrige Strukturen bei einer triadischen *Gryphaea* (MC ROBERTS & CARTER 1994) sowie in einer austernähnlichen, noch unbenannten Form aus den Cassianer Schichten („specimen UNC 13497b“, CARTER 1990: 217) nachgewiesen (s. o.). Obwohl der Erhaltungszustand der bisher untersuchten Stücke nicht ausreicht, um einen sicheren Nachweis zu führen, weisen die reliktschen laminaren Strukturen ebenso wie die plattigen Brüche bei der neuen Gattung ebenfalls auf eine primär perlmuttrige Mikrostruktur hin. Diese Interpretation wird außerdem durch die Tatsache gestützt, dass kreuzlamellare Strukturen bei Exemplaren von *Eoplicatula parvadehensis*, die zusammen mit den untersuchten Austern vorkommen, generell gut erkennbar sind (s. o.). Die foliat-

kalzitische innere Schalenschicht der post-triadischen Austern kann sich direkt aus einer perlmuttrigen Aragonitschicht entwickelt haben, da nach TAYLOR (1973: 520, 526) beiden Strukturtypen der gleiche „dendritische“ Wachstumsmodus zu Grunde liegt. Der Strukturunterschied ergibt sich demnach aus den unterschiedlichen Kristallformen von Aragonit und Kalzit, ohne dass sich der Sekretionsmodus bei der Mineralisation der Schale ändert (TAYLOR 1973: 530). Die Schalenstruktur der Austern lässt sich somit aus einem Vorläufer mit einer äußeren kalzitisch-prismatischen und einer mittleren und inneren aragonitisch-perlmutterigen Schalenschicht ableiten, indem letztere sukzessive (von außen nach innen) kalzitisieren (Abb. 22). Zeitlich scheint der zunehmende Ersatz von Aragonit durch Kalzit interessanterweise dem bei anorganisch gefällten Karbonaten beobachteten Trend von einer Aragonitbevorzugung in den Meeren der Trias zu einer Kalzitbevorzugung während Jura und Kreide (SANDBERG 1983, 1985) zu folgen; die vollständige Kalzitisierung der Schale ist nach den vorliegenden Daten mit Beginn des Jura erreicht (siehe die Beschreibungen der Schalenstruktur jurassischer Austern bei SIEWERT 1972, CARTER 1990, MALCHUS 1990).

WALLER (1978) führte neben der Schalenmikrostruktur zwei weitere Argumente für eine Verwandtschaft der genannten (Über)familien an: Ostreoidea

und Dimyoidea seien auf Grund der beiden Gruppen gemeinsamen durchgängig fibrösen Resilia (d. h. Resilia ohne einen lamellaren Kern wie z. B. bei den Pectinidae) als Schwestergruppe anzusehen, die ihrerseits mit den Plicatuloidea durch die Synapomorphie eines reduzierten Fußes verbunden seien. Beide Argumente sind jedoch nicht zwingend, da durchgängig fibröse Resilia mehrfach unabhängig entwickelt wurden (z. B. auch bei Limidae und Anomiidae, WALLER 1978: Fig. 2), während die Reduktion des Fußes eher Folge der dieser Gruppe gemeinsamen zementierenden Lebensweise sein dürfte als ein Hinweis auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft. Auf der anderen Seite sprechen neben der vermutlich perlmuttrigen Mikrostruktur der inneren Schalenschicht früher Austern auch die unterschiedliche Orientierung der Klappen (linksseitige Anheftung), das Fehlen sekundärer Schlosszähne und v. a. der vollkommen abweichende Bau der Ligamentarea gegen eine solche Verwandtschaft. Die Dimyidae sind außerdem durch den Besitz eines vorderen Adduktors von den Ostreidae und Plicatulidae unterschieden, was ebenfalls auf eine frühe stammesgeschichtliche Trennung hinweist. Für Plicatuloidea und Ostreidae existieren neuere phylogenetische Analysen auf molekularbiologischer Grundlage, welche die „clades“ [(Anomioidea + Plicatuloidea) + (Limoidea + Pectinoidea)] einerseits und [Pinnoidea + (Ostreidae + Pterioidea)] andererseits ergaben (STEINER & HAMMER 2000). Diese Gruppierungen werden auch durch verschiedene morphologische Merkmale gestützt (STEINER & HAMMER 2000: 26-27) und vermeiden im Fall der Plicatuliden und Austern die oben genannten Probleme bei der Klassifikation von WALLER (1978). Eine Ableitung der Austern von den Pterioidea passt auch gut zur oben dargelegten Evolution der Schalensstruktur (Abb. 22) und erfordert außerdem keine Invertierung der Klappenorientierung.

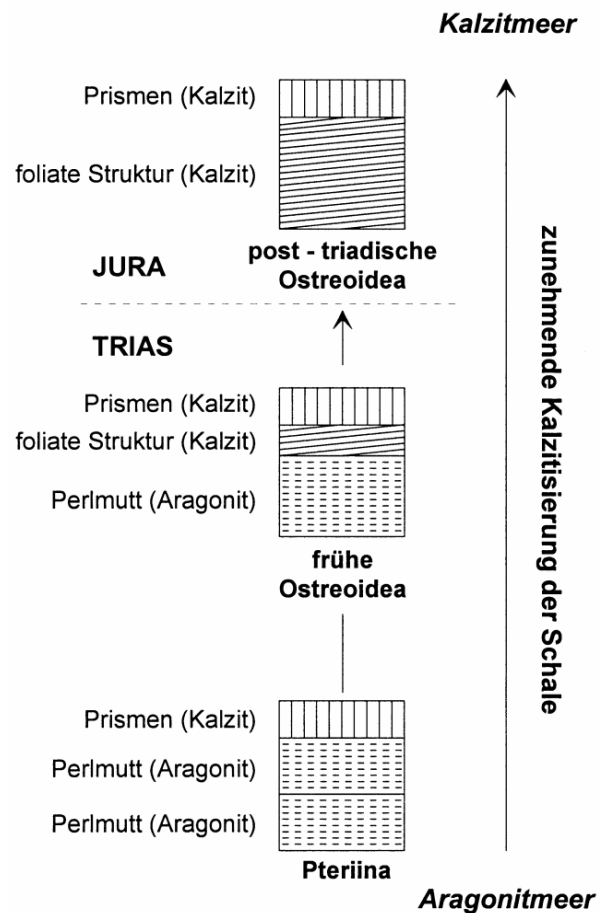
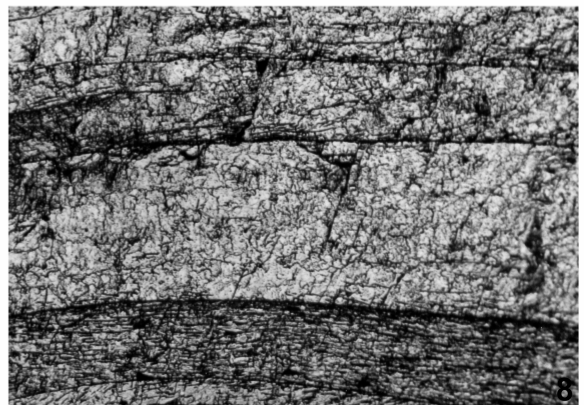
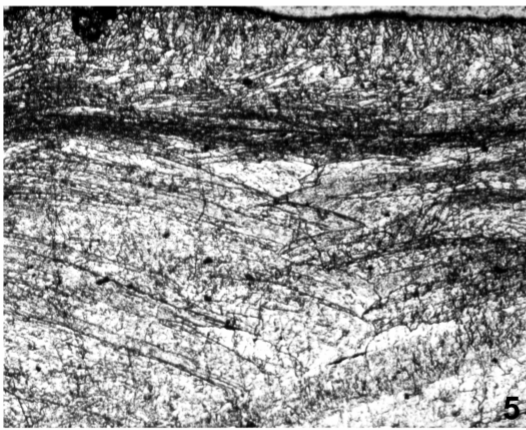
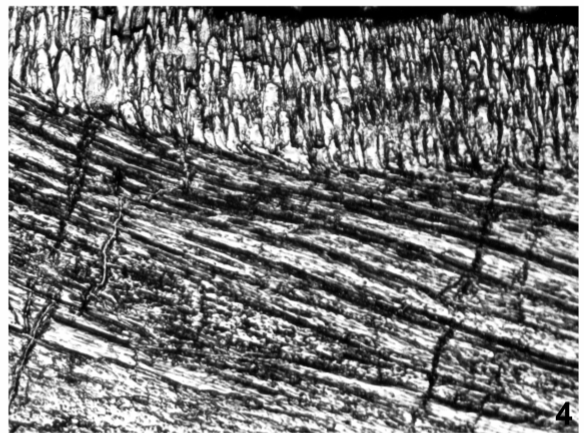
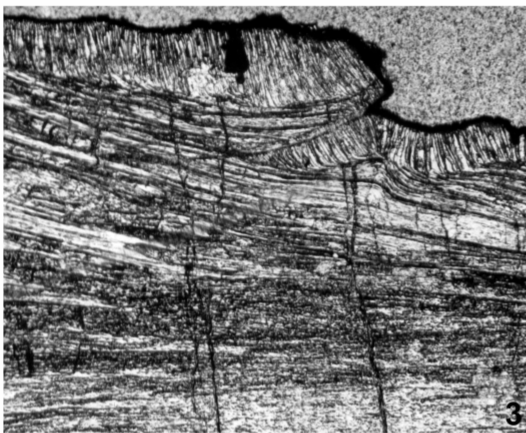
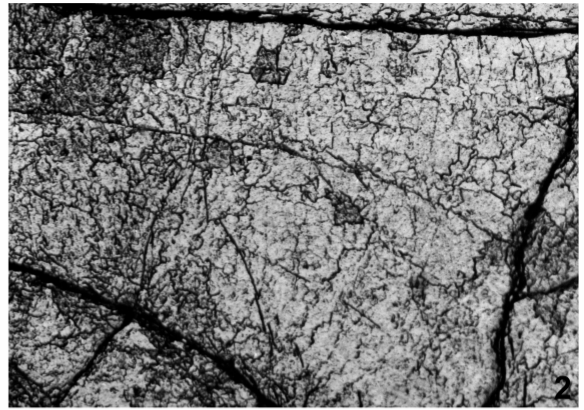


Abb. 22: Hypothetische Evolution der Schalensstruktur frühmesozoischer Austern. Die angenommene Ausgangsstruktur ist bei den Pteriina (*sensu* WALLER 1978) verwirklicht, die auch aus morphologischen und molekularbiologischen Gründen als Stammgruppe in Betracht kommen (siehe Text). Die Schalensstruktur der „frühen Ostreidae“ wird von den untersuchten Austern der Nayband-Formation repräsentiert.

### TAFEL 23

**Fig. 1-8. *Umbrostrea emamii* HAUTMANN, 2001.** Schalensmikrostrukturen (Acetatfolienabzüge der angeätzten Oberfläche). Fig. 1-6: PIW1999II/235 (linke Klappe aus Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert), Radialschnitt). Fig. 7-8: PIW1999II/236 (rechte Klappe aus Parvadeh, Horizont PAR-I 98 m, Radialschnitt). Fig. 1: rechter Bildrand weist zur Außenseite. Fig. 2-8: oberer Bildrand weist zur Außenseite. **1.** Schnitt durch Umbonalbereich (Ligamentarea oben), zeigt die groben Anwachs lamellen und die Rekristallisation der ursprünglich aragonitischen Innenschicht. x 12,5. **2.** Innere Schalenschicht in stärkerer Vergrößerung, zeigt Rekristallisation und feine, plattige Brüche parallel zu den Anwachs lamellen. x 50. **3.** Äußere, regelmäßig-prismatische Schalenschicht und regelmäßig-foliate Schicht darunter. x 50. **4.** Gleiche Schalenschichten wie in Fig. 3 in stärkerer Vergrößerung, zeigt die exzellente Erhaltung der Feinstruktur. x 125. **5.** Unregelmäßig komplex-kreuzfoliate Struktur innerhalb der foliaten Schicht. In der oberen Bildhälfte die etwas schräg angeschnittene Prismenschicht. x 50. **6.** Adduktor-Myostracum mit unregelmäßigen Anwachs linien und reliktsch erhaltenen Prismen. x 50. **7.** Prismenschicht und unterlagernde foliate Schicht in einer rechten Klappe. x 50. **8.** Innere Schalenschicht. Innerhalb der untersten Wachstumslamelle ist eine laminare Feinstruktur erkennbar. x 50.



Unterfamilie **Lophinae** VIALOV, 1936

Anmerkungen: MALCHUS (1990: 101) nahm an, dass sich die känozoischen Lophinae unabhängig von ähnlichen mesozoischen Formen entwickelt haben, für die er die neue Familie Palaeolophinae vorschlug, die auf einer neuen Gattung *Palaeolopha* mit der Typusart *Ostrea haidingeriana* EMMRICH, 1853 basiert. Die neue Familie sei von rezenten Lophinae hauptsächlich durch ihre Schalenstruktur („Schale beidklappig einfach foliat mit strukturellen Hohlräumen, z. T. mit kreidiger Substanz verfüllt“) und die Seltenheit von Chomata unterschieden. Die verfügbaren Daten zeigen allerdings, dass auf Grundlage dieser Eigenschaften keine konsequente Trennung zwischen beiden Gruppen möglich ist:

1. Kreidige Füllungen innerhalb der strukturellen Hohlräume sind jetzt auch von der rezenten Gattung *Lopha* beschrieben (CHINZEI & SEILACHER 1993), während sie in den Hohlräumen jurassischer „Palaeolophidae“ fehlen können (MALCHUS 1998: 400).
2. Nach den neuen Daten von MALCHUS (1998: 402) treten Chomata in den „Palaeolophidae“ seit dem Kimmeridge auf, und das Fehlen bei früheren Arten sei möglicherweise ein Erhaltungsproblem.

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich aus der Wahl von *Palaeolopha* als Typusgattung der neuen Familie. Die Kenntnis über die Schalenmikrostruktur der Typusart dieser Gattung, *Ostrea haidingeriana* EMMRICH, 1853, basiert immer noch auf den beiden von SIEWERT (1972: 17-18, Tab. 2) untersuchten Stücken. Eines davon wird als kompakt-lamellär beschrieben, während bei dem anderen linsenähnliche, mit einer kreidigen Substanz gefüllte Hohlräume in den Rippen zu beobachten seien. Trotz ihrer Unzulänglichkeit legen diese Daten eine Zuweisung zu der verfügbaren Gattung *Actinostreon* BAYLE, 1878 nahe (oder erlauben zumindest keine Trennung von dieser Gattung), zumal sich *Ostrea haidingeriana* auch morphologisch an *Actinostreon* anschließt. MALCHUS (1990: Taf. 25, Fig. 2) bestätigt diese Sichtweise indirekt, indem er die Typusart von *Actinostreon* (*Ostrea solitaria* J. SOWERBY, 1825) als „*Palaeolopha*

*solitaria*“ abbildet. *Palaeolopha* wird deshalb als jüngeres Synonym von *Actinostreon* angesehen.

Gattung *Umbrostrea* HAUTMANN, 2001

Typusart: *Umbrostrea emamii* HAUTMANN, 2001 (ursprüngliche Festlegung).

Anmerkungen: Wegen ihrer großen Bedeutung für die Stammesgeschichte der Austern wurde diese neue Gattung in einer gesonderten Arbeit publiziert (HAUTMANN 2001). Ihr wichtigstes Merkmal ist die Existenz einer (primären) inneren Aragonitschicht, die bei keiner anderen Ostreidengattung bekannt ist. Die Mikrostruktur dieser Schicht war vermutlich perlmuttrig (s. o.).

*Umbrostrea emamii* HAUTMANN, 2001

Taf. 23, Fig. 1-8, Taf. 24, Fig. 1-7, Taf. 25, Fig. 1-2, Abb. 20

\* 2001 *Umbrostrea emamii* sp. nov. – HAUTMANN: 361, Taf. 6, Fig. 12-13; Taf. 7, Fig. 1-4; Taf. 8, Fig. 1-5, 7; Text-Fig. 4.

Material: Insgesamt 82 rechte und 22 linke Klappen aus NAY 2145,5 m [PIW1999II/607]; aus PAR-I 39 m [PIW1999II/28, 608], PAR-I 107,5 m [PIW1999II/609], PAR-I 109,5 m [PIW1999II/23, 610], PAR-I 98 m [PIW1999II/236, 238, 240, 611], PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/24-25, 27, 235, 612]; aus PAR-II 30 m [PIW1999II/613], PAR-II 76 m [PIW1999II/614], PAR-II 145 m [PIW1999II/615], PAR-II 160 m [PIW1999II/616]; aus (2) [PIW1999II/26, 617]; aus (3b) [PIW1999II/618], (3h) [PIW1999II/239, 619], (3l) [PIW1999II/620].

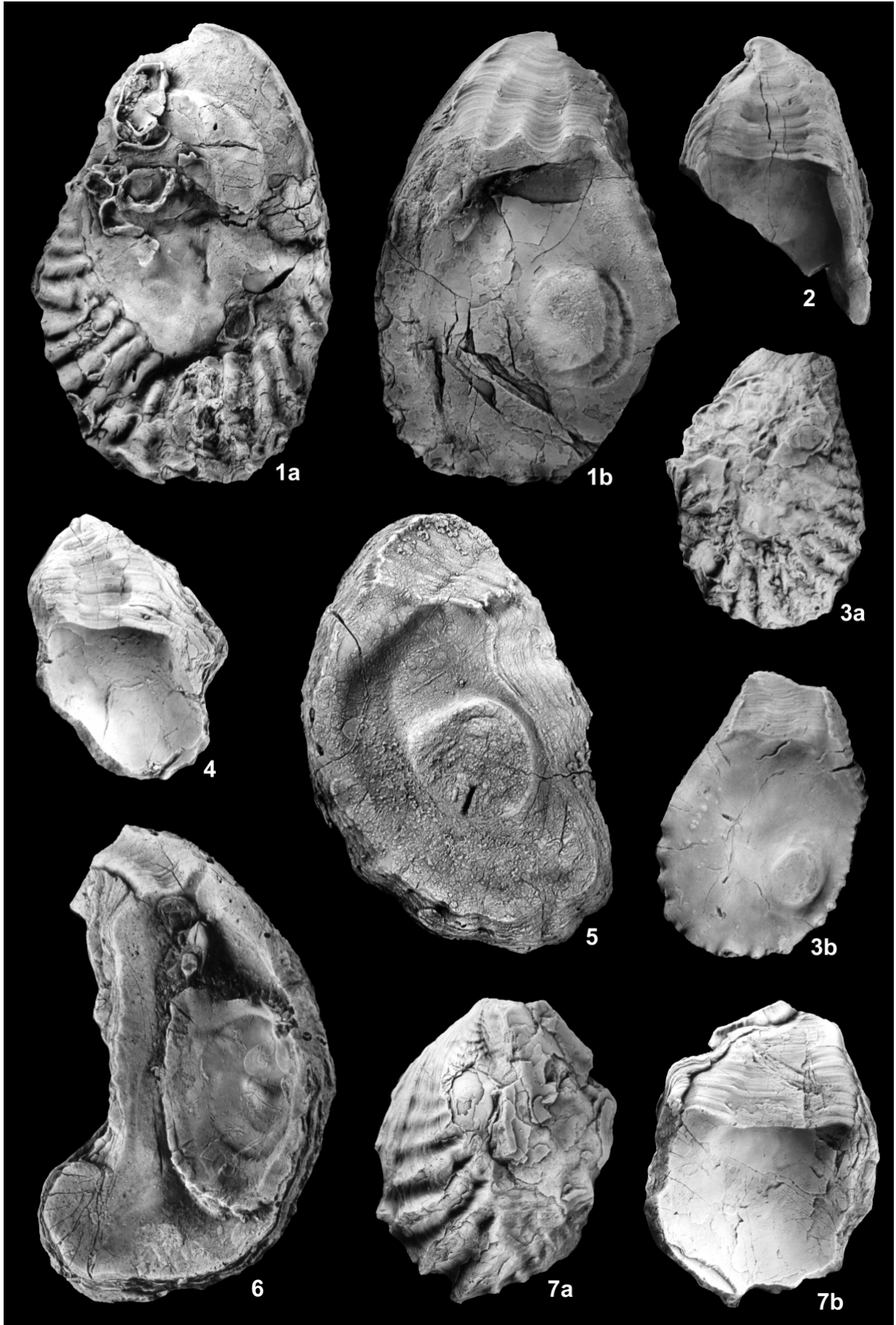
Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/23	38,5	53
PIW1999II/24	>56	84
PIW1999II/27	47	66
PIW1999II/28	24,5	31,7

Beschreibung: Die Gesamtform dieser mittelgroßen und dickschaligen Art ist sehr variabel, aber immer höher als lang. Die flach schüsselförmige linke Klappe besitzt eine deutliche Umbonalhöhle und eine variable Anwachsfläche, die nur den Wirbelbereich oder fast die gesamte Oberfläche umfassen kann. Die rechte

**TAFEL 24**

**Fig. 1-7.** *Umbrostrea emamii* HAUTMANN, 2001. **1.** PIW1999II/24. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. **2.** PIW1999II/25. Parvadeh. Linke Klappe, Ligamentarea, x 1. **3.** PIW1999II/23. Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. **4.** PIW1999II/238. Parvadeh, Horizont PAR-I 98 m. Linke Klappe, Ligamentarea, x 1. **5.** PIW1999II/26. Nayband-Ort (2). Rechte Klappe, Innenseite, x 1. **6.** PIW1999II/239. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 1. **7.** PIW1999II/240. Parvadeh, Horizont PAR-I 98 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,3.



Klappe ist flach oder leicht konkav gewölbt. Von der Anwachsfläche bzw. dem xenomorphen Bereich radiieren 20-25 Plicae, die sich auf der Innenseite aber nur im Bereich des äußeren Schalenrandes bemerkbar machen. Die Wirbel sind generell opisthogyr. Bei einigen Stücken zeigt die Wirbelspitze eine exogyroide Torsion, die aber im Lauf der Ontogenese aufgegeben wird (Taf. 24, Fig. 2). Bei stark zurückgekrümmten Stücken kann sich eine kleine, Ohrähnliche hintere Extension an die Ligamentarea anschließen (Taf. 25, Fig. 2). Der Resilifer ist sehr breit und gelegentlich multipel (Taf. 24, Fig. 1b). Die Ansatzstelle des Adduktors ist groß und von rundem bis hochovalem Umriss; bei der rechten Klappe bildet sie eine deutliche Erhebung (Taf. 24, Fig. 5). Bei guter Erhaltung ist eine Unterteilung in Schnellschließmuskel und Haltemuskel erkennbar (Taf. 24, Fig. 1b). Der Abdruck des Quenstedt-Muskels liegt dicht unterhalb der Ligamentarea in einer leicht zurückversetzten Position.

Anmerkungen: Die Ohr-ähnliche hintere Verlängerung der Ligamentarea ist nur bei stark zurückgekrümmten Stücken vorhanden und dürfte - in Analogie zur „Subligamentfläche“ (MALCHUS 1990: 79) der Exogyrinae - als hinteres Widerlager dienen, das durch die nach vorne gerichtete Verlagerung des Resilifer notwendig wird.

Vergleiche: Eine nah verwandte Art ist nicht bekannt. Der breite Resilifer und die Umbonalhöhle in der linken Klappe erinnern an die karnische „*Ostrea montiscaprilis* KLIPSTEIN, 1843, die sich aber durch eine ausnahmslos kleine Anwachsfläche, eine geringere Gesamtgröße und schärfere Plicae unterscheidet.

Lebensweise: *Umbrostrea emamii* ist die am häufigsten vorkommende Austernart in der Nayband-Formation und baut gewöhnlich kleine Riffkomplexe

auf (Abb. 7a). Diese Riffe sind allerdings, im Gegensatz zu den meisten bekannten Austernriffen, auffallend reich an anderen Arten. Neben weiteren zementierenden Muscheln (Plicatulidae, Prospondylidae) treten auch Korallen (*Thamasteria*) und terebratulide Brachiopoden auf, die anzeigen, dass sich diese Riffe in einem normalmarinen Milieu gebildet haben und nicht in brackischen Buchten, Lagunen oder anderen küstennahen Stressmilieus, in denen mesozoische Austernriffe gewöhnlich vorkommen.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

### *Umbrostrea iranica* HAUTMANN, 2001

Taf. 22, Fig. 6-7, Abb. 23

\* 2001 *Umbrostrea iranica* sp. nov. – HAUTMANN: 364, Taf. 6, Fig. 11, 14-15; Text-Fig. 7 a-c.

Material: Ein Fragment aus NAY 1020,4 m [PIW1999II/621]; eine rechte Klappe aus PAR-I 50 m [PIW1999II/237], zwei Fragmente aus PAR-I 107,5 m [PIW1999II/622], ein Fragment aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/623]; ein Fragment aus PAR-II 113 m [PIW1999II/624], ein doppelklappiges Exemplar und eine linke Klappe aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/21-22], zwei doppelklappige Exemplare und eine linke Klappe aus PAR-II 145 m [PIW1999II/625]; ein Fragment aus (8) [PIW1999II/626].

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/21	27	47
PIW1999II/22	30	44

Beschreibung: Relativ dünnchalige Art mit leicht konvexen bis fast flachen Klappen und einer generell kleinen Aufwuchsfläche. Beide Klappen verzahnen sich durch 20-25 scharfe, sich peripher z. T. gabelnde Plicae. Ligamentarea ostreoid. Keine deutliche Umbonalhöhle vorhanden. Höhen/Längen-Verhältnis groß (bis 2). Bei einer rechten Klappe, von der ein

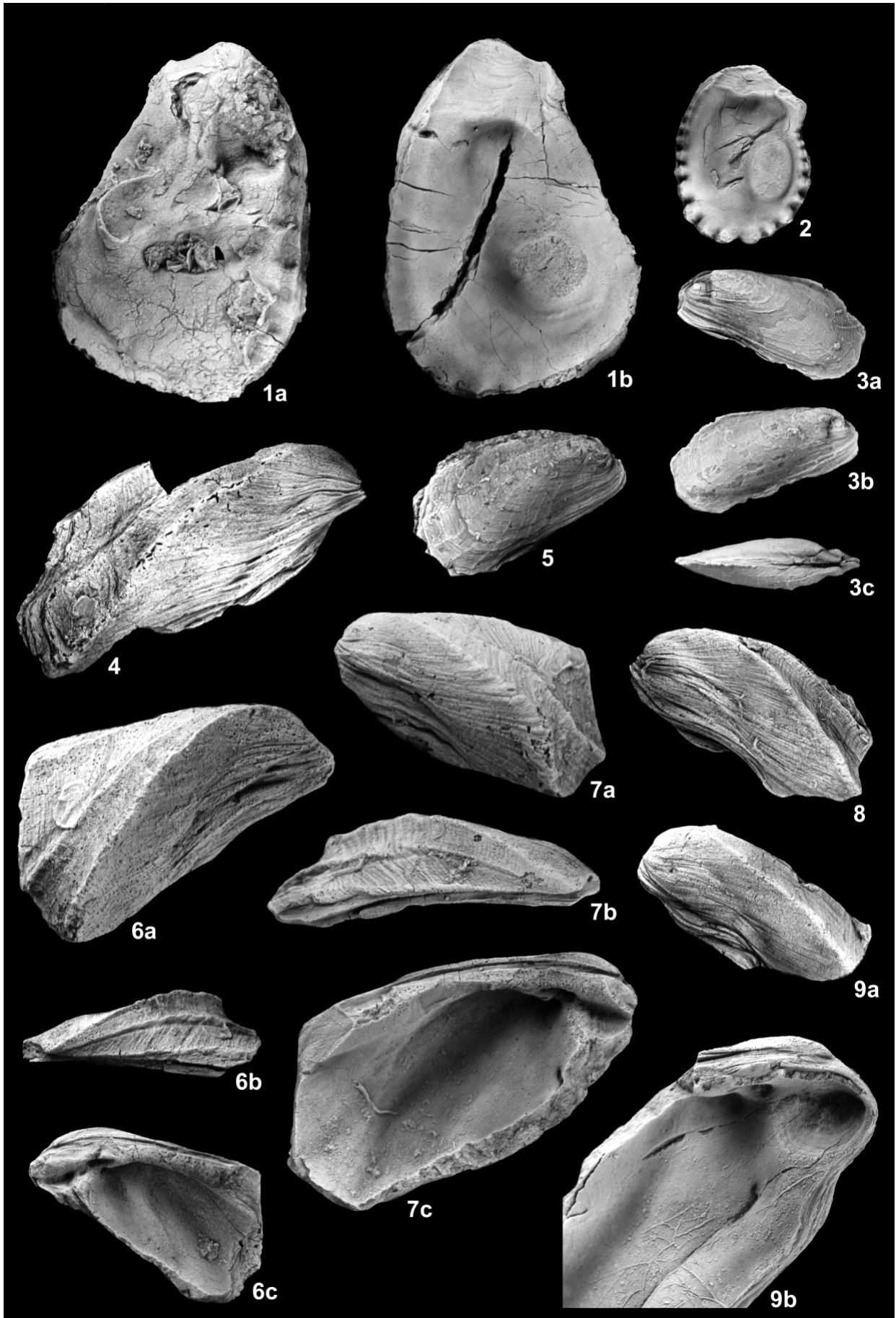
## TAFEL 25

**Fig. 1-2.** *Umbrostrea emamii* HAUTMANN, 2001. **1.** PIW1999II/27. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite mit großem xenomorphen Bereich, b Innenseite; x 1. **2.** PIW1999II/28. Parvadeh, Horizont PAR-I 39 m. Rechte Klappe, Innenseite, x 1.

**Fig. 3, 5.** *Myoconcha (Pseudomyoconcha?) auriculata* BROILI, 1903. **3.** PIW1999II/241. Aliabad. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe, c Dorsalansicht; x 2. **5.** PIW1999II/242. Profil Nayband, Horizont NAY 2145,5 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 2.

**Fig. 4, 6-9.** *Healey gonoides* (HEALEY, 1908). **4.** PIW1999II/243. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **6.** PIW1999II/244. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite x 2; b Dorsalansicht x 1,5; c Innenseite x 1,5. **7.** PIW1999II/245. Parvadeh, Horizont PAR-I 50 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1,5; b Dorsalansicht x 2; c Innenseite x 2. **8.** PIW1999II/246. Parvadeh, Horizont PAR-I 50 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1. **9.** PIW1999II/247. Parvadeh, Horizont PAR-I 50 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite des Subumbonalbereiches x 2.





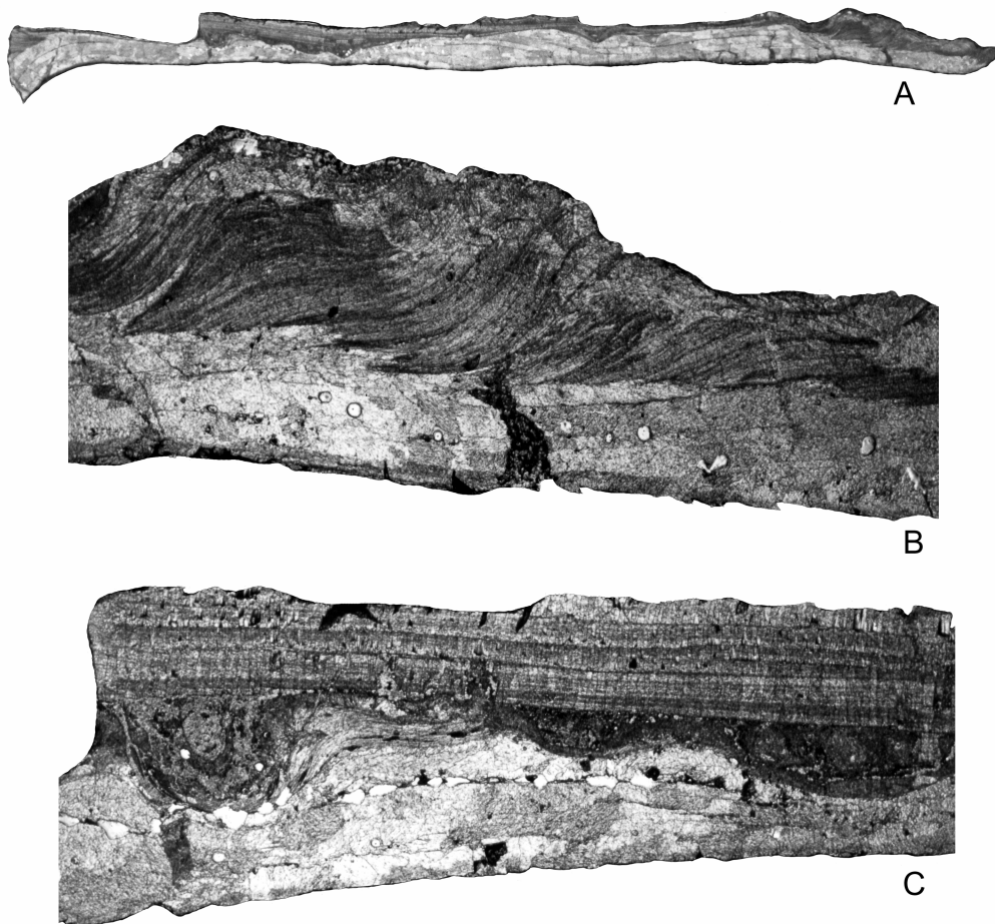


Abb. 23: Radialschnitt (Acetatfolienabzug) durch eine rechte Klappe von *Umbrostrea iranica* sp. nov. PIW1999II/237, Exemplar aus PAR-I 50 m. Dorsalrand links, Außenseite oben. A Gesamtansicht x 3; B Detailansicht x 20, zeigt relativ dicke foliate Außenschicht und rekristallisierte Innenschicht; C Detailansicht x 20, zeigt eingeschlossenes Sediment zwischen der dicken äußeren Prismenschicht und der sehr dünnen foliaten Lage.

Acetatfolienabzug hergestellt wurde, befand sich eingeschlossenes Sediment zwischen der Prismenschicht und der foliaten Lage. In diesem Bereich ist die Prismenschicht auffallend verdickt, während die foliate Lage sehr dünn wird (Abb. 23).

Vergleiche: *Umbrostrea iranica* unterscheidet sich von *U. emamii* durch ein größeres Höhen/Längen-Verhältnis, eine dünnere Schale und schärfere Plicae, die sich auf einen größeren Bereich der Klappeninnenseite auswirken. Weitere Unterschiede sind die allgemein kleinere Aufwuchsfläche und das Fehlen einer deutlichen Umbonalhöhle. „*Ostrea*“ *haidingeriana* EMMRICH, 1853 unterscheidet sich neben der Schalenstruktur durch eine geringere Anzahl von Plicae, die stärker longitudinal angeordnet sind.

Lebensweise: Wie *Umbrostrea emamii*.

Vorkommen: Zentraliran, Sevat (Nor).

*Umbrostrea?* aff. *parasitica* (KRUMBECK, 1913)

Taf. 22, Fig. 5, 8

aff.\* 1913 *Alectryonia parasitica* sp. nov. – KRUMBECK: 47, Taf. 3, Fig. 4-8.

2001 *Umbrostrea?* aff. *parasitica* (KRUMBECK, 1913) – HAUTMANN: 364, Taf. 8, Fig. 6, 8-9.

Material: Eine rechte Klappe aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/29]; eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/30].

Beschreibung: Kleine bis mittelgroße Auster mit einer stark opisthogyren Torsion des Umbo. Ligamentarea exogyroid, vorderes Bourrelet mit dem Resilifer verschmolzen, hinteres Bourrelet zu einem schmalen Grat modifiziert (Taf. 22, Fig. 8). Hinter der Ligamentarea ist bei einem Exemplar eine Ohr-artige Extension vorhanden (Taf. 22, Fig. 8). Adduktorabdruck etwas höher als lang. Eines der beiden vorliegenden Stücke (Taf. 22, Fig. 8) ist mit seiner gesamten Oberfläche auf das große Fragment einer *Pinna*

zementiert, während das andere (Taf. 22, Fig. 5) früh von seinem Untergrund losgelöst wurde und frei auf dem Sediment lag. Um die Lage zu stabilisieren, wuchs die Klappe in Analogie zu *Exogyra trochospiral*. Die Plicae von diesem Stück sind nur undeutlich entwickelt.

Anmerkungen: Die vorliegenden Stücke erinnern in der Form ihrer Ligamentarea und in der exogyroiden Wuchsform an „*Alectryonia*“ *parasitica* KRUMBECK, 1913, sind aber im Verhältnis zur Länge höher und insgesamt größer. Ein bei KRUMBECK (1913: Taf. 3, Fig. 8 a-b) abgebildetes, freiliegendes Exemplar ähnlich dem in dieser Arbeit auf Taf. 22, Fig. 5 abgebildeten Stück unterscheidet sich durch schärfer ausgebildete Plicae. Trotz der Unterschiede in der Gesamtmorphologie und der Form der Ligamentarea sind die beschriebenen Stücke möglicherweise zu *Umbrostrea emamii* nah verwandt, da letztere in der frühen Ontogenie ebenfalls eine exogyroide Torsion zeigen kann. Der Übergang zwischen beiden Arten könnte durch neotene Beibehaltung dieser Eigenschaft erfolgt sein. Die beiden beschriebenen Stücke werden deshalb provisorisch der neuen Gattung zugerechnet, obwohl mangels weiterer Exemplare keine Untersuchung der Schalenstruktur durchgeführt werden konnte.

Eine weitere obertriadische Art, die morphologische Konvergenz zu *Exogyra* zeigt, ist „*Ostrea*“ *blanfordi* LEES, 1928 aus der Elphinstone Formation von Oman. Diese Stücke erinnern ansonsten sehr an „*Ostrea*“ *haidingeriana* EMMRICH, 1853 und haben sich aus dieser möglicherweise ebenfalls durch neotene Beibehaltung der starken juvenilen Klappentorsion entwickelt.

#### Unterklasse **Heteroconchia** HERTWIG, 1895

#### Überordnung **Palaeoheterodonta** NEWELL, 1965

#### Ordnung **Modiomorphoidea** NEWELL, 1969

Anmerkungen: Der Nachweis eines parivinkularen Ligamentes bei den Modiomorphoidea (CARTER 1990: 266, Fig. 49 a) macht eine Zugehörigkeit dieser Ordnung zu den Heteroconchia wahrscheinlich, und die Anwesenheit undifferenzierter (d. h. ohne Unterbrechung aus den Kardinalzähnen hervorgehender) Lateralzähne bei manchen Gattungen spricht für die bei COX et al. (1969) vorgenommene Zuweisung zu den Palaeoheterodonta. Die externe Ähnlichkeit mit

den Mytiloidea (siehe dort) ist dagegen wohl eher auf Konvergenz als auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft zurückzuführen. Einige Autoren diskutieren allerdings auch eine Verwandtschaft mit den Anomalodesmata (z. B. AMLER 1996: 88; CARTER & SEED 1998: 88).

#### Überfamilie **Modiomorphoidea** MILLER, 1877

#### Familie **Permophoridae** VAN DE POEL, 1895 (1959)

[pro Pleurophoridae DALL, 1895]

Synonym: Kalenteridae MARWICK, 1953

Anmerkungen: Diese Familie wurde ursprünglich auf der später als ungültig erkannten Gattung *Pleurophorus* KING, 1844 (non MULSANT, 1842) begründet und durch VAN DE POEL (1959) dem neuen Gattungsnamen *Permophorus* angeglichen. Gemäß Art. 40 ICZN bleibt der neue Familienname, da er vor 1960 vergeben wurde, gültig (Abs. a) und übernimmt das Datum des verworfenen Namens (Abs. b). Damit sind die Kalenteridae MARWICK, 1953 ein (subjektives) jüngeres Synonym der Permophoridae und nicht umgekehrt, wie oft behauptet wird (z. B. NEVESSKAYA et al. 1971, CARTER 1990, SKELTON & BENTON 1993).

Bei COX et al. (1969) werden die Permophoridae zur Überfamilie Carditoidea und damit zu den Heterodonta gestellt. CARTER (1990: 268) hat dagegen eine ganze Reihe von Argumenten angeführt, die eine Verwandtschaft mit den Modiomorphoidea wahrscheinlicher machen. Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen bestehen demnach u. a. in den modioliformen Klappen, der integripalliaten Mantellinie, dem massiven vorderen Schlossbereich mit stumpfen, irregulären Kardinalzähnen, den gelängten hinteren Lateralzähnen in der linken oder in beiden Klappen, dem langgestreckten parivinkularen Ligament, dem verkleinerten, durch einen Steg abgegrenzten vorderen Adduktor und der Ornamentierung. Diese Beobachtungen werden durch das im Folgenden beschriebene Material sowie durch Untersuchungen an den Typusarten der Gattungen *Pseudomyoconcha* ROSSI RONCHETTI & ALLASINAZ, 1966 und *Curionia* ROSSI RONCHETTI & ALLASINAZ, 1965 (Originale zu WAAGEN 1907: Taf. 32, Fig. 12, 15-16, hinterlegt in der Sammlung der Geologischen Bundesanstalt Wien) grundsätzlich bestätigt. Es lässt sich noch hinzufügen, dass in beiden Gruppen die Schlosszähne reduziert sein können und dass die Lateralzähne, falls vorhanden, niemals durch die Nympe von den Kardinalzähnen getrennt werden.

Unterfamilie **Myoconchinae** NEWELL, 1957Gattung *Myoconcha* SOWERBY, 1824Untergattung *Pseudomyoconcha* ROSSI RONCHETTI &  
ALLASINAZ, 1966

Typusart: *Myoconcha lombardica* HAUER, 1857  
(ursprüngliche Festlegung).

*Myoconcha (Pseudomyoconcha?) auriculata* BROILI,  
1903

Taf. 25, Fig. 3, 5

\* 1903 *Myoconcha auriculata* sp. nov. – BROILI: 197, Taf. 23,  
Fig. 25.

Material: Eine rechte Klappe aus NAY 2145,5 m [PIW1999II/242]  
und ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (unhorizontiert)  
[PIW1999II/241].

Maße [mm]:

	L	H	W
PIW1999II/241	17,5	11	4,8
PIW1999II/242	18,5	15,4	-

Beschreibung: Kleinwüchsige, modioliforme Art. Dorsalrand schwach, Hinterrand stark konvex gebogen, Ventralrand mit leichtem Sinus. Die prosogyren Wirbel liegen weit vorne, aber durch die starke Entwicklung des anteroventralen Gehäuseecks nicht wirklich endständig. Ein vom Wirbel ausgehender Diagonalrücken teilt die Klappe in zwei Hälften, von denen die obere drei bis vier, die untere vier feine, bei einem Exemplar nur rudimentär erkennbare Radialrippen trägt.

Anmerkungen: *Pseudomyoconcha* wird in dieser Arbeit als Untergattung von *Myoconcha* angesehen, da die Unterschiede nur gering sind. Da der Schlossbau der vorliegenden Art unbekannt ist, ist unsicher, ob sie zu *Myoconcha* s. s. oder zu *Pseudomyoconcha* zu stellen ist. ROSSI RONCHETTI & ALLASINAZ (1966: 1102-1103) fassen Formen von betont modioliformen Umriss mit Ventral sinus und stark entwickeltem vorderen Gehäuseeck sowie einer sich auf die Ventralseite fortsetzenden radialen Berippung als „gruppo delle „*Myoconcha*“ con coste rilevate“ zusammen, die - vorbehaltlich des unbekanntes Schlossbaus - *Pseudomyoconcha* näher stünden als *Myoconcha* s. s.

Von *Myoconcha auriculata* war bisher nur die von BROILI (1903) abgebildete linke Klappe aus den karnischen Pachycardientuffen der Seiser Alp

(Südtirol) bekannt. Dieses Stück stimmt mit dem hier auf Taf. 25, Fig. 5 abgebildeten Exemplar gut überein. Das zweite vorliegende Exemplar (Taf. 25, Fig. 3) ist etwas stärker gewölbt und im Verhältnis zur Länge weniger hoch, und auf der unteren Klappenhälfte sind die Radialrippen nur bei der rechten Klappe ansatzweise erkennbar. Allerdings sind Umriss und Ornamentierung bei *Myoconcha* allgemein relativ großen Schwankungen unterworfen (vgl. WAAGEN 1907), sodass diese Abweichungen im Bereich der spezifischen Variabilität liegen dürften.

Lebensweise: In Analogie zu *Modiolus* ist eine endobysate Lebensweise wahrscheinlich.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Alpen, Karn.

Gattung *Healeyia* gen. nov.

Typusart: *Modiolopsis gonoides* HEALEY, 1908.

Derivatio nominis: Nach M. HEALEY, die die Typusart beschrieb.

Diagnose: Klappen modioliform, mit scharfem Diagonalkiel. Schloss zahnlos, mit ausgeprägter Nympe, die sich über den gesamten Schlossrand erstreckt. Vorderer Adduktorabdruck durch Steg abgetrennt, dahinter ein weiterer kleiner Muskelabdruck. Ornamentierung aus teilweise unregelmäßigen Anwachslineien sowie einigen Radialrippen auf der hinteren Klappenhälfte.

Diagnosis: Modioliform valves with acute diagonal carina. Hinge edentulous, but provided with well developed nymph extending along the entire dorsal margin. Anterior adductor muscle imprint posteriorly limited by buttress. Additional small muscle impression behind anterior adductor, situated below hinge margin. Ornamentation with growth lines, in part irregular, and additionally some radial ribs, which are limited to the posterior part of the shell.

Zugehörige Arten: Bisher nur die Typusart.

Vergleiche: *Healeyia* gen. nov. unterscheidet sich von allen anderen Gattungen der Permophoridae durch das Fehlen von Schlosszähnen. Die Gattung mit der ähnlichsten externen Morphologie ist *Triaphorus* MARWICK, 1953 aus der Obertrias Neuseelands.

Anmerkungen: Die Typusart wurde von HEALEY (1908) zunächst der (altpaläozoischen!) Gattung *Modiolopsis* HALL, 1847 zugeordnet. Von dieser kann die neue Gattung bereits auf Grund externer Merkmale getrennt werden: *Modiolopsis* ist eine glattschalige Gattung, der die Radialberippung und der charakteristische Diagonalkiel von *Healeyia* fehlt. Die zahnlosen Modiomorphiden, für die LILJEDAHN (1994)

die Unterfamilie Modiolopsinae aufstellte, haben ihre Verbreitung im Altpaläozoikum, sodass für die neue Gattung eine konvergente Entstehung aus permophoriden Muscheln durch Reduktion der Schlosszähne wahrscheinlicher ist. Für eine solche Herkunft spricht auch die kräftige Ausbildung der Nympe, die bei den paläozoischen Formen viel undeutlicher ist.

*Healeyia gonoides* (HEALEY, 1908)

Taf. 25, Fig. 4, 6-9

- ? 1900 *Pleurophorus elongatus* ? (MOORE) – NEWTON: 133, Taf. 12, Fig. 8.
- \* 1908 *Modiolopsis gonoides* – HEALEY: 51, Taf. 7, Fig. 14-17.
- ? 1991 *Triaphorus gonoides* (HEALEY, 1908) – VU KHUC: 93, Taf. 28, Fig. 1-2.

Material: Mehrere Dutzend meist bruchstückhafte Exemplare aus PAR-I 50 m [PIW1999II/245-247, 627] und PAR-II 126,5 m [PIW1999II/243-244, 628].

Beschreibung: Von den prosogyren und weit vorne, aber nicht endständig gelegen Wirbeln geht ein S-förmig geschwungener Diagonalkiel aus, der die Klappen in zwei etwa gleich große Hälften teilt. Die vordere/untere Hälfte besitzt einen medianen Sulcus und eine entsprechende konkave Einbuchtung des Ventralrandes. Vor dem Sulcus wölben sich die Klappen wieder nach außen und klaffen dabei etwas, um Platz für den Byssusaustritt zu lassen. Die Anwachsflächen verlaufen in diesem Bereich auffallend unregelmäßig (Taf. 25, Fig. 8). Die hinter/oberhalb des Diagonalkiels gelegene Klappenhälfte ist vor und hinter einem weiteren, etwas schwächeren Kiel leicht eingesenkt (Taf. 25, Fig. 6 a-b, 7 a-b) und mit feinen Radialrippen verziert (Taf. 25, Fig. 8, 9a), die allerdings leicht abwittern. Der vordere Adduktorabdruck liegt auf einer kleinen Plattform, die nach hinten durch einen Steg abgegrenzt ist (Taf. 25, Fig. 9b). Kurz hinter dem Steg befindet sich unterhalb des Schlossrandes ein weiterer kleiner Muskelabdruck (Taf. 25, Fig. 6c, 7c, 9b), an dem wohl der Fuß- bzw. Byssusretraktor ansetzte. Bei einem Exemplar (Taf. 25, Fig. 9b) ist eine Zweiteilung dieser Grube angedeutet.

Lebensweise: Aus der oben beschriebenen Gehäusemorphologie lässt sich in Analogie zu *Modiolus* eine semi-infaunale (endobysate) Lebensweise ableiten. Die meisten vorliegenden Stücke fanden sich auch in Lebendstellung eingebettet, was bei der Verwitterung meist die Zerstörung der hinteren Klappenhälften zur Folge hat. Typischerweise findet sich *Healeyia*

*gonoides* mit *Gruenewaldia magna* sp. nov. und *Palaeocardita stoecklini* sp. nov. vergesellschaftet.

Vorkommen: Zentraliran, Nor; Burma, Rhät; fraglich Malaysia, Obertrias; fraglich Vietnam, Nor.

Unterfamilie **Permophorinae** VAN DE POEL, 1895  
(1959)

Gattung *Weixiella* GUO & CHEN, 1985

Typusart: *Weixiella diana* GUO & CHEN, 1985 (ursprüngliche Festlegung).

Anmerkungen: GUO & CHEN (in GUO FUXIANG 1985: 187) stellten *Weixiella* zur Familie Pachycardiidae COX, 1961 (= Trigonodidae MODELL, 1942), wohl hauptsächlich auf Grund einer angeblichen Ähnlichkeit des Schlossbaus mit dem der Gattung *Cardinioides* KOBAYASHI & ICHIKAWA, 1952. Dieser Vergleich ist jedoch nur schwer nachzuvollziehen, da er die Homologisierung des leistenförmigen, schlossrandparallel verlaufenden vorderen Zahnes der linken Klappe von *Weixiella* mit dem median gelegenen und praktisch aklinen Hauptzahn von *Cardinioides* impliziert. Plausibler erscheint eine Ableitung von der Gattung *Permophorus* CHAVAN, 1954, die lediglich eine Rückversetzung der Wirbel und die damit verbundene Verlagerung der Schlosszähne erfordert. *Weixiella* wird deshalb in dieser Arbeit den Permophorinae zugeordnet. In der Gesamtform, den leistenförmigen vorderen Zähnen und der Lage des Pedalretraktors besteht allerdings auch Ähnlichkeit mit den Unionidae FLEMING, 1828. Die im Folgenden beschriebene Art wurde jedoch ausschließlich in marinen Schichten gefunden.

*Weixiella lutensis* sp. nov.

Taf. 26, Fig. 1-5

Derivatio nominis: Nach der Wüste Lut, in der das Fundgebiet liegt.

Material: Eine linke Klappe und ein unvollständiges doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 28,5 m [PIW1999II/250-251]; eine linke Klappe aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/248], eine linke Klappe aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/249]; eine linke Klappe aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/629]; ein doppelklappiges Exemplar aus dem Material von FALLAHI (1980) [Sammlung Paläontologisches Institut Wien].

Holotypus: PIW1999II/248 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Parvadeh, Bidestan-Member, Horizont PAR-II 110,5 m. Taf. 26, Fig. 1 a-b.

Diagnose: *Weixiella* mit relativ geradem Ventralrand und langgestrecktem vorderen Zahn in der linken Klappe.

Diagnosis: *Weixiella* with nearly straight ventral margin and extended anterior tooth in left valve.

Beschreibung: Die langgestreckten, bis auf die Anwachslinien unskulptierten Klappen sind am Vorder- und Hinterrand abgerundet, während der Ventralrand fast gerade verläuft. Von den prosogyren, weit vorne liegenden Wirbeln geht ein schwacher Diagonälrücken aus, der bis zum posteroventralen Klappeneck reicht. Der kleine und hochovale vordere Adduktorabdruck liegt in der oberen Klappenhälfte und wird nach hinten durch einen Steg abgetrennt (Taf. 26, Fig. 1b). Die linke Klappe besitzt einen langgestreckten vorderen Zahn, der unterhalb des Wirbels beginnt und bis zu dem Steg reicht, der den vorderen Adduktor begrenzt. Im Schnittbereich von Zahn und Steg befindet sich ein weiterer kleiner Muskelabdruck (Taf. 26, Fig. 1b), an dem vermutlich der Pedalretraktor inserierte. Eine schmale, langgestreckte Zahngrube trennt vorderen Zahn und Dorsalrand. Unterhalb des Wirbels liegt eine weitere, dreieckige Zahngrube, auf die ein hinterer Zahn folgt, der sich vermutlich in einem hinteren Lateralzahn fortsetzt (Taf. 26, Fig. 4b). Das Schloss der rechten Klappe besitzt einen schwachen vorderen Zahn, der oberhalb des Zahns der Gegenklappe eingreift, und einen dreieckigen, prosoklinen hinteren Zahn (Taf. 26, Fig. 5b). Beiden Zähne sind unterhalb des Wirbels verbunden. Der hintere Schlossrand ist nicht erhalten.

Vergleiche: Der Unterschied zu *Weixiella diana* GUO & CHEN, 1985 liegt in einem weniger gerundeten Ventralrand und einem längeren und kräftigeren vorderen Zahn in der linken Klappe.

Lebensweise: Vermutlich ein flach grabender Filtrierer.

## Ordnung Unionoida STOLICZKA, 1871

Überfamilie **Unionoidea** FLEMING, 1828

Familie **Trigonodidae** MODELL, 1942  
[Synonym: Pachycardiidae COX, 1961]

Gattung *Unionites* WISSMANN, 1841

Typusart: *Unionites muensteri* WISSMANN, 1841 (ursprüngliche Festlegung).

*Unionites griesbachi* (BITTNER, 1899)

Taf. 26, Fig. 6-9

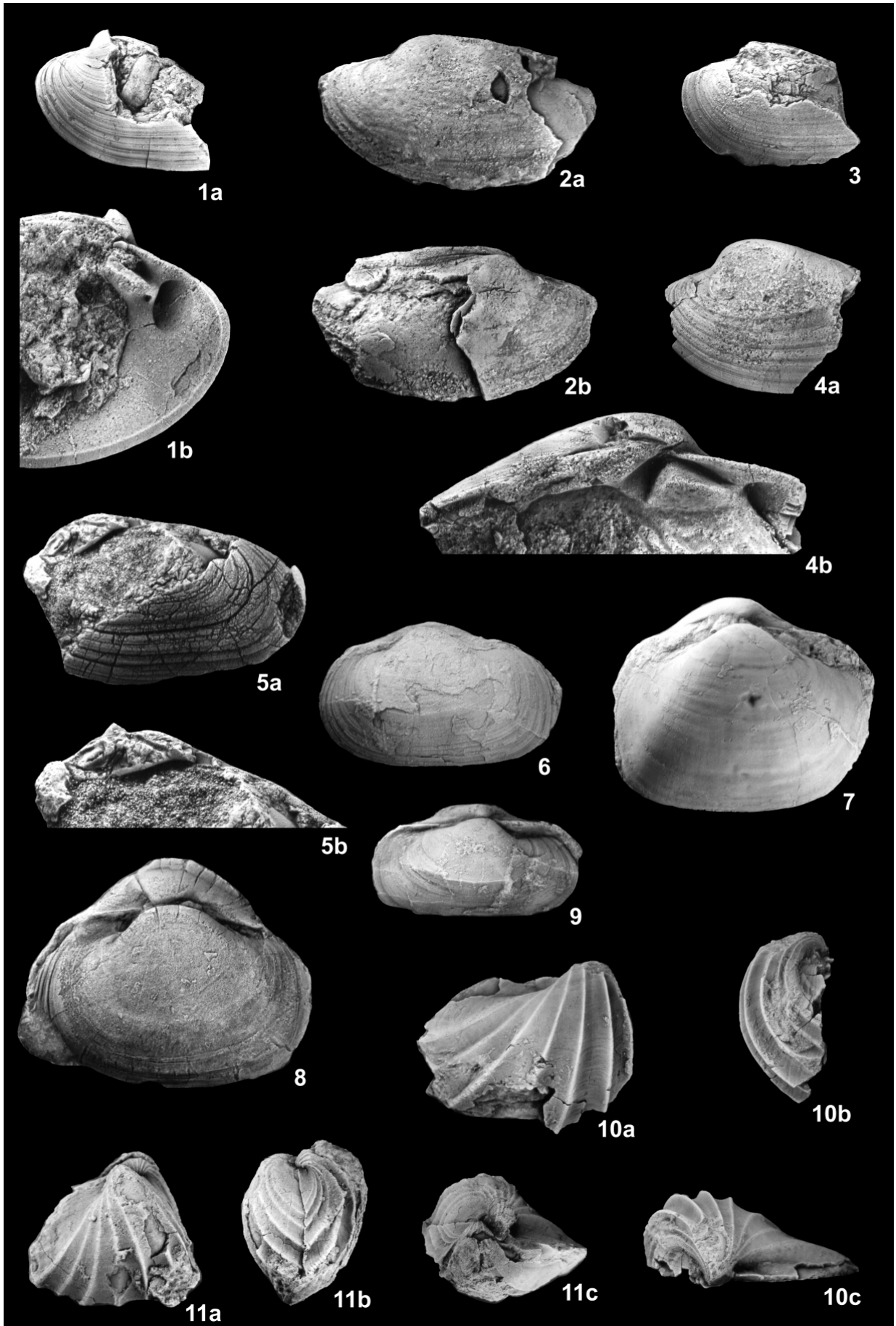
- \* 1899 *Anodontophora Griesbachi* nov. sp. – BITTNER: 60, Taf. 8, Fig. 14-16.
- 1908 *Anodontophora Griesbachi* BITTNER – DIENER (1908b): 130, Taf. 23, Fig. 9.
- 1913 *Anodontophora Griesbachi* BITTNER sp. – KRUMBECK: 55, 147, Taf. 3, Fig. 21-23.
- v 1915 *Anodontophora Griesbachi* BITTNER – JAWORSKI: 109, Taf. 44 (2), Fig. 22-24.
- ? 1927 *Anodontophora* cf. *Griesbachi* BITTNER – REED: 193.
- 1961 *Anodontophora griesbachi* BITTNER – HUDSON & JEFFERIES: 32, Text-fig. 3f, 11 a-e.
- 1967 *Anodontophora griesbachi* BITTNER – ZAPFE: 425, Taf. 3, Fig. 5 a-b.
- 1976 *Unionites griesbachi* (BITTNER) – GU ZHIWEI et al.: 54, Taf. 22, Fig. 10-16.
- 1976 *Unionites griesbachi brevis* (VU KHUC) – WEN SHIXUAN et al.: 29, Taf. 4, Fig. 3-5.
- non 1979 *Unionites griesbachi* (BITTNER) – WEN SHIXUAN: 235, Taf. 61, Fig. 8.
- 1991 *Unionites griesbachi* (BITTNER, 1899) – VU KHUC: 83, Taf. 23, Fig. 10-13; Taf. 24, Fig. 1-2.

## TAFEL 26

**Fig. 1-5. *Weixiella lutensis* sp. nov.** 1. PIW1999II/248 (Holotypus). Parvadeh, Horizont PAR-II 110,5 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 2. 2. Sammlung Paläontologisches Institut Wien (*legit* FALLAHI 1980). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe; x 1. 3. PIW1999II/249. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1. 4. PIW1999II/250. Parvadeh, Horizont PAR-I 28,5 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 2. Von dem vorderen Zahn konnte das Sediment nicht vollständig entfernt werden, sodass dieser unten massiver als in Wirklichkeit erscheint (vgl. mit Fig. 1b). 5. PIW1999II/251. Parvadeh, Horizont PAR-I 28,5 m. Doppelklappiges Exemplar mit teilweise abgeplatzter Schale, die im Wirbelbereich das Schloss der rechten Klappe entblößt; a Gesamtansicht von der linken Seite x 1,5; b Schloss der rechten Klappe, x 2.

**Fig. 6-9. *Unionites griesbachi* (BITTNER, 1899).** 6. PIW1999II/252. Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. 7. PIW1999II/253. Nayband Ort (2). Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, x 1. 8. PIW1999II/254. Profil Nayband, Horizont NAY 1052,9 m. Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. 9. PIW1999II/255. Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar, rechte Klappe, x 1.

**Fig. 10-11. *Costatoria napengensis* (HEALEY, 1908).** 10. PIW1999II/256. Aliabad (3a). Rechte Klappe; a Seitenansicht, b Vorderansicht, c Dorsalansicht; x 1. 11. PIW1999II/257. Parvadeh, Horizont PAR-I 84 m. Doppelklappiges Exemplar; a Ansicht der rechten Klappe, b Vorderansicht, c Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1.



1993 *Unionites griesbachi* (BITTNER) – GOU ZONG-HAI: 15, Taf. 1, Fig. 48.

Material: Insgesamt 40 meist doppelklappige Exemplare aus NAY 1052,9 m [PIW1999II/254]; aus (1) [PIW1999II/630]; aus (2) [PIW1999II/253, 631]; aus (3a) [PIW1999II/632], (3h) [PIW1999II/252, 255, 633], (3j) [PIW1999II/634]; aus (4) [PIW1999II/635]; aus (8) [PIW1999II/636].

Beschreibung: Dünnschaliger, im unverdrückten Zustand stark gewölbter *Unionites* mit geradem Ventralrand und nur wenig vor der Mitte gelegenen, prosogyren Wirbeln. Das Längen/Höhenverhältnis ist variabel, aber stets  $> 1$ . Die Skulptur besteht nur aus konzentrischen Anwachsstreifen.

Anmerkungen: Obwohl wegen der diagenetischen Verdrückung des Materials keine biometrischen Messungen vorgenommen wurden, scheint der Übergang zwischen den kürzeren und langgestreckteren Formen fließend zu sein, was sich mit den Beobachtungen der meisten anderen Autoren (z. B. KRUMBECK 1913) deckt. Auf die Abtrennung der kürzeren Formen als Unterart *Unionites griesbachi brevis* VU KHUC, 1965 sollte daher verzichtet werden, zumal der vorgeschlagene Name bereits durch *Anoplophora brevis* SCHAUROTH, 1857 präoccupiert ist. Das von HUDSON & JEFFERIES (1961: 33) beschriebene gelegentliche Auftreten eines schwachen Kiels geht wohl auf Verdrückung bei der Kompaktion zurück. Das Schloss, das am vorliegenden Material wegen der meist doppelklappigen Erhaltung nicht untersucht werden konnte, ist nach BITTNER (1899) zahnlos. JAWORSKI (1915) gibt eine detaillierte Beschreibung, nach der das Ligament in einer tiefen Rinne hinter dem Wirbel liege, die nach unten von einer hohen scharfen Nymphenleiste begrenzt werde.

Vergleiche: Das von WEN SHIXUAN (1979) als *Unionites griesbachi* abgebildete Exemplar muss auf Grund des deutlich gerundeten Ventralrandes einer anderen, möglicherweise neuen Art zugerechnet werden.

Lebensweise: Der gerade Ventralrand und die gestreckte Form der Klappen sind typisch für infaunale Arten, deren Längsachse etwa senkrecht zur Sedimentoberfläche orientiert war. Dünnschaligkeit, glatte Oberfläche und ein zahnloses Schloss treten häufig bei tief grabenden Arten auf, die geschützt leben und ihre Position nur selten verändern müssen (STANLEY 1970, ETTER 1994). Allerdings ist unklar, ob *Unionites griesbachi* entsprechende Siphonen besessen hat. Da das autochthone Vorkommen dieser Art in mergeligen Horizonten auf einen niedrigerenergetischen Lebensraum mit entsprechend seltener Sedimentumlagerung

hinweist, ist auch eine flach-infaunale Lebensweise denkbar.

Vorkommen: Gesamter Tethysraum, Nor bis Rhät.

## Ordnung **Trigonioida** DALL, 1899

Anmerkungen: Obwohl die Schlosszähne der Trigonioida möglicherweise nicht mit denen der Heterodonta homolog sind, wird das von MUNIER-CHALMAS (1895) und BERNARD (1895) eingeführte Indizierungssystem meist auch auf diese Ordnung übertragen (BOYD & NEWELL 1997: 3-4). Das vollständige Schloss besitzt drei Zähne pro Klappe, die mit 5a 3a 3b / 4a 2 4b indiziert werden (BOYD & NEWELL 1997: Fig. 1). Diese Notation wird im Folgenden übernommen. Die Terminologie der externen Morphologie folgt SCHWARZ (1973: Fig. 1) mit den in Abb. 24 angegebenen Ergänzungen.

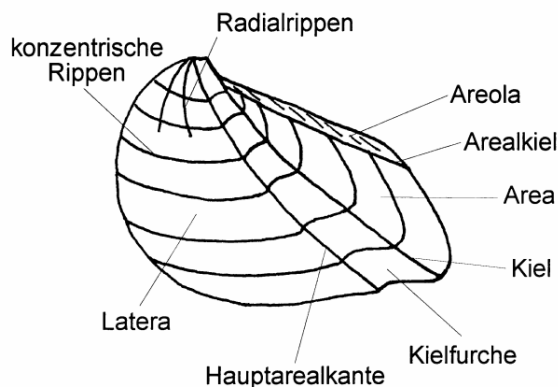


Abb. 24: Gehäusemorphologische Termini der Trigonioida.

### Überfamilie **Myophorioidea** BRONN, 1849

#### Familie **Myophoriidae** BRONN, 1849

#### Gattung *Costatoria* WAAGEN, 1906

Typusart: *Donax costata* ZENKER, 1833 (nachträgliche Festlegung NAKAZAWA 1960).

Anmerkungen: Die obertriadischen *Costatorien* des östlichen Tethysraumes sind trotz ihres Artenreichtums durch eine konstante Zahl von sieben Hauptrippen auf der Latera charakterisiert. Innerhalb dieser Gruppe lassen sich nach Ornamentierung der vorderen Klappenseite drei Untergruppen abgrenzen:

(1) Formen mit weiteren, abgeschwächten Radialrippen auf der vorderen Klappenseite: *Costatoria*



*myophoria* (BOETTGER, 1880), *C. napengensis* (HEALEY, 1908), *C. verbeeki* (BOETTGER, 1880), *C. weishanensis* GUO, 1985.

(2) Formen mit konzentrischen Rippen auf der vorderen Klappenseite: *C. subvestita* (KRUMBECK, 1913), *C. vestitaeformis* (KRUMBECK, 1923), *C. seranensis* (KRUMBECK, 1923).

(3) Formen mit glatter vorderer Klappenseite: *C. omanica* (DIENER, 1908).

Die drei in der Nayband Formation auftretenden Arten gehören ausnahmslos der ersten Untergruppe an. Arten der zweiten Untergruppe scheinen paläogeographisch auf den Tethys-Südrand beschränkt zu sein.

#### *Costatoria napengensis* (HEALEY, 1908)

Taf. 26, Fig. 10-11; Taf. 27, Fig. 1-6

- \* 1908 *Myophoria napengensis* sp. nov. – HEALEY: 37, Taf. 6, Fig. 1-29.
- ? 1914 *Myophoria* cfr. *napengensis* HEAL. – KRUMBECK: 248, Taf. 17, Fig. 12.
- ? 1929 *Myophoria seranensis* KRUMBECK – DOUGLAS: 636.
- 1976 *Myophoria (Costatoria) napengensis* HEALEY – GU ZHIWEI et al.: 43, Taf. 20, Fig. 38-39.
- 1976 *Myophoria (Costatoria) napengensis* HEALEY – MA QIHONG et al.: 199, Taf. 2, Fig. 1-3.
- 1984 *Myophoria (Costatoria) napengensis* HEALEY – ZHANG JINGHUA: Fig. 8.
- 1985 *Myophoria (Costatoria) napengensis* HEALEY – ZHANG ZUO-MING et al.: 40, Taf. 3, Fig. 22, 26-27.
- 1991 *Costatoria (Napengocosta) napengensis* (HEALEY, 1908) – VU KHUC: 87, Taf. 24, Fig. 10-18.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 1052,9 m [PIW1999II/637]; ein doppelklappiges Exemplar aus ALI 364 [PIW1999II/259]; eine rechte Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus ALI 371,6 m [PIW1999II/638]; eine linke und zwei rechte Klappen aus PAR-I 28,5 m [PIW1999II/639], vier doppelklappige Exemplare aus PAR-I 84 m [PIW1999II/257, 640], eine linke Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/641], zwei linke Klappen und ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/642], eine linke und eine rechte Klappe aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/260, 262]; zwei linke Klappen aus PAR-II 116 m [PIW1999II/643], zwei linke und drei rechte Klappen aus PAR-II 121 m [PIW1999II/644], zwei rechte und eine linke Klappe aus PAR-II 129 m [PIW1999II/263, 645]; sieben linke und zwei rechte Klappen sowie ein doppelklappiges Exemplar aus (2) [PIW1999II/646];. eine rechte Klappe und diverse Bruchstücke aus (3a) [PIW1999II/256, 647], eine linke und zwei rechte Klappen aus (3f) [PIW1999II/648], ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (basales Kadir-Member) [PIW1999II/649], zwei linke Klappen und ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/258, 261, 650]; neun linke und vier rechte Klappen sowie zwei doppelklappige Exemplare aus (4) [PIW1999II/651].

Maße [mm]:

	L	H	W
PIW1999II/257	>31,1	26,3	22,4
PIW1999II/259	47,3	43,7	34
PIW1999II/261	>38,8	40,2	34,8

Beschreibung: Große, aber relativ dünnschalige, stark ungleichseitige *Costatoria* mit abgeflachter Vorder- und flügelartig ausgezogener Hinterseite. Die prosogyren Wirbel liegen weit vorne, wobei der Wirbel der linken Klappe stets vor dem Wirbel der rechten Klappe zum Liegen kommt (Taf. 26, Fig. 11c; Taf. 27, Fig. 2b, 4). Die Skulptur besteht aus sieben schmalen, aber hohen Hauptrippen, auf denen sich die Anwachsstreifung zu feinen Knoten verstärken kann. Auf der vorderen Klappenhälfte befinden sich drei bis vier weitere, deutlich schwächere Rippen (Taf. 26, Fig. 10b, 11b). Der Bereich unmittelbar vor den Wirbeln bleibt unskulptiert. Auf dem oberen Drittel der Area verläuft eine radiale Furche, dicht darüber eine schwache Radialrippe (Taf. 27, Fig. 1a). Das Schloss besitzt in der linken Klappe einen prosoklinen zentralen Zahn (2) sowie einen schwächeren vorderen (4a) und hinteren (4b) Zahn, die jeweils von einer Verdickung des Dorsalrandes gebildet werden (Taf. 27, Fig. 1c, 6b). In der rechten Klappe ist der vordere Zahn (3a) deutlich kräftiger als der hintere (3b), mit dem er unter dem Wirbel verbunden ist. Alle Schlosszähne sind ungerieft. Eine Besonderheit des Schlosses, die sich auch auf den Gesamtbau des Gehäuses auswirkt, ist eine bogenförmig nach oben gerichtete Krümmung der Zähne (Taf. 27, Fig. 1b, 3 a-b). Zur Artikulation der so gekrümmten Zähne müssen beide Klappen wie bei einer Öffnung des Gehäuses um die Schlossachse rotiert werden, wobei sich die beiden Wirbel bereits im geschlossenen Zustand so stark annähern, dass eine weitere Rotation der Klappen nur durch die seitliche Versetzung der Wirbel ermöglicht wird.

Vergleiche: *Costatoria verbeeki* (BOETTGER, 1880) ist ähnlich skulptiert, besitzt aber einen kürzeren Schlossrand und eine schmälere Area und somit einen eher dreieckigen Umriss. Der Schlossbau dieser Art ist unbekannt. *C. omanica* (DIENER, 1908) besitzt ebenfalls sieben Hauptrippen und weist eine ähnliche Größe auf, ist aber auf der vorderen Klappenhälfte vollständig glatt. *C. subvestita* (KRUMBECK, 1913), *C. vestitaeformis* (KRUMBECK, 1923) und *C. seranensis* (KRUMBECK, 1923) sind u. a. durch eine konzentrische Skulptur auf der Lunula zu unterscheiden.

Lebensweise: Da Siphonen bei den Trigonioida fehlen, ist die maximale Grabtiefe auf die Gehäuselänge begrenzt. Bei *Costatoria* wirkte sich außerdem die radiale Ausrichtung der Ornamentierung und deren starkes Relief negativ auf die Grabeigenschaften aus. Bei *C. napengensis* schließlich erlaubte die Form des Schloss-Wirbel-Komplexes keine weite Öffnung der Klappen (s. o.), was auf einen nur schwach entwickelten Fuß schließen lässt. Diese Art wird daher als flach und relativ langsam grabender Filtrierer angesehen. Bei dieser Lebensweise überwiegt der Vorteil, den das starke Relief dem Tier im Schutz vor Ausspülung bietet, dem Nachteil der schlechteren Grabeigenschaft.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Burma, Rhät; Yunnan (China), Nor; Jiangdazika (Tibet), Obertrias (Bolila-Fm.); Vietnam, Nor; fraglich Sumatra (Indonesien), Nor.

*Costatoria myophoria* (BOETTGER, 1880)

Taf. 27, Fig. 10-11

- \* 1880 *Hemicardium myophoria* – BOETTGER (in: VERBEEK et al.): 36, Taf. 1, Fig. 14-15, 18 a-b.
- 1910 *Myophoria napengensis* HEALEY – WANNER: 738.
- 1914 *Myophoria myophoria* BOETTGER – KRUMBECK: 247, Taf. 17, Fig. 13-17.
- ? 1968 *Costatoria* cf. *myophoria* BOETTGER – KOBAYASHI & TAMURA: 100, Taf. 13, Fig. 4- 6, Text-Fig. 2f.

Material: Eine linke Klappe aus PAR-I 84 m [PIW1999II/652], eine linke und eine rechte Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/267-268]; eine linke Klappe (2) [PIW1999II/653].

Beschreibung: *Costatoria myophoria* unterscheidet sich von *C. napengensis* durch drei bis vier Radialrippen auf der Area, die darüber hinaus deutlich schmaler ist, sodass die Klappen einen eher dreieckigen Umriss erhalten. Die Knoten auf den Haupt-

rippen sind etwas stärker ausgeprägt, und die Schlosszähne nicht nach oben umgebogen.

Lebensweise: Wie *Costatoria napengensis*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor; Sumatra (Indonesien), Nor; fraglich Singapur, Obertrias.

*Costatoria weishanensis* GUO, 1985

Taf. 27, Fig. 7-9

- ? 1929 *Myophoria verbeeki* (BOETTGER) – DOUGLAS: 636.
- 1947 *Myophoria verbeeki* BOETTGER, 1880, emend. KRUMBECK, 1914 – KIPARISOVA: 89, Taf. 11, Fig. 1-4.
- \* 1985 *Costatoria seranensis weishanensis* GUO, subsp. nov. – GUO FUXIANG: 199, Taf. 30, Fig. 6-7.

Material: Zwei rechte und eine linke Klappe aus NAY 2145,7 m [PIW1999II/265, 654]; eine linke Klappe aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/655]; eine linke und eine rechte Klappe aus (2f) [PIW1999II/656]; eine linke und zwei rechte Klappen aus (5) [PIW1999II/264, 657]; eine linke Klappe aus (7a) [PIW1999II/266].

Maße [mm]:

	L	H	W/2
PIW 1999II/264	>38,4	>46,4	22

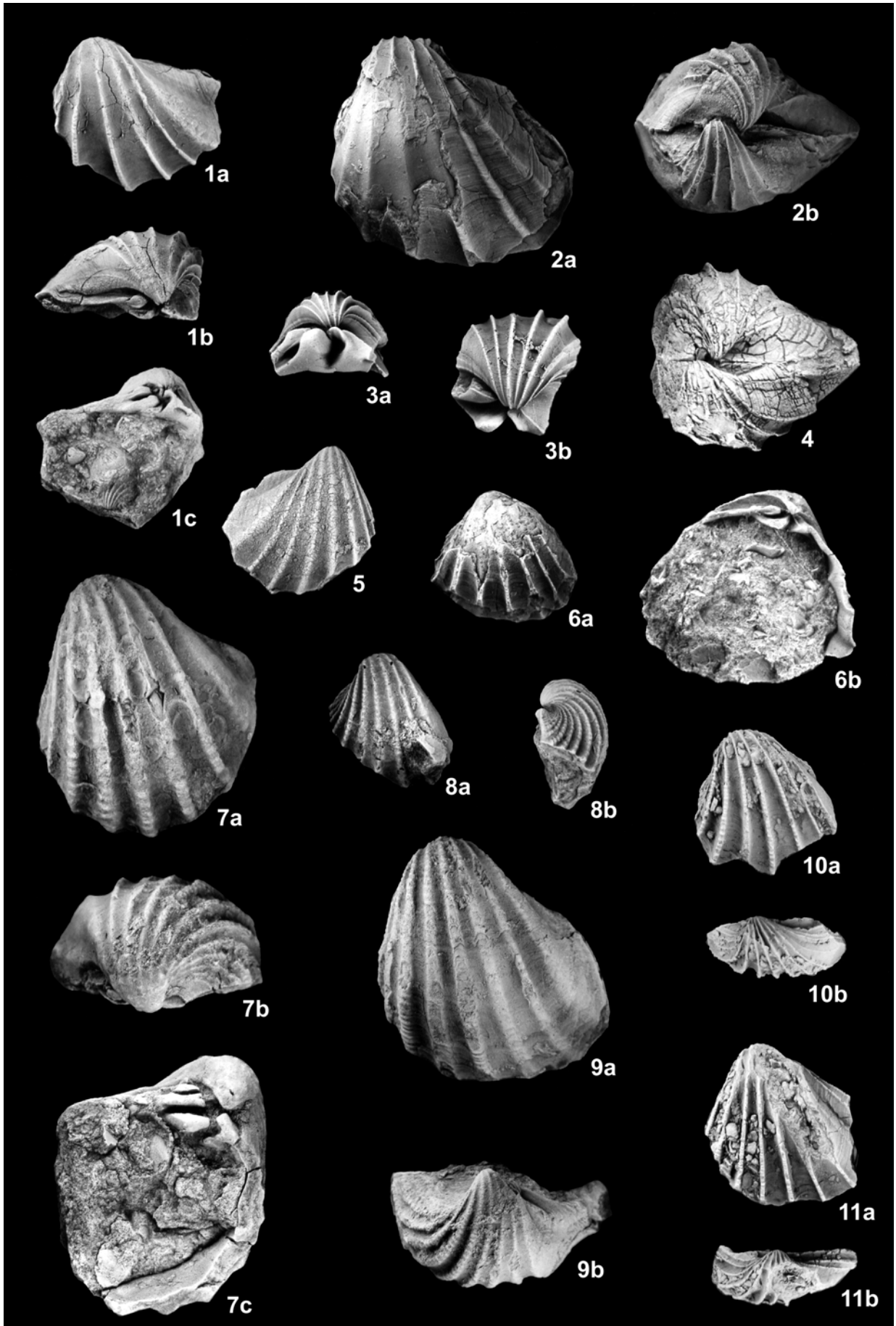
Beschreibung: Umriss dreieckig, Höhe etwas größer als Länge. Sieben Radialrippen auf der Latera und bis zu neun weitere, sich sukzessive abschwächende Radialrippen auf der vorderen Klappenseite. Alle Rippen mit feinen Knoten besetzt, die jedoch leicht abwittern. Area relativ schmal, mit einer radialen Furche auf dem oberen Drittel und darüber einer Aufwulstung, die eine schmale, glatte Areola abgrenzt (Taf. 27, Fig. 9b). Schloss der linken Klappe mit einem prosoklinen, etwas nach hinten gerückten Hauptzahn (2) und je einem aus verdicktem Schalenrand gebildeten vorderen (4a) und hinteren (4b) Zahn (Taf. 27, Fig. 7c).

**TAFEL 27**

**Fig. 1-6. *Costatoria napengensis* (HEALEY, 1908).** 1. PIW1999II/258. Aliabad. Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. 2. PIW1999II/259. Aliabad, Horizont ALI 364 m. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1. 3. PIW1999II/260. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Bruchstück (Wirbelbereich) einer linken Klappe; a Innenseite, b Dorsalansicht, zeigt die Krümmung der Schlosszähne nach oben; x 2. 4. PIW1999II/261. Aliabad. Doppelklappiges Exemplar, Dorsalansicht (rechte Klappe oben), x 1. 5. PIW1999II/262. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. 6. PIW1999II/263. Parvadeh, Horizont PAR-II 129 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 2.

**Fig. 7-9. *Costatoria weishanensis* GUO, 1985** 7. PIW1999II/264. Howz-e-Khan-Member, Lok. (5). Linke Klappe; a Seitenansicht, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. 8. PIW1999II/266. Kadir-Member, Lok. (7a). Linke Klappe; a Seitenansicht, b Vorderansicht; x 1. 9. PIW1999II/265. Profil Nayband, Horizont NAY 2172,7 m. Linke Klappe; a Seitenansicht, b Dorsalansicht; x 1.

**Fig. 10-11. *Costatoria myophoria* (BOETTGER, 1880).** 10. PIW1999II/267. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Linke Klappe; a Seitenansicht, b Dorsalansicht; x 1. 11. PIW1999II/268. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Linke Klappe; a Seitenansicht, b Dorsalansicht; x 1.



Vergleiche: *Costatoria weishanensis* ist entgegen GUO FUXIANG (1985) keine Unterart von *C. seranensis* (KRUMBECK, 1923), da letztere durch konzentrische Rippen („Querrippchen“, KRUMBECK 1923: 209) auf der vorderen Klappenseite charakterisiert ist und maximal neun Radialrippen besitzt. Sie ist dagegen mit der von KIPARISOVA (1947) unter dem Namen „*Myophoria verbeeki* BOETTGER, 1880“ aus dem Nordkavkasus und Armeniens beschriebenen Art identisch. Der Vergleich mit *C. verbeeki* (BOETTGER, 1880) wird dadurch erschwert, dass die vordere Klappenseite dieser Art weder von BOETTGER (in VERBEEK et al. 1880) selbst noch in der Revision von KRUMBECK (1914) besonders gut abgebildet wurde. KRUMBECK (1914: 249) gibt „noch mindestens zwei schwächere Radialrippen auf der Vorderregion“ an. Nach der Abbildung von BOETTGER (in VERBEEK et al. 1880: Taf. 2, Fig. 4b) ist es allerdings unwahrscheinlich, dass mehr als zwei Radialrippen folgen. Die von HUDSON & JEFFERIES (1961) mit *C. verbeeki* synonymisierte *C. gigantea* LEES, 1928 aus dem Oman besitzt nur eine weitere Radialrippe auf der Vorderseite. Eine ähnlich dichte vordere Berippung wie bei *C. weishanensis* kann bei *C. verbeeki* auf jeden Fall ausgeschlossen werden.

Lebensweise: Wie *Costatoria napengensis*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Armenien (Wedi-Tschai-Tal) und Nordkavkasus (Laba-Tal), Nor; Yunnan (China), Obertrias.

#### Gattung *Gruenewaldia* WÖHRMANN, 1889

Typusart: Die Art, auf der die ursprüngliche Gattungsdiagnose beruht, ist durch WÖHRMANN (1889: 216) irrtümlich als *Cardita decussata* MÜNSTER, 1837 bestimmt worden. Für die bei WÖHRMANN (1889) beschriebene und abgebildete Art vergab später BITTNER (1895) den Namen *Myophoria woehrmanni* n. n. Nach Artikel 70 ICZN müsste eine dieser beiden Arten nachträglich durch Beschluss der Kommission zur Typusart erklärt werden. Da sich die Diagnose bei WÖHRMANN (1889) eindeutig auf die ihm vorliegenden Stücke, d. h. auf *Myophoria woehrmanni* BITTNER, 1895, bezieht, ist es sinnvoller, diese als Typusart zu betrachten anstatt der bei COX et al. (1969) genannten *Cardita decussata* MÜNSTER, 1837. Für das Verständnis der Gattung ergibt sich daraus jedoch keine Änderung.

Revidierte Diagnose: Vorderrand der Klappen gerundet, Hinterrand abgestutzt, Ventralrand konvex bis fast gerade. Wirbel prosogyr. Latera mit kräftigen kon-

zentrischen, bei einigen Arten am vorderen Schalenrand divarikaten Rippen skulptiert, zu denen eine mehr oder weniger deutliche radiale Berippung treten kann. Kielfurche und Kiel stets vorhanden. Area durch radiale Furche geteilt, ansonsten ebenso wie die Areola ausschließlich konzentrisch skulptiert. Zähne 2 und 3a beidseitig gerieft, Zähne 3b und 4a zumindest auf den Innenflanken. Zahn 2 dreieckig, nicht gespalten, ohne eine zum Dorsalrand parallele hintere Extension. Zähne 3a und 3b auf durchgehender Schlossplatte aufsitzend. Vorderer Adduktor auf Plattform gelegen.

Revised diagnosis: Anterior shell margin rounded, posterior margin truncated, ventral margin convex to nearly straight. Umbones prosogyrous. Flank with strong commarginal ribs, which may become divaricate near anterior margin. Radial ribs of varying strength may be present or absent. Carina and antecarinal depression present. Area with mid-area depression, otherwise like escutcheon, with commarginal ornamentation only. Teeth 2 and 3a striated on both faces, teeth 3b and 4a at least on their inner faces. Tooth 2 triangular, not bifid, without posterior wing extending parallel with dorsal margin. Teeth 3a and 3b on hinge plate, which is not interrupted between teeth. Anterior adductor buttressed.

Anmerkungen: Bisher wurde die Gattung *Gruenewaldia* im Wesentlichen durch die Anwesenheit radialer Rippen auf der Latera von der extern ähnlichen Gattung *Elegantinia* WAAGEN, 1906 (Typusart: *Lyriodon elegans* DUNKER, 1849) [= *Lyriomyophoria* KOBAYASHI, 1954 (jüngeres objektives Synonym, BOYD & NEWELL 1999)] unterschieden (z. B. COX et al. 1969). Die Signifikanz von An- oder Abwesenheit dieser Radialrippen als Gattungsmerkmal ist allerdings fraglich, da diese bei *Gruenewaldia* bis auf wenige feinste Rippchen auf der äußersten Wirbelspitze reduziert werden können (z. B. bei *Gruenewaldia iranica* sp. nov., siehe Taf. 28, Fig. 4b). Einer Synonymisierung von *Elegantinia* mit *Gruenewaldia* steht andererseits ein wichtiger Unterschied im Schlossbau entgegen: Der zentrale Zahn der linken Klappe (2) besitzt bei *Elegantinia* eine leistenförmige, parallel zum Dorsalrand verlaufende hintere Extension (siehe Abbildung der Typusart bei NEWELL & BOYD 1975: Fig. 89c), die für das myophoriide Schloss im Sinne von BOYD & NEWELL (1997) charakteristisch ist. Eine solche hintere Extension fehlt dem Kardinalzahn 2 bei *Gruenewaldia* (siehe die Abbildung der Typusart bei WÖHRMANN 1889: Taf. 9, Fig. 6; für die in dieser Arbeit beschriebenen *Gruenewaldia*-Arten: Taf. 28, Fig. 3c, 9b, 12b, 14c; Taf. 29, Fig. 2). Von den in der revidierten Gattungsdiagnose genannten Merkmalen sind außerdem die Riefung der Schlosszähne und die dominierende konzentrische Skulptur auf der Latera eher für Trigoniidae charakteristisch, während die

prosogyren Wirbel, die Schlossplatte der rechten Klappe, das Fehlen einer radialen Ornamentierung auf der Area und das Fehlen eines Pedalretraktorabdrucks hinter 3b bzw. 3b' typische Merkmale der Myophoriidae sind. NEWELL & BOYD (1975: 147) stellten *Gruenewaldia* besonders wegen der konzentrischen Ornamentierung zu den Trigoniidae, gaben diesen Standpunkt aber später wegen der Unterschiede im Schlossbau wieder auf (BOYD & NEWELL 1997: 4). COOPER (1991: 4) schlug (ohne Diagnose) die neue Familie „Gruenewaldiidae“ mit den beiden Gattungen *Gruenewaldia* und „*Lyriomyophoria*“ [= *Elegantinia*, s. o.] vor, die er, getrennt von den Myophorioidea, innerhalb der Überfamilie Trigonioidea LAMARCK, 1819 führte. Einziges Argument für diese Zuordnung war offensichtlich wie bei NEWELL & BOYD (1975) die dominierende konzentrische Ornamentierung auf der Latera (COOPER 1991: Fig. 2). Nach den bei COOPER (1991: 4) gegebenen Diagnosen der Überfamilien könnte die neue Familie ebenso zu den Myophorioidea gestellt werden. In dieser Arbeit wird *Gruenewaldia* den Myophoriidae zugeordnet, da die Merkmale dieser Familie klar überwiegen und weniger adaptiv sind als Ornamentierung und Riefung der Schlosszähne. Eine Vereinigung von *Gruenewaldia* und *Elegantinia* in der Familie Gruenewaldiidae COOPER, 1991 erscheint wegen des unterschiedlichen Schlossbaus nicht sinnvoll, insbesondere dann, wenn diese zu einer von den Myophoriidae getrennten Überfamilie gestellt werden soll.

*Gruenewaldia iranica* sp. nov.

Taf. 28, Fig. 1-7

- ? 1980 *Gruenewaldia woehrmanni* (BITTNER), 1895 – FALLAHI: 160, Taf. 9, Fig. 5; Taf. 12, Fig. 11-12; Taf. 13, Fig. 3-4.  
 ? 1983 *Gruenewaldia woehrmanni* (BITTNER 1895) – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 73.

Derivatio nominis: Nach dem Fundland.

Material: Drei linke und zwei rechte Klappen aus NAY 2075 m [PIW1999II/658]; eine linke und eine rechte Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/659], eine linke und eine rechte Klappe aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/271-272]; vier linke und drei rechte Klappen aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/270, 274, 660], zwei linke Klappen aus PAR-II 129 m [PIW1999II/661], eine linke und eine rechte Klappe aus PAR-II 160 m [PIW1999II/662]; zwei rechte Klappen aus (2c) [PIW1999II/663]; sieben linke und eine rechte Klappe sowie ein doppelklappiges Exemplar aus (3h) [PIW1999II/269, 275, 664], eine linke Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus (3l) [PIW1999II/665], eine rechte Klappe aus (3p) [PIW1999II/666], vier bruchstückhafte linke und zwei rechte Klappen aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/273, 667].

Holotypus: PIW1999II/270 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Parvadeh, Bidestan-Member, Horizont PAR-II 126,5 m. Taf. 28, Fig. 2 a-b.

Maße [mm]:

	L	H	W/2
PIW 1999II/270	21,2	18	5,8
PIW 1999II/272	24,5	19,7	6,2
PIW 1999II/275	9,4	7,9	3,3

Diagnose: *Gruenewaldia* mit schmaler Kielfurche und drei feinen Radialrippen auf der äußersten Wirbelspitze. Konzentrische, an der Vorderseite divaricate Rippen, die sich in der Kielfurche abschwächen und durch Schaltrippen ergänzt werden. Diese feineren Rippen setzen sich auf Area und Areola fort. Außenflanke des hinteren Zahns der rechten Klappe (3b) und hinterer Zahn der linken Klappe (4b) ungerieft.

Diagnosis: *Gruenewaldia* with narrow antecarinal depression and three faint radial ribs on point of umbo. Commarginal ribs on flank, becoming divaricate near anterior shell margin. Weakening of commarginal ribs in antecarinal depression and insertion of additional ribs. These finer ribs extend posteriorly on area and escutcheon. External face of tooth 3b and both faces of tooth 4b without striations.

Beschreibung: Klappen relativ klein, vorne gerundet und hinten schräg abgestutzt. Kielfurche relativ schmal, Area und Areola konkav eingesenkt. Wirbel schwach prosogyr, mit drei sehr feinen Radialrippen auf der Wirbelspitze (Taf. 28, Fig. 4b). Latera mit kräftigen konzentrischen Rippen, die am vorderen Schalenrand leicht in ventrale Richtung abknicken, wobei sie sich z. T. aufspalten oder vereinigen und etwas unregelmäßig und in deutlichem Winkel zu den Anwachsflächen bis zum vorderen Schalenrand durchziehen (Taf. 28, Fig. 4a). In der Kielfurche schwächen sich die konzentrischen Rippen deutlich ab, wobei der freiwerdende Raum von je einer, selten zwei Schaltrippen eingenommen wird (Taf. 28, Fig. 5). Auf dem Hauptkiel wie auch auf dem Arealkiel verstärken sich die konzentrischen Rippen zu feinen Knoten. Schloss der linken Klappe mit einem zentralen, gerieften Zahn (2) und einem schwächeren vorderen Zahn (4a), der auf der Innenflanke gerieft ist, sowie einem ungerieften hinteren Zahn (4b), in dessen Verlängerung ein schwacher Lateralzahn ausgebildet ist (Taf. 28, Fig. 2b). Rechte Klappe mit zwei unter der Wirbelspitze verbundenen Zähnen, von denen der vordere (3a) beidseitig, der hintere (3b) nur auf der Innenflanke gerieft ist (Taf. 28, Fig. 4c). Nympe kurz. Vorderer Adduktor auf Plattform vor dem vordersten Zahn gelegen, hinterer Adduktor auf der

Innenseite der Area/Areola, etwa auf halber Klappenhöhe (Taf. 28, Fig. 2b).

Vergleiche: *Gruenewaldia woehrmanni* (BITTNER, 1895) unterscheidet sich von außen nur durch die etwas kräftigeren und weiter nach unten reichenden Radialrippen, besitzt aber nach der Beschreibung bei WÖHRMANN (1889) sowohl in der rechten wie in der linken Klappe vollständig geriefte Zähne. Bei den von FALLAHI (1980) und FALLAHI et al. (1983) als *G. woehrmanni* beschriebenen Stücken ist das Schloss unbekannt, sodass deren Artzugehörigkeit unsicher ist. Bei „*Myophoria*“ *inflata* EMMRICH, 1853 verlaufen die konzentrischen Rippen auch am vorderen Schalenrand wachstumskonform und werden auf der Kiefurche durch Gabelung und nicht durch Einschaltung vermehrt. Hinter dem Kiel setzt bei dieser Art die konzentrische Berippung ganz aus, und Radialrippen fehlen völlig. Leider ist das Schloss dieser Art unbekannt, sodass unklar ist, ob sie zu *Gruenewaldia* oder *Elegantinia* zu stellen ist.

Lebensweise: Im Gegensatz zu den oben beschriebenen *Costatoria*-Arten wird bei *Gruenewaldia iranica* die Grabfunktion durch die Form der Ornamentierung unterstützt, und zwar insbesondere durch die divarikate Berippung am Vorderrand der Klappen (vgl. STANLEY 1969). Das kräftige Schloss mit den geriefen Zähnen ermöglichte außerdem auch bei einer weiten Öffnung der Klappen deren stabile Artikulation, was in Analogie zu den Trigonidae auf einen kräftig entwickelten Fuß schließen lässt (vgl. STANLEY 1977). *G. iranica* wird daher als flach grabender Filtrierer mit hoher Grabrate interpretiert.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

*Gruenewaldia magna* sp. nov.

Taf. 28, Fig. 8-14

Derivatio nominis: *Magnus* (lat.) = groß.

Material: Zwei linke und eine rechte Klappe aus NAY 1371,3 m [PIW1999II/668]; eine rechte Klappe aus PAR-I 50 m [PIW1999II/669], eine linke Klappe aus PAR-I 109,5 m [PIW1999II/277], fünf linke und zwei rechte Klappen sowie ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/670]; 20 linke und 14 rechte Klappen aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/279, 282, 671], 15 rechte und zwölf linke Klappen sowie fünf doppelklappige Exemplare aus PAR-II 165 m [PIW1999II/276, 278, 280-281, 672], zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-II (unhorizontiert) [PIW1999II/673].

Holotypus: PIW1999II/277 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Parvadeh, Bidestan-Member, Horizont PAR-I 109,5 m. Taf. 28, Fig. 9 a-b.

Maße [mm]:

	L	H	W/2
PIW1999II/277	37,4	32,2	10,4
PIW1999II/280	60	54,6	18,5

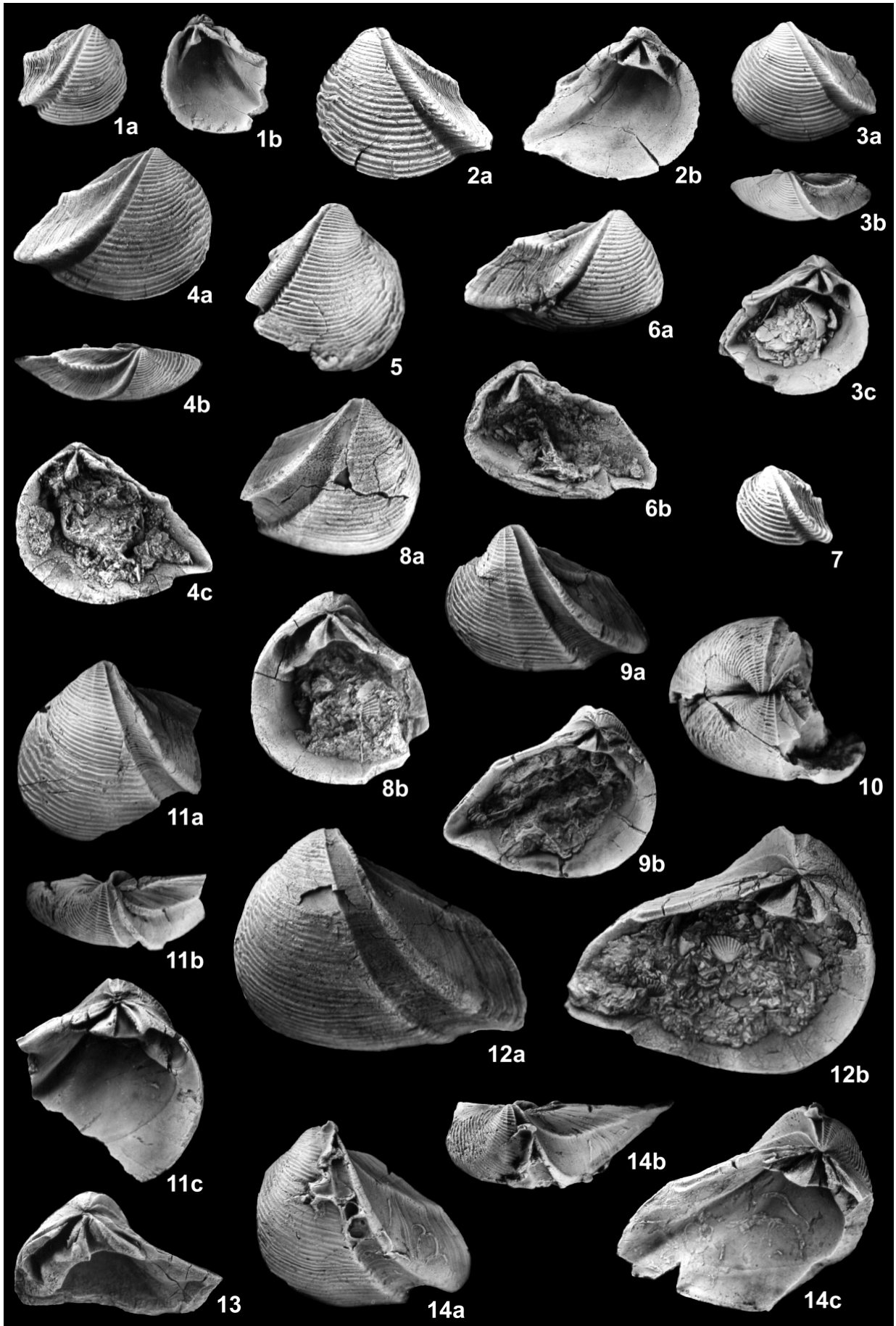
Diagnose: Großwüchsige *Gruenewaldia* mit breiter Kiefurche. Im Wirbelbereich drei Radialrippen, die sich ventral schnell abschwächen. Konzentrische, an der Vorderseite divarikate Rippen, die sich in der Kiefurche abschwächen und durch Schaltrippen ergänzt werden. Am Kiel endet die konzentrische Berippung.

Diagnosis: Large *Gruenewaldia* with wide antecarinal depression. Three radial ribs on umbo, which weaken rapidly towards ventral margin. Commarginal ribs on flank, becoming divaricate on the anterior shell margin. Weakening and doubling of the commarginal ribs in the antecarinal depression. Ribs not extending onto area and escutcheon.

Beschreibung: Vorderrand konvex, Ventralrand fast gerade, Hinterrand schräg abgestutzt. Skulptur der

TAFEL 28

**Fig. 1-7. *Gruenewaldia iranica* sp. nov.** 1. PIW1999II/269. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 2. PIW1999II/270 (Holotypus). Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 3. PIW1999II/271. Parvadeh PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1,5. 4. PIW1999II/272. Parvadeh PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1,5. 5. PIW1999II/273. Aliabad. Rechte Klappe, Außenseite, x 1,5. 6. PIW1999II/274. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 7. PIW1999II/275. Aliabad (3h). Linke Klappe, Außenseite, x 2. **Fig. 8-14. *Gruenewaldia magna* sp. nov.** 8. PIW1999II/276. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 9. PIW1999II/277 (Holotypus). Parvadeh, Horizont PAR-I 109,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 10. PIW1999II/278. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Doppelklappiges Exemplar, Dorsalansicht (rechte Klappe oben), x 1. 11. PIW1999II/279. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. 12. PIW1999II/280. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 13. PIW1999II/281. Parvadeh, Horizont PAR-II 165 m. Schloss einer rechten Klappe, x 1. 14. PIW1999II/282. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1.



Latera aus konzentrischen, an der Vorderseite divari-  
kat verlaufenden Rippen. Die Bildung dieser Rippen  
kann spätontogenetisch aussetzen, sodass der äußere  
Schalenrand bei großen Exemplaren manchmal nur  
noch die Anwachsstreifung zeigt. Nach hinten setzt  
sich die Berippung deutlich abgeschwächt und unter  
Einschaltung je einer zusätzlichen Rippe noch über die  
Kielfurche bis zum Kiel fort (Taf. 28, Fig. 9a). Area  
und Areola sind bis auf die Anwachsstreifung  
unskulptiert. Zu der konzentrischen Skulptur treten  
noch drei schwache Radialrippen im Wirbelbereich,  
die sich jedoch meist noch im oberen Drittel der  
Klappen verlieren. Schloss und Adduktorabdrücke wie  
bei *Gruenewaldia iranica* sp. nov.

Vergleiche: *Gruenewaldia magna* sp. nov. unter-  
scheidet sich von *G. iranica* sp. nov. durch eine  
breitere und tiefere Kielfurche, den fast geraden  
Ventralrand, das Fehlen der konzentrischen Rippen  
auf der Area und Areola und durch fast doppelte  
Größe.

Lebensweise: Wie *Gruenewaldia iranica*.

Vorkommen: Zentraliran, Sevat (Nor).

#### *Gruenewaldia* sp. A.

Taf. 29, Fig. 1-4

Material: Mehrere Dutzend Bruchstücke aus (7b) [PIW1999II/283-  
286, 674].

Beschreibung: Unterscheidet sich von *Gruenewaldia  
magna* sp. nov. durch eine wesentlich kräftigere  
Ausbildung der Radialrippen, von denen zumindest  
die vorderen beiden stets den Ventralrand erreichen.  
Zwischen den Radialrippen ist die Schale konkav  
eingesenkt.

Anmerkungen: Alle Individuen der Fundschicht  
weisen eine deutlich stärkere Entwicklung der Radial-

rippen auf als die oben beschriebene *Gruenewaldia  
magna* sp. nov. Übergangsformen zwischen beiden  
Arten wurden nicht gefunden. Das vorliegende  
Material ist allerdings zu schlecht erhalten, um eine  
neue Art zu legitimieren.

#### Überfamilie **Trigonioidea** LAMARCK, 1819

#### Familie **Trigoniidae** LAMARCK, 1819

#### Gattung *Trigonia* BRUGUIÈRE, 1789

#### Untergattung *Modestella* subgen. nov.

Typusart: *Trigonia zlabachensis* HAAS, 1909.

Derivatio nominis: Modestus (lat.) = bescheiden, bezieht sich auf  
die fehlende Ornamentierung auf der Latera.

Diagnose: Wirbel opisthogyr, Latera unberippt.

Diagnosis: Beaks opisthogyrate, flank smooth.

Zugehörige Arten: *Lyriodon gaytani* KLIPSTEIN, 1843;  
*Trigonia zlabachensis* HAAS, 1909.

Vergleiche: Die beiden der neuen Untergattung  
zugewiesenen Arten besitzen auf der Latera lediglich  
konzentrische Anwachslineien, die zwar am Vorderrand  
in unregelmäßigen Abständen etwas deutlicher  
hervortreten, sich aber niemals zu echten Rippen  
verstärken. *Trigonia* s. s. (Typusart: *Venus sulcata*  
HERMANN, 1781 aus dem Lias) besitzt auf der Latera  
dagegen kräftige und regelmäßig angeordnete  
konzentrische Rippen. Solche Formen sind in der Trias  
unbekannt. *Trigonia (Protrigonia)* GUO, 1985  
(Typusart: *T. (Protrigonia) yunnanensis* GUO, 1985  
aus der Obertrias von Yunnan/China) scheint ebenfalls  
keine echten konzentrischen Rippen auszubilden,  
unterscheidet sich aber durch prosogyre Wirbel.

### TAFEL 29

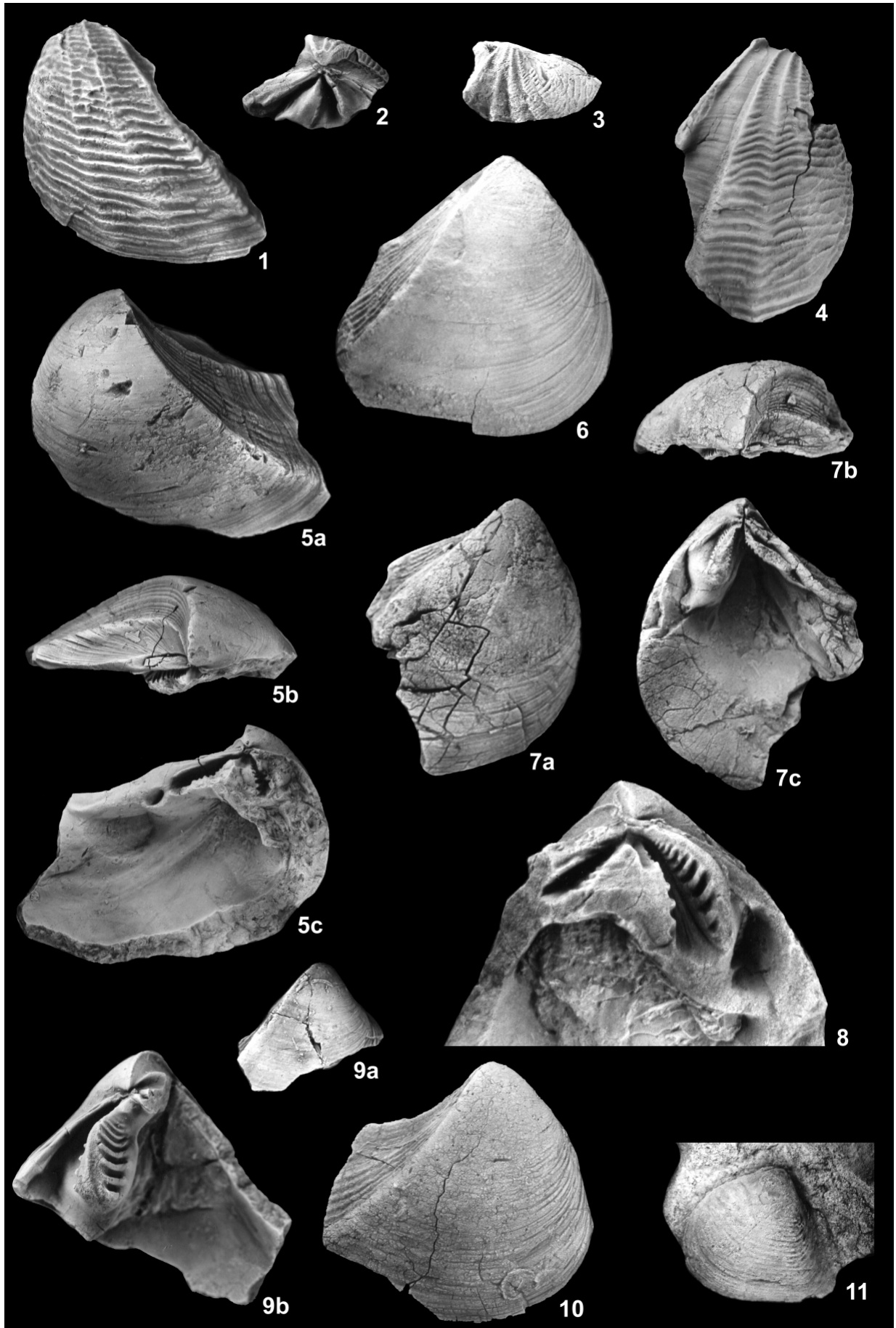
**Fig. 1-4.** *Gruenewaldia* sp. A. **1.** PIW1999II/283. Vorderes Fragment einer linken Klappe, Außenseite, x 1. **2.** PIW1999II/284. Schloss einer linken Klappe, x 1. **3.** PIW1999II/285. Wirbelbereich einer rechten Klappe, x 1. **4.** PIW1999II/286. Fragment einer rechten Klappe, Außenseite, x 1.

Alle Stücke aus dem basalen Kadir-Member bei Howz-e Khan, Lok. (7b).

**Fig. 5-10.** *Trigonia (Modestella) zlabachensis* HAAS, 1909. **5.** PIW1999II/287. Parvadeh, Horizont PAR-I 39 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. **6.** PIW1999II/288. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **7.** PIW1999II/289. Parvadeh, Horizont PAR-II 112 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. **8.** PIW1999II/290. Aliabad (3l). Linke Klappe, Schloss, x 2. **9.** PIW1999II/291. Aliabad. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Schloss x 2. **10.** PIW1999II/292. Aliabad (3l). Rechte Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 11.** *Prosogyrotrigonia iranica* FALLAHI, GRUBER & TICHY, 1983. Sammlung Paläontologisches Institut Wien (*legit* FALLAHI 1980). Linke Klappe, Außenseite, x 1.





*Trigonia (Modestella) zlabachensis* HAAS, 1909

Taf. 29, Fig. 5-10

- ? 1908 *Myophoria* cf. *emmrichii* WINKLER – HEALEY: 43, Taf. 9, Fig. 35-36.  
 \* 1909 *Trigonia zlabachensis* nov. sp. – HAAS: 163, Taf. 6, Fig. 11 a-b.  
 v 1936 *Trigonia* nov. sp. ind. – ROSENBERG: 107, Textfig. 1-2.  
 1967 *Trigonia zlabachensis* O. HAAS – ZAPFE: 428, Taf. 2, Fig. 3 a-d.  
 v 1980 *Trigonia zlabachensis* HAAS, 1909 – FALLAHI: 153, Taf. 11, Fig. 2-4.  
 v 1983 *Trigonia zlabachensis* HAAS – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 74, Taf. 2, Fig. 12.  
 1991 *Trigonia zlabachensis* HAAS, 1909 – VU KHUC: 90, Taf. 26, Fig. 9-11.

Material: Zwei linke und zwei rechte Klappen aus PAR-I 39 m [PIW1999II/287, 675], drei doppelklappige Exemplare aus PAR-I 84 m [PIW1999II/676]; drei linke und zwei rechte Klappen sowie ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-II 76 m [PIW1999II/677], eine linke und vier rechte Klappen aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/678], zwei rechte Klappen aus PAR-II 112 m [PIW1999II/289, 679], zwei rechte Klappen aus PAR-II 113 m [PIW1999II/680], vier linke und fünf rechte Klappen sowie zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-II 160 m [PIW1999II/681]; zwei rechte Klappen aus (3h) [PIW1999II/288, 682], eine rechte Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus (3j) [PIW1999II/683], drei rechte und drei linke Klappen aus (3l) [PIW1999II/290, 292, 684], zwei rechte Klappen aus (3p) [PIW1999II/685], eine rechte Klappe aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/291]; zwei rechte Klappen aus (5) [PIW1999II/686].

Beschreibung: Große und dickschalige Klappen mit opisthogyren Wirbeln. Die Latera ist ausschließlich mit konzentrischen Anwachsflächen skulptiert, die am Vorderrand in unregelmäßigen Abständen wulstartig hervortreten können, sich aber niemals zu echten Rippen verstärken (Taf. 29, Fig. 6, 10). Hinten fällt die Latera ohne Bildung einer Kielfurche steil zur Area ab, welche zehn bis 13 Radialrippen trägt, von denen eine mittlere (meist die fünfte von vorne) stärker als die übrigen ausgebildet ist (Taf. 29, Fig. 5a, 6). Die konkave Areola ist von der Area durch einen Kiel abgetrennt und bis auf Anwachsflächen unornamentiert (Taf. 29, Fig. 5b).

Das Schloss der linken Klappe besteht aus einem schmalen, aber hohen, leicht konvex gebogenen vorderen Zahn (4a), der nur auf der Innenflanke gerieft ist, einem breit dreieckigen und beiderseits gerieften zentralen (2) und einem schmalen, ziemlich unauffälligen hinteren Zahn (4b), der ungerieft ist (Taf. 29, Fig. 5c, 8). Der zentrale Zahn (2) weist an seiner dorsalen Spitze eine deutliche Einkerbung auf. Der vordere Adduktor inserierte auf einer Plattform vor dem vorderen Zahn (4a) (Taf. 29, Fig. 8). Die kleine, ovale Grube des hinteren Pedalretraktors liegt in Verlängerung der hinteren Zahngrube (3b'), darunter,

auf der Innenseite der Area, befindet sich der große Abdruck des hinteren Adduktors (Taf. 29, Fig. 5c).

Die rechte Klappe besitzt zwei schmale, vom Wirbel divergierende Zähne, der vordere (3a) beidseitig gerieft und leicht konvex gebogen (Taf. 29, Fig. 9b), der hintere (3b) auf der Innenflanke gerieft und in konkavem Bogen auf den Rand der Areola zulaufend, von dem er durch die Grube des Pedalretraktors getrennt bleibt (Taf. 29, Fig. 7c). Zwischen beiden Zähnen befindet sich keine Schlossplatte. Der vordere Adduktor liegt in Verlängerung der vorderen Zahngrube (4a'), die hintere unterhalb des hinteren Pedalretraktors.

Vergleiche: *Trigonia (Modestella) gaytani* (KLIPSTEIN, 1843) unterscheidet sich von *T. (Modestella) zlabachensis* durch die Ausbildung eines erhabenen Kiels und einer flachen Furche davor, außerdem durch einen gespaltenen Hauptzahn (2) in der linken Klappe und die beidseitige Riefung des hinteren Zahns (3b) in der rechten Klappe. Daneben gibt es weitere morphologisch ähnliche Arten, bei denen aber wegen der unvollständigen Erhaltung die Gattungszugehörigkeit unklar ist (z. B. „*Myophoria*“ *emmrichii* WINKLER, 1859).

Lebensweise: Die für den Grabvorgang nachteilige opisthogyre Drehung der Wirbel wird bei den meisten Trigoniiden durch ausgeprägte Grabskulpturen ausgeglichen (STANLEY 1977). Zwar fehlt bei *T. (Modestella) zlabachensis* eine solche Skulptur, aber das kräftige Schloss mit den tief gerieften Zähnen ermöglichte die weite Öffnung der Klappen und lässt somit darauf schließen, dass bereits ein muskulöser Fuß entwickelt war (vgl. STANLEY 1977). Die Art wird daher als flach-, aber relativ schnell grabender Bewohner mittelkörniger und von häufiger Umlagerung betroffener Substrate angesehen.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Rhät; Vietnam, Nor; fraglich Burma, Rhät.

Gattung *Prosogyrotrigonia* KRUMBECK, 1924

Typusart: *Prosogyrotrigonia timorensis* KRUMBECK, 1924 (Monotypie).

*Prosogyrotrigonia iranica* FALLAHI, GRUBER & TICHY, 1983

Taf. 29, Fig. 11

1980 *Prosogyrotrigonia* [sic] *iranica* sp. nov. – FALLAHI: 156, Taf. 8, Fig. 9-10.

- \* 1983 *Prosogyrotrigonia iranica* sp. nov. – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 75, Taf. 2, Fig. 8-9.  
 1985 *Prosogyrotrigonia yunnanensis* GUO, sp. nov. – GUO FUXIANG: 207, Taf. 29, Fig. 9-10.

Material: Eine linke Klappe aus dem Material von FALLAHI (1980) [Sammlung Paläontologisches Institut Wien].

Beschreibung: Die vorliegende linke Klappe besitzt einen gerundeten Vorderrand, einen fast geraden Ventralrand und einen schräg abgestutzten Hinterrand. Die Area ist durch einen gerundeten Diagonalrücken abgegrenzt und wie die Latera mit konzentrischen Rippen skulptiert.

Anmerkungen: Von dieser Art liegt kein eigenes Material vor. Da die Abbildungsoriginale von FALLAHI (1980) und FALLAHI, GRUBER & TICHY (1983) in der Sammlung des Paläontologischen Institutes Wien nicht aufzufinden waren, kann hier nur die Externansicht eines weniger gut erhaltenen Exemplars gegeben werden.

Vergleiche: Obwohl die Klappeninnenseiten von *Prosogyrotrigonia yunnanensis* GUO, 1985 unbekannt sind, kann auf Grund der vollständigen externen Übereinstimmung von einer Identität dieser Art mit *P. iranica* ausgegangen werden.

Lebensweise: *Prosogyrotrigonia* besitzt als einzige Gattung der Trigoniidae prosogyre Wirbel, die sich vorteilhaft für das Eingraben ins Sediment auswirken (STANLEY 1977). *P. iranica* dürfte daher trotz Fehlen einer speziellen Grabskulptur ein schnell grabender Bewohner mobiler Substrate gewesen sein.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Yunnan (China), Obertrias.

### Überordnung **Heterodonta** NEUMAYR, 1884

Anmerkungen: Im Gegensatz zu den Palaeoheterodonta entwickeln sich bei den Heterodonta die hinteren Lateralzähne getrennt von den Kardinal- und vorderen Lateralzähnen und können von diesen durch das Ligament bzw. die Nympe getrennt sein. Bei der Indizierung der Schlosszähne hat sich das von MUNIER-CHALMAS (1895) und BERNARD (1895) eingeführte System durchgesetzt. Dem Vorteil, dass homologe Schlosszähne gleich indiziert und somit direkt verglichen werden können, steht auf der anderen Seite der Nachteil gegenüber, dass die Benennung interpretativ ist, wenn frühontogenetische Stadien fehlen und die Verbindungen der Zähne beim adulten Individuum unterbrochen sind. Bei strittigen

Interpretationen wird deshalb im Folgenden die Indizierung zusätzlich zeichnerisch dargestellt.

### Ordnung **Veneroidea** ADAMS & ADAMS, 1856

Überfamilie **Lucinoidea** FLEMING, 1828

Familie **Fimbridae** NICOL, 1950

Gattung *Schafhaeutlia* COSSMANN, 1897 (pro *Gonodon* SCHAFFHÄUTL, 1863, non HELD, 1837)

Typusart: *Gonodon schafhaeutli* SALOMON, 1895 [= *Gonodon ovatum* SCHAFFHÄUTL, 1863, non *Cyprina ovata* STOPPANI, 1860, nec *Isocardia ovata* GOLDFUSS, 1837] (Monotypie).

Synonym: *Krumbeckia* DIENER, 1915 (Typusart: *Krumbeckia tambangensis* DIENER, 1915).

Anmerkungen: SCHAFFHÄUTL (1863: 382) beschrieb *Gonodon ovatum* als einzige Art seiner neuen Gattung und gab als Synonymie mit Vorbehalt *Isocardia ovata* GOLDFUSS sowie *Unicardium ovatum* (ohne Angabe von Autor) an. Die Homonymie und fragliche Synonymie dieser Arten führte zu unterschiedlichen Ansichten über die Typusart von *Schafhaeutlia*. Während STOLICZKA (1871: 247) und HAYAMI (1959: 76) die GOLDFUSS-Art als Typus betrachten, wird bei DIENER (1923: 217) und COX et al. (1969: N514) *Gonodon ovatum* SCHAFFHÄUTL, 1863 genannt, die beiden Arten also offensichtlich als verschieden angesehen. Die Originalabbildungen von SCHAFFHÄUTL (1863: Text-Fig. a-c auf S. 382) sind bei COX et al. (1969: Fig. E19) übrigens reproduziert, was wegen der inkonsequenten und nicht näher erläuterten Synonymisierung mit *Schafhaeutlia mellingi* (HAUER) in der Abbildungsbeschriftung nicht klar ist. Das Typusmaterial von *Gonodon ovatum* ist leider verlorengegangen (Dr. W. WERNER, freundl. mündl. Mitteilung). *Isocardia ovata* ist bei GOLDFUSS (1837: Taf. 140, Fig. 13, 18) nur von außen abgebildet, aber nach der Gesamtform ist es extrem unwahrscheinlich, dass diese Art mit *Gonodon ovatum* SCHAFFHÄUTL, 1863 identisch ist oder überhaupt zu *Schafhaeutlia* zu stellen ist. Zwischen beiden Arten besteht außerdem eine große zeitliche Lücke: Während *Isocardia ovata* GOLDFUSS, 1837 aus dem Malm der Frankenalb stammt, ist stratum typicum von *Gonodon ovatum* SCHAFFHÄUTL, 1863 der Hochfellnkalk, der nach TOLLMANN (1985) unterliassisches Alter besitzt. Aus jüngeren (d. h. post-unterliassischen) Schichten ist

*Schafhaeutlia* nach dem heutigen Verständnis der Gattung überhaupt unbekannt. Während die von SCHAFFHÄUTL (1863) beschriebene Art also sicher nicht mit *Isocardia ovata* GOLDFUSS, 1837 identisch ist (und vermutlich nicht einmal zur gleichen Gattung gehört), ist innerhalb der Gattung *Schafhaeutlia* der Artname *ovata* bereits durch *Cyprina ovata* STOPPANI, 1860 präoccupiert. SALOMON (1895: 169) hat deshalb den Namen *Gonodon ovatum* SCHAFFHÄUTL, 1863 durch *Gonodon schafhaeutli* nov. nom. ersetzt.

Die von KRUMBECK (1914) als „*Pomarangina* aff. *Haydeni* DIENER“ beschriebene und später von DIENER (1915) *Krumbeckia tambangensis* gen. et sp. nov. genannte Art soll sich von Vertretern der Gattung *Schafhaeutlia* durch die „schräg-ovale Gestalt der Schale und den stärker individualisierten Kardinalzahn“ unterscheiden (DIENER 1915: 131). Da diese Kriterien absolut keine Trennung der beiden Gattungen erlauben, ist *Krumbeckia* als jüngeres Synonym von *Schafhaeutlia* anzusehen. Es erscheint auf Grund der morphologischen Ähnlichkeit sogar möglich, dass es sich bei den als *Krumbeckia tambangensis* beschriebenen Stücken nur um besonders große Exemplare der in der gleichen Formation vorkommenden Art *Schafhaeutlia sphaerioides* (BOETTGER, 1880) handelt.

*Schafhaeutlia sphaerioides* (BOETTGER, 1880)

Taf. 30, Fig. 1-5; Abb. 25

- \* 1880 *Lucina (Loripes) sphaerioides* sp. nov. – BOETTGER (in: VERBEEK et al.): 37, Taf. 1, Fig. 16-17.  
 1910 *Gonodon sphaerioides* – WANNER: 738.  
 1914 *Gonodon sphaerioides* BOETTGER. – KRUMBECK: 254, Taf. 16, Fig. 19-22.  
 ? 1914 *Pomarangina* aff. *Haydeni* DIEN. – KRUMBECK: 256, Taf. 17, Fig. 36-38.  
 ? 1915 *Krumbeckia tambangensis* gen. et sp. nov. – DIENER: 131.  
 1963 *Schafhaeutlia* cf. *manzavinii* (BITTNER) – ZAPFE: 216, Taf. 3, Fig. 9.  
 1976 *Schafhaeutlia sphaerioides* BOETTGER – GU ZHIWEI et al.: 64, Taf. 23, Fig. 38-39.

- 1980 *Krumbeckia tambangensis* KRUMBECK, 1914 [sic] – FALLAHI: 185, Taf. 9, Fig. 6; Taf. 10, Fig. 2; Taf. 11, Fig. 1.  
 1983 *Krumbeckia tambangensis* DIENER, 1915 – FALLAHI, GRUBER & TICHY: 77, Taf. 1, Fig. 7; Taf. 2, Fig. 10-11; Textabb. 3-4.  
 ? 1985 *Krumbeckia tambangensis* DIENER, 1915 – GUO FUXIANG: 222, Taf. 33, Fig. 5.  
 1991 *Schafhaeutlia gigantea* (KRUMBECK, 1924) – VU KHUC: 91, Taf. 27, Fig. 6-9.  
 1991 *Schafhaeutlia xuanbaoi* VU KHUC, 1980 – VU KHUC: 92, Taf. 27, Fig. 1-5.

Material: Elf linke und 15 rechte Klappen aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/294, 296, 687], drei linke und vier rechte Klappen aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/293, 295, 297, 688]; fünf linke und fünf rechte Klappen sowie zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-II 76 m [PIW1999II/689], zwei rechte Klappen aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/690], eine rechte Klappe aus PAR-II 111,5 m [PIW1999II/691], eine rechte Klappe aus PAR-II 112 m [PIW1999II/692], eine rechte und eine linke Klappe aus PAR-II 113 m [PIW1999II/693], eine rechte Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-II (unhorizontiert) [PIW1999II/694]; zwei linke Klappen aus (2) [PIW1999II/695]; eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/696]; zwei linke Klappen aus (5) [PIW1999II/697].

Maße [mm]:

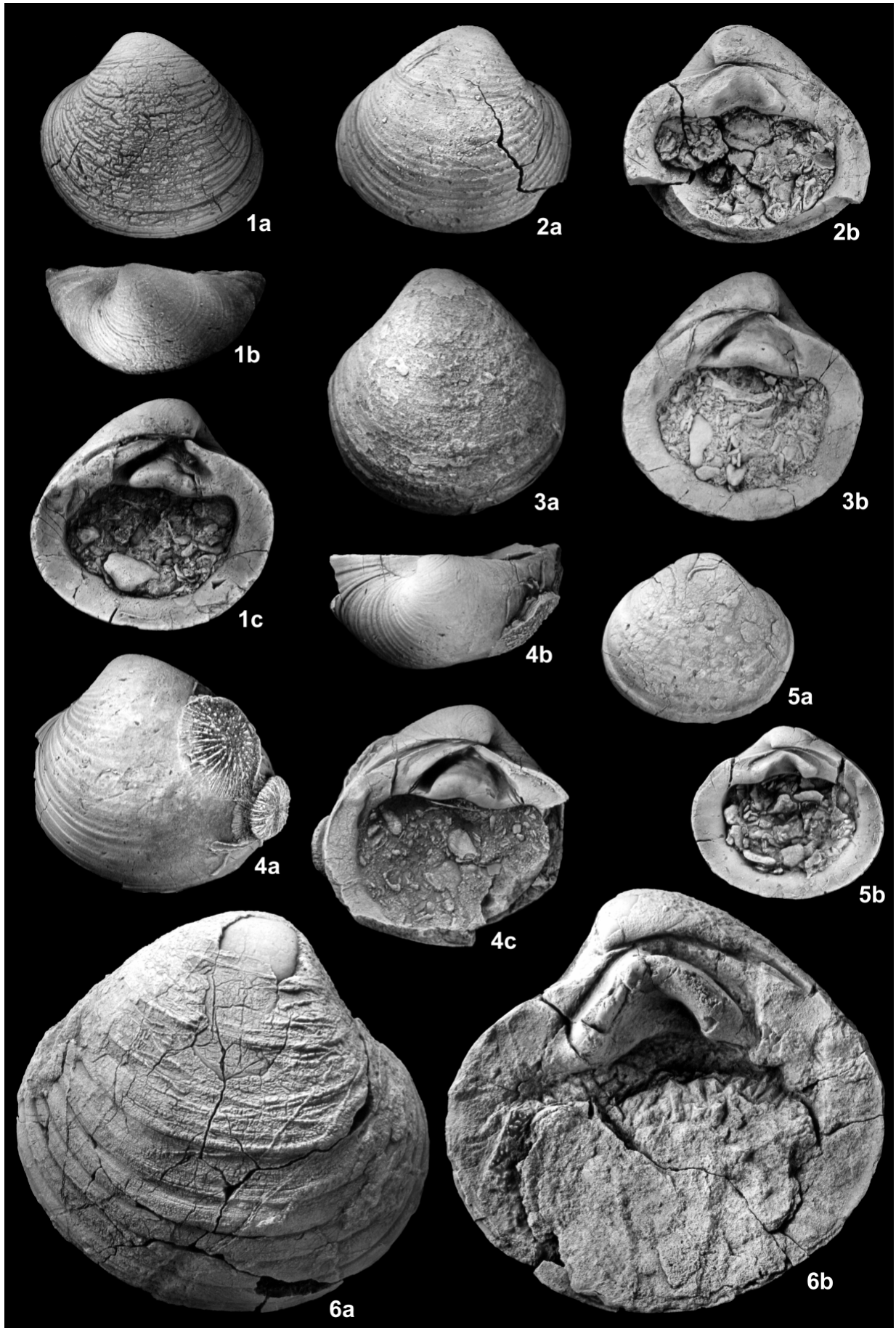
	L	H	W/2
PIW1999II/293	43	42,2	20
PIW1999II/295	44,4	45,5	19,9
PIW1999II/297	35	31,7	12

Beschreibung: Das Höhen/Längenverhältnis der dickschaligen Klappen nimmt im Laufe der Ontogenese etwas zu und liegt bei mittelgroßen Exemplaren ungefähr bei 1 (Abb. 26). Die Wölbung entspricht etwa der Länge und Höhe, sodass das Gehäuse bei doppelklappiger Erhaltung annähernd Kugelform besitzt. Die Skulptur besteht aus konzentrischen Rippen unterschiedlicher Stärke. Vor den prosogyren Wirbeln befindet sich eine kleine, unskulptierte Lunula (Taf. 30, Fig. 4b). Das Schloss der rechten Klappe besitzt zwei kräftige Zähne (3a, 3b), die kurz hinter dem Wirbel miteinander verbunden sind. Der Winkel zwischen den Zähnen nimmt im Laufe der Ontogenese etwas ab (vgl. Taf. 30, Fig. 5b mit Fig. 2b).

TAFEL 30

**Fig. 1-5. *Schafhaeutlia sphaerioides* (BOETTGER, 1880).** 1. PIW1999II/293. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. 2. PIW1999II/294. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 3. PIW1999II/295. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1. 4. PIW1999II/296. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht, c Innenseite; x 1. 5. PIW1999II/297. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1.

**Fig. 6. *Schafhaeutlia sphaerioides* (BOETTGER, 1880) var. *magna* var. nov.** PIW1999II/298. Howz-e-Khan-Member an Südflanke des Kuh-e Nayband, Lok. (10). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 0,85.



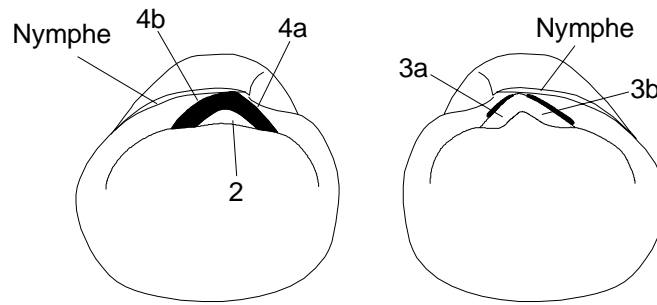


Abb. 25: Indizierung der Schlosszähne von *Schafhaeutlia*.

Oberhalb der Zähne liegen zwei schmale Zahngruben (4a', 4b'). Der cyclodonte zentrale Zahn (2) der linken Klappe greift unterhalb der beiden Zähne der Gegenklappe ein und wird oben durch die beiden großen, miteinander verbundenen Zahngruben 3a' und 3b' begrenzt (Taf. 30, Fig. 1c, 3b, 4c). Oberhalb der Zahngruben befindet sich ein schwacher vorderer (4a) und hinterer (4b) Kardinalzahn. In der Verlängerung des hinteren Kardinalzahns (4b) liegt bei einem Exemplar (Taf. 30, Fig. 4c) ein kleiner Tuberkel am hinteren Schalenrand, der Rudiment eines Lateralzahns sein könnte. Die Nymphe beginnt unterhalb der Wirbelspitze und endet auf Höhe der unteren Begrenzung der Schlossplatte.

(in VERBEEK et al. 1880) kleiner als das hier untersuchte Material, während die von FALLAHI et al. (1983) und VU KHUC (1991) beschriebenen Stücke, die als synonym mit *Schafhaeutlia sphaerioides* betrachtet werden, noch etwas größer sind. Aus einer einzigen Fundschicht der Nayband-Formation liegt noch eine weitere Population mit Individuen vor, die etwa die doppelte Größe der übrigen Stücke besitzen. In den Proportionen unterscheiden sich diese Individuen durch eine im Verhältnis zur Länge etwas größere Höhe, was aber dem allgemeinen Trend bei zunehmender Gesamtgröße folgt (Abb. 26). Da jedoch aus der Nayband-Fauna Übergangsformen fehlen, werden diese Stücke provisorisch als gesonderte Varietät beschrieben:

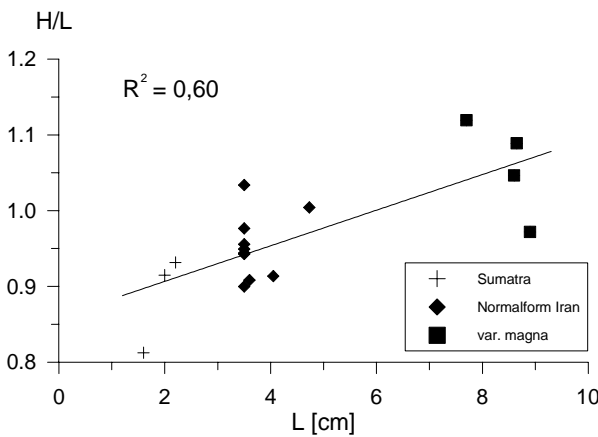


Abb. 26: Höhen/Längen-Verhältnisse bei *Schafhaeutlia sphaerioides* (BOETTGER, 1880). Sumatra: Originale von BOETTGER (1880).

Anmerkungen: Die Größe dieser Art kann stark schwanken. So sind die Typusstücke von BOETTGER

*Schafhaeutlia sphaerioides* var. *magna* var. nov.

Taf. 30, Fig. 6; Taf. 31, Fig. 1-5

Material: Acht rechte und acht linke Klappen sowie acht doppelklappige Exemplare aus (10) [PIW1999II/298-302, 698].

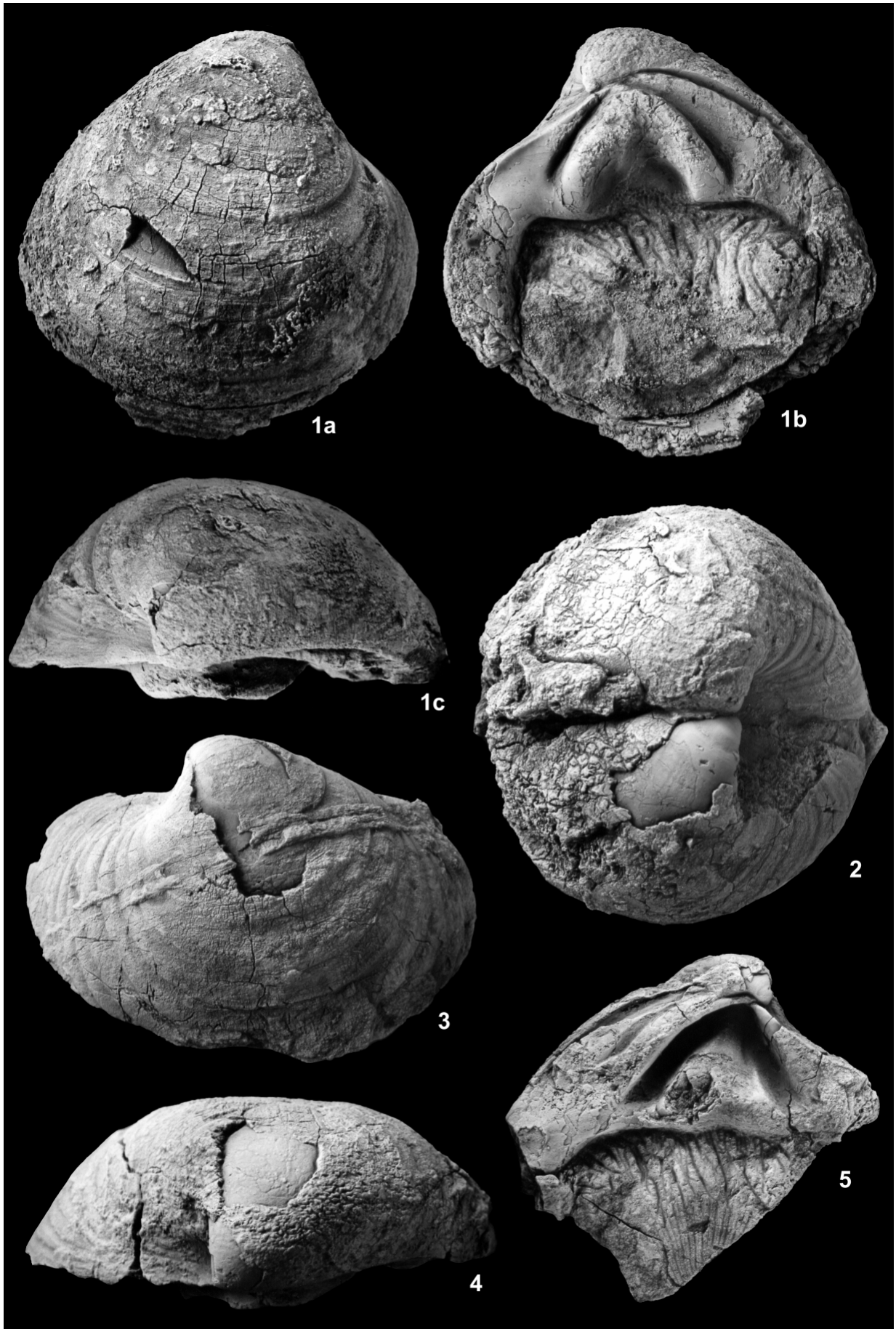
Maße [mm]:

	L	H	W/2
PIW1999II/298	89	86,5	32

Neben der etwa doppelten Größe und dem durchschnittlich etwas größeren Höhen/Längen-Verhältnis unterscheidet sich diese Varietät durch etwas größer ausgebildete konzentrische Rippen, was bei kleineren Individuen die einzige Unterscheidungsmöglichkeit zur Normalform sein dürfte. Die Ursachen des Riesenwuchses sind spekulativ, da die schwer erreichbare

TAFEL 31

Fig. 1-5. *Schafhaeutlia sphaerioides* (BOETTGER, 1880) var. *magna* var. nov. 1. PIW1999II/299. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite, c Dorsalansicht; x 1. 2. PIW1999II/300. Doppelklappiges Exemplar, Dorsalansicht (linke Klappe oben), x 1. 3. PIW1999II/301. Linke Klappe, Außenseite, x 1. 4. PIW1999II/298. Rechte Klappe, Dorsalansicht, x 1. 5. PIW1999II/302. Linke Klappe, Schloss, x 1. Alle Stücke aus dem Howz-e-Khan-Member an Südflanke des Kuh-e Nayband, Lok. (10).



Fundstelle aus Zeitgründen nicht gründlich untersucht werden konnte. Es könnte sich um eine gerontische Population handeln, oder optimale Lebensbedingungen haben zu einem schnelleren Wachstum geführt. Für letztere Interpretation könnten die größeren konzentrischen Rippen sprechen.

Lebensweise: Die kugelige Gestalt weist auf eine epibenthische Lebensweise hin. *Schafhaeutlia sphaeroides* hat vermutlich mit der abgeflachten Vorderseite frei auf der Sedimentoberfläche gelegen, wobei diese Position durch die stark eingerollten Wirbel stabilisiert wurde.

Vorkommen: Gesamter Tethysraum, Nor bis Rhät.

Fimbriidae?, gen. nov. sp. A.

Taf. 32, Fig. 1-4

1912 *Gonodus* (v. *Fimbria*) sp.– BÖCKH & LÓCZY: 4, Taf. 1, Fig. 2-3.

Material: Eine linke Klappe aus NAY 2072 m [PIW1999II/303], eine rechte Klappe aus NAY 2318 m [PIW1999II/305]; eine rechte und zwei linke Klappen aus (31) [PIW1999II/304, 306, 699].

Beschreibung: Gesamtform abgerundet-rechteckig. Latera abgeflacht, vorne und hinten entlang zweier Diagonallücken umgebogen. Wirbel prosogyr, ein kurzes Stück vor der Gehäusemitte gelegen. Skulptur aus feinen, aber scharfen konzentrischen Rippen, die sich auf der Klappenvorderseite und der Latera mit

radialen Rippen schneiden. Stärke dieser Radialrippen von vorne nach hinten sukzessive abnehmend (Taf. 32, Fig. 1a). Im Schnittbereich mit den konzentrischen Rippen werden feine Knoten gebildet. Schloss zahnlos, aber mit kräftiger Nympe (Taf. 32, Fig. 1b, 2b). Bei größeren Individuen schlossplattenähnliche Verbreiterung entlang der Innenseite des Dorsalrandes, die unterhalb des Wirbels weit nach oben gezogen und dabei nach außen gebogen ist (Taf. 32, Fig. 1b).

Anmerkungen: Diese Art wird auf Grund der Gesamtform und der Ornamentierung vorläufig zur Familie Fimbriidae gestellt. Ihre charakteristischste Eigenschaft ist das Fehlen von Schlosszähnen und die Bildung einer wulstartigen Verbreiterung der Innenseite des Dorsalrandes, die offenbar die Rotationsfläche beim Öffnen der Klappen darstellt. Möglicherweise überwächst diese Fläche im Laufe der Ontogenese juvenile Schlosszähne, die Gewissheit über die Familienzugehörigkeit geben könnten.

Überfamilie **Crassatelloidea** FÉRUSAC, 1822

Familie **Myophoricardiidae** CHAVAN, 1967

Gattung *Myophoricardium* WÖHRMANN, 1889

Typusart: *Myophoricardium lineatum* WÖHRMANN, 1889 (Monotypie).

## TAFEL 32

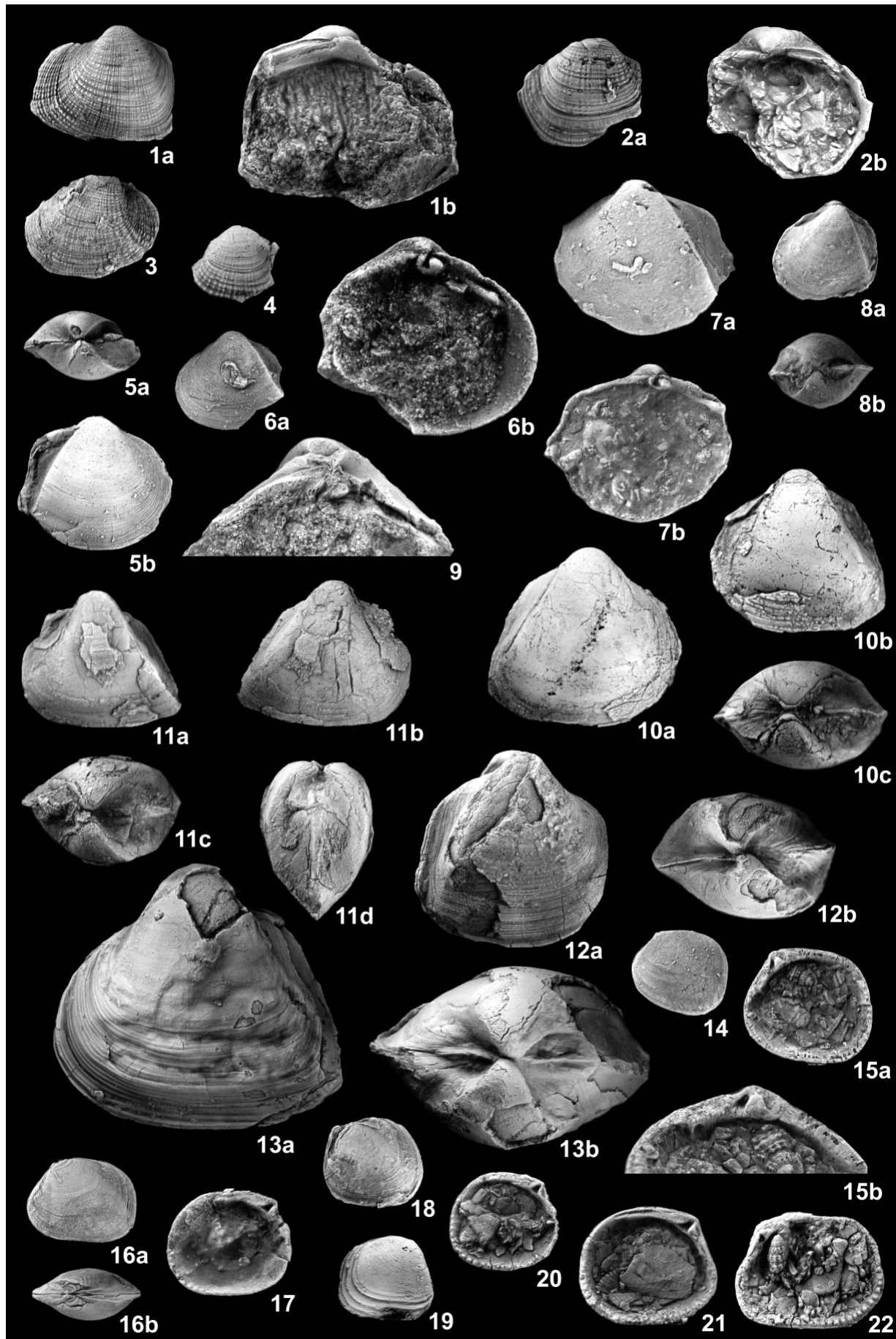
**Fig. 1-4. Fimbriidae? gen. nov. sp. A. 1.** PIW1999II/303. Profil Nayband, Horizont NAY 2072 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 1,5. **2.** PIW1999II/304. Aliabad (31). Rechte Klappe; a Außenseite x 1,5; b Innenseite x 2. **3.** PIW1999II/305. Profil Nayband, Horizont NAY 2318 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **4.** PIW1999II/306. Aliabad (31). Linke Klappe, Außenseite, x 1,5.

**Fig. 5-8. *Myophoricardium lineatum* WÖHRMANN, 1889. 5.** PIW1999II/307. NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a Dorsalansicht (rechte Klappe oben) x 1,5; b rechte Klappe x 2. **6.** PIW1999II/308. Aliabad (3a). Linke Klappe; a Außenseite x 1,5; b Innenseite x 3. **7.** PIW1999II/309. Aliabad (3p). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 4. **8.** PIW1999II/310. Aliabad. Doppelklappiges Exemplar; a Ansicht der linken Klappe, b Dorsalansicht (linke Klappe oben); x 1,5.

**Fig. 9-13. *Myophoricardium subquadratum* sp. nov. 9.** PIW1999II/311. Howz-e Khan, Lok. (6). Linke Klappe, Schloss, x 2. **10.** PIW1999II/312. Parvadeh, Horizont PAR-I 84 m. Doppelklappiges Exemplar, Steinkern mit anhaftenden Schalenresten; a rechte Klappe, b linke Klappe, c Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1. **11.** PIW1999II/313. Aliabad (3m). Doppelklappiges Exemplar, Schale größtenteils abgeplatzt; a linke Klappe, b rechte Klappe, c Dorsalansicht (rechte Klappe oben), d Rückansicht; x 1. **12.** PIW1999II/314 (Holotypus). Profil Aliabad, Horizont ALI 364 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1. **13.** PIW1999II/315. Nayband-Gebiet, *legit* Dr. SENOWBARI-DARYAN. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1.

**Fig. 14-22. *Praeconia matura* sp. nov. 14.** PIW1999II/316. Aliabad (3k). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1,5. **15.** PIW1999II/317. Aliabad. Rechte Klappe; a Innenseite x 2; b Detail von Schloss und Muskelabdrücken x 4. **16.** PIW1999II/318. Aliabad (3h). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1,5. **17.** PIW1999II/319. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 2. **18.** PIW1999II/320. Aliabad. Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1,5. **19.** PIW1999II/321. Aliabad (3f). Rechte Klappe, Außenseite, x 1. **20.** PIW1999II/322. Aliabad (3h). Linke Klappe, Innenseite, x 2. **21.** PIW1999II/323. Aliabad. Linke Klappe, Innenseite, x 2. **22.** PIW1999II/324. Aliabad (3h). Rechte Klappe, Innenseite, x 2.





*Myophoricardium lineatum* WÖHRMANN, 1889

Taf. 32, Fig. 5-8; Abb. 27

- 1863 *Cypricardia rostrata* SOW. – SCHAFFHÄUTL: 380, Taf. 65, Fig. 18 a-b.  
 \* 1889 *Myophoricardium lineatum* n. sp. – WÖHRMANN: 227, Taf. 10, Fig. 10-14.  
 1895 *Myophoricardium lineatum* WÖHRMANN – BITTNER: 117, Taf. 13, Fig. 18-22.  
 ? 1914 *Myophoricardium sublineatum* sp. nov. – KRUMBECK: 258, Taf. 16, Fig. 28.  
 ? 1927 *Myophoricardium* cf. *lineatum* WÖHRMANN – REED: 225.  
 1966 *Myophoricardium lineatum* WÖHRMANN – ALLASINAZ: 707, Taf. 55, Fig. 4-11.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus dem NAY 2075 m [PIW1999II/307]; eine linke Klappe aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/700], eine linke Klappe aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/701]; eine linke Klappe aus (3a) [PIW1999II/308], eine linke Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus (3h) [PIW1999II/702], eine rechte Klappe aus (3j) [PIW1999II/703], eine linke Klappe aus (3p) [PIW1999II/309], eine linke Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/310, 704]; ein doppelklappiges Exemplar aus (5) [PIW1999II/705].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/307	14	7,4	12	8,3
PIW1999II/310	12,8	7	12	9,1

Beschreibung: Kleinwüchsige Art mit dünnchaligen, fein konzentrisch berippten Klappen. Vorder- und Ventralrand konvex gerundet, Hinterrand vertikal abgestutzt. Wirbel prosogyr, etwa mittig gelegen. Scharfer, leicht konvex gebogener Kiel zwischen Wirbelspitze und posteroventralem Klappeneck, der eine konkav eingesenkte Area abtrennt, auf der bei guter Erhaltung eine feine Radialrippe erkennbar ist (Taf. 32, Fig. 5a). Hintere Schalenränder deutlich aus Area vorspringend. Schloss der linken Klappe mit einem schmalen, unmittelbar unter dem Wirbel ansetzenden hinteren Kardinalzahn (4b), der durch eine dreieckige, akline Zahngrube von dem stärkeren vorderen Kardinalzahn (2) getrennt wird (Taf. 32, Fig. 6b, 7b; Abb. 27). Kardinalzähne unter dem Wirbel nicht verbunden. Vorderer Lateralzahn (AII) kräftig. Hinterrand der linken Klappe und Schloss der rechten Klappe bei dem vorliegenden Material nicht erhalten.

Anmerkungen: Der Schlossbau kann durch ergänzende Literaturangaben vollständig rekonstruiert werden: Nach WÖHRMANN (1889: 227) ist der zentrale, dreieckige Kardinalzahn der rechten Klappe (3b), der in die beschriebene Zahngrube der linken Klappe greift, unter dem Wirbel mit dem vorderen Schalenrand verbunden. Beide Klappen besitzen demnach außer-

dem je einen vorderen und hinteren Lateralzahn. Der vordere Kardinalzahn (2) der linken Klappe wird als gerieft beschrieben, was an dem vorliegenden Material aus Erhaltungsgründen nicht verifiziert werden kann. Außerdem soll noch ein schwacher hinterer Kardinalzahn in der rechten Klappe vorhanden sein, der allerdings bei dem besser abgebildeten Material von BITTNER (1895: Taf. 13, Fig. 21-22) nicht erkennbar ist.

Die Zuordnung der Myophoricardiidae zu den Crassatelloidea impliziert die Indizierung der Kardinalzähne von *Myophoricardium* mit 3b/2 4b (COX et al. 1969: N581). ODHNER (1918: Fig. 8) interpretiert das Schloss der zur gleichen Familie gehörenden Gattung *Myophoriopsis* WÖHRMANN, 1889 allerdings als „cyrenoid“ (corbiculoid) und indizierte die Kardinalzähne dieser Gattung (die einen Kardinalzahn mehr in der rechten Klappe besitzt) mit 1 3b/2a 2b. In dieser Arbeit wird die erstgenannte Interpretation bevorzugt (Abb. 27), da der zentrale Zahn der rechten Klappe nach WÖHRMANN (1889) unter dem Wirbel mit dem vorderen Schalenrand verbunden ist, während die beiden Kardinalzähne der linken Klappe voneinander getrennt sind, wie das hier untersuchte Material zeigt.

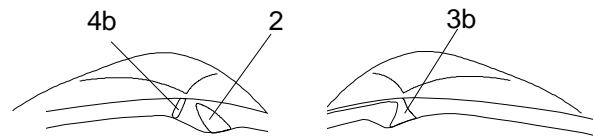


Abb. 27: Indizierung der Kardinalzähne von *Myophoricardium lineatum* WÖHRMANN, 1889. Rechte Klappe ergänzt nach der Beschreibung bei WÖHRMANN (1889: 227) und den Abbildungen bei BITTNER (1895: Taf. 13, Fig. 21-22).

Lebensweise: Relativ kurze, hinten abgestutzte Klappen sind charakteristisch für flach grabende Arten, bei denen Ein- und Ausströmöffnung bzw. sehr kurze Siphonen am hinteren Schalenrand liegen, über welchen das lebende Tier Kontakt mit dem freien Wasser hielt (STANLEY 1970: 75).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Alpen, Karn; fraglich Sumatra (Indonesien), Nor; fraglich Yunnan (China), Karn.

*Myophoricardium subquadratum* sp. nov.

Taf. 32, Fig. 9-13

Derivatio nominis: *Sub* (lat.) = nahezu, *quadratus* (lat.) = viereckig, bezieht sich auf den Umriss der Klappen.

Material: Eine rechte Klappe aus NAY 2318 m [PIW1999II/706]; ein doppelklappiges Exemplar aus ALI 364 m [PIW1999II/314]; acht doppelklappige Exemplare aus PAR-I 84 m [PIW1999II/312,

707], eine rechte Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/708], zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-II 76 m [PIW1999II/709]; sechs linke und zwei rechte Klappen sowie zwei doppelklappige Exemplare aus (3h) [PIW1999II/710], ein doppelklappiges Exemplar, eine linke und eine rechte Klappe aus (3m) [PIW1999II/313, 711]; ein doppelklappiges Exemplar aus (4) [PIW1999II/712]; zwei rechte Klappen aus (5) [PIW1999II/713]; eine linke Klappe und zwei doppelklappige Exemplare aus (6) [PIW1999II/311, 714].

Holotypus: PIW1999II/314 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Doppelklappiges Exemplar aus Aliabad, Kadir-Member, Horizont ALI 364 m. Taf. 32, Fig. 12 a-b.

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/312	34	15	31,4	21
PIW1999II/313	30	14	26,4	21
PIW1999II/314	>36	>16,5	37	23,3
PIW1999II/315	53	22,5	49	33,3

Diagnose: Großwüchsige *Myophoricardium*-Art mit einem fast geraden Ventralrand und deutlich vor der Mitte gelegenen Wirbeln.

Diagnosis: Large species of *Myophoricardium* with nearly straight ventral margin. Umbo situated distinctly anteriorly of median.

Beschreibung: Umriss subquadratisch, nur geringfügig länger als hoch. Kiel abgerundet, auf Steinkernen etwas schärfer erscheinend als bei Schalenhaltung. Skulptur aus feinen konzentrischen Rippen von asymmetrischem Querschnitt, wobei die dorsale Flanke der Rippen steiler ist als die ventrale Flanke. Ferner ist manchmal eine feine radiale Streifung vorhanden, die vermutlich auf eine durchgepauste Riefung des inneren Schalenrandes zurückgeht. Die konzentrische Skulptur setzt sich hinter dem Kiel fort. Vorderer Adduktorabdruck randnah auf etwa halber Klappenhöhe gelegen. Schloss mit zwei Kardinalzähnen in der linken und einem in der rechten Klappe. Von den Lateralzähnen ist nur bei einer linken Klappe der vordere (AII) erhalten (Taf. 32, Fig. 9).

Vergleiche: *Myophoricardium subquadratum* sp. nov. ist neben der Größe durch den fast geraden Ventralrand und die weiter vorne liegenden Wirbel sicher von *M. lineatum* zu unterscheiden. Dazu kommt ein meist etwas größeres Höhen/Längen-Verhältnis. *M. tulongensis* WEN & LAN, 1976 besitzt ebenfalls einen fast geraden Ventralrand und ein ähnliches Höhen/Längen-Verhältnis, aber deutlich weiter hinten liegende Wirbel und eine wesentlich geringere Größe. *M. puerense* GUO, 1985 dürfte ein jüngeres Synonym von *M. tulongensis* sein. „*Schizodus*“ *negrii* BITTNER, 1892 unterscheidet sich durch einen leicht gerundeten Ventralrand und einen steiler verlaufenden Kiel.

Lebensweise: Der asymmetrische Bau der Rippen verbessert durch den Widerhakeneffekt die Verankerung der Klappen, wenn der Fuß beim Eingraben in das Sediment vorgetrieben wird. Diese spezielle Anpassung lässt auf eine hohe Grabrate schließen. Interessanterweise kommt *M. subquadratum* häufig auch in feinkörnig-mergeligen Horizonten vor und nicht nur in gröberkörnigen, von regelmäßiger Umlagerung betroffenen Sedimenten, wie man bei schnell grabenden Arten erwarten würde. Der Umriss der Klappen weist wie bei *Myophoricardium lineatum* auf geringe Eingrabbtiefen hin.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

#### Familie *Astartidae* d'ORBIGNY, 1844

Anmerkung: Bei der Indizierung der Schlosszähne dieser Familie wird der gebräuchlicheren Interpretation von BERNARD (1895: 120) gefolgt, der ein lucinoides Schloss annahm. NICOL (1955) interpretierte das Astartidenschloss dagegen als „cyrenoid“ (corbiculoid).

#### Unterfamilie *Astartinae* d'ORBIGNY, 1844

#### Gattung *Praeconia* STOLICZKA, 1871

Typusart: *Astarte terminalis* ROEMER, 1842 (ursprüngliche Festlegung).

Anmerkung: Die beiden im Folgenden beschriebenen Arten sind der Erstdnachweis der Gattung *Praeconia* in der Trias.

#### *Praeconia matura* sp. nov.

Taf. 32, Fig. 14-22; Abb. 28

Derivatio nominis: *Maturus* (lat.) = frühzeitig, bezieht sich auf das stratigraphische Auftreten.

Material: Eine linke Klappe aus NAY 1352,3 m [PIW1999II/715]; eine rechte Klappe aus (3f) [PIW1999II/321], vier linke und eine rechte Klappe sowie zwei doppelklappige Exemplare aus (3h) [PIW1999II/318-319, 322, 324, 716], ein doppelklappiges Exemplar aus (3k) [PIW1999II/316], drei linke und eine rechte Klappe sowie zwei doppelklappige Exemplare aus (3l) [PIW1999II/717], eine linke und eine rechte Klappe sowie vier doppelklappige Exemplare aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/317, 320, 323, 718].

Holotypus: PIW1999II/323 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member. Taf. 32, Fig. 21.

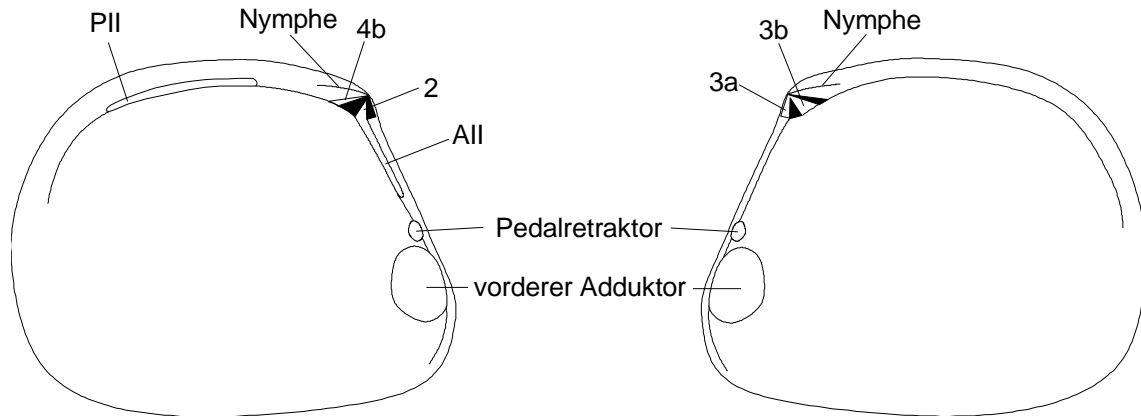


Abb. 28: Schloss und vordere Muskelabdrücke von *Praeconia matura* sp. nov.

Maße [mm]:

	L	H	L/H	W	W/2
PIW1999II/316	11,5	9,8	1,17	5	-
PIW1999II/317	12	10,5	1,14	-	2,6
PIW1999II/318	13	9,9	1,31	6,3	-
PIW1999II/319	11,5	9,5	1,21	-	2,5
PIW1999II/320	11,9	10,4	1,14	6,2	-
PIW1999II/321	17,2	14,7	1,17	-	6,5
PIW1999II/322	10	9	1,11	-	-
PIW1999II/323	12,7	11	1,15	-	3,1
PIW1999II/324	13,7	10,7	1,28	-	4

Diagnose: Klappen im Verhältnis zur Länge relativ hoch, ohne ausgeprägte mediane Depression. Hinterer Diagonalrücken ziemlich flach. Ventralrand gerade bis leicht konvex.

Diagnosis: Valves relatively high in relation to length, without distinct median depression. Posterior diagonal ridge faint. Ventral margin straight to slightly convex.

Beschreibung: Kleinwüchsige *Praeconia*-Art. Umriss der Klappen trapezoidal, Höhe am Hinterrand etwas größer als am Vorderrand. Wirbel klein, prosogy und weit vorne gelegen. Diagonalrücken flach abgerundet. Skulptur aus konzentrischen Anwachslineien, die sich zu feinen Rippen verstärken können (Taf. 32, Fig. 16b). Wölbung im Allgemeinen gering, kann aber spätontogenetisch überproportional schnell zunehmen. Bei dem auf Taf. 32, Fig. 19 abgebildeten Individuum wird die Wölbung durch nur drei, von tiefen Furchen getrennten Anwachsbander fast verdoppelt. Schloss der rechten Klappe mit einem schmalen vorderen (3a) und einem dreieckigen zentralen (3b) Kardinalzahn (Taf. 32, Fig. 15, 22; Abb. 28), denen ein kräftigerer vorderer (2) und schmalerer (4b) hinterer Kardinalzahn in der Gegenklappe gegenüberstehen (Taf. 32,

Fig. 17, 20-21; Abb. 28). Der vordere Lateralzahn der linken Klappe (AII) stößt in stumpfen Winkel mit dem ventralen Ende des vorderen Kardinalzahns (2) zusammen, der lange, schlossrandparallele hintere Lateralzahn (PII) beginnt hinter der schmalen, aber deutlichen Nymphe. Außerhalb des Schlossbereiches ist der innere Schalenrand mit kräftigen Dentikeln besetzt. Vorderer Adduktorabdruck durch einen Steg abgegrenzt, davor der kleinere Abdruck des Pedalretraktors (Taf. 32, Fig. 15b).

Vergleiche: *Praeconia tetragona* (TERQUEM, 1855) aus dem Unterjura ist größer, im Verhältnis zur Höhe länger und besitzt einen flachen Mediansulcus, dem eine leichte Einbuchtung des Ventralrandes entspricht.

Lebensweise: Vermutlich eine flach grabende Art ohne ausgeprägte Siphonen, die über den breit gerundeten Hinterrand direkten Kontakt zum freien Wasser hielt.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

#### *Praeconia* sp. A

Taf. 33, Fig. 1 a-b

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/325].

Maße [mm]:

	L	H	L/H	W
PIW1999II/325	15,3	10,7	1,43	8

Beschreibung: Kleine, relativ langgestreckte und mäßig gewölbte *Praeconia*-Art von gerundet-rechteckigem Umriss, die bis auf die Anwachsstreifung unskulptiert ist. Schwache radiale Depression, die eine leichte Einbuchtung des

ansonsten geraden Ventralrandes bewirkt. Dorsalrand nach hinten abfallend, Gehäusehöhe dadurch hinten niedriger als vorne. Innere Schalenränder mit kräftigen Dentikeln besetzt.

Anmerkungen: Diese Art unterscheidet sich von den meisten anderen Arten der Gattung *Praeconia* durch eine Verschmälerung des Gehäuses nach hinten, die durch den nach hinten abfallenden Dorsalrand bewirkt wird. Ansonsten ist sie der liassischen Art *Praeconia tetragona* (TERQUEM, 1855) sehr ähnlich.

Unterfamilie **Opinae** CHAVAN, 1952

Gattung *Coelopsis* FISCHER, 1887

Untergattung *Coelopsis* FISCHER, 1887

Typusart: *Cardita lunulata* J. SOWERBY, 1819 (Monotypie).

*Coelopsis (Coelopsis) aurea* sp. nov.

Taf. 33, Fig. 2-3

Derivatio nominis: *Aureus* (lat.) = golden.

Material: Eine linke und eine rechte Klappe aus (3h) [PIW1999II/326-327].

Holotypus: PIW1999-II/326 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3h). Taf. 33, Fig. 2 a-b.

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/326	6,4	7,5
PIW1999II/327	5,5	6,4

Diagnose: *Coelopsis* mit kräftiger konzentrischer und fehlender radialer Skulptur auf der Latera. Lunula und Area unskulptiert. Ventralrand gerade, Latera mittig nicht eingesenkt.

Diagnosis: *Coelopsis* with strong commarginal ribs on the flat flank. Radial ribs lacking. Lunula and escutcheon without ornamentation. Ventral margin straight, flank without median depression.

Beschreibung: Die Klappen gliedern sich in eine tief eingesenkte Lunula, die nur eine feine Anwachsstreifung trägt, eine mit kräftigen konzentrischen Rippen versehene Latera und eine durch einen Kiel abgetrennte, konkav eingesenkte Area, die bis auf die Anwachsstreifung ebenfalls unskulptiert ist. Die Latera ist eben. Der gerade Ventralrand bildet mit dem abgestutzten Hinterrand einen rechten Winkel, in dem

die Fortsetzung des Kiels etwas vorspringt. Vorne krümmen sich die Klappen ohne Ausbildung eines Kiels zur Lunula hin um, wobei die Berippung noch ein Stück mitgenommen wird. Das Schloss hat die für die Gattung typische Form mit zwei schmalen, schräggestellten Zähnen (2, 4b) in der linken und einem kräftigen prosoklinen Zahn (3b) in der rechten Klappe.

Vergleiche: *Coelopsis (Coelopsis) affinis* (LAUBE, 1865) aus den Cassianer Schichten unterscheidet sich durch die stets vorhandenen feinen Radialrippen von *C. (Coelopsis) aurea* sp. nov. Die jurassische *C. (Coelopsis) lorieri* (d'ORBIGNY, 1850) besitzt einen breiteren Kiel und ist etwa dreimal so groß. „*C. affinis*“ BIGOT, 1895 (non LAUBE, 1865) ist ebenfalls wesentlich größer und vorne weniger gerundet.

Lebensweise: Die Lebensweise der ausgestorbenen Unterfamilie Opinae ist bisher kaum Gegenstand funktionsmorphologischer Untersuchungen gewesen. ABERHAN & HILLEBRANDT (1999) interpretierten die aberrante unterjurassische Gattung *Opisoma* STOLICZKA, 1871 als epibenthische, teilweise ins Sediment eingesunkene Liegeform, die mit der Vorderseite orthothetisch auf dem Substrat ruhte. *Coelopsis* entspricht mit seiner breiten, abgeflachten Vorderseite und den stark eingedrehten prosogyren Wirbeln ebenfalls eher dem Paradigma einer orthothetisch-epibenthischen als einer grabenden Lebensweise. Die geringe Größe und Dünnschaligkeit erfordert allerdings eine zusätzliche Verankerung, die vermutlich über einen im Bereich der Lunula austretenden Byssus erreicht wurde. *Coelopsis aurea* wird deshalb epibyssate Art interpretiert, die auf Grund ihrer Dünnschaligkeit vermutlich in ruhigerem Milieu lebte.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

*Coelopsis (Coelopsis) krumbecki* sp. nov.

Taf. 33, Fig. 4 a-c

1923 *Coelopsis (Cryptocoelopsis) aff. loculari* BITTNER sp. – KRUMBECK: 213, Taf. 15, Fig. 11 a-c.

Derivatio nominis: Nach L. KRUMBECK, der die obertriadischen Muschelfaunen des indonesischen Archipels beschrieb.

Material: Eine linke Klappe aus (3k) [PIW1999II/328].

Holotypus: PIW1999II/328 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Aliabad, Howz-e-Khan-Member, Horizont (3k). Taf. 33, Fig. 4 a-c.

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/328	8,4	11

Diagnose: Latera zwischen einem breiteren vorderen und einem schmäleren, aber schärferen hinteren Kiel tief eingesenkt, mit kräftigen konzentrischen und schwachen radialen Rippen verziert. Lunula tief und unskulptiert.

Diagnosis: Flank sunken between a wider anterior and a more narrow but sharper posterior carina, ornamented with strong commarginal and weak radial ribs. Lunula deep, without any ornamentation.

Beschreibung: Klappen mit vorne liegenden, stark eingedrehten Wirbeln und tiefer Lunula. Die konzentrische Berippung läuft noch um den vorderen Kiel herum und bricht erst am Rand der Lunula ab; nach hinten setzt sie sich in abgeschwächter Form über die konkave Area fort. Die schwachen Radialrippen sind kurz vor dem hinteren Kiel am deutlichsten ausgebildet. Das Schloss der linken Klappe besitzt zwei Zähne (2, 4b), die eine spitz dreieckige Grube (3b') zur Aufnahme des Kardinalzahnes der Gegenklappe einschließen. Der vordere Zahn (2) ist prosoklin, der hintere (4b) liegt schlossrandparallel und somit praktisch waagrecht.

Anmerkungen: Die vorliegende linke Klappe stimmt mit der von KRUMBECK (1923) als *Coelopsis* (*Cryptocoelopsis*) aff. *loculari* abgebildeten Art in allen Merkmalen überein. Die von BITTNER (1895) vorgeschlagene Untergattung *Cryptocoelopsis* mit der Typusart *Opis* (*Coelopsis*) *locularis* BITTNER, 1895 umfasst Formen, deren Lunula zu einer allseitig geschlossenen Kammer modifiziert ist, die allerdings möglicherweise einen Sexualdimorphismus darstelle. Auf den Abbildungen von KRUMBECK (1923) ist dieses Phänomen jedoch nicht erkennbar. Nach dem in dieser Hinsicht etwas unklaren Text bezieht KRUMBECK den Begriff „Lunulartasche“ offenbar fälschlicherweise auf den unskulptierten inneren Teil der Lunula.

Vergleiche: „*Opis*“ *ladina* BITTNER, 1895 aus den Cassianer Schichten unterscheidet sich durch eine weit weniger tiefe Lunula und eine schmalere Einsenkung der Latera von der neuen Art.

Lebensweise: Wie *Coelopsis* (*Coelopsis*) *aurea*.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Seran (Indonesien), Nor.

#### *Coelopsis* (*Coelopsis*) sp. A

Taf. 33, Fig. 7 a-b

Material: Eine rechte Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/329].

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/329	>10,5	>11

Beschreibung: Eine stark gekrümmte rechte Klappe mit weit nach vorne gedrehtem Wirbel und extrem großer und tiefer Lunula. Latera durch je einen scharfen Kiel gegen Lunula und Area abgegrenzt, im vorderen Bereich konvex gewölbt, kurz vor dem hinteren Kiel konkav eingesenkt. Skulptur auf der Latera mit acht Radialrippen, von denen die erste und dritte besonders kräftig sind, sowie gleichmäßig kräftigen konzentrischen Rippen. Zwischen den vorderen Radialrippen ist die Schale jeweils leicht, zwischen vorderem Kiel und der ersten Radialrippe deutlich konkav eingesenkt. Die ebenfalls konkave Area ist mit etwas abgeschwächten konzentrischen Rippen verziert. Das Schloss der vorliegenden rechten Klappe besitzt den gattungstypischen, relativ kräftigen, prosoklinen Kardinalzahn 3b.

Anmerkungen: Das vorliegende Stück repräsentiert sicher eine neue Art, lässt aber nicht genügend Merkmale für eine vollständige Diagnose erkennen.

Gattung *Opis* DEFRANCE, 1825

Untergattung *Trigonopsis* FISCHER, 1887

Typusart: *Cardita similis* J. SOWERBY, 1819 (Monotypie).

Anmerkungen: Das Fehlen einer differenzierten Lunula und die stark prosogyren Wirbel sprechen bei den im Folgenden beschriebenen Arten für eine Zuordnung zu *Opis* (*Trigonopsis*), obwohl das Gehäuse weniger prosoklin ist und die Wirbel kleiner sind und weniger hoch aufragen als bei den jurassischen Arten dieser Untergattung. Für eine Abtrennung als eigene Untergattung erscheinen diese Unterschiede jedoch nicht ausreichend.

*Opis* (*Trigonopsis*?) *eumorpha* sp. nov.

Taf. 33, Fig. 5 a-d

? 1929 *Opis* aff. *laubei* BITTNER – DOUGLAS: 638.

Derivatio nominis: Eϋ (gr.) = gut, μορφη (gr.) = die Form.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 1949 m [PIW1999II/330]; eine linke Klappe aus Aliabad (3o) [PIW1999II/719].

Holotypus: PIW1999II/330 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Doppelklappiges Exemplar von der Südostflanke des Kuh-e Nayband, Howz-e-Khan-Member, Horizont NAY 1949 m. Taf. 33, Fig. 5 a-d.

Maße [mm]:

	L	H	W
PIW1999II/330	5,3	6,9	4,6

Diagnose: Kleinwüchsige Art mit leicht prosoklinen Klappen, denen eine Lunula fehlt. Konzentrische Skulptur auf Vorderseite und Latera, Gitterskulptur auf Area. Latera mit tiefer radialer Depression.

Diagnosis: Small species with slightly prosocline valves, lacking a lunula. Weak commarginal ribs on anterior side and flank, latticed ornamentation on escutcheon. Flank with deep radial depression.

Beschreibung: Vorderseite unter den kleinen, stark nach vorne gekrümmten Wirbeln nur andeutungsweise eingesenkt. Latera vorne konvex gewölbt, hinten zu einer radialen Depression eingetieft; Ventralrand in diesem Bereich eingebuchtet. Hinterer Schalenrand abgestutzt, aber weit genug ausgezogen, um aus der konkaven Area deutlich herauszuragen. Skulptur auf Vorderseite und Latera aus schwachen, regelmäßig-konzentrischen Rippen, die sich auf der Area mit gleichstarken Radialrippen zu einer feinen Gitterskulptur überlagern. Der Schlosszahn der rechten Klappe (3b) ist an den Flanken gerieft.

Vergleiche: Unterscheidet sich von *Opis laubei* BITTNER, 1895 durch den schärferen hinteren Kiel.

Lebensweise: Wie bei *Coelopsis* weist die Gehäusemorphologie auf eine immobile Lebensweise hin, bei der die abgeflachte Vorderseite der Sedimentoberfläche auflag. Allerdings ließen die geschlossenen Klappen keinen Platz für einen Byssusaustritt (Taf. 33, Fig. 5d), sodass bei *Opis (Trigonopsis?) eumorpha* die Stabilisierung auf andere Art erfolgt sein muss. Denkbar ist etwa eine teilweise eingegrabene Lebendstellung, die jedoch bei der geringen Größe und Dünnschaligkeit nur in relativ ruhigen Milieus ausreichende Stabilität gewährleisten würde.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät.

*Opis (Trigonopsis?) douglasi* sp. nov.

Taf. 33, Fig. 6 a-b

1998 *Cassianella* sp. – CHEN CHUZHEN: 301, Taf. 1, Fig. 13.

Derivatio nominis: Nach J. A. DOUGLAS, der als erster Fossilien der Nayband-Formation beschrieb.

Material: Fünf linke und vier rechte Klappen aus (2c) [PIW1999II/331, 720].

Holotypus: PIW1999II/331 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Rechte Klappe aus Nayband-Ort, Bidestan-Member?, Lokalität (2c). Taf. 33, Fig. 6 a-b.

Maße [mm]:

	L	H
PIW1999II/331	>6,5	8,2

Diagnose: Kleinwüchsige Art mit kaum nach vorne geneigten Klappen, die auf Vorderseite und Latera mit regelmäßigen konzentrischen Rippen skulptiert sind. Area bis auf Anwachsstreifung glatt. Keine Lunula vorhanden. Latera vor Arealkiel nur leicht eingesenkt.

Diagnosis: Small species with scarcely prosocline valves. Regularly commarginal ribs on anterior side and flank. Escutcheon with growth lines only. Lunula absent. Flank in front of posterior carina only slightly depressed.

Beschreibung: Die flache, unter dem Wirbel leicht eingesenkte Vorderseite biegt unter Ausbildung eines breitgerundeten Diagonalrückens zur Latera um, welche nach hinten durch einen scharfen Arealkiel begrenzt wird. Die hinteren Schalenränder sind relativ weit ausgezogen und ragen entsprechend deutlich aus der konkaven Area heraus. Die Skulptur des vorderen Klappenteils und der Latera besteht aus konzentrischen Rippen, die bis zum Arealkiel reichen. Auf der Area selbst findet sich nur eine feine konzentrische Anwachsstreifung. Die Schlosszähne der linken Klappe sind auffallend stark, die Zahngrube 3b' dagegen sehr schmal.

Vergleiche: Das von CHEN CHUZHEN (1998) aus West-Xinjiang (China) unter dem Namen „*Cassianella* sp.“ beschriebene Exemplar ist eindeutig *Opis (Trigonopsis?) douglasi* sp. nov. zuzurechnen. *O. (Trigonopsis?) eumorpha* unterscheidet sich von *O. (Trigonopsis?) douglasi* durch die tiefe Radialfurche auf der Latera und durch die Gitterskulptur auf der Area.

Lebensweise: Wie *Opis (Trigonopsis?) eumorpha*.

Vorkommen: Zentraliran, Nor; Pamir (West-Xinjiang, China), Nor.

Überfamilie **Carditoidea** FLEMING, 1820

Familie **Carditidae** FLEMING, 1828

Unterfamilie **Carditamerinae** CHAVAN, 1969

Gattung *Tutcheria* COX, 1946

Maße [mm]:

Typusart: *Cardium submulticostatum* D'ORBIGNY,  
1850 (ursprüngliche Festlegung).

	L	H
PIW1999II/332	6,8	6,9

*Tutcheria cloacina* (QUENSTEDT, 1856)

Taf. 33, Fig. 8 a-b; Abb. 29

- \* 1856 *Cardium cloacinum* sp. nov. – QUENSTEDT: 31, Taf. 1, Fig. 37.  
1868 *Cardium cloacinum* QUENST. – PFLÜCKER Y RICO: 414, Taf. 7, Fig. 5.  
1869 *Cardium cloacinum* QUENST. – FISCHER-OOSTER: 70, Taf. 4, Fig. 9.  
1904 *Cardium cloacinum*, QU. – REYNOLDS & VAUGHAN: 207, Text-Fig. 6.  
1912 *Cardita (Palaeocardita) cloacina* QUENST. – BÖCKH & LÓCZY: 7, Taf. 1, Fig. 4-7.  
1969 *Cardium cloacinum* QUENSTEDT 1856 – WILL: 96, Abb. 34-35.  
non 1976 *Cardium cloacinum* QUENSTEDT – MA QIHONG et al.: 255, Taf. 23, Fig. 18. [= *Vietnamocardium lanpingense* (GUO, 1985)].  
non 1985 *Cardium (Tulongocardium) cloacinum* QUENSTEDT – ZHANG ZUO-MING et al.: 48, Taf. 7, Fig. 10.  
1999 *Tutcheria cloacina* (QUENSTEDT, 1856) – IVIMEY-COOK et al.: 115, Taf. 16, Fig. 11-12.

Material: Eine rechte Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/332].

Beschreibung: Eine kleine rechte Klappe von fast kreisrundem Umriss, deren niedriger, prosogyrer Wirbel ein kurzes Stück vor der Mitte liegt. Vor dem Wirbel senkt sich der Schalenrand zu einer tiefen Lunula ein. Die Skulptur besteht aus zahlreichen, ziemlich breiten Radialrippen, denen eine Kerbung des inneren Schalenrandes entspricht. Zwei komarginale, ziemlich weit auseinanderliegende Wachstumsunterbrechungslinien bewirken außerdem eine deutliche Stufung der Schalenaußenseite. Die beiden homomyaren Adduktorabdrücke sind durch die integri-palliate Mantellinie verbunden. Das Schloss (Abb. 29) besitzt einen tuberculiformen vorderen Lateralzahn AI, der durch die Zahngrube AII' von der Lunula getrennt ist, einen prosoklinen, relativ schmalen Kardinalzahn 3b sowie die beiden hinteren Lateralzähne PI und PIII (Indizierung nach COX 1946: 36). Die kräftige Nympe, welche die hinteren Lateralzähne von den Kardinalzähnen trennt, ist unter dem Wirbel mit dem vorderen Dorsalrand verbunden.

## TAFEL 33

**Fig. 1. *Praeconia* sp. A.** PIW1999II/325. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1,5.

**Fig. 2-3. *Coelopsis (Coelopsis) aurea* sp. nov.** 2. PIW1999II/326. Aliabad (3h). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 3. 3. PIW1999II/327. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 3.

**Fig. 4. *Coelopsis (Coelopsis) krumbecki* sp. nov.** PIW1999II/328. Aliabad (3k). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite, c Dorsalansicht; x 3.

**Fig. 5. *Opis (Trigonopsis) eumorpha* sp. nov.** PIW1999II/330 (Holotypus). Profil Nayband, Horizont NAY 1949 m. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (linke Klappe oben), c Rückseite, d Vorderseite; x 3.

**Fig. 6. *Opis (Trigonopsis?) douglasi* sp. nov.** PIW1999II/331 (Holotypus). Nayband-Ort (2). Rechte Klappe; a Seitenansicht, b Vorderansicht; x 3.

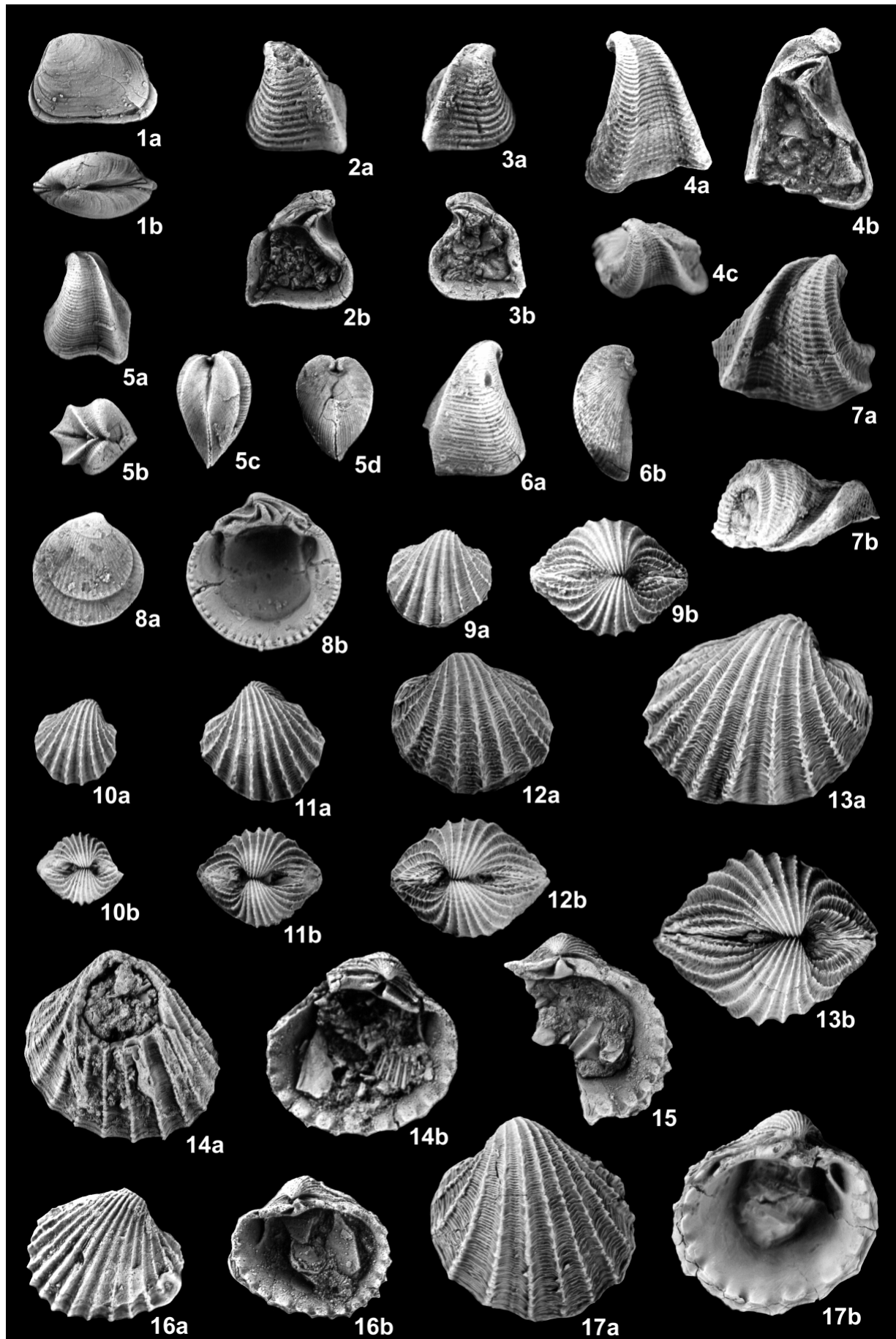
**Fig. 7. *Coelopsis (Coelopsis) sp. A.*** PIW1999II/329. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Dorsalansicht; x 3.

**Fig. 8. *Tutcheria cloacina* (QUENSTEDT, 1856).** PIW1999II/332. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite x 3; b Innenseite x 4.

**Fig. 9-15, 17. *Palaeocardita iranica* sp. nov.** 9. PIW1999II/333. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe x 1; b Dorsalansicht (linke Klappe oben) x 1,5. 10. PIW1999II/334. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht (linke Klappe oben); x 2. 11. PIW1999II/335. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 2. 12. PIW1999II/336. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1,5. 13. PIW1999II/337. Profil Nayband, Horizont NAY 2075 m. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht (linke Klappe oben); x 1,5. 14. PIW1999II/338. Parvadeh, Horizont PAR-II 129 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 15. PIW1999II/339. Parvadeh, Horizont PAR-II 129 m. Rechte Klappe, Innenseite, x 1,5. 17. PIW1999II/340 (Holotypus). Profil Nayband, Horizont NAY 1905,7 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5.

**Fig. 16. *Palaeocardita iranica* sp. nov. var. *multiradiata* var. nov.** PIW1999II/341. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2.





Anmerkungen: QUENSTEDT (1856) erwähnte bei der Beschreibung der Art nur die Existenz von Seitenzähnen, aber das abgebildete Exemplar stimmt auch morphologisch gut mit dem hier vorliegenden Stück überein. Die von WILL (1969) bei der Neubeschreibung des Holotypus angegebene Zahl von 33 Radialrippen dürfte ebenfalls in etwa übereinstimmen, obwohl sich die exakte Rippenzahl bei dem vorliegenden Stück nicht angeben lässt, da die randlichen Rippen abgeschliffen sind. Das Schloss ist erstmals von BÖCKH & LÓCZY (1912) gut abgebildet und im Detail beschrieben worden, wobei allerdings die kräftige Nympe als zweiter Kardinalzahn missdeutet wurde. Die kräftige Ausbildung der Nympe und ein relativ schmaler Kardinalzahn 3b sind auch die wichtigsten Unterschiede zu jurassischen Arten der Gattung *Tutcheria*.

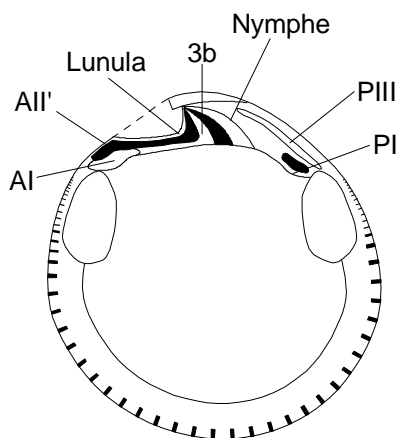


Abb. 29: Klappeninnenseite (rechte Klappe) von *Tutcheria cloacina* (QUENSTEDT, 1856).

Lebensweise: Der runde Umriss der Klappen und das Fehlen eines Pallialsinus weisen auf eine flach grabende Lebensweise hin (vgl. auch NEWTON 1987: Fig. 53).

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Mitteleuropa, Rhät; Alpen, Rhät.

Unterfamilie **Palaeocarditinae** CHAVAN, 1969

Gattung *Palaeocardita* CONRAD, 1867

Typusart: *Cardium austriacum* v. HAUER, 1853 (ursprüngliche Festlegung).

Anmerkungen: *Palaeocardita* besitzt ein modifiziertes lucinoides Schloss, bei dem die beiden Kardinalzähne der rechten Klappe so weit nach vorne gerückt sind,

dass der Kardinalzahn 3b die zentrale Stellung unterhalb des Wirbels einnimmt und dem Schloss dadurch einen „cyrenoiden“ Anschein gibt (vgl. CHAVAN in COX et al. 1969: N543). Der vordere Kardinalzahn der linken Klappe (2) ist morphologisch sehr variabel und kann eine einfache schlossrandparallele Leiste bilden, oder das proximale Ende ist verdickt und winklig von dem vorderen Abschnitt der Lamelle abgesetzt, welcher dann einen (meist schwachen) vorderen Lateralzahn (AII) bildet oder ganz reduziert wird (vgl. Anmerkungen zu *Palaeocardita iranica* sp. nov.).

*Palaeocardita iranica* sp. nov.

Taf. 33, Fig. 9-15, 17

? 1998 *Palaeocardita langnongensis* WEN et LAN – CHEN CHUZHEN: 303, Taf. 1, Fig. 3-5.

Derivatio nominis: Nach dem Fundland.

Material: Zwei linke Klappen aus NAY 1905,7 m [PIW1999II/340, 721], 54 doppelklappige Exemplare aus NAY 2075 m [PIW1999II/333-337, 722], eine rechte Klappe und ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 2318 m [PIW1999II/723]; ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 68 m [PIW1999II/724]; eine linke Klappe aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/725], drei linke und zwei rechte Klappen aus Parvadeh PAR-II 129 m [PIW1999II/338-339, 726]; vier linke und eine rechte Klappe sowie vier doppelklappige Exemplare aus (3a) [PIW1999II/727], zwei rechte und eine linke Klappe sowie vier doppelklappige Exemplare aus (3h) [PIW1999II/728], eine linke Klappe und sechs doppelklappige Exemplare aus (3i) [PIW1999II/729], eine linke und drei rechte Klappen sowie 16 doppelklappige Exemplare aus Aliabad (3l) [PIW1999II/730], drei rechte Klappen und sieben doppelklappige Exemplare aus (3m) [PIW1999II/731], eine linke und vier rechte Klappen sowie zehn doppelklappige Exemplare aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/732]; ein doppelklappiges Exemplar aus (5) [PIW1999II/733].

Holotypus: PIW1999II/340 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe von der Südostflanke des Kuh-e Nayband, Howz-e-Khan-Member, Horizont NAY 1905,7 m. Taf. 33, Fig. 17 a-b.

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen [n (R)]:

	L	aL	H	W	W/2	n (R)
PIW1999II/333	19,2	8	7,7	13,8	-	14
PIW1999II/334	7,7	3	7,8	6,5	-	14
PIW1999II/335	11,2	4,5	10,9	8,8	-	14
PIW1999II/336	18,8	6,3	7	14,1	-	15
PIW1999II/337	27,8	8,4	>13,6	>21	-	14
PIW1999II/338	-	-	22,7	-	-	17
PIW1999II/340	25	10,9	25	-	10,9	15

Diagnose: *Palaeocardita* mit leistenförmigem, schlossrandparallel verlaufendem Kardinalzahn 2 und schwachem Kardinalzahn 4b. Wirbel prosogyr.

Ornamentierung aus 13 bis 17, durchschnittlich 14 bis 15 Radialrippen und einer schuppigen konzentrischen Skulptur.

Diagnosis: *Palaeocardita* with ledge-like anterior cardinal tooth 2, extending parallel to the hinge margin, and weak cardinal tooth 4b. Beaks prosogyrate. Ornamentation of 13 to 17, on an average 14 to 15 radial ribs and scaly commarginal growth rugae.

Beschreibung: Klappen stark gewölbt, mit prosogyren, sich berührenden Wirbeln, vor denen eine kleine, aber tief eingesenkte Lunula liegt (z. B. Taf. 33, Fig. 12b, 13b). Die Lage der Wirbel reicht von nahezu mittig bis weit vorne gelegen, und entsprechend variiert auch der Umriss von subquadratisch bis gestreckt-elliptisch mit angedeutetem Diagonalrücken. Die Gehäusehöhe ist hinter dem Wirbel etwas größer als davor. Die Skulptur besteht aus 13 bis 17 (durchschnittlich 14 bis 15) scharfen Radialrippen, die durch breit U-förmige Furchen getrennt werden, sowie scharfen konzentrischen Anwachsflächen, die sich in unregelmäßigen Abständen schuppenartig verlängern und auf den Radialrippen eine hahnenkammartige, etwas asymmetrische Zackung erzeugen. Das parivinkulare Ligament ist bei vielen der in Mergel eingebetteten Exemplare kalzitisiert erhalten (Taf. 33, Fig. 13b). Der Schlossrand ist relativ gerade, die Schlossplatte schmal. Der vordere Schlossrand der rechten Klappe (= Kardinalzahn 3a) ragt so weit über die Kommissurebene hinaus, dass er praktisch den gesamten Boden der Lunula bildet (Taf. 33, Fig. 15) und mit einem bogenförmigen Ausschnitt der Gegenklappe (Taf. 33, Fig. 14b) artikuliert. Der dreieckige, leicht prosokline Kardinalzahn 3b nimmt die zentrale Position unter dem Wirbel ein (Taf. 33, Fig. 15). Am hinteren Schlossrand ist ein schwacher Lateralzahn differenziert (Taf. 33, Fig. 15). Unter dem erwähnten Ausschnitt des vorderen Schlossrandes der linken Klappe liegt eine lange, gerade Leiste (= Kardinalzahn 2), die unter den von der rechten Klappe gebildeten Lunularboden (=3a) eingreift. Der hinterste Punkt dieser Leiste ist manchmal leicht verdickt, ohne aber einen selbständigen Zahn zu differenzieren. Unter dem Wirbel liegt die zentrale Zahngrube 3b', dahinter der prosokline, relativ schwache Kardinalzahn 4b (Taf. 33, Fig. 14b). Am hinteren Dorsalrand befinden sich die beiden Lateralzähne PII und PIV (Taf. 33, Fig. 17b). Der vordere Adduktor ist durch einen schmalen Steg nach hinten begrenzt, der hintere Adduktor ist etwas größer und liegt unmittelbar unterhalb des hinteren Lateralzahns (Taf. 33, Fig. 17b).

Vergleiche: Von *Palaeocardita buruca* (KRUMBECK, 1913) ist die neue Art äußerlich nur durch die kleinere Lunula und geringere Zahl an Radialrippen zu

unterscheiden, während im Schlossbau wichtige Unterschiede bestehen: *P. buruca* besitzt in der linken Klappe vorne nur einen kurzen schlossrandparallelen Grat („leistenartige Verdickung des Randes der Schlossplatte“), von dem sich der schmale und lange vordere Kardinalzahn in deutlichem Winkel absetzt (KRUMBECK 1913: 61 und Taf. 4, Fig. 13), während bei der neuen Art der schlossrandparallele Grat viel kräftiger ist und den eigentlichen Zahn (Kardinalzahn 2) darstellt, der an seinem hinteren Ende nur eine kleine Verdickung ausbildet, die nicht winklig abgesetzt ist. Ein weiterer wichtiger Unterschied ist die Lage des vorderen Adduktors, der bei *P. buruca* in vorderer Verlängerung der Schlossplatte liegt (KRUMBECK 1924: Taf. 19, Fig. 29), bei *P. iranica* dagegen darunter. Extern von der neuen Art nicht zu unterscheiden sind die bei CHEN CHUZHEN (1998) als „*P. langnongensis* WEN et LAN“ abgebildeten Exemplare, bei denen allerdings der Internbau unbekannt ist. *P. globiformis* (BOETTGER, 1880) soll nicht zusammenstoßende Wirbel besitzen (KRUMBECK 1924: 249). Das Innere der Klappen ist bei dieser Art leider ebenfalls unbekannt. JAWORSKI (1915) betrachtet *P. buruca* als jüngeres Synonym von *P. globiformis*. *P. singularis* (HEALEY, 1908) ist ungleichseitiger als die neue Art und soll drei Kardinalzähne in der linken Klappe besitzen.

Lebensweise: Die gerundete und stark gewölbte Form der Klappen erlaubte bei *Palaeocardita iranica* kein besonders schnelles Graben und bot keinen Platz für gut entwickelten Siphonen. Der bevorzugte Lebensraum dieser Art waren daher feinkörnige Sedimente niedrigerenergetischer Bereiche, in denen sie relativ nah an der Sediment/Wasser-Grenze lebte. Die meisten Exemplare von *P. iranica* wurden autochthon und doppelklappig erhalten in mergeligen Horizonten gefunden.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

*Palaeocardita iranica* var. *multiradiata* var. nov.

Taf. 33, Fig. 16; Taf. 34, Fig. 1-6

? 1979 *Palaeocardita buruca* BÖHM – KRISTAN-TOLLMANN et al.: 146, Taf. 5, Fig. 5.

Derivatio nominis: *Multiradiatus* (lat.) = vielstrahlig, bezieht sich auf die höhere Anzahl der Radialrippen.

Material: Eine rechte Klappe aus PAR-I 95,5 m [PIW1999II/347], drei linke und vier rechte Klappen aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/341-344, 734]; ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/735]; eine rechte Klappe aus (2) [PIW1999II/736]; zwei linke und eine rechte Klappe aus (3h)

[PIW1999II/345, 737]; ein doppelklappiges Exemplar aus dem Bidestan-Member am Kuh-e Nayband [PIW1999II/346, 738].

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen [n (R)]:

	L	aL	H	W/2	W	n (R)
PIW1999II/341	14,5	5,3	12,8	4	-	19
PIW1999II/342	17,9	8,3	16,3	6,7	-	20
PIW1999II/343	15,7	7,7	15	6	-	20
PIW1999II/344	14,3	6,3	13,1	4,7	-	21
PIW1999II/345	8	3,4	6,9	3,1	-	20
PIW1999II/346	20,6	7,4	19,2	-	17,3	19
PIW1999II/347	21,3	7,3	21,3	10	-	>18

Beschreibung: Unterscheidet sich von der Normalform durch eine höhere Anzahl an Radialrippen, die zwischen 19 und 21 liegt.

Anmerkungen: Obwohl bei der Rippenzahl insgesamt ein fast fließender Übergang zwischen *Palaeocardita iranica* s. s. (n = 13-17) und *P. iranica* var. *multiradiata* (n = 19-21) besteht, ist diese innerhalb einzelner Populationen praktisch konstant (d. h. die Rippenzahl variiert innerhalb einer Population entweder von 13-17 oder von 19-21). Andererseits ist die Übereinstimmung im Schlossbau und in der externen Morphologie so groß, dass eine artliche Abtrennung nicht sinnvoll erscheint. Die stärker berippten Stücke werden deshalb als (ökologische?) Varietät angesehen. Übereinstimmung besteht mit dem von KRISTAN-TOLLMANN et al. (1979) aus der Umgebung von Isfahan als „*P. buruca* BÖHM“ (= *P. buruca* KRUMBECK, 1913, da Arname bei BÖHM (1906) ein *nomen nudum* ist) beschriebenen Stück, von dem allerdings der Schlossbau unbekannt ist.

*Palaeocardita* cf. *globiformis* (BOETTGER, 1880)

Taf. 34, Fig. 7 a-b

cf. 1880 *Cardita globiformis* sp. nov. – BOETTGER (in: VERBEEK et al.): 38, 46, Taf. 1, Fig. 21-23, Taf. 2, Fig. 12-16.

1976 *Palaeocardita* aff. *globiformis* – MA QIHONG et al.: 268, Taf. 25, Fig. 29.

Material: Eine rechte Klappe aus NAY 1236,8 m [PIW1999II/348].

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen [n (R)]:

	L	aL	H	W/2	n (R)
PIW1999II/348	30,4	9,3	27,3	12,5	19

Beschreibung: Eine dickschalige und relativ große linke Klappe von gerundet-rechteckigem Umriss, die mit 19 kräftigen Radialrippen skulptiert ist. Vorderer Schlossrand zur Aufnahme des Lunularbodens der Gegenklappe bogenförmig ausgeschnitten und zur vorderen Zahngrube (3a') überleitend. Vorderer Kardinalzahn (2) dreieckig und schwach opisthoklin, zentrale Zahngrube (3b') breit dreieckig und leicht prosoklin. Der stark abgeschliffene hintere Kardinalzahn (4b) war vermutlich mit der Nympe verbunden. Zwei Lateralzähne (PII, PIV) am hinteren Ende des Dorsalrandes. Vorderer Adduktor unterhalb der vorderen Zahngrube (3a'), nach hinten durch einen Steg abgetrennt. Hinterer Adduktorabdruck größer, unterhalb der hinteren Lateralzähne gelegen.

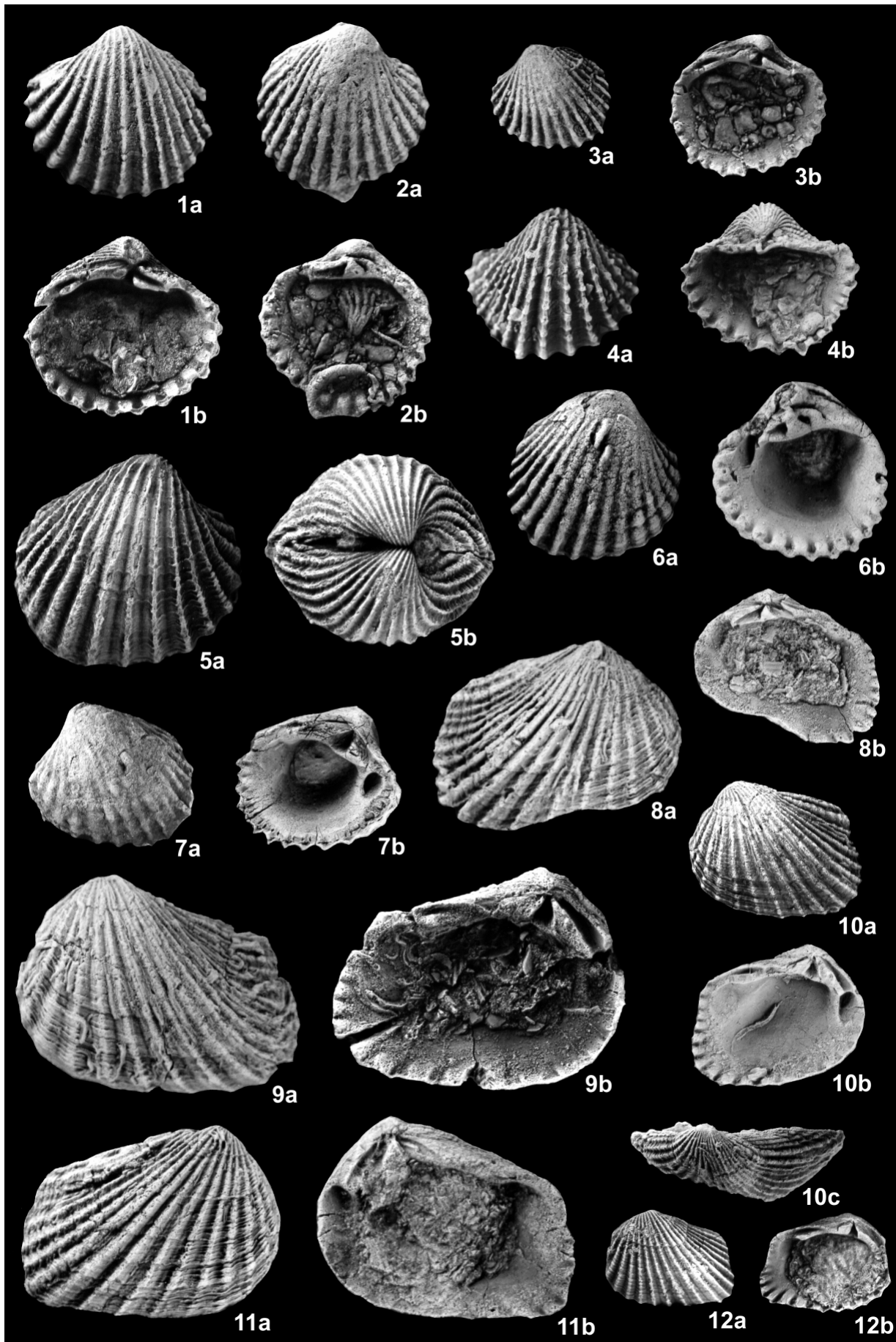
Anmerkungen: Das vorliegende Stück stimmt morphologisch gut mit *Palaeocardita globiformis* (BOETTGER, 1880) überein. Der Schlossbau entspricht dem der bei MA QIHONG et al. (1976: Taf. 25, Fig. 29b) als „*P. aff. globiformis*“ abgebildeten rechten Klappe und ist dem

### TAFEL 34

**Fig. 1-6. *Palaeocardita iranica* sp. nov. var. *multiradiata* var. nov.** 1. PIW1999II/342. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 2. PIW1999II/343. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 3. PIW1999II/344. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1,5; b Innenseite x 2. 4. PIW1999II/345. Aliabad (3h). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 4. 5. PIW1999II/346. Bidestan-Member am Kuh-e Nayband. Doppelklappiges Exemplar; a rechte Klappe, b Dorsalansicht (linke Klappe oben); x 2. 6. PIW1999II/347. Parvadeh, Horizont PAR-I 95,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5.

**Fig. 7. *Palaeocardita* cf. *globiformis* (BOETTGER, 1880).** PIW1999II/348. Profil Nayband, Horizont NAY 1236,8 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1.

**Fig. 8-12. *Palaeocardita stoecklini* sp. nov.** 8. PIW1999II/349. Parvadeh, Horizont PAR-I 50 m. Rechte Klappe; a Außenseite x 2; b Innenseite x 1,5. 9. PIW1999II/350. Parvadeh, Horizont PAR-I 50 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 10. PIW1999II/351 (Holotypus). Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Linke Klappe; a Außenseite x 1,5; b Innenseite x 1,5; c Dorsalansicht x 2. 11. PIW1999II/352. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 12. PIW1999II/353. Parvadeh westl. Profil PAR-I. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite, x 1,5.



von *P. buruca* (KRUMBECK, 1913) ähnlich, aber wesentlich kräftiger. Beim Typusmaterial von *P. globiformis* (BOETTGER, 1880) ist das Schloss leider unbekannt.

*Palaeocardita stoecklini* sp. nov.

Taf. 34, Fig. 8-12; Taf. 35, Fig. 1-4; Abb. 30

Derivatio nominis: Nach J. STÖCKLIN, der wichtige Beiträge zur Stratigraphie des Iran geliefert hat.

Material: Sechs linke und drei rechte Klappen sowie ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 1371,3 m [PIW1999II/739]; neun linke und acht rechte Klappen aus PAR-I 50 m [PIW1999II/349-350, 740], eine linke Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/741], eine linke und eine rechte Klappe sowie zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/356-357, 742]; sechs linke und sechs rechte Klappen aus PAR-II 126,5 m [PIW1999II/351-352, 354, 743], drei linke Klappen und zwei doppelklappige Exemplare aus PAR-II 145 m [PIW1999II/744], eine linke Klappe aus PAR-II 160 m [PIW1999II/745], zwei linke und zwei rechte Klappen sowie fünf doppelklappige Exemplare aus PAR-II 165 m [PIW1999II/746]; zwei linke Klappen aus Parvadeh westl. PAR-I [PIW1999II/353, 355, 747]; zehn linke und acht rechte Klappen sowie zwei doppelklappige Exemplare aus (9) [PIW1999II/748]; ein doppelklappiges Exemplar vom Kuh-e Nayband (unhorizontiert) [PIW1999II/749].

Holotypus: PIW1999-II/351 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Parvadeh, Bidestan-Member, Horizont PAR-II 126,5 m. Taf. 34, Fig. 10 a-c.

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen [n (R)]:

	L	aL	H	W/2	n (R)
PIW1999II/349	22,4	7,3	19	5,5	22
PIW1999II/350	26,1	5,3	20,2	8	25
PIW1999II/351	20,9	5,4	16,2	6,3	23
PIW1999II/352	23,5	5,3	18,8	6,5	22
PIW1999II/353	>16	>4,6	12,5	5,1	22
PIW1999II/355	11,7	3,6	9,5	3,1	20
PIW1999II/356	19,7	5,2	15	4,2	23

Diagnose: *Palaeocardita* mit relativ gering gewölbten Klappen von trapezförmigem Umriss, die mit insgesamt je 20-25 Radialrippen verziert sind. Linie der stärksten Wölbung von den ortho- bis schwach prosogyren, weit vorne liegenden Wirbeln diagonal zum posteroventralen Gehäuseeck verlaufend, eine schwach konkave Area abtrennend. Oberhalb der Area durch weiteren Kiel schmale, etwas nach unten geneigte Areola abgetrennt. Hinterrand leicht nach vorne geneigt.

Diagnosis: *Palaeocardita* with relatively little inflated valves of trapezoidal outline, ornamented with 20-25 radial ribs. Line of strongest inflation extending from the ortho- to slightly prosogyrate umbo diagonally to the postero-ventral corner, separating a slightly concave area. Narrow escutcheon above area, slightly inclined downward. Posterior shell margin somewhat prosocline.

Beschreibung: Klappen weit nach hinten gestreckt, durch zwei Kiele in Latera, Area und Areola gegliedert. Zwölf bis vierzehn Radialrippen auf der Latera, sieben auf Area und einer bis fünf auf der schmalen Areola. Anwachsflächen besonders im vorderen Klappenbereich zu feinen Graten verstärkt. Hinterer Dorsalrand etwa parallel zum nur schwach gebogenen Ventralrand verlaufend, welcher einen spitzen Winkel mit dem Hinterrand einschließt. Schloss der rechten Klappe (Taf. 34, Fig. 8b, 11b; Taf. 35, Fig. 3b, 4) mit spitz-dreieckigem, aus einer Verdickung des vorderen Schlossrandes gebildetem Kardinalzahn 3a und zentralem, breit-dreieckigem Kardinalzahn 3b. Hinterer Lateralzahn schwach. Kardinalzähne der linken Klappe schmal, 2 opisthoklin, 4b prosoklin, die zentrale Zahngrube 3b' einschließend (Taf. 34, Fig. 9b, 10b, 12b; Taf. 35, Fig. 1b, 2b). Hinterer Lateralzahn kräftiger als in der Gegenklappe. Vorderer Adduktorabdruck unmittelbar unterhalb der vorderen Kardinalzähne bzw. Zahngruben gelegen und durch einen Steg nach hinten abgetrennt. Hinterer Adduktorabdruck größer als vorderer, unterhalb der hinteren Lateralzähne gelegen.

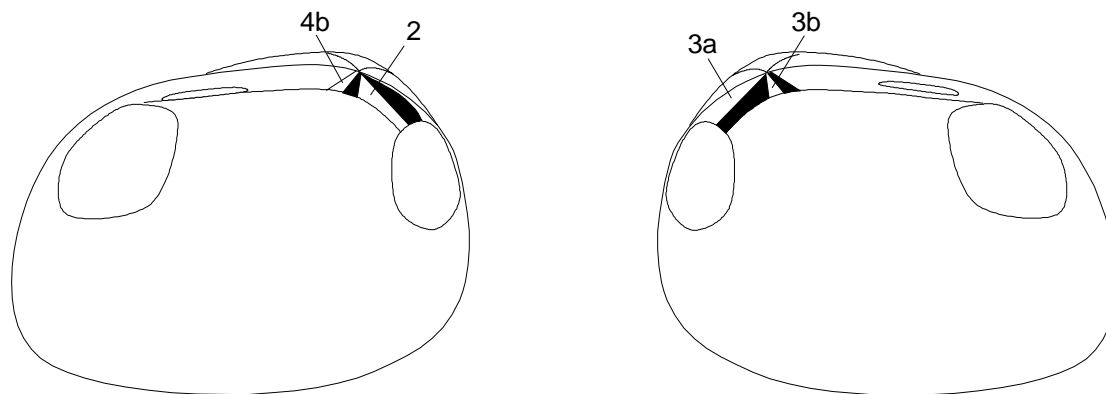


Abb. 30: Klappeninnenseiten von *Palaeocardita stoecklini* sp. nov.

Vergleiche: *Palaeocardita trapezoidalis* (KRUMBECK, 1913) aus der Obertrias Indonesiens ist kleiner, dabei aber relativ stärker gewölbt, besitzt eine kleine Lunula und einen konkav gebogenen Dorsalrand. *P. trapezoidalis leesi* HUDSON & JEFFERIES, 1961 aus dem Oman ist den iranischen Stücken in der Gesamtform ähnlicher, aber durch opisthogyre Wirbel und den konkaven Dorsalrand zu unterscheiden. Die Areola ist bei dem einzigen abgebildeten Stück etwas nach oben gebogen, was allerdings möglicherweise auf diagenetische Verdrückung zurückzuführen ist. *P. austriaca* (v. HAUER, 1853) aus dem alpinen Rhät unterscheidet sich durch das Fehlen eines Diagonalrückens und durch den gerundeten, nicht abgestutzten Hinterrand. *P. peruviana* COX, 1949 aus der Obertrias von Peru besitzt opisthogyre Wirbel und einen stärker gebogenen Ventralrand.

Lebensweise: In der Familie Carditidae kommen sowohl grabende als auch endobyssate Arten vor, wobei die grabenden Formen durch eher rundliche und die endobyssaten durch gestreckte Klappen charakterisiert sind (STANLEY 1970: 23). Im Gegensatz zur oben beschriebenen *Palaeocardita iranica* ist bei *P. stoecklini* demnach eine endobyssate Lebensweise wahrscheinlicher. Eine solche Lebensweise wird auch von NEWTON (1987: Fig. 57) bei *P. silberlingi* NEWTON, 1987 angenommen, bei der das H/L-Verhältnis allerdings noch etwas größer ist.

Vorkommen: Zentraliran, Sevat (Nor).

*Palaeocardita carinata* sp. nov.

Taf. 35, Fig. 5-7

Derivatio nominis: *Carinata* (lat.) = gekielt.

Material: Zwei linke und eine rechte Klappe aus (3p) [PIW1999II/358-360].

Holotypus: PIW1999-II/358 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Linke Klappe aus Aliabad, Kadir-Member, Horizont (3p). Taf. 35, Fig. 5 a-c.

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen [n (R)]:

	L	aL	H	W/2	n (R)
PIW1999II/358	15,5	2,8	10,6	6	21
PIW1999II/359	12,2	2,3	8,2	5,5	23
PIW1999II/360	9,5	1,7	5,9	3,2	20

Diagnose: Kleinwüchsige *Palaeocardita*-Art mit im Verhältnis zur Höhe sehr langgestreckten Klappen, die entlang stark entwickelter Diagonalkiele rechtwinklig abknicken.

Diagnosis: Small *Palaeocardita*, very long in relation to height, with conspicuous posterior umbonal carina. Posterior area forming an angle of about 90 degree with flank.

Beschreibung: Dorsal- und Ventralrand sind relativ gerade und divergieren nach hinten, sodass die Höhe der Klappen in diese Richtung etwas zunimmt. Der Vorderrand ist konvex gebogen, der Hinterrand schräg (prosoklin) abgestutzt. Der vom prosogyren, weit vorne liegenden Wirbel zum posteroventralen Eck verlaufende Diagonalkiel teilt die Klappe in zwei Hälften. Die vordere Klappenhälfte steigt zum Diagonalkiel hin progressiv an und erhält dadurch eine leicht konkave Wölbung, knickt dann in ungefähr rechtem Winkel zur zunächst leicht konvexen, dann ebenfalls konkav gewölbten hinteren Klappenhälfte (Area) ab. Die vordere Klappenhälfte trägt inklusive Diagonalkiel elf Radialrippen, die Area sechs bis sieben. Zwischen Area und Dorsalrand befindet sich eine schmale Areola, die vermutlich ebenfalls feine Radialrippen besaß. Der Schlossbau ist mit dem von *Palaeocardita stoecklini* sp. nov. identisch.

Vergleiche: *Palaeocardita carinata* sp. nov. unterscheidet sich durch den scharfen Diagonalkiel von allen anderen *Palaeocardita*-Arten. Am ähnlichsten ist das von KÖRNER (1937: Taf. 12, Fig. 7 a-b) abgebildete kleinere Individuum von „*Cardita* aff. *benecke*“ BITTNER, 1895“, das wohl ein juveniles Exemplar von *P. peruviana* COX, 1949 darstellt. Der Kiel ist allerdings auch bei diesem Stück schwächer als bei der iranischen Art.

Lebensweise: Wie *Palaeocardita stoecklini*.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät.

Überfamilie **Cardioidea** LAMARCK, 1809

Familie **Cardiidae** LAMARCK, 1809

Unterfamilie **Protocardiinae** KEEN, 1951

Gattung *Protocardia* BEYRICH, 1845

Typusart: *Cardium hillanum* SOWERBY, 1813 (nachträgliche Festlegung Herrmannsen 1847).

*Protocardia contusa* HEALEY, 1908

Taf. 35, Fig. 8-12

\* 1908 *Protocardia contusa* sp. nov. – HEALEY: 71, Taf. 9, Fig. 22-29.

? 1976 *Protocardia contusa* HEALEY – GU ZHIWEI et al.: 67, Taf. 23, Fig. 27.

- 1976 *Protocardia jianchuanensis* sp. nov. – CHEN in GU ZHIWEI et al.: 67, Taf. 23, Fig. 32.  
 1976 *Protocardia jianchuanensis* CHEN – MA QIHONG et al.: 257, Taf. 23, Fig. 21.  
 1991 *Protocardia contusa* HEALEY, 1908 – VU KHUC: 98, Taf. 31, Fig. 6-10.  
 1998 *Protocardia jianchuanensis* CHEN – CHEN CHUZHEN: 304, Taf. 1, Fig. 14.

Material: Eine linke Klappe aus NAY 1949 m [PIW1999II/363], eine linke Klappe aus NAY 2075 m [PIW1999II/750]; eine rechte Klappe aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/751], eine linke Klappe aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/752], eine rechte Klappe aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/753]; vier linke und sechs rechte Klappen aus (2f) [PIW1999II/361, 754], sechs linke und eine rechte Klappe aus (2) (unhorizontiert) [PIW1999II/364, 755]; eine linke und drei rechte Klappen aus (3a) [PIW1999II/365, 756], zwei linke und sieben rechte Klappen aus (3c) [PIW1999II/757], ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (3f) [PIW1999II/758], eine linke Klappe aus (3n) [PIW1999II/759], eine linke Klappe aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/362].

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen auf der Area [n(R)]:

	L	aL	H	W/2	n (R)
PIW1999II/361	>21,4	>10	20,6	6,3	13
PIW1999II/362	>14,3	>5,7	14,8	6,3	>9
PIW1999II/363	>12,1	>6,1	>10,6	4,5	13
PIW1999II/364	>18,3	>9,7	>14,8	4,8	12
PIW1999II/365	13,3	6,2	12,5	-	12

Beschreibung: Die Klappen besitzen einen gerundet dreieckigen Umriss. Der schwach konvex gebogene

Ventralrand geht in engem Bogen in den abgestutzten Hinterrand über, die prosogyren Wirbel liegen fast mittig. Die Area ist mit elf bis 14 Radialrippen skulptiert, von denen die vorderste einen Kiel bildet, an dem die Klappe deutlich abknickt. Die Radialrippen sind auch bei Steinkernerhaltung gut sichtbar. Auf der gesamten Schale ist außerdem eine feine konzentrische Skulptur vorhanden, die sich abgeschwächt über die Radialrippen hinweg fortsetzt und auf dem schmalen Bereich zwischen hinterster Radialrippe und Dorsalrand wieder etwas deutlicher hervortritt. Das Schloss der rechten Klappe besitzt einen schmal leistenförmigen, nur schwach gegen den Schlossrand geneigten vorderen Kardinalzahn (3a), der unter dem Wirbel mit dem dreieckigen, aklinen bis leicht prosoklinen zentralen Kardinalzahn (3b) verbunden ist (Taf. 35, Fig. 8b). In der linken Klappe befindet sich ein zapfenartiger vorderer Kardinalzahn (2) und ein schwacher, nur ansatzweise erhaltener hinterer Kardinalzahn (4b) (Taf. 35, Fig. 9b).

Vergleiche: *Protocardia jianchuanensis* CHEN, 1976 lässt sich morphologisch nicht von *P. contusa* trennen.

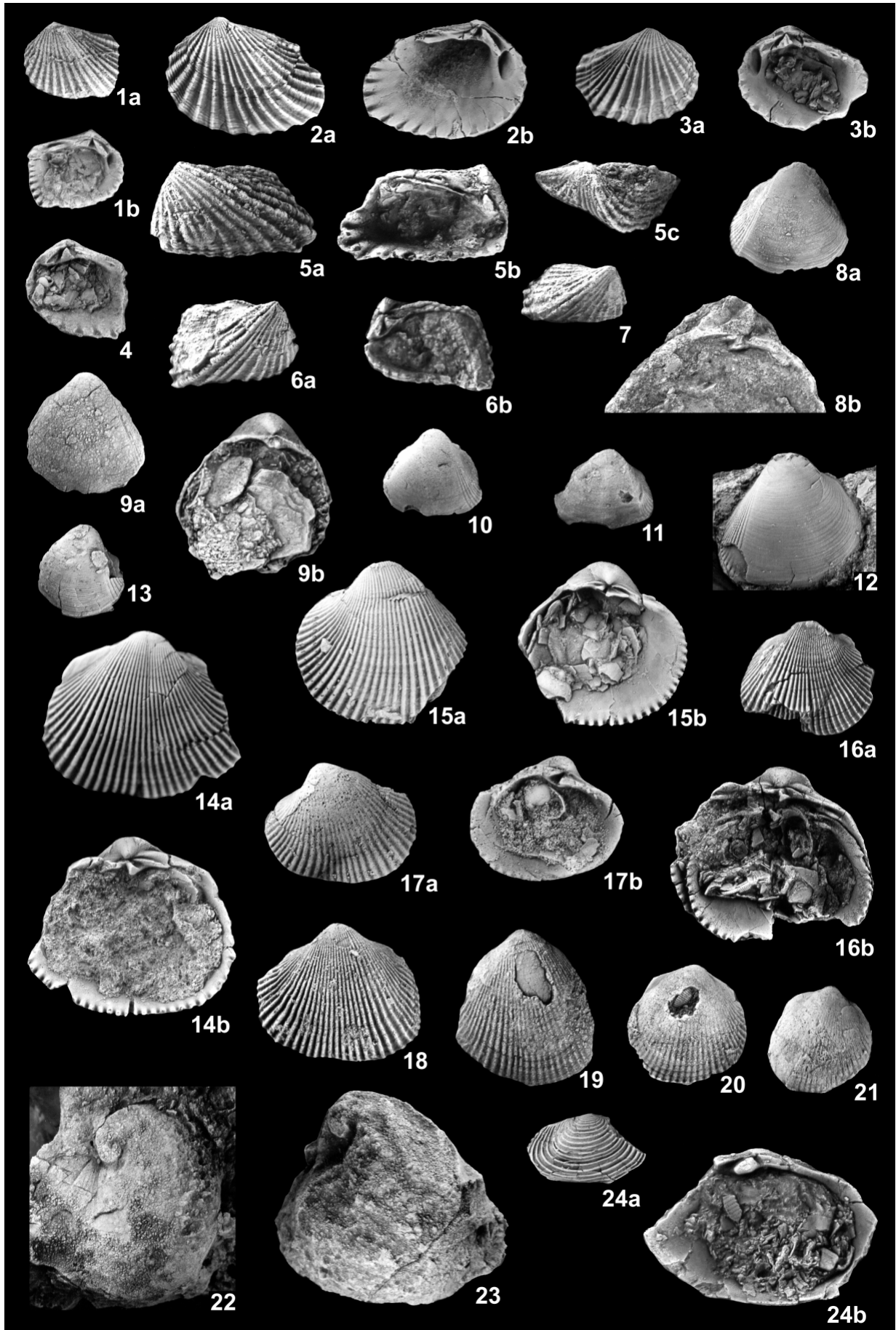
Lebensweise: Flach grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Burma, Rhät; Yunnan (China), Nor; Vietnam, Nor; Pamir (West-Xinjiang, China), Nor.

## TAFEL 35

- Fig. 1-4. *Palaeocardita stoecklini* sp. nov.** 1. PIW1999II/355. Parvadeh westl. Profil PAR-I. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 2. PIW1999II/356. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 3. PIW1999II/357. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 1,5. 4. PIW1999II/354. Parvadeh, Horizont PAR-II 126,5 m. Rechte Klappe, Innenseite, x 1.  
**Fig. 5-7. *Palaeocardita carinata* sp. nov.** 5. PIW1999II/358 (Holotypus). Aliabad (3p). Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite, c Dorsalansicht; x 2. 6. PIW1999II/359. Aliabad (3p). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 7. PIW1999II/360. Aliabad (3p). Rechte Klappe, Außenseite, x 2.  
**Fig. 8-12. *Protocardia contusa* HEALEY, 1908.** 8. PIW1999II/361. Nayband-Ort (2f). Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Schloss x 2. 9. PIW1999II/362. Aliabad. Linke Klappe; a Außenseite x 1,5; b Innenseite x 2. 10. PIW1999II/363. Profil Nayband, Horizont NAY 1949 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1,5. 11. PIW1999II/364. Nayband-Ort (2). Linke Klappe, Außenseite, x 1. 12. PIW1999II/365. Aliabad (3a). Rechte Klappe, Außenseite, x 2.  
**Fig. 13. *Protocardia rhaetica* (MERIAN, 1853).** PIW1999II/366. Nayband-Ort (2c). Linke Klappe, Außenseite, x 1.  
**Fig. 14-18. *Vietnamicardium nequam* (HEALEY, 1908).** 14. PIW1999II/367. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 15. PIW1999II/368. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 16. PIW1999II/369. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 1,5. 17. PIW1999II/370. Parvadeh, Horizont PAR-II 145 m. Linke Klappe; a Außenseite, b Innenseite; x 2. 18. PIW1999II/371. Parvadeh, Horizont PAR-II 110,5 m. Linke Klappe, Außenseite, x 1,5.  
**Fig. 19-21. *Vietnamicardium* aff. *altum* VU KHUC, 1991.** 19. PIW1999II/372. Nayband-Ort (2f). Linke Klappe, Außenseite, x 1. 20. PIW1999II/373. Parvadeh, Kadir-Member, unmittelbar oberhalb Kohleflöz. Rechte Klappe, Außenseite, x 1. 21. PIW1999II/374. Parvadeh, PAR-I 392 m (Basis Howz-e-Khan-Member). Rechte Klappe, Außenseite, x 1.  
**Fig. 22-23. *Cornucardia* sp. A** 22. PIW1999II/375. Profil Kuhbanan bei Kerman. Linke Klappe, Außenseite, x 1. 23. PIW1999II/376. Profil Kuhbanan bei Kerman. Linke Klappe, Außenseite, x 1.  
**Fig. 24. *Antiquicorbula concentrica* sp. nov.** PIW1999II/377. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 2.





*Protocardia rhaetica* (MERIAN, 1853)

Taf. 35, Fig. 13

- \* 1853 *Cardium rhaeticum* sp. nov. – MERIAN (in ESCHER von der LINTH): 19, Taf. 4, Fig. 40-41.  
 1856 *Cardium Philippianum* DUNK. – QUENSTEDT: 31, Taf. 1, Fig. 38.  
 1861 *Cardium rhaeticum* MERIAN – WINKLER: 482, Taf. 7, Fig. 14 a-e.  
 1861 *Cardium rhaeticum* MERIAN – MOORE: 504, Taf. 15, Fig. 28.  
 1861 *Cardium Philippianum* DKR. – STOPPANI: 48, Taf. 4, Fig. 18-25.  
 1913 *Protocardia proteus* sp. nov. – KRUMBECK: 69, Taf. 5, Fig. 2-10.  
 ? 1923 *Protocardia subrhaetica* sp. nov. – KRUMBECK: 216, Taf. 14, Fig. 12; Taf. 15, Fig. 3-8.  
 1915 *Protocardia rhaetica* MER. – JAWORSKI: 122, Taf. 44 (2), Fig. 15-16.  
 ? 1961 *Protocardia rhaetica* (MERIAN) – HUDSON & JEFFERIES: 35, Taf. 2, Fig. 12, 16, 21.  
 1962 *Protocardia rhaetica* (MERIAN) 1853 – ALLASINAZ: 353, Taf. 26, Fig. 8-9.  
 1969 *Protocardia rhaetica rotunda* (WINKLER 1861) – WILL: 95.  
 1991 *Protocardia rhaetica* MERIAN, 1853 – VU KHUC: 98, Taf. 31, Fig. 11-12, non Fig. 13.  
 1999 *Protocardia rhaetica* (MERIAN, 1852) – IVIMEY-COOK et al.: 116, Taf. 17, Fig. 1-2.

Material.: Eine linke Klappe aus (2c) [PIW1999II/366].

**Beschreibung:** Der Ventralrand ist gleichmäßig konvex gerundet, ohne beim Übergang zur Area abzuknicken. Ein Kiel oder Diagonalrücken fehlt. Die konzentrische Ornamentierung auf der vorderen Klappenhälfte ist relativ kräftig, die Radialrippen auf der Area deutlich breiter als die dazwischen liegenden Furchen.

**Vergleiche:** *Protocardia rhaetica* unterscheidet sich von *P. contusa* durch das Fehlen eines Arealkiels und den gleichmäßig konvex gerundeten Ventralrand. Die Abgrenzung von *P. rhaetica* zu *P. philippianum* DUNKER, 1847 ist bei DITTMAR (1864) diskutiert. Die von KRUMBECK (1913) genannten Unterschiede zwischen *P. proteus* und *P. rhaetica* beruhen hauptsächlich auf der Ungenauigkeit der Originalabbildung von *P. rhaetica* bei MERIAN (in ESCHER von der LINTH 1853). *P. subrhaetica* soll sich nach KRUMBECK (1923) i. w. durch schwächere Wirbel von *P. rhaetica* unterscheiden. Es erscheint zweifelhaft, ob dieses Merkmal für eine konsequente Abtrennung ausreicht.

**Lebensweise:** Flach grabender Filtrierer.

**Vorkommen:** Gesamter Tethysraum, Nor bis Rhät.

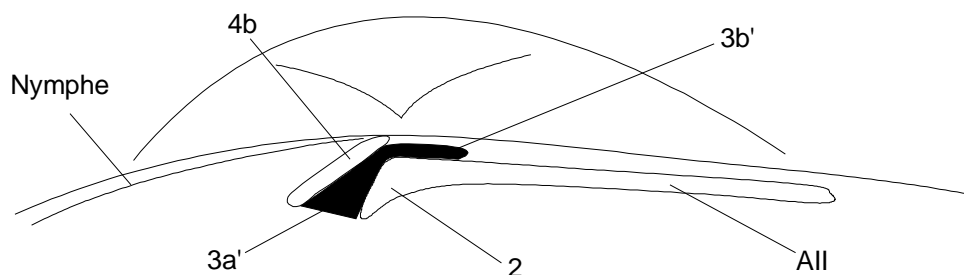
Unterfamilie **Cardiinae** LAMARCK, 1809Gattung *Vietnamicardium* VU KHUC, 1977

Typusart: *Cardium vietnamicum* VU KHUC, 1965 (ursprüngliche Festlegung).

**Revidierte Diagnose:** Klappen mit einem mehr oder weniger deutlichen hinteren Diagonalrücken, bis auf eine schmale Lunula und Areola vollständig radial berippt. Wirbel prosogyr. Schloss mit je zwei Kardinalzähnen und je einem vorderen und hinteren Lateralzahn pro Klappe. Vorderer Kardinalzahn der rechten Klappe (3a) fast schlossrandparallel verlaufend und relativ schwach, hinterer Kardinalzahn (3b) kräftig, dreieckig und prosoklin, die zentrale Position einnehmend. Linke Klappe mit nur undeutlich vom vorderen Lateralzahn (AII) differenziertem Kardinalzahn 2 und kaum kräftigerem hinteren Kardinalzahn 4b, welche die zentrale Zahngrube 3b' einschließen. Ligament parivinkular.

**Revised diagnosis:** Valves radially ribbed with exception of a small lunula and escutcheon. More or less prominent posterior diagonal ridge present. Umbo prosogyrate. Hinge with two cardinal teeth and one anterior and posterior lateral tooth in each valve. Anterior cardinal tooth of right valve (3a) weak and nearly parallel to hinge margin, posterior cardinal tooth (3b) stout, triangular and prosocline, occupying the pivotal position. Left valve with weak anterior cardinal tooth (2), which is not clearly separated from the anterior lateral tooth (AII), and a narrow posterior cardinal tooth (4b). Parivincular ligament.

**Anmerkungen:** CHEN, CHEN & ZHANG (in WEN SHIXUAN et al. 1976: 31) schlossen *Cardium vietnamicum* in ihre neue Untergattung *Cardium (Tulongocardium)* ein, sodass *Vietnamicardium* möglicherweise ein jüngeres Synonym von *Tulongocardium* ist. Allerdings ist bei der Typusart von *Tulongocardium*, *C. (Tulongocardium) pluriradiatum* CHEN, CHEN & ZHANG, 1976, das Schloss nicht bekannt; die entsprechende Beschreibung bezieht sich auf *Cardium nequam* HEALEY, 1908. Die Liste der zu *Tulongocardium* zu stellenden Arten ist dementsprechend eine Auflistung radial berippter Formen mit gewissen morphologischen Ähnlichkeiten, die u. a. auch zwei *Tutcheria*-Arten einschließt. Bei der Typusart von *Vietnamicardium* ist das Schloss dagegen im groben bekannt, sodass diese Gattung gegen extern ähnliche Formen abgegrenzt werden kann. Die am besten beschriebene und abgebildete Art dieser Gattung ist allerdings *Cardium nequam* HEALEY, 1908, deren Schlossbau durch das aus der

Abb. 31: Vorderer Schlossbereich der linken Klappe von *Vietnamocardium nequam* (HEALEY, 1908).

Nayband-Formation vorliegende Material jetzt praktisch vollständig rekonstruiert werden kann (Abb. 31).

Die Gattung *Vietnamocardium* scheint der früheste Vertreter der Cardiinae zu sein, wenn man von der zweifelhaften Zuweisung von *Septocardia* HALL & WHITFIELD, 1877 in diese Unterfamilie durch KEEN (in COX et al. 1969) absieht. Bisher ist *Vietnamocardium* nur in der Obertrias des ostasiatischen Raumes nachgewiesen und schließt folgende Arten ein: *Cardium martini* BOETTGER, 1880, *Cardium nequam* HEALEY, 1908, *Cardium socriveneri* KOBAYASHI & TAMURA, 1968, *Cardium vietnamicum* VU KHUC, 1965, *Vietnamocardium altum* VU KHUC, 1991.

#### *Vietnamocardium nequam* (HEALEY, 1908)

Taf. 35, Fig. 14-18; Abb. 31

- \* 1908 *Cardium nequam* sp. nov. – HEALEY: 74, Taf. 9, Fig. 30-34.
- 1976 *Cardium nequam* HEALEY – MA QIHONG et al.: 255, Taf. 23, Fig. 11-13.
- 1979 *Cardium (Tulogocardium) nequam* HEALEY – WEN SHIXUAN: 238, Taf. 62, Fig. 18, 22-24, 30-31.
- 1991 *Vietnamocardium nequam* (HEALEY, 1908) – VU KHUC: 101, Taf. 30, Fig. 10-15.
- ? 1991 *Vietnamocardium tenue* sp. nov. – VU KHUC: 101, Taf. 31, Fig. 1-5.

Material: Zwei linke und eine rechte Klappe sowie ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 109,5 m [PIW1999II/760], drei linke und zwei rechte Klappen aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/368, 761], eine linke und drei rechte Klappen aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/367, 369, 762]; eine linke Klappe aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/371], eine linke Klappe aus PAR-II 145 m [PIW1999II/370].

Maße [mm] und Anzahl der Radialrippen [n (R)]:

	L	aL	H	W/2	n (R)
PIW1999II/367	>18,7		16,2	5	38
PIW1999II/370	13,7	5,3	11,4	-	32
PIW1999II/371	20,1	9,3	17	5,2	39

Beschreibung: Klappen von subquadratischem Umriss, entlang eines hinteren Diagonalrückens leicht abknickend. Wölbung gering, Wirbel ein kurzes Stück

vor der Mitte gelegen. Skulptur aus 32 bis 39 Radialrippen, davon acht bis zehn auf dem hinteren Klappenteil. Schmale, unberippte Lunula und Areola. Kardinalzähne 3a und 3b unter dem Wirbel verbunden.

Anmerkungen: *Vietnamocardium tenue* soll sich nach VU KHUC (1991) durch geringere Größe und eine höhere Zahl an Radialrippen von *V. nequam* unterscheiden. Der Übergang zwischen beiden Arten ist in Bezug auf diese Merkmale jedoch mehr oder weniger fließend, sodass sich die Abgrenzung vermutlich nicht konsequent durchführen lässt.

Lebensweise: Flach grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor; Burma, Rhät; Yunnan (China), Obertrias; Tibet, Obertrias; Vietnam, Nor.

#### *Vietnamocardium* aff. *altum* VU KHUC, 1991

Taf. 35, Fig. 19-21

- aff. 1991 *Vietnamocardium altum* sp. nov. – VU KHUC: 101, Taf. 30, Fig. 16-19.

Material: Eine rechte Klappe aus PAR-I 392 m (Basis Howz-e-Khan-Member) [PIW1999II/374], eine rechte Klappe aus Parvadeh, Kadir-Member unmittelbar oberhalb Kohleflöz [PIW1999II/373]; eine linke Klappe aus (2f) [PIW1999II/372]; zwei rudimentäre Klappen aus (3c) [PIW1999II/763]; zwei linke? Klappen aus (7a) [PIW1999II/764].

Beschreibung: Klappen höher als lang. Hintere Diagonalrücken nur schwach ausgeprägt. Ornamentierung mit bis zu 40 groben Radialrippen. Das Schloss einer vorliegenden rechten Klappe (PIW1999II/373) lässt den Kardinalzahn 3b und die Nympe erkennen, das Schloss einer linken Klappe (PIW1999II/372) Rudimente der Kardinalzähne 2 und 4b.

Anmerkungen: *Vietnamocardium altum* besitzt nach der Beschreibung von VU KHUC (1991) nur 28 bis 32 Radialrippen. Da die Variabilität der Rippenzahl nicht beurteilt werden kann, werden die vorliegenden Stücke vorläufig nur in die Nähe dieser Art gestellt.

## Ordnung **Hippuritoida** NEWELL, 1965

Überfamilie **Megalodontoidea** MORRIS & LYCETT,  
1853

Familie **Dicerocardiidae** KUTASSY, 1934

Gattung *Cornucardia* KOKEN, 1913

Typusart: *Craspedodon hornigii* BITTNER, 1901  
(Monotypie).

*Cornucardia* sp. A

Taf. 35, Fig. 22-23

Material: Fünf linke und drei rechte Klappen aus dem Profil  
Kuhbanan bei Kerman [PIW1999II/375-376, 765].

Beschreibung: Klappen höher als lang. Wirbel spiralg  
engerollt, hoch über den Schlossrand hinausragend,  
sich nicht berührend. Von der Wirbelspitze bis zur  
Kommissur beschreiben die Klappen ungefähr eine  
volle Drehung. Hinterer Sulcus nur angedeutet.

Vergleiche: Die vorliegenden Stücke weisen große  
Ähnlichkeit mit *Cornucardia falomensis* VU KHUC,  
1980 auf, besitzen aber nicht deren stumpfen hinteren  
Kiel. *Cornucardia hornigii asiatica* VÉGH-  
NEUBRANDT, 1982 ist ebenfalls eine Art mit höheren  
als langen Klappen, die aber geringer gewölbt sind  
und einen deutlicheren hinteren Sulcus besitzen.

## Ordnung **Myoida** STOLICZKA, 1870

Unterordnung **Myina** STOLICZKA, 1870

Überfamilie **Myoidea** LAMARCK, 1809

Familie **Corbulidae** LAMARCK, 1818

Gattung *Antiquicorbula* gen. nov.

Typusart: *Antiquicorbula concentrica* sp. nov.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus *antiquus* (lat.) = alt und  
dem Gattungsnamen *Corbula*.

Diagnose: Klappen nur leicht ungleichseitig, mit  
ausschließlich konzentrischer Skulptur. Schloss der  
rechten Klappe mit einem kräftigen, vor dem Wirbel  
gelegenen Hauptzahn und einer kleinen subumbonalen  
Zahngrube; Schloss der linken Klappe entsprechend  
mit einer großen vorderen Zahngrube und einem  
schwachen subumbonalen Zahn. Ligament pari-  
vinkular.

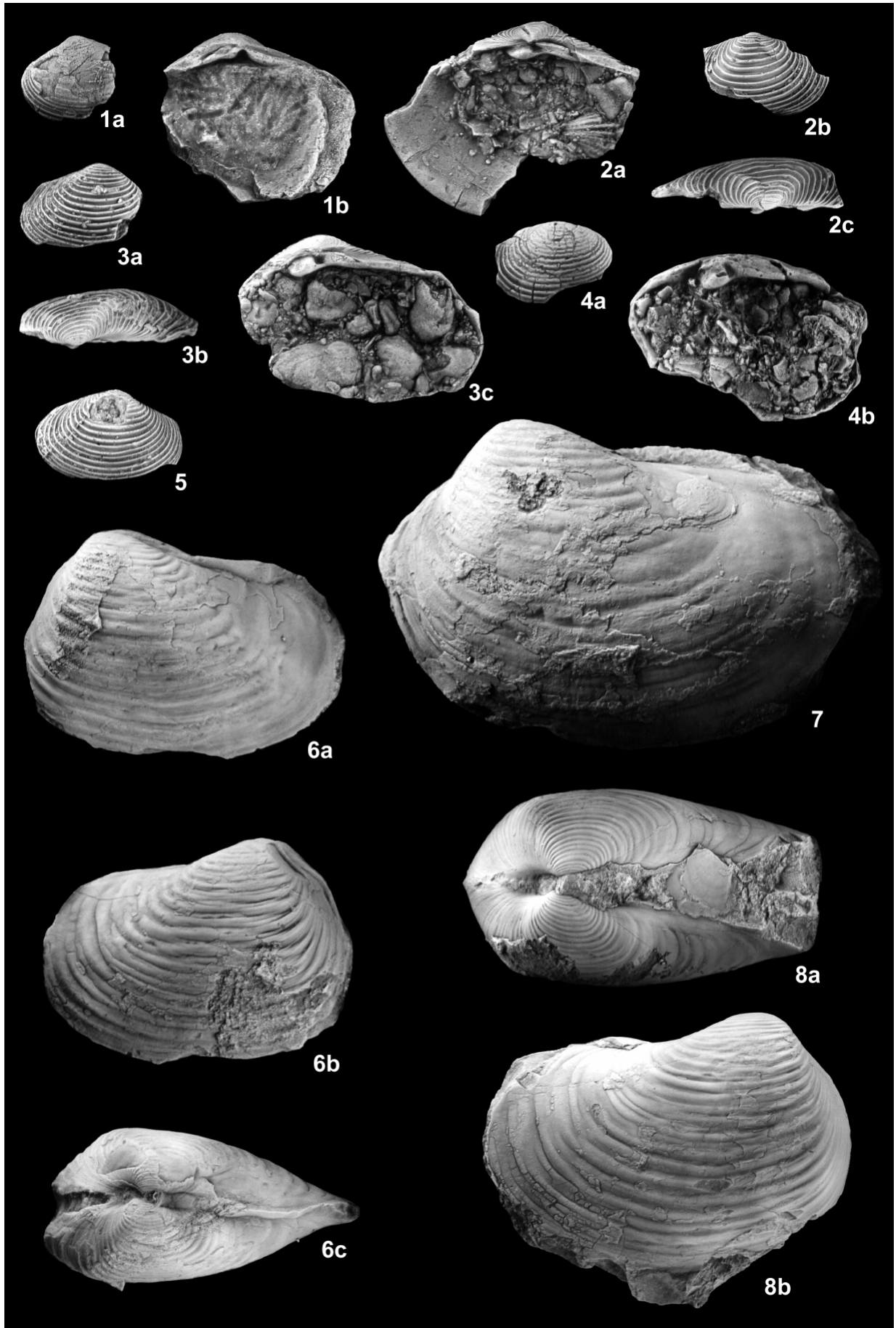
Diagnosis: Valves only slightly inequilateral, with exclusively  
commarginal ornamentation. Hinge of right valve with a strong  
main tooth situated in front of the umbo and a small subumbonal  
pit; hinge of left valve with a deep recess of the hinge margin in  
front of the umbo and a weak subumbonal tooth. Parivincular  
ligament.

Vergleiche: Die Lage und Form des vorderen Schloss-  
zahnes der rechten Klappe (Taf. 36, Fig. 2a) und der  
entsprechenden Grube in der linken Klappe (Taf. 36,  
Fig. 1b) spricht ebenso wie die Gesamtform und  
Ornamentierung für eine Zuweisung zur Familie  
Corbulidae. Die ältesten bisher beschriebenen Vertre-  
ter dieser Familie sind die seit dem Callov nachge-  
wiesenen Gattungen *Corbulomima* VOKES, 1945 und  
*Indocorbula* FÜRSICH, HEINZE & JAITLY, 2000. Von  
diesen ist *Indocorbula* die klar fortschrittlichere  
Gattung, bei der das Resilium zwischen einem  
zweigeteilten Chondrophor der linken Klappe und  
einem tiefen Resilifer der rechten Klappe liegt.  
*Corbulomima* besitzt dagegen in beiden Klappen einen  
einfachen Resilifer, der in der linken Klappe eine  
gemeinsame Vertiefung mit der Zahngrube bildet  
(VOKES 1945). Bei *Antiquicorbula* ist das Ligament  
dagegen noch vollständig extern an einer kurzen  
Nymphe fixiert; der subumbonalen Grube der rechten  
Klappe liegt in der linken Klappe ein schwacher Zahn  
gegenüber.

### TAFEL 36

**Fig. 1-5. *Antiquicorbula concentrica* sp. nov.** 1. PIW1999II/378. Parvadeh, PAR-I (unhorizontiert). Linke Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 2. 2. PIW1999II/379 (Holotypus). Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Innenseite x 2; b Außenseite x 1; c Dorsalansicht x 1,5. 3. PIW1999II/380. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Dorsalansicht x 1,5; c Innenseite x 2. 4. PIW1999II/381. Parvadeh, Kadir-Member. Rechte Klappe; a Außenseite x 1; b Innenseite x 2. 5. PIW1999II/382. Parvadeh, Horizont PAR-I 121,5 m. Rechte Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 6-8. *Homomya sublariana* KRUMBECK, 1913.** 6. PIW1999II/383. Nayband-Ort (2). Doppelklappiges Exemplar; a linke Klappe, b rechte Klappe, c Dorsalansicht (rechte Klappe oben); x 1. 7. PIW1999II/384. Nayband-Ort (2). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 0,9. 8. PIW1999II/385. Nayband-Ort (2). Doppelklappiges Exemplar; a Dorsalansicht (rechte Klappe oben), b rechte Klappe; x 0,9. Fig. 6-8 Steinkerne, z. T. mit kleinen Resten anhaftender Schale.



*Antiquicorbula concentrica* sp. nov.

Taf. 35, Fig. 24; Taf. 36, Fig. 1-5

Derivatio nominis: Bezieht sich auf die konzentrische Ornamentierung.

Material: Elf rechte und eine linke Klappe aus PAR-I 121,5 m [PIW1999II/379-380, 382, 766], eine linke Klappe aus PAR-I (unhorizontiert) [PIW1999II/378]; eine rechte Klappe aus dem Kadir-Member bei Parvadeh [PIW1999II/381]; zwei rechte Klappen und ein Bruchstück aus (3h) [PIW1999II/767]; eine linke und eine rechte Klappe aus (5) [PIW1999II/768].

Holotypus: PIW1999II/379 (Sammlung Paläontologisches Institut Würzburg). Rechte Klappe aus Parvadeh, Bidestan-Member, Horizont PAR-I 121,5 m. Taf. 36, Fig. 2 a-c.

Diagnose: Siehe Diagnose der monospezifischen Gattung.

Diagnosis: See diagnosis of the monospecific genus.

Beschreibung: Klappen leicht ungleichseitig, mit prosogyren, ein kurzes Stück vor der Mitte gelegenen Wirbeln und einem schwachen hinteren Diagonalrücken. Skulptur aus regelmäßig konzentrischen Rippen; keine radiale Ornamentierung vorhanden. Schloss der rechten Klappe mit einem kräftigen, vor dem Wirbel gelegenen und leicht nach oben gebogenen Zahn, einer kleinen subumbonalen Zahngrube und einer kurzen, von der Wirbelspitze ausgehenden Nympe (Taf. 35, Fig. 24b, Taf. 36, Fig. 2a). Schloss der linken Klappe mit einer tiefen Aussparung des Schlossrandes vor dem Wirbel und einem prosoklinen, schwachen subumbonalen Zahn, an den sich die Nympe anschließt (Taf. 36, Fig. 1b).

Lebensweise: Die rezente Gattung *Corbula* lebt als langsam und flach grabender Filtrierer (STANLEY 1970). Die Gehäusemorphologie von *Antiquicorbula* spricht für eine vergleichbare Lebensweise.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät.

Unterklasse **Anomalodesmata** DALL, 1889Ordnung **Pholadomyoidea** NEWELL, 1965Überfamilie **Pholadomyoidea** GRAY, 1847Familie **Pholadomyidae** GRAY, 1847Gattung *Homomya* AGASSIZ, 1843

Typusart: *Mactra gibbosa* J. SOWERBY, 1813 (nachträgliche Festlegung HERRMANNSEN 1847).

*Homomya sublariana* KRUMBECK, 1913

Taf. 36, Fig. 6-8; Taf. 37, Fig. 1-3

- \* 1913 *Homomya sublariana* sp. nov. – KRUMBECK: 72, Taf. 5, Fig. 12-13.  
 1929 ?*Homomya sublariana* KRUMBECK – DOUGLAS: 637.  
 1961 ?*Homomya sublariana* KRUMBECK – HUDSON & JEFFERIES: 36, Taf. 2, Fig. 10, 11, 14.  
 1985 *Pleuromya dianensis* GUO, sp. nov. – GUO FUXIANG: 233, Taf. 34, Fig. 10.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus NAY 2318 m [PIW1999II/769], zwei doppelklappige Exemplare aus NAY (unhorizontiert) [PIW1999II/770]; je ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 68 m [PIW1999II/771], PAR-I 84 m [PIW1999II/772], PAR-I 95,5 m [PIW1999II/773], PAR-I 131,5 m [PIW1999II/774], vier Bruchstücke aus PAR-I 140,5 m [PIW1999II/775]; ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-II 110,5 m [PIW1999II/776], fünf doppelklappige Exemplare aus PAR-II 116 m [PIW1999II/777], 61 doppelklappige Exemplare aus (2) [PIW1999II/383-385, 387-388, 778]; ein doppelklappiges Exemplar aus Aliabad (unhorizontiert) [PIW1999II/779]; fünf doppelklappige Exemplare aus (4) [PIW1999II/386, 780]; sechs doppelklappige Exemplare aus (5) [PIW1999II/781]; ein doppelklappiges Exemplar aus (7b) [PIW1999II/782].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/383	>57,8	>14,7	41	28,7
PIW1999II/384	98,3	24	66,5	47,3
PIW1999II/385	71	14	49	
PIW1999II/387	>51,1	12,6	37	25,7

Beschreibung: Große, dünnschalige, hinten klaffende *Homomya* mit kräftigen konzentrischen Faltrippen, die ventral an Breite zunehmen. Einzelne dieser Rippen können sich in mehrere feine Rippen aufspalten (z. B. Taf. 37, Fig. 2). Von den weit vorne liegenden, prosogyren Wirbeln laufen zwei schwache, sich nach unten verlierende Diagonalrücken in den Linien der stärksten Umbiegung der Rippen auf das vordere und hintere Ventrleck zu. Der Ventralrand ist gleichmäßig konvex gerundet, wobei der tiefste Punkt ziemlich genau in der Gehäusemitte erreicht wird.

Anmerkungen: KRUMBECK (1913) beschrieb die Art als „vorne schwächer, hinten stärker klaffend“, obwohl bei allen ihm vorliegenden Stücken beide Klappen gegeneinander verschoben waren. Sowohl bei dem hier vorliegenden Material als auch bei den von HUDSON & JEFFERIES (1961) beschriebenen Stücken klafft das Gehäuse dagegen nur hinten. Die von KRUMBECK (1913) erwähnten „minutiös feinen, ziemlich regelmäßig angeordneten radialen Körnerreihen“ im Wirbelbereich lassen sich aus Erhaltungsgründen bei dem vorliegenden Material nicht beobachten, während die auf seinen Abbildungen

angedeutete mediane Einsenkung auf diagenetische Verdrückung zurückgehen dürfte. Von diesen erhaltungsbedingten Unterschieden abgesehen besteht eine gute Übereinstimmung mit dem Typusmaterial.

Vergleiche: Die morphologischen Unterschiede zu *Homomya lagenalis* (SCHAFHÄUTL, 1852) und *H. lariana* (STOPPANI, 1861) aus dem alpinen Rhät sind bei KRUMBECK (1913) ausführlich diskutiert. Die Unterschiede zwischen diesen beiden alpinen Arten sind sehr gering und könnten teils erhaltungsbedingt sein, teils im Rahmen der innerartlichen Variabilität liegen, sodass eventuell eine Synonymie vorliegt. „*Pleuromya*“ *dianensis* GUO, 1985 ist morphologisch nicht von *H. sublariana* zu trennen.

Lebensweise: Tief grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor bis Rhät; Buru (Indonesien), Nor; Oman, Nor; Yunnan (China), Obertrias.

*Homomya?* sp. A

Taf. 37, Fig. 4

Material: Eine unvollständig erhaltene rechte Klappe aus (2d) [PIW1999II/389].

Beschreibung: Eine mittelgroße, dünnschalige rechte Klappe mit weit vorne liegendem Wirbel und geradem Ventralrand, der in engem Bogen in den gerundeten Hinterrand übergeht. Hinterer Dorsalrand konkav gebogen, sodass sich die Höhe der Klappe nach hinten vergrößert. Die Skulptur besteht nur aus der konzentrischen Anwachsstreifung.

Anmerkungen: Schlecht erhaltenes Stück, das keine genauere Bestimmung zulässt. Die Form ist typisch für gerontische Stadien.

Gattung *Pachymya* J. SOWERBY, 1826

Untergattung *Arcomya* ROEMER, 1839

Typusart: *Solen helveticus* ROEMER, 1839 (Monotypie).

*Pachymya?* (*Arcomya?*) sp. A

Taf. 37, Fig. 5

Material: Zwei linke Klappen aus PAR-II 116 m [PIW1999II/390, 783].

Beschreibung: Dünnschalige, langgestreckte Klappen, deren Wirbel etwa 1/3 der Gehäuselänge vom Vorderrand entfernt liegen. Ventralrand leicht konvex gerundet, beim Übergang zum Vorder- und Hinterrand scharf umbiegend. Bis auf konzentrische Anwachs-linien unskulptiert.

Anmerkungen: Die Morphologie dieser schlecht erhaltenen Stücke entspricht weitgehend der Gattung *Pachymya* (*Arcomya*).

Gattung *Chaenomya* MEEK, 1864

Typusart: *Allorisma? laevenworthensis* MEEK & Hayden, 1858 (Monotypie).

*Chaenomya?* sp. A

Taf. 37, Fig. 7 a-b

Material: Ein doppelklappiges Exemplar (Steinkern) aus (3c) [PIW1999II/392].

Maße [mm]:

	L	aL
PIW1999II/392	53,1	13

Beschreibung: Gesamtform zylindrisch und sehr langgestreckt, am Hinterrand mit dem gesamten Gehäusequerschnitt klaffend. Wirbel ca. ¼ der Gehäuselänge vom Vorderrand entfernt. Ventralrand gerade, Dorsalrand nach hinten leicht hochgebogen. Eine schwache Diagonalfurche erstreckt sich von der Wirbelspitze zum posteroventralen Klappeneck. Oberhalb dieser Furche ist die konzentrische Skulptur deutlich abgeschwächt.

Anmerkungen: In der Gesamtform und der extrem großen Siphonalöffnung entspricht die beschriebene Art am ehesten der bisher nur aus dem Jungpaläozoikum bekannten Gattung *Chaenomya*, der allerdings die diagonale Furche fehlt und die entlang des Dorsalrandes weniger stark gewölbt ist.

*Chaenomya?* sp. B

Taf. 37, Fig. 6

Material: Eine linke Klappe aus (2) [PIW1999II/391].

Beschreibung: Unterscheidet sich von der oben beschriebenen Art durch geringere Wölbung und eine im Verhältnis zur Länge größeren Höhe.

Familie Pleuromyidae DALL, 1900

Gattung *Pleuromya* AGASSIZ, 1842

Typusart: *Mya gibbosa* J. SOWERBY, 1823 (Monotypie).

*Pleuromya himaica* DIENER, 1908

Taf. 37, Fig. 8-9

- \* 1908 *Pleuromya himaica* nov. sp. – DIENER (1908b): 132, Taf. 23, Fig. 15 a-b.  
 ? 1913 *Pleuromya sulcatissima* sp. nov. – KRUMBECK: 71, Taf. 5, Fig. 11 a-b.  
 1961 *Pleuromya himaica* DIENER – HUDSON & JEFFERIES: 34, Taf. 2, Fig. 25.

Material: Ein doppelklappiges Exemplar aus PAR-I 131,5 m [PIW1999II/394]; eine linke Klappe aus PAR-II 76 m [PIW1999II/393].

Maße [mm]:

	L	aL	H	W
PIW1999II/393	35,5	10,5	22,7	-
PIW1999II/394	>35,1	>10,6	21,4	12,3

Beschreibung: Mittelgroße, dünnchalige *Pleuromya* mit weit vorne liegenden Wirbeln, von denen ein deutlicher Sulcus fast senkrecht nach unten zieht. Der Ventralrand ist hinten konvex gerundet, biegt auf Höhe des Sulcus nach innen ein und springt davor wieder nach außen und vorne vor. Bis auf die

konzentrische Anwachsstreifung sind die Klappen unskulptiert.

Anmerkungen: Das Schloss dieser Art ist durch die Beschreibung von HUDSON & JEFFERIES (1961) bekannt, sodass die Gattungszuordnung als gesichert gelten kann. Von *Pleuromya sulcatissima* KRUMBECK, 1913 ist nur ein einziges Exemplar beschrieben worden, das deutlich größer und im Verhältnis zur Länge etwas höher ist, aber in allen anderen Merkmalen mit *P. himaica* übereinstimmt.

Lebensweise: Tief grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor; Himalaya, Nor; fraglich Buru (Indonesien), Nor.

Überfamilie **Pandoroidea** RAFINESQUE, 1815

Familie **Burmesiidae** HEALEY, 1908

Anmerkungen: Bereits HEALEY (1908: 57-58) betonte die Nähe der Burmesiidae zu den „Anatinidae“ (= Laternulidae), mit denen sie durch den Besitz eines Chondrophors und - bei *Prolaria* - in der Entwicklung der hinteren Gehäuseregion übereinstimmten. Der Unterschied zwischen beiden Familien liege v. a. in dem Fehlen eines den Chondrophor stützenden Wirbelseptums bei den Burmesiidae. WANNER & KNIPSCHER (1951: 61) stellen *Burmesia* dagegen direkt zu den „Anatinidae“. Bei COX et al. (1969:

### TAFEL 37

**Fig. 1-3. *Homomya sublariana* KRUMBECK, 1913.** 1. PIW1999II/386. Parvadeh, Kadir-Member. Doppelklappiges Exemplar, Dorsalansicht (rechte Klappe oben), x 1. 2. PIW1999II/387. Nayband-Ort (2). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1. 3. PIW1999II/388. Nayband-Ort (2). Doppelklappiges Exemplar, linke Klappe, x 1.

Fig. 1-3 Steinkerne, z. T. mit kleinen Resten anhaftender Schale.

**Fig. 4. *Homomya?* sp. A.** PIW1999II/389. Nayband-Ort (2d). Rechte Klappe, Außenseite x 1.

**Fig. 5. *Pachymya?* (*Arcomya?*) sp. A.** PIW1999II/390. Parvadeh, Horizont PAR-II 116 m. Linke Klappe, Außenseite x 1.

**Fig. 6. *Chaenomya?* sp. B.** PIW1999II/391. Nayband-Ort (2). Vorderer Teil einer linken Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 7. *Chaenomya?* sp. A.** PIW1999II/392. Aliabad (3c). Doppelklappiges Exemplar (Steinkern); a Ansicht von schräg oben (Vorderseite links), b Ansicht der linken Klappe, x 1.

**Fig. 8-9. *Pleuromya himaica* DIENER, 1908.** 8. PIW1999II/393. Parvadeh, Horizont PAR-II 76 m. Linke Klappe (Steinkern), x 1. 9. PIW1999II/394. Parvadeh, Horizont PAR-I 131,5 m. Doppelklappiges Exemplar (Steinkern mit anhaftenden Schalenresten), rechte Klappe, x 1.

**Fig. 10. *Burmesia praecursor* KRUMBECK, 1913.** PIW1999II/395. Nayband-Ort (2). Linke Klappe, Außenseite, x 1.

**Fig. 11. *Cercomya* aff. *praecursor* (QUENSTEDT, 1856).** PIW1999II/396. Aliabad (3c). Doppelklappiges Exemplar (Steinkern), Ansicht der rechten Klappe, x 1.

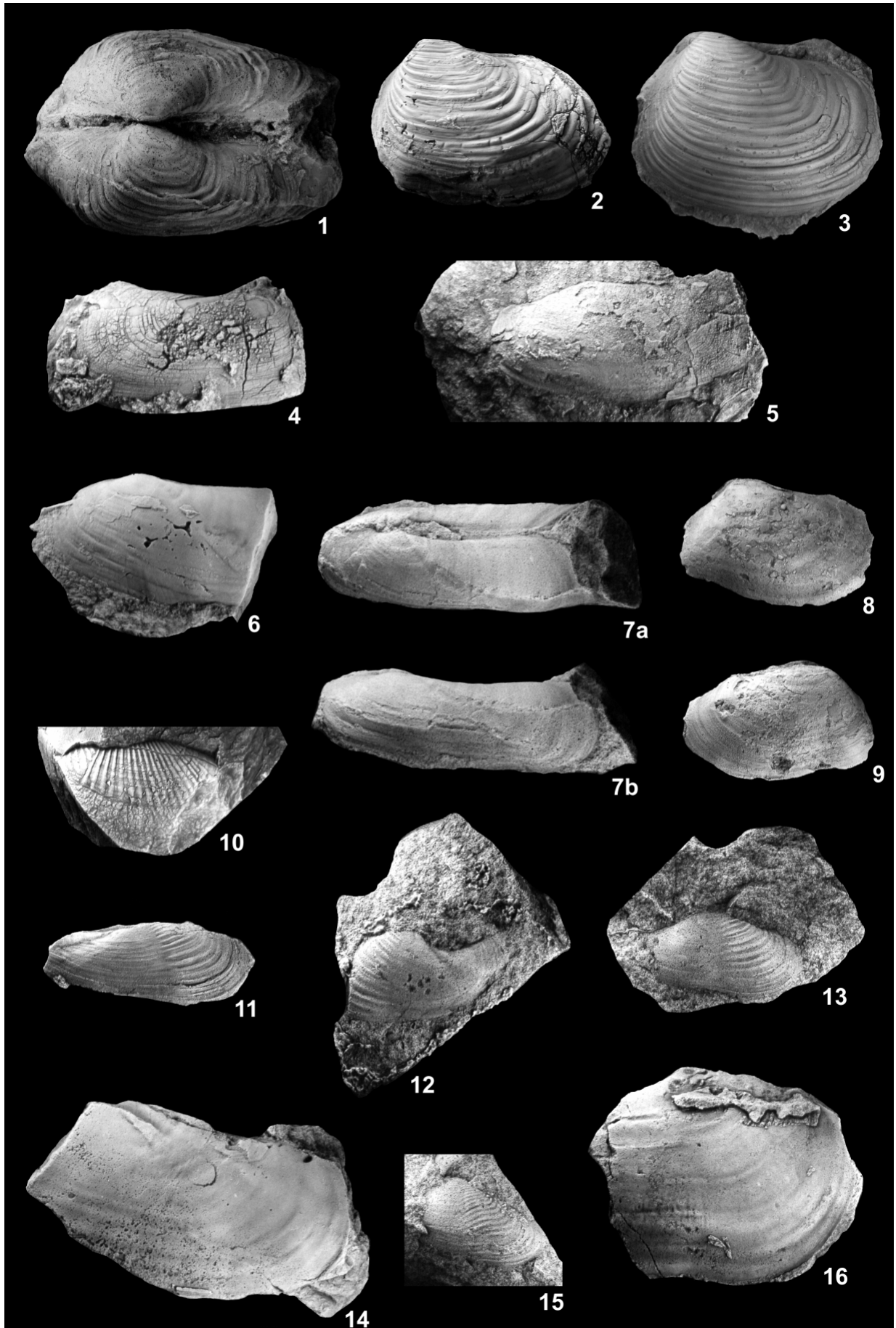
**Fig. 12. *Cercomya* cf. *suessii* (OPPEL, 1857).** PIW1999II/397. Aliabad (3c). Linke Klappe (Steinkern), x 1.

**Fig. 13, 15. *Cercomya* sp.** 13. PIW1999II/398. Aliabad (3c). Rechte Klappe (Steinkern), Außenseite, x 1. 15. PIW1999II/399. Aliabad (3c). Rechte Klappe (Steinkern), Außenseite, x 1.

**Fig. 14. *Platymyoidea* sp. A.** PIW1999II/400. Profil Nayband, Horizont NAY 1371,2 m. Linke Klappe (Steinkern), x 1.

**Fig. 16. *Anomalodesmata*, gen. et sp. indet.** PIW1999II/401. Nayband-Gebiet (*legit* Dr. SENOWBARI-DARYAN). Bruchstück eines doppelklappigen Exemplars (Steinkern), x 1.





N838) wird die Familie Burmesiidae aufrecht erhalten, aber inkonsequenterweise den Pholadomyoidea zugeordnet, obwohl diese ja gerade durch ihr einfaches externes Ligament von den Pandoroidea unterschieden werden (COX et al. 1969: N818). Die Lage des Ligamentes wird auch von RUNNEGAR (1974) als wesentliches Kriterium zur Trennung der Überfamilien innerhalb der Anomalodesmata herangezogen. Es erscheint daher sinnvoll, die Familie Burmesiidae aufrechtzuerhalten und der Überfamilie Pandoroidea zuzuordnen.

#### Gattung *Burmesia* HEALEY, 1908

Typusart: *Burmesia latouchii* (nachträgliche Festlegung DIENER 1923).

#### *Burmesia praecursor* KRUMBECK, 1913

Taf. 37, Fig. 10

- \* 1913 *Burmesia praecursor* sp. nov. – KRUMBECK: 76, Text-Fig. 4, Taf. 5, Fig. 16.
- ? 1985 *Burmesia lirata* HEALEY – ZHANG ZUO-MING et al.: 110, Taf. 62, Fig. 16.

Material: Eine linke Klappe aus (2) [PIW1999II/395].

Beschreibung: Die vorliegende linke Klappe besitzt an ihrem Vorderende die charakteristischen, schräg zu den Wachstumslinien verlaufenden Rippen, die spitzwinklig an die erste der 18 zentralen Radialrippen stoßen. An den Schnittpunkten zwischen Rippen und Anwachsflächen sind feine Knoten ausgebildet.

Vergleiche: *Burmesia praecursor* unterscheidet sich von *B. lirata* HEALEY, 1908 durch die deutlich geringere Zahl an Radialrippen (16-18 im Gegensatz zu 23-33 bei *B. lirata*) und ein entsprechend breiteres vorderes und hinteres Feld ohne Radialrippen. Das von ZHANG ZUO-MING (1985) als „*B. lirata*“ abgebildete Stück, das allerdings nur unvollständig erhalten ist, ist vermutlich besser zu *B. praecursor* zu stellen.

Lebensweise: Tief grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Nor; Buru (Indonesien), Nor; fraglich Obertrias von Tibet.

#### *Burmesia lirata* HEALEY, 1908

- \* 1908 *Burmesia lirata* sp. nov. – HEALEY: 59, Taf. 8, Fig. 19-22.
- 1976 *Burmesia lirata* HEALEY, 1908 – GU et al.: 278, Taf. 42, Fig. 1-4, non Fig. 6.
- 1976 *Burmesia lirata* HEALEY – WEN et al.: 68, Taf. 15, Fig. 10-12.

1976 *Burmesia lirata* HEALEY, 1908 – MA QIHONG et al.: 345, Taf. 42, Fig. 1-2.

1991 *Burmesia lirata* HEALEY, 1908 – VU KHUC: 107, Taf. 33, Fig. 4-10.

1993 *Burmesia lirata* HEALEY – GUO ZONG-HAI: Taf. 3, Fig. 35.

Anmerkungen: Diese Art, von der kein eigenes Material vorliegt, ist von REPIN in einem unveröffentlichten Bericht der „National Iranian Steel Company“ aus dem Kadir-Member bei Parvadeh beschrieben und abgebildet worden.

Lebensweise: Tief grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Burma, Rhät; Himalaya (Südtibet), Nor; Yunnan (China), Nor; Vietnam, Nor; Sichuan (China), Nor.

#### Gattung *Prolaria* HEALEY, 1908

Typusart: *Prolaria sollasi* HEALEY, 1908 (Monotypie).

#### *Prolaria sollasi* HEALEY, 1908

- \* 1908 *Prolaria sollasi* sp. nov. – HEALEY: 60, Taf. 8, Fig. 19-22.
- 1976 *Prolaria sollasi* HEALEY, 1908 – MA QIHONG et al.: 345, Taf. 42, Fig. 3-4.
- 1991 *Prolaria sollasi* HEALEY, 1908 – VU KHUC: 109, Taf. 35, Fig. 3-4.

Anmerkungen: Diese Art ist aus dem Iran ebenfalls nur durch den unveröffentlichten Bericht von REPIN bekannt, der ein Vorkommen im Kadir-Member bei Parvadeh angibt.

Lebensweise: Tief grabender Filtrierer.

Vorkommen: Zentraliran, Rhät; Burma, Rhät; Yunnan (China), Nor; Vietnam, Nor.

#### Familie **Laternulidae** HEDLEY, 1918

#### Gattung *Cercomya* AGASSIZ, 1843

Typusart: *Cercomya pinguis* AGASSIZ, 1843 (ursprüngliche Festlegung).

#### *Cercomya* aff. *praecursor* (QUENSTEDT, 1856)

Taf. 37, Fig. 11

- aff.\* 1856 *Cercomya praecursor* sp. nov. – QUENSTEDT: 29, Taf. 1, Fig. 15.
- aff. 1856 *Anatina praecursor* QUENST. sp. – OPPEL & SUESS: 544, Taf. 1, Fig. 5 a-b.

- non 1863 *Anatina praecursor* OPPEL [sic] – STOPPANI: 127, Taf. 29, Fig. 16-19 [= *Cercomya rhaetica* GÜMBEL, 1861?].  
 non 1906 *Anatina praecursor* QUENST. – ARTHABER: Taf. 49, Fig. 6 [= *Cercomya rhaetica* GÜMBEL, 1861?].

Material: Ein doppelklappiges Exemplar (Steinkern) aus (3c) [PIW1999II/396].

Beschreibung: Langgestreckte, nach hinten spitz zulaufende *Cercomya* mit einer flachen, opisthoklinen Radialfurche, die das vordere Drittel der Klappe abtrennt. Die konzentrischen Anwachslineien verstärken sich dort zu deutlichen Rippen. Wirbelbereich und Rostrum nicht erhalten.

Vergleiche: Nach dem Verlauf der Anwachslineien scheint das vorliegende Exemplar hinten spitzer zuzulaufen als das bei QUENSTEDT (1856) abgebildete Stück, mit dem es in allen anderen Merkmalen gut übereinstimmt. Die von STOPPANI (1863) und ARTHABER (1906) aus dem alpinen Rhät als „*Anatina*“ *praecursor* beschriebenen Stücke sind dagegen deutlich gedrungener und besitzen weder die charakteristische radiale Furche noch die Verstärkung der Radialrippen im vorderen Klappenbereich. Vermutlich sind diese Stücke zu *Cercomya rhaetica* (GÜMBEL, 1861) zu stellen. *C. magna* VU KHUC & TRINH THO, 1969 aus dem Ladin Vietnams ist in der Gesamtform der hier beschriebenen Art ebenfalls ähnlich, aber wesentlich größer und außerdem durch eine schwächere Radialfurche und undeutlichere Verstärkung der Rippen im vorderen Klappenbereich zu unterscheiden.

*Cercomya* cf. *suessi* (OPPEL, 1857)

Taf. 37, Fig. 12

- cf. \* 1857 *Anatina Suessi* sp. nov. – OPPEL: 10, Text-Fig. 1.

Material: Eine linke Klappe (Steinkern) aus (3c) [PIW1999II/397].

Beschreibung: Relativ gedrungene *Cercomya* mit breit gerundetem Vorderrand und kurzem Rostrum. Von dem bis zur Mitte der Klappe zurückgebogenen Wirbel geht eine flache radiale Furche aus, die den Ventralrand kurz vor der Gehäusemitte erreicht. Die kräftigen konzentrischen Rippen der vorderen Gehäusenhälfte brechen an dieser Furche ab. Eine weitere, bogenförmig verlaufende Depression trennt das abgestutzte, etwas nach oben durchgebogene Rostrum ab. Der gesamte hintere Gehäusbereich ist bis auf feine Anwachslineien unskulpuriert.

Anmerkungen: Das vorliegende Stück unterscheidet sich nur durch ein etwas schlankeres Rostrum von dem bei OPPEL (1857) abgebildeten Holotypus.

*Cercomya* sp.

Taf. 37, Fig. 13, 15

Material: Zwei rechte Klappen (Steinkerne) aus (3c) [PIW1999II/398-399].

Anmerkung: Da jeweils nur der vordere Teil der Klappen erhalten ist, können diese Stücke keiner der beiden oben beschriebenen Arten eindeutig zugeordnet werden.

Gattung *Platymyoidea* COX, 1964 [pro *Platymya* AGASSIZ, 1843, non ROBINEAU-DESVOIDY, 1830]

Typusart: *Platymya dilatata* AGASSIZ, 1843 (ursprüngliche Festlegung).

*Platymyoidea* sp. A.

Taf. 37, Fig. 14

Material: Bruchstück einer linken Klappe (Steinkern) aus NAY 1371,2 m [PIW1999II/400].

Beschreibung: Es liegt das hintere Ende eines Steinkerns vor, der die charakteristische, vom Wirbel ausgehende Radialfurche der Gattung *Platymyoidea* besitzt. Vor und hinter dieser Furche befindet sich je eine weitere flache Depression. Der vordere Wirbelbereich ist dort weggebrochen, wo das subumbonale Septum zu erwarten ist. Die Skulptur besteht aus konzentrischen Faltrippen.

Anmerkungen: Bisher ist aus der Trias noch keine Art unter dem Gattungsnamen *Platymyoidea* beschrieben worden. Möglicherweise ebenfalls zu *Platymyoidea* zu stellen ist „*Cypricardia*“ *suevica* OPPEL & SUESS, 1856 aus dem süddeutschen Rhät. Leider ist bei dem einzigen beschriebenen Exemplar von dieser Art der Wirbelbereich nicht erhalten.

Anomalodesmata, gen. et sp. indet.

Taf. 37, Fig. 16

Material: Bruchstück eines Steinkerns aus dem Nayband-Gebiet (legit B. SENOWBARI-DARYAN) [PIW1999II/401].

Beschreibung: Das vorliegende Bruchstück eines Steinkerns besitzt eine flache, vermutlich vom Wirbel ausgehende radiale Depression, an der der gerade Ventralrand in einen kreisförmigen Bogen übergeht, wodurch sich die Höhe der Klappe zunächst noch etwas vergrößert. Zum Rand hin läuft das Gehäuse keilförmig aus. Die Skulptur besteht aus konzentrischen Faltrippen.

Anmerkungen: Die Orientierung dieses Bruchstückes ist unsicher. Radiale Depressionen befinden sich bei den Anomalodesmata häufig im vorderen Gehäuse-

bereich (z. B. bei *Cercomya* und *Platymyoidea*), während das keilförmige Ende eher für eine hintere Klappenhälfte spricht.

## 7. Stratigraphische Verbreitung

Von den 72 auf Artniveau bestimmten Muscheln treten 48 (66,6 %) im oberen Nor (Bidestan-Member) und im Rhät (Howz-e-Khan-Member und Kadir-Member) auf, während je 12 Arten (16,6 %) entweder nur im norischen oder nur im rhätischen Anteil der Nayband-Formation nachgewiesen werden konnten. Nur im **Bidestan-Member** wurden *Monotis salinaria*, *Eoplicatula parvadehensis*, *Umbrostrea iranica*, *Healeyia gonoides*, *Weixiella lutensis*, *Costatoria myophoria*, *Gruenewaldia magna*, *Opis douglasi*, *Palaeocardita stoecklini*, *Vietnamicardium nequam*, *Pleuromya himaica* und *Burmesia praecursor* gefunden. Die Arten *Healeyia gonoides* und *Vietnamicardium nequam* sind allerdings außerhalb Irans auch aus dem Rhät bekannt. Bei den übrigen Arten ist mit Ausnahme des bekannten norischen Leitfossils *Monotis salinaria* und der relativ häufigen Art *Palaeocardita stoecklini* eine wirkliche Beschränkung auf das Bidestan-Member wegen der geringen Fundhäufigkeiten fraglich. Die Arten *Trigonucula goniocostata*, *Nuculana naibandensis*, *Rhaetavicula contorta*, *Indopecten variecostatus*, *Placunopsis alpina*, *Myoconcha* (*Pseudomyoconcha*?)

*auriculata*, *Coelopsis krumbecki* und *Opis* (*Trigonopsis*?) *eumorpha* sind in der Nayband-Formation bisher ausschließlich im **Howz-e-Khan-Member** bekannt, *Palaeocardita carinata*, *Burmesia lirata* und *Prolaria sollasi* nur im **Kadir-Member**. Außerhalb Irans kommt *Myoconcha* (*Pseudomyoconcha*?) *auriculata* auch im Karn der Alpen vor und *Indopecten variecostatus*, *Placunopsis alpina*, *Coelopsis krumbecki* und *Burmesia lirata* in verschiedenen Formationen norischen Alters. Bei *Trigonucula goniocostata* und *Nuculana naibandensis* hat die Beschränkung auf das Howz-e-Khan-Member möglicherweise fazielle Ursachen, da in den anderen Schichtgliedern der Nayband-Formation Mergelhorizonte, an die diese Arten gebunden sind, fast ganz fehlen. Die übrigen genannten Arten sind extrem selten, sodass nur bei dem klassische rhätischen Leitfossil *Rhaetavicula contorta* eine Beschränkung auf diese Stufe gesichert ist. Die stratigraphische Reichweite der meisten Muschelarten der Nayband-Formation ist also relativ groß, liegt jedoch im Rahmen der typischen Existenzdauer von Muschelarten.

## 8. Ökologie

Muscheln sind die artenreichste Makroinvertebratengruppe der Nayband-Formation. Sie dominierten insbesondere in durch unverfestigte Substrate gekennzeichneten Lebensräumen, bildeten aber auch eine hochspezialisierte Begleitfauna der Korallen- und Schwammriffe und traten teils sogar selber riffbildend auf. Obwohl keine quantitativen palökologischen Untersuchungen vorgenommen wurden, können auf Grundlage der Fundzusammenhänge und der funktionsmorphologischen Interpretationen verschiedene Muschelvergesellschaftungen unterschieden werden, die jeweils an bestimmte, hauptsächlich von den Milieuparametern Substratbeschaffenheit und Wasserenergie geprägte Lebensräume gebunden waren.

### 8.1 Feinkörnige Weichböden

In niedrigerenergetischen Bereichen kamen feinkörnige Sedimente zur Ablagerung, die eine weiche Oberfläche besaßen, aber kaum durch Wellenbewegung umgelagert wurden. Die Fauna dieses Lebensraumes liegt meist autochthon vor. Es dominieren Vertreter der Nuculoida, die als flach grabende Substratfresser lebten, sowie einige ebenfalls flach grabende Filtrierer (z. B. *Unionites griesbachi* und *Palaeocardita iranica*). Eine frei auf der Sedimentoberfläche liegende Art war *Cassianella inaequiradiata*, die durch ihren gelängten Dorsalrand einem Einsinken in das weiche Substrat ent-

gegenwirkte. Ein typisches Beispiel für diesen Lebensraum ist der Probenhorizont (3i) aus Aliabad.

## 8.2 Unverfestigte, aber stabile Sandsubstrate

An diesen Lebensraum waren v. a. endobysate Arten, hauptsächlich Vertreter der Pteriina, angepasst. Untergeordnet traten relativ flach grabende Palaeoheterodonta (*Costatoria*) und Heterodonta (*Protocardia*) auf. Die Sedimentoberfläche wurde von epifaunalen, teils rein sessilen (*Chlamys*), teils auch schwimmfähigen (*Entolium*, *Propeamussium*, *Indopecten*) Pectinida besiedelt, die ihrerseits mitunter der epökisch lebenden Muschel *Atreta subrichthofeni* als „Substrat“ dienten (siehe 8.5.3). Dieser Lebensraum wird beispielsweise von Fossilprobe (4) repräsentiert.

## 8.3 Mittelkörnige, mobile Sandsubstrate

In diesem höherenergetischen Faziesbereich herrschten schnell grabende (z. B. *Trigonia*, *Myophoricardium*) sowie tief grabende Filtrierer (*Anomalodesmata*) vor. Auf Grund der hohen Wasserenergie und häufigen Umlagerung sind die Bewohner dieses Lebensraumes mit Ausnahme sehr tief grabender Arten in der Regel nicht autochthon überliefert (vgl. Kap. 5).

## 8.4 Lagunäre Bereiche

An ein Leben in lagunären Bereichen haben sich Megalodontiden angepasst, die das weiche, feinkörnige Karbonatsubstrat epifaunal bis semi-infaunal besiedelten (ZAPFE 1957, VÉGH-NEUBRANDT 1982). Beispiele für diesen Lebensraum sind im Profil Nayband am Top des Bidestan-Member (Abb. 2f) sowie im Profil Kuhbanan (*Cornucardia* sp. A) zu finden.

## 8.5 Hartsubstrate

Obwohl Muscheln bereits im jüngeren Paläozoikum eine Besiedlung von Hartsubstraten mit epibysaten und zementierenden Arten gelang (NEWELL & BOYD 1970, STANLEY 1972), spielten sie dort im Vergleich zu konkurrierenden Gruppen (Korallen, Stromatoporen, Brachiopoden) nur eine untergeordnete Rolle. In der Obertrias erlangt die Erschließung dieses

Lebensraumes durch Muscheln dagegen sowohl nach Anzahl der Taxa als auch nach Individuenreichtum erstmalig eine größere Bedeutung, für die die Muschelfauna der Nayband-Formation beispielhaft ist. Im Gegensatz zu früheren Versuchen drangen in der Obertrias außerdem taxonomisch unabhängige Gruppen mehr oder weniger zeitgleich, aber teilweise mit unterschiedlichen Strategien in diese ökologische Nische vor. Eine zementierende Lebensweise wurde von vier Familien (Prospodylidae, Plicatulidae, Dimyidae und Ostreidae) angenommen, die drei stammesgeschichtlich unabhängige Linien repräsentieren (HAUTMANN 2001; diese Arbeit). Die in den verschiedensten Familien vorkommende byssate Verankerung wurde von bestimmten Arten für die von hoher Wasserenergie und Raumkonkurrenz geprägte Umgebung perfektioniert. Neben epifaunalen traten erstmalig auch endolithische (chemisch bohrende) Muscheln auf. In der Nayband-Formation kommen drei verschiedene Formen von Hartsubstratbesiedlung durch Muscheln vor:

### 8.5.1 Begleitfauna in Korallen- und Schwammriffen

Die Korallen- und Schwammriffe der Nayband-Formation boten auch Muscheln Lebensraum, den sie sich mit vielfältigen Strategien erschlossen. Die auffallendste epibysate Art war *Gervillia (Cultrioopsis) canalis* (Taf. 6, Fig. 5-11; Taf. 7, Fig. 1-2; Abb. 17), die säbelförmige, extrem dickschalige Klappen mit einem terminalen, röhrenförmigen Byssusaustritt besaß. Der enorme Durchmesser dieses Byssusaustritts und der deutliche Abdruck eines entsprechenden Retraktormuskels belegen eine extrem stabile Verankerung, die sowohl der hohen Wasserenergie als auch dem Konkurrenzdruck von zementierenden Organismen gewachsen war. Die häufigste zementierende Muschelart in den Korallen- und Schwammriffen war *Newaagia stocklini* (Taf. 16, Fig. 12-14; Taf. 17, Fig. 1-2), die neben ihrer enormen Wuchsgröße durch eine extrem hohe Ligamentarea und den Besitz von Stacheln auffällt. Lithophagide Muscheln sind durch zahlreiche Bohrlöcher sowie *in situ* durch Querschnitte und ein körperlich erhaltenes Exemplar dokumentiert.

### 8.5.2 Riffbildung durch Muscheln

Vertreter der Muschelfamilien Prospodylidae, Plicatulidae und Ostreidae bauen in der Nayband-Formation verbreitet kleine Riffkomplexe auf, die typischerweise Höhen von 1-2 m und Breiten von bis

zu 5 m erreichen (Abb. 7a). Es handelt sich hierbei um die erdgeschichtlich ältesten echten Riffbildungen von Muscheln überhaupt, die einen vorläufigen Höhepunkt in der Entwicklung der zementierenden Lebensweise bei dieser Tiergruppe markieren. Interessanterweise können an diesen Riffen untergeordnet auch Korallen und Brachiopoden beteiligt sein (Abb. 7b, 9), was auf normalmarine Bildungsbedingungen hinweist. Damit unterscheiden sich diese frühesten Muschelriffe von späteren Austernriffen, die eher für brackische Buchten, Lagunen oder andere küstennahe Stressmilieus charakteristisch sind.

### 8.5.3 Epökie

Die zementierende Art *Atreta subrichthofeni* (Taf. 21, Fig. 1-5, 7) besiedelte zwar nicht ausschließlich, aber bevorzugt die obere Klappe großer Pectiniden, insbesondere von *Indopecten glaber*. Diese Strategie ermöglichte ihr als einziger zementierender Art das Leben in einer Umgebung, in der Riffe und anorganische Hartsubstrate fehlten (siehe 8.2). Kommensalismus scheint dagegen keine Rolle gespielt zu haben (siehe Beschreibung der Art).

## 9. Paläobiogeographie

### 9.1 Marine Faunenreiche und Faunenprovinzen in der Trias

Seit der klassischen Arbeit von DIENER (1916) hat sich die Zahl der weltweit beschriebenen triadischen Faunen vervielfacht und die Kenntnis über die räumliche Verbreitung einzelner Taxa entsprechend verfeinert. Dem Wissenszuwachs steht auf der anderen Seite die zunehmende Schwierigkeit gegenüber, eine synthetische paläobiogeographische Gliederung auf Grundlage möglichst vieler Organismengruppen zu entwerfen. Die meisten der in den letzten Jahren vorgeschlagenen Faunenreiche und -provinzen basieren dementsprechend auf der Untersuchung einzelner Fossilgruppen und führten daher teilweise zu unterschiedlichen Ansichten über die Existenz, den Rang und die Abgrenzung von Biochoren. Allgemein lässt sich jedoch sagen, dass biogeographischer Provinzialismus in der Trias im Vergleich zu anderen erdgeschichtlichen Perioden eher gering war (vgl. auch JABLONSKI et al. 1985: Fig. 2).

TOZER (1981) unterschied auf Grundlage der paläogeographischen Verbreitung triadischer Ammonoidea eine arktische, pazifische, tethyale, germanische und sephardische Region und widerspricht der bei DIENER (1916) vorgenommenen Trennung des Tethysraumes in ein „mediterranes“ und „himalayisches“ Faunenreich. Durch eine hohe Zahl kosmopolitischer Gattungen sei die Möglichkeit einer freien Migration zwischen arktischer, pazifischer und Tethys-Region belegt. Bei der Bewertung der engen Faunenbeziehungen zwischen der Tethys-Region und der Westküste Amerikas ist allerdings eine nachträgliche Vergrößerung der geographischen Entfernung durch plattentektonische Verschiebungen einzel-

ner Krustenstücke („Terranes“) zu berücksichtigen (TOZER 1982).

Im Gegensatz zu TOZER (1981) gelangt DAGYS (1993) durch die Untersuchung triadischer Brachiopodenfaunen zu einer Abgrenzung von fünf Faunenreichen: Boreales Reich (Sibirien, Primorye, Svalbard, Nordkanada), Nordtethys-Reich (Alpen, Karpaten, Anatolien, Kaukasus, Karakorum, Vietnam, China), Perigondwana-Tethys-Reich (Oman, Himalaya, Indonesien), Notoles oder Maorisches Reich (Neuseeland, Neukaledonien, Chile) sowie Ostpazifik-Reich (Nevada, Peru). Durch zunehmende biogeographische Differenzierung im Laufe der Trias träten diese Reiche in der Obertrias am deutlichsten hervor. Die höchste Diversität weist das Nordtethys-Reich auf, der eine deutliche Faunenverarmung in der Perigondwana-Tethys gegenüberstehe.

Die paläobiogeographische Gliederung von SCHÄFER & GRANT-MACKIE (1994, 1998) in die vier „Schelfprovinzen“ Tethys (einschließlich der zirkumpazifischen „exotic terranes“), Arktis, pazifische Provinz (Südwest-Nordamerika) und Maorische Provinz (Neuseeland und Neukaledonien) entspricht bis auf die Zusammenfassung des Tethysraumes weitgehend dem Schema von DAGYS (1993). Grundlage für diese Gliederung waren Studien an Bryozoen und koloniebildenden Invertebraten.

Im Gegensatz zu anderen Fossilgruppen ist die Paläobiogeographie von Muscheln in der Trias bisher nur ansatzweise untersucht. HALLAM (1981) hielt eine Unterscheidung von sieben Regionen (Westtethys, Osttethys, Japan, Arktis, pazifisches Nordamerika, pazifisches Südamerika, Neuseeland) für „nützlich“, diskutiert aber keine Gründe für diese Abgrenzung. Die von HALLAM (1981: Fig. 2) berechneten Ähnlichkeitskoeffizienten zeigen eine nur sehr geringe

faunistische Eigenständigkeit dieser Regionen auf Gattungsniveau. Auf Artniveau ist dagegen zumindest der Tethysraum als Ganzes scharf gegen die übrigen Regionen abgegrenzt. Wie die eigene Literaturauswertung ergab, finden sich kosmopolitische Arten praktisch ausschließlich in pelagischen Muschelfamilien wie den Monotidae und Halobiidae, während sichere Nachweise flachmariner Tethys-Arten in anderen Faunenreichen zumindest für die Zeit der höheren Obertrias fast ganz fehlen. Auch die von HALLAM (1981) vorgenommene Zweiteilung des Tethysraumes in eine West- und Osttethysregion, die durch den angegebenen Simpson-Ähnlichkeitskoeffizienten von 81 % auf Gattungsniveau nur schwer zu rechtfertigen ist, tritt auf Artniveau klar hervor (siehe folgende Kapitel). Die Unterschiede sind jedoch deutlich geringer als zwischen dem Tethysraum im Ganzen und anderen Faunenreichen, sodass man besser von einer Westtethys- und Osttethys-Provinz sprechen sollte (die Verwendung der Begriffe „Reich“, „Provinz“ und „Region“ in der Palaeobiogeographie folgt WESTERMANN 2000). Wegen der offenkundig besseren Auflösung biogeographischer Beziehungen wird im Folgenden bei Vergleichen von Einzelgebieten das Artniveau trotz des wesentlich höheren Bearbeitungsaufwandes bevorzugt, während das Gattungsniveau bei der Abgrenzung von Provinzen und Subprovinzen als Zusatzinformation herangezogen wird.

## 9.2 Endemismusgrad und genereller paläobiogeographischer Charakter der Nayband-Muschelfauna

Rund 40 % der Muscheln, die auf Artniveau bestimmbar waren, sind nur aus der Nayband-Formation bekannt (Abb. 32). Die Nayband-Muschelfauna weist damit einen relativ hohen Endemismusgrad auf, der allerdings aus mehreren Gründen relativiert werden muss:

1. Die Erhaltungsbedingungen waren in der Nayband-Formation offenbar deutlich besser als in den meisten zeitgleichen Ablagerungen anderer Gebiete, sodass auch entsprechend viele neue Arten zu erwarten sind.
2. Viele der neuen Arten sind entweder relativ selten oder extrem kleinwüchsig (z. B. Vertreter der Opinae) und könnten daher in anderen, weniger gut untersuchten Obertriasvorkommen bisher übersehen worden sein.
3. Der (paläo)geographische Abstand zu den nächsten untersuchten Obertriasvorkommen ist beträchtlich, sodass sich bereits aus geringen, aber kontinuierlichen Faunenveränderungen entlang des Schelfes eine relativ große Zahl scheinbar endemischer Arten ergibt.

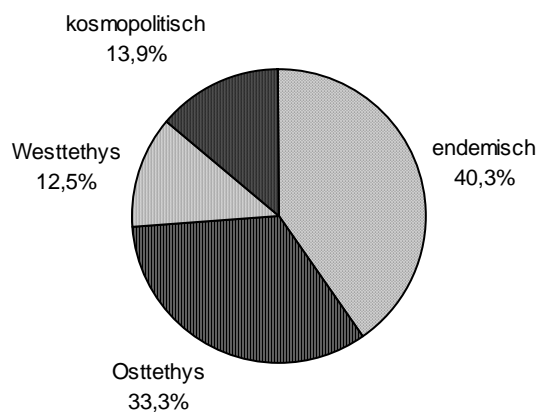


Abb. 32: Prozentualer Anteil von endemischen Arten, West- und Osttethysarten sowie Tethys-Kosmopoliten an der Nayband-Muschelfauna.

Zwischen den einzelnen Ordnungen schwankt der Endemismusgrad nur geringfügig, wenn man Ordnungen, von denen weniger als drei Arten vorliegen, außer Acht lässt (Abb. 33, 34). Überdurchschnittliche Endemismusgrade besitzen die Veneroidea mit 53 % und die Nuculoidea mit 50 % (Abb. 34), letztere vermutlich auf Grund ihres kurzen, lecithotrophen Larvalstadiums, das keine weite Verdriftung durch Meeresströmungen zulässt (vgl. HEINZE 1996). Dagegen besitzen die meisten Ordnungen bzw. Unterordnungen der Pteriomorphia (Arcoidea, Pteriina, Pectinina, Limina) und der Palaeoheterodonta (Modiomorphoidea, Trigonioidea) leicht unterdurchschnittliche Endemismusgrade. Neben unterschiedlichem Larvalverhalten, das bei den meisten ausgestorbenen Taxa allerdings spekulativ bleibt, spielt hierbei möglicherweise auch die jeweilige Merkmalsvielfalt eine Rolle, da bei merkmalsarmen Gruppen unter Umständen verschiedene „biologische“ Arten zu einer Morphospecies mit einer entsprechend größeren biogeographischen Verbreitung zusammengefasst werden. Diese Erklärung käme z. B. bei den relativ merkmalsarmen Pteriina und Pholadomyoidea in Betracht, bei denen auch überdurchschnittlich viele Taxa in offener Nomenklatur beschrieben werden mussten (Abb. 33). Demgegenüber könnte der relativ hohe Prozentsatz endemischer Arten bei den Veneroidea z. T. in der Vielfalt ihrer morphologischen Merkmale begründet sein, die den Ansatz für ein stärkeres „splitting“ bietet.

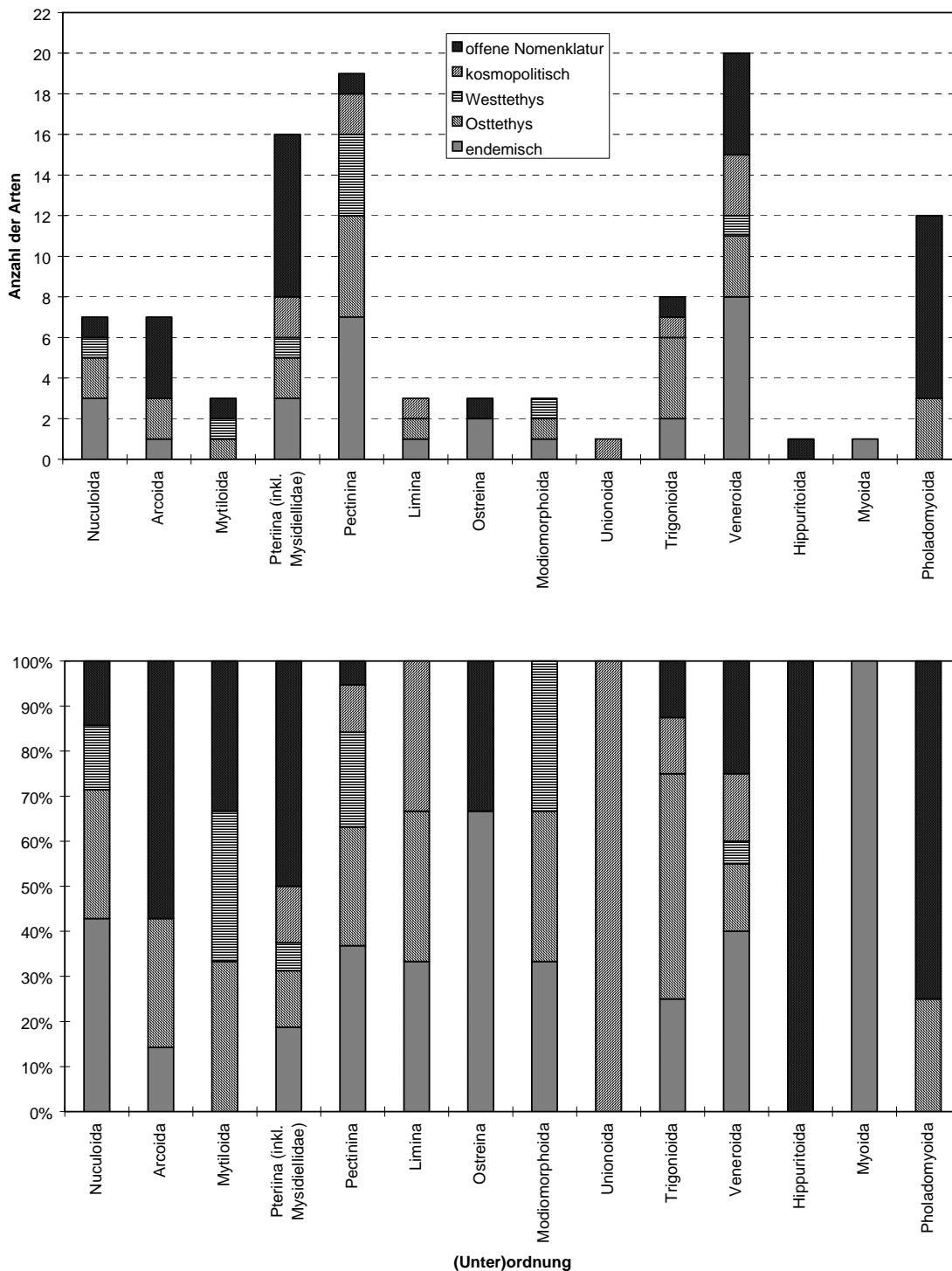


Abb. 33: Anteile von endemischen Arten, West- und Osttethysarten sowie Tethys-Kosmopoliten an den einzelnen (Unter)ordnungen.

Bei den nicht-endemischen Arten handelt es sich ausschließlich um Tethys-Arten; Vertreter anderer Faunenreiche fehlen vollständig. Da die meisten Arten entweder nur im West- oder nur im Osttethysraum auftreten, lässt sich aus der Verteilung der Arten auf diese Provinzen ein erster Eindruck des biogeographischen Charakters der Nayband-Muschelfauna

gewinnen. Es zeigt sich, dass die Osttethys-Provinz einen deutlich höheren Prozentsatz zur iranischen Muschelfauna beiträgt als die Westtethys-Provinz, nämlich 33,3 % gegenüber 12,5 % (Abb. 32). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Ordnungen sind dabei nur gering (Abb. 33), wenn man von Ordnungen absieht, bei denen eine zu geringe Artenzahl keine



sinnvolle Aussage zulässt. Der Anteil von knapp 14 % Kosmopoliten ist mit dem anderer Obertrias-Muschelfaunen der Tethys vergleichbar.

Eine Unterscheidung von Nord- und Südtethysarten ist wegen der ungeklärten paläogeographischen Lage

vieler Obertriasvorkommen nicht *a priori* möglich, sondern erfordert eine umfangreiche statistische Auswertung der Faunenbeziehungen, die Gegenstand des folgenden Kapitels ist.

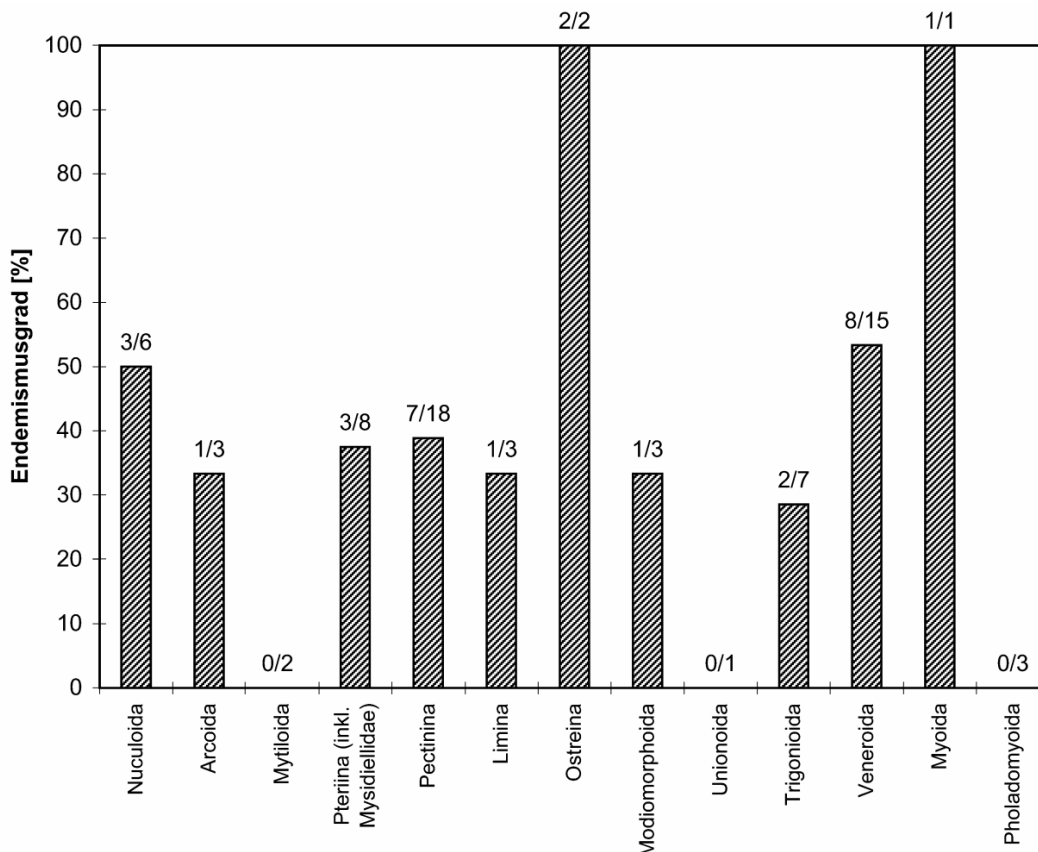


Abb. 34: Prozentuale Endemismusgrade in den einzelnen (Unter)ordnungen. Über den Säulen ist das Verhältnis endemischer Arten zur Gesamtzahl an Arten in der jeweiligen (Unter)ordnung angegeben; die in offener Nomenklatur geführten Arten sind nicht berücksichtigt.

### 9.3 Paläobiogeographie des Tethysraumes im Nor und Rhät und die Stellung der Nayband-Muschelfauna innerhalb der Tethys

#### 9.3.1 Problematik der paläogeographischen Rekonstruktionen

Das vermeintliche „Paradoxon der Tethys“ (ŞENGÖR 1984), dass die „klassische“ Tethys nach dem geologischen Befund erst in der Trias entstanden ist, ein entsprechender Ozean aber nach plattentektonischen Rekonstruktionen bereits im Jungpaläozoikum vorhanden gewesen sein muss, wurde durch das Modell zweier unabhängiger und sich zeitlich ablösender Ozeane gelöst (ŞENGÖR 1979). Demnach wurde die paläozoische „Paläotethys“ zwischen Perm

und Jura nach Norden unter die laurasische Platte subduziert, während sich gleichzeitig im Süden die „Neotethys“ (= Tethys im klassischen Sinn) entlang des Gondwana-Nordrandes öffnete. Der schmale, von Gondwana abgetrennte Streifen kontinentaler Kruste, der die beiden ozeanischen Systeme während ihrer Koexistenz trennte, wurde zwischen der sich schließenden Paläotethys und öffnenden Neotethys nach Norden transportiert, wo er seit der Obertrias in mehreren Schritten mit der laurasischen Platte verschmolz. Der Kollision dieses „Kimmerischen Kontinents“ (ŞENGÖR 1979) entspricht die schon früher erkannte, aber wegen verbreiteter alpidischer Überprägung im Ausmaß unterschätzte kimmerische Orogenese. Der Zentraliran bildete den nordwestlichen Sporn des Kimmerischen Kontinentes und kollidierte daher als dessen erstes Teilstück mit Laurasia. Mit der Kollision lässt sich die Hebung und Verkarstung des

mitteltriadischen Shotori-Dolomits im Zentraliran korrelieren, während die Nayband-Formation als post-orogene Molasseablagerung am Nordrand der Neotethys interpretiert werden kann.

Obwohl das Paläo/Neotethys-Modell heute im Grundsatz akzeptiert ist, sind Details wie das Schließungsalter entlang der ozeanischen Suturen und die paläogeographische Lage einzelner Mikropplatten äußerst umstritten. Die in den letzten Jahren gewonnenen geologischen Daten haben besonders im ostasiatischen Raum zur Aufdeckung weiterer Suturen und „suspekter Terranes“ geführt (Abb. 35; Zusammenfassung in METCALFE 1996a, b), dabei aber insgesamt mehr Fragen aufgeworfen als geklärt. Die Widersprüchlichkeit vieler Daten führte zu zwei gegensätzlichen plattentektonischen Modellen:

1. Die allochthonen Terranes Asiens wurden, soweit sie sich nicht schon prä-permisch von Gondwana gelöst hatten (wie z. B. der Nord- und Südchina-block, Indochina, Qaidam und Tarim), mehr oder weniger gemeinsam durch das permische Rifting von Gondwana abgetrennt, waren also alle Bestandteil des Kimmerischen Kontinents

(ŞENGÖR et al. 1988) bzw. „Mega-Lhasas“ (DERCOURT et al. 1993). SHI XIAOYING (1992: Text-Fig. 5) nimmt eine Verschweißung mit Proto-Asien in der Obertrias entlang der Lungmuco-Yushu-Sutur (= Lancangjiang-Sutur) an, während sich der durch die Bangongco-Nujiang-Sutur dokumentierte Ozean erst im Jura öffnete. Nach den paläogeographischen Rekonstruktionen von DERCOURT et al. (1993) repräsentiert die Bangongco-Nujiang-Sutur dagegen den östlichen Arm der Paläotethys, welcher demnach im Jura fortbestand.

2. Der Lhasa-Block, West-Burma und die „Woyla-Terranes“ lösten sich erst post-triadisch von Gondwana, was die Öffnung eines weiteren, als „Tethys III“ (AUDLEY-CHARLES 1988) bzw. „Känotethys“ (METCALFE 1996a, b, 1999) bezeichneten Ozeans impliziert. In diesem Modell repräsentiert die Lungmuco-Yushu-Sutur (= Lancangjiang-Sutur) die Paläotethys („Tethys I“), die Bangongco-Nujiang-Sutur die „Mesotethys“ („Tethys II“) und die Indus-Yarlung-Sutur schließlich die Känotethys (Tethys III) (METCALFE 1999: 20-23).

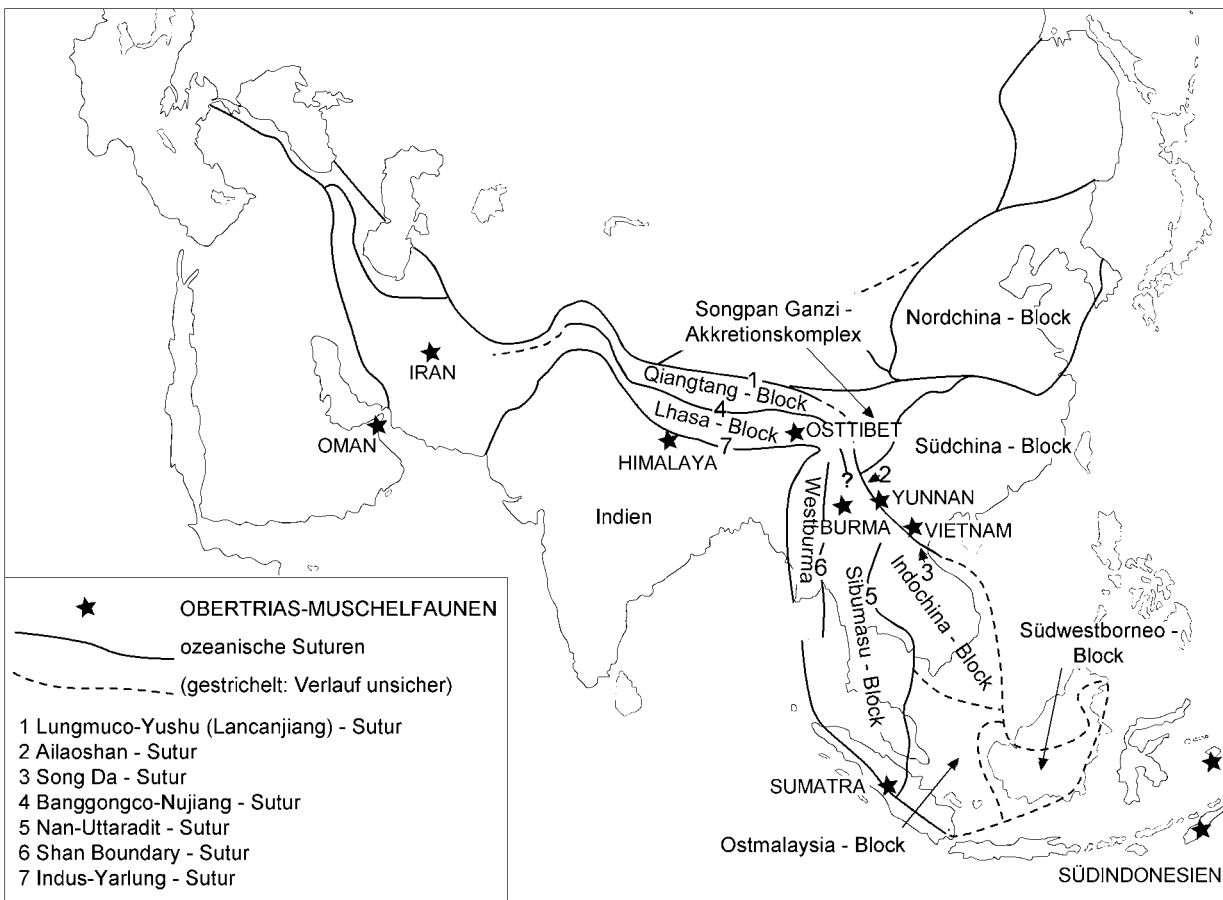


Abb. 35: Lage der ausgewerteten obertriadischen Muschelfaunen Asiens in Bezug zu ozeanischen Suturen und tektonischen Blöcken. Karte modifiziert nach ŞENGÖR et al. (1988) und METCALFE (1996a, 1999).

Die Überprüfung dieser Modelle muss durch eine möglichst genaue Bestimmung der Lage bzw. der Lagebeziehungen der einzelnen Terranes in den verschiedenen Zeitebenen erfolgen. Neben der Paläomagnetik kann dies, soweit ausreichend gut dokumentierte Faunen vorliegen, besonders die Paläobiogeographie leisten. Die vorliegenden Literaturdaten bieten nach einer (z. T. dringend notwendigen) taxonomischen Reevaluierung eine gute Datengrundlage für eine detaillierte paläobiogeographische Analyse und repräsentieren außerdem einen in Bezug auf die plattentektonische Entwicklung der Tethys besonders interessanten Zeitabschnitt.

### 9.3.2 Methodik

Muscheln sind auf Grund ihrer benthischen Lebensweise, ihres Vorkommens in unterschiedlichen Faziesräumen sowie ihrer Häufigkeit und weiten geographischen Verbreitung für paläobiogeographische Untersuchungen gut geeignet, wegen „notorischer“ Homoplasie allerdings für einen kladistischen Ansatz weit weniger als für phenetische Methoden. Diese haben darüber hinaus den Vorteil, dass das Verbreitungsmuster der analysierten Taxa nicht aus methodischen Gründen einseitig als Ergebnis von Vikarianzereignissen interpretiert werden muss.

Als Datengrundlage für die statistische Analyse wurden aus taxonomisch überarbeiteten Faunenlisten binäre „presence-absence“-Matrizen für das Vorkommen ausgewählter Taxa in bestimmten Gebieten erstellt. Der untersuchte Zeitabschnitt umfasste dabei Nor und Rhät. Die Zusammenfassung dieser Stufen war notwendig, da einerseits bei den meisten Gebieten keine detaillierteren stratigraphischen Informationen vorlagen, andererseits die Reichweite der meisten Muschelarten ohnehin beide Stufen umfasst. Die Abgrenzung der Gebiete erfolgte unter Berücksichtigung potentieller ozeanischer Suturen, wobei in Zweifelsfällen einer Trennung der Gebiete der Vorzug gegeben wurde, um Präjudizierungen zu vermeiden. Da aus statistischen Gründen vergleichbare Probengrößen notwendig sind, konnten bei der mathematischen Auswertung nur Gebiete mit ausreichender Datengrundlage berücksichtigt werden. Insgesamt gingen elf Gebiete in die Analyse ein, für die die im Folgenden angegebene Literatur ausgewertet wurde:

- **Mitteleuropa:** IVIMEY-COOK et al. (1999), KRUMBECK (1939), MOORE (1861), OPPEL (1857), OPPEL & SUSS (1856), PFLÜCKER Y RICO (1868), QUENSTEDT (1856), SCHMIDT (1928, 1938), WILL (1969).
- **Alpen:** ALLASINAZ (1962, 1972), ARTHABER (1906), FISCHER-OOSTER (1869), GOLEBIOWSKI (1991), MERIAN (in ESCHER VON DER LINTH 1853), KUSS (1983), MC ROBERTS et al. (1995), MOSTLER et al. (1978), OSSWALD (1930), SCHAFFHÄUTL (1852, 1853, 1854), STOPPANI (1860-1865), TICHY & SCHRAMM (1983), WINKLER (1861, 1884), ZAPFE (1963, 1967).
- **Iran:** vorliegende Arbeit.
- **Oman:** DIENER (1908a), HUDSON & JEFFERIES (1961), LEES (1928).
- **Himalaya:** BITTNER (1899), DIENER (1908b), WEN SHIXUAN et al. (1976).
- **Osttibet:** ZHANG ZUO-MING et al. (1985).
- **Burma:** HEALEY (1908).
- **Yunnan:** GUO FUXIANG (1985), MA QIHONG et al. (1976), PATTE (1922), REED (1927), ZHANG JINGHUA (1984).
- **Vietnam:** VU KHUK (1991).
- **Sumatra:** KRUMBECK (1914), VERBEEK et al. (1880).
- **Südindonesien:** JAWORSKI (1915), KRUMBECK (1913, 1921, 1923, 1924), WANNER & KNIPSCHER (1951), WANNER et al. (1952).

Nach einer gründlichen taxonomischen Überarbeitung wurde auf Grundlage dieser Literaturdaten eine „presence-absence“-Matrix auf Gattungs- und eine auf Artniveau erstellt. Ausgesprochen faziesabhängige Taxa (z. B. Megalodontidae, Halobiidae) sowie merkmalsarme Arten, die bei mangelnder Erhaltungs- oder Abbildungsqualität nicht sicher identifizierbar sind, wurden aus dem Datensatz herausgenommen. Ebenso wurden Taxa, die entweder in allen oder nur in einem Gebiet vorkommen, nicht berücksichtigt, da diese einerseits keine Information über biogeographische Zusammenhänge liefern (z. B. ROSEN 1990), andererseits zu einer Nivellierung der Unterschiede zwischen den „Objekten“ (Gebieten) beitragen und somit Verzerrungen bei den Fusionierungen in der Clusteranalyse hervorrufen können (BACKHAUS et al. 1994: 314). Auf Grundlage der nach diesem Konzept erstellten Matrizen (Anhang 1-2) wurden zunächst Ähnlichkeitskoeffizienten zwischen den Gebieten berechnet, die dann mit Hilfe von Clusteranalysen weiter ausgewertet wurden, um faunistisch ähnliche

Gebietsgruppen (Provinzen und Subprovinzen) und deren hierarchische Strukturierung zu ermitteln.

Die Vor- und Nachteile der verschiedenen Ähnlichkeitskoeffizienten sind bei ARCHER & MAPLES (1987), MAPLES & ARCHER (1988) und SHI (1993) diskutiert. Für paläobiogeographische Analysen sind demnach trotz gewisser Einschränkungen der Jaccard-Koeffizient (J) und der Dice-Koeffizient (D) am geeignetsten. Der Jaccard-Koeffizient zwischen zwei Proben (Gebieten) 1 und 2 ist definiert als  $J = A/(A+B+C)$  und der Dice-Koeffizient als  $D = 2A/(2A+B+C)$  (z. B. ARCHER & MAPLES 1987: Tab. 1), wobei A die Anzahl der Taxa ist, die in beiden Proben vorkommen, B die Anzahl der Taxa, die nur in Probe 1 vorkommen und C die Anzahl der Taxa, die nur in Probe 2 vorkommen.

Die Clusteranalysen wurden nach dem „average linkage“ - Verfahren (ungewichtet und gewichtet) gerechnet. Bei diesem agglomerierenden Verfahren werden jeweils die beiden ähnlichsten Objekte P und Q zu einer Gruppe zusammengefasst, die dann als neues, selbständiges Objekt betrachtet wird. Die nachfolgende Distanzberechnung der fusionierten Gruppe (P+Q) zu einem anderen Objekt bzw. Gruppe R erfolgt nach

$$D(R, P+Q) = 0,5 \times [D(R, P) + D(R, Q)]$$

(ungewichtet) bzw.

$$D(R, P+Q) = \frac{N(P) \times D(R, P) + N(Q) \times D(R, Q)}{N(P) + N(Q)}$$

(gewichtet)

mit N = Anzahl der Objekte in der jeweiligen Gruppe und D = Abstand zwischen den Objekten (BACKHAUS

et al. 1994). Der Vorteil dieser Algorithmen ist, dass sie weder dilatierend noch kontrahierend wirken, also weder zur Bildung langer Ketten neigen noch übermäßig viele kleine Gruppen erzeugen, und daher im Rahmen biogeographischer Fragestellungen besonders gut interpretierbare Ergebnisse liefern.

Alle Berechnungen wurden mit dem Programm *MVSP Plus*, Version 2.1 (KOVACH 1990) durchgeführt.

### 9.3.3 Ergebnisse

Bereits aus den Ähnlichkeitskoeffizienten (Tab. 3-6) lässt sich ein erster Eindruck über die paläobiogeographischen Beziehungen zwischen den Gebieten gewinnen. Auf Artniveau besteht die höchste Faunenähnlichkeit zwischen Mitteleuropa und den Alpen, der auffallend niedrige Ähnlichkeiten dieser Areale mit den ostasiatischen Gebieten gegenüberstehen. Iran weist dagegen zu den Alpen einen vergleichbar hohen Ähnlichkeitskoeffizienten auf wie zu mehreren ostasiatischen Gebieten und nimmt damit eine vermittelnde Stellung zwischen diesen Gruppen ein. Innerhalb der ostasiatischen Gebiete besteht die größte Ähnlichkeit zwischen Ostt Tibet und dem Himalaya, und zwar sowohl auf Gattungs- als auch auf Artniveau. Die generell niedrigen Ähnlichkeitskoeffizienten von Oman und Sumatra gehen zum Teil auf die geringe Zahl der aus diesen Gebieten überhaupt beschriebenen Arten zurück, was bei der Interpretation zu berücksichtigen ist. Dennoch fällt eine hohe Ähnlichkeit zwischen Sumatra und Vietnam auf Gattungsniveau und zwischen Oman und Südindonesien auf Artniveau auf.

JACCARD	Mitteleur.	Alpen	Iran	Oman	Himalaya	Ostt Tibet	Burma	Yunnan	Vietnam	Sumatra	S-Indon.
Mitteleur.	1	0,54	0,28	0,11	0,03	0,09	0,19	0,11	0,12	0,10	0,19
Alpen	0,54	1	0,45	0,12	0,11	0,25	0,25	0,20	0,23	0,14	0,24
Iran	0,28	0,45	1	0,12	0,29	0,46	0,44	0,43	0,31	0,28	0,35
Oman	0,11	0,12	0,12	1	0,10	0,17	0,15	0,07	0,17	0,15	0,26
Himalaya	0,03	0,11	0,29	0,10	1	0,56	0,21	0,35	0,19	0,24	0,35
Ostt Tibet	0,09	0,25	0,46	0,17	0,56	1	0,34	0,42	0,23	0,35	0,43
Burma	0,19	0,25	0,44	0,15	0,21	0,34	1	0,40	0,45	0,37	0,25
Yunnan	0,11	0,20	0,43	0,07	0,35	0,42	0,40	1	0,43	0,26	0,19
Vietnam	0,12	0,23	0,31	0,17	0,19	0,23	0,45	0,43	1	0,41	0,18
Sumatra	0,10	0,14	0,28	0,15	0,24	0,35	0,37	0,26	0,41	1	0,17
S-Indon.	0,19	0,24	0,35	0,26	0,35	0,43	0,25	0,19	0,18	0,17	1

Tab. 3: Gebietsähnlichkeiten (Jaccard-Koeffizient) auf der Grundlage gemeinsamer Muschelgattungen

DICE	Mitteleur.	Alpen	Iran	Oman	Himalaya	Ostt Tibet	Burma	Yunnan	Vietnam	Sumatra	S-Indon.
Mitteleur.	1	0,70	0,43	0,20	0,06	0,17	0,32	0,21	0,21	0,17	0,31
Alpen	0,70	1	0,62	0,21	0,20	0,40	0,40	0,33	0,37	0,25	0,39
Iran	0,43	0,62	1	0,21	0,45	0,63	0,61	0,60	0,47	0,44	0,52
Oman	0,20	0,21	0,21	1	0,17	0,29	0,26	0,13	0,29	0,27	0,42
Himalaya	0,06	0,20	0,45	0,17	1	0,72	0,35	0,52	0,31	0,38	0,51
Ostt Tibet	0,17	0,40	0,63	0,29	0,72	1	0,51	0,60	0,38	0,52	0,60
Burma	0,32	0,40	0,61	0,26	0,35	0,51	1	0,57	0,63	0,54	0,40
Yunnan	0,21	0,33	0,60	0,13	0,52	0,60	0,57	1	0,60	0,41	0,33
Vietnam	0,21	0,37	0,47	0,29	0,31	0,38	0,63	0,60	1	0,58	0,30
Sumatra	0,17	0,25	0,44	0,27	0,38	0,52	0,54	0,41	0,58	1	0,30
S-Indon.	0,31	0,39	0,52	0,42	0,51	0,60	0,40	0,33	0,30	0,30	1

Tab. 4: Gebietsähnlichkeiten (Dice-Koeffizient) auf der Grundlage gemeinsamer Muschelgattungen

JACCARD	Mitteleur.	Alpen	Iran	Oman	Himalaya	Ostt Tibet	Burma	Yunnan	Vietnam	Sumatra	S-Indon.
Mitteleur.	1	0,52	0,14	0,04	0,03	0,05	0,06	0,02	0,09	0	0,07
Alpen	0,52	1	0,26	0,05	0,06	0,14	0,09	0,02	0,09	0,09	0,14
Iran	0,14	0,26	1	0,12	0,21	0,25	0,25	0,23	0,27	0,12	0,28
Oman	0,04	0,05	0,12	1	0,11	0,12	0,00	0,05	0,03	0,04	0,32
Himalaya	0,03	0,06	0,21	0,11	1	0,35	0,12	0,26	0,23	0,06	0,19
Ostt Tibet	0,05	0,14	0,25	0,12	0,35	1	0,15	0,31	0,25	0,16	0,21
Burma	0,06	0,09	0,25	0,00	0,12	0,15	1	0,26	0,41	0,10	0,02
Yunnan	0,02	0,02	0,23	0,05	0,26	0,31	0,26	1	0,38	0,13	0,11
Vietnam	0,09	0,09	0,27	0,03	0,23	0,25	0,41	0,38	1	0,09	0,04
Sumatra	0	0,09	0,12	0,04	0,06	0,16	0,10	0,13	0,09	1	0,02
S-Indon.	0,07	0,14	0,28	0,32	0,19	0,21	0,02	0,11	0,04	0,02	1

Tab. 5: Gebietsähnlichkeiten (Jaccard-Koeffizient) auf der Grundlage gemeinsamer Muschelarten

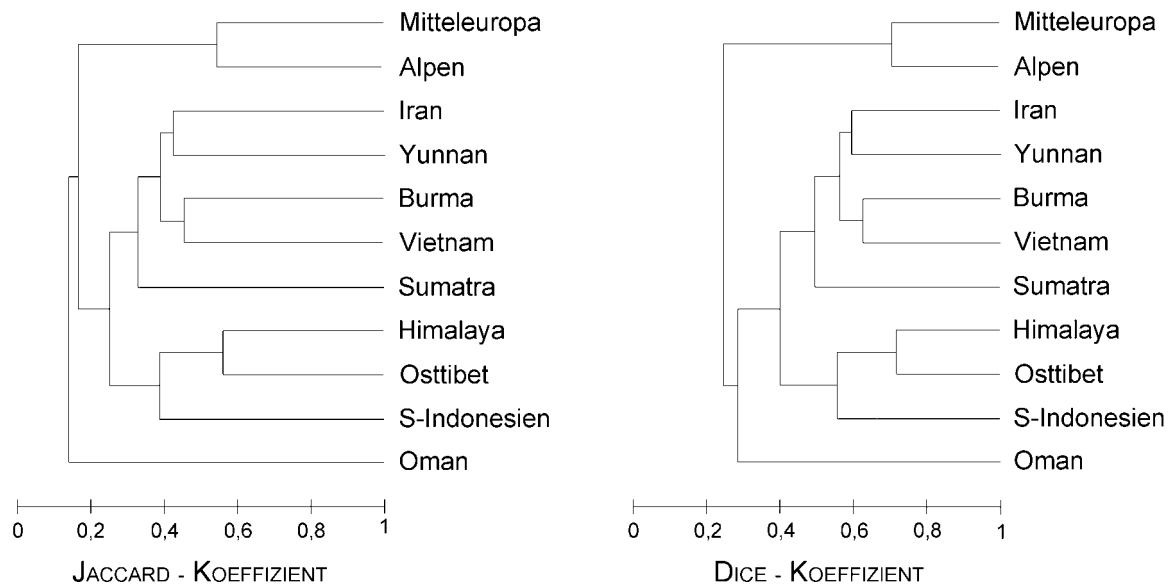
DICE	Mitteleur.	Alpen	Iran	Oman	Himalaya	Ostt Tibet	Burma	Yunnan	Vietnam	Sumatra	S-Indon.
Mitteleur.	1	0,68	0,25	0,07	0,05	0,09	0,11	0,04	0,17	0	0,14
Alpen	0,68	1	0,41	0,10	0,12	0,25	0,17	0,04	0,17	0,16	0,25
Iran	0,25	0,41	1	0,21	0,35	0,40	0,40	0,37	0,42	0,22	0,43
Oman	0,07	0,10	0,21	1	0,20	0,22	0	0,09	0,05	0,08	0,49
Himalaya	0,05	0,12	0,35	0,20	1	0,52	0,21	0,41	0,37	0,11	0,32
Ostt Tibet	0,09	0,25	0,40	0,22	0,52	1	0,26	0,47	0,40	0,27	0,35
Burma	0,11	0,17	0,40	0	0,21	0,26	1	0,41	0,58	0,18	0,04
Yunnan	0,04	0,04	0,37	0,09	0,41	0,47	0,41	1	0,55	0,23	0,19
Vietnam	0,17	0,17	0,42	0,05	0,37	0,40	0,58	0,55	1	0,17	0,07
Sumatra	0	0,16	0,22	0,08	0,11	0,27	0,18	0,23	0,17	1	0,05
S-Indon.	0,14	0,25	0,43	0,49	0,32	0,35	0,04	0,19	0,07	0,05	1

Tab. 6: Gebietsähnlichkeiten (Dice-Koeffizient) auf der Grundlage gemeinsamer Muschelarten

Wesentlich besser als durch eine bloße Betrachtung der Ähnlichkeitskoeffizienten werden die Zusammenhänge durch die Clusteranalysen aufgezeigt. Es ergeben sich die in Abb. 36-37 in Form von Dendrogrammen dargestellten Gebietsgruppierungen, die sich von der Wahl der Ähnlichkeitskoeffizienten und Gruppierungsalgorithmen weitgehend unabhängig zeigen und paläogeographisch sinnvoll interpretiert

werden können. Mitteleuropa und die Alpen bilden in allen Analysen eine eigene Provinz, der die weiter östlich gelegenen Gebiete als ebenfalls weitgehend stabile Gruppierung gegenüberstehen. Innerhalb der zweiten Gruppe ist die Untergruppe (((Burma + Vietnam) + Yunnan) + Iran) bzw. ((Burma + Vietnam) + (Iran + Yunnan)) konstant, in der Gebiete zusammengefasst sind, die sich nach den herkömmlichen

### Gattungen, "average linkage" (gewichtet)



### Gattungen, "average linkage" (ungewichtet)

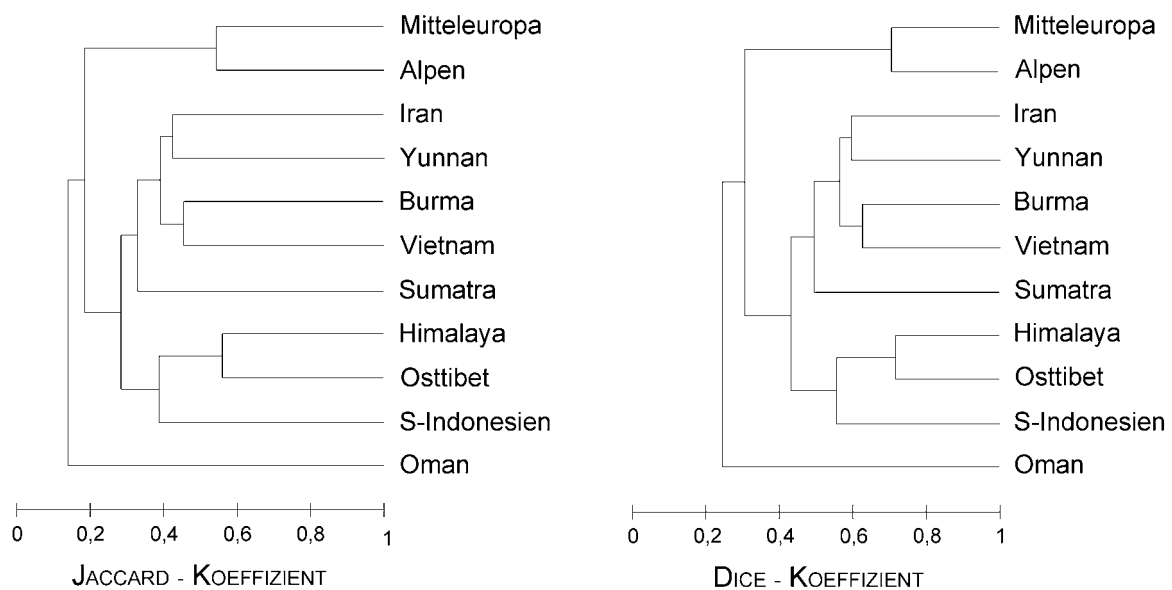
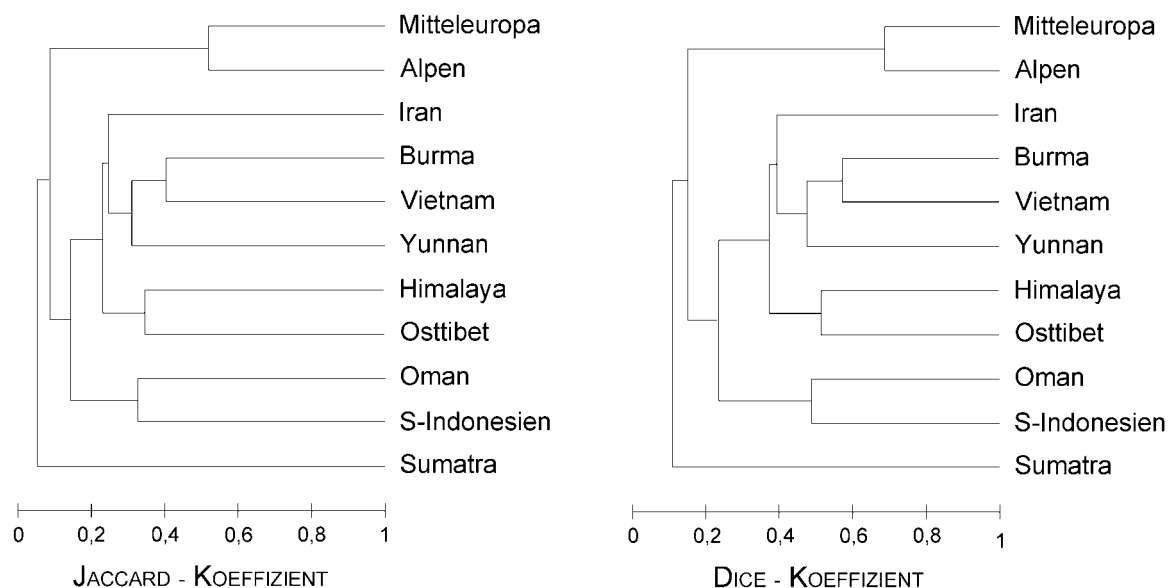


Abb. 36: Clusteranalysen nach dem „average linkage“-Verfahren (gewichtet und ungewichtet) auf Grundlage des Auftretens von Muschelgattungen in den einzelnen Gebieten. Die Gebietsähnlichkeiten sind durch den Jaccard- bzw. Dice-Koeffizienten quantifiziert.

plattentektonischen Modellen während der Obertrias am Tethysnordrand befanden. Himalaya bildet in allen Dendrogrammen eine Gruppe mit Osttibet, die in der Analyse der Gattungsmatrix mit Südindonesien verknüpft wird, was auf eine Position am Tethys-Südrand hinweist. Die Zuordnungen von Sumatra und Oman sind relativ instabil, was allerdings hauptsächlich auf die geringe Probengröße dieser Gebiete zurück-

zuführen ist. Oman bildet in der Analyse der Artenmatrix eine feste Gruppe mit Südindonesien, zeigt jedoch in der Analyse der Gattungsmatrix keine klare Bindung an andere Gebiete. Sumatra schließt sich in der Analyse der Gattungsmatrix mit relativ geringer Ähnlichkeit an die Tethysnordrand-Gruppe an, nimmt aber in der Analyse der Artenmatrix keine eindeutig interpretierbare Position ein.

### Arten, "average linkage" (gewichtet)



### Arten, "average linkage" (ungewichtet)

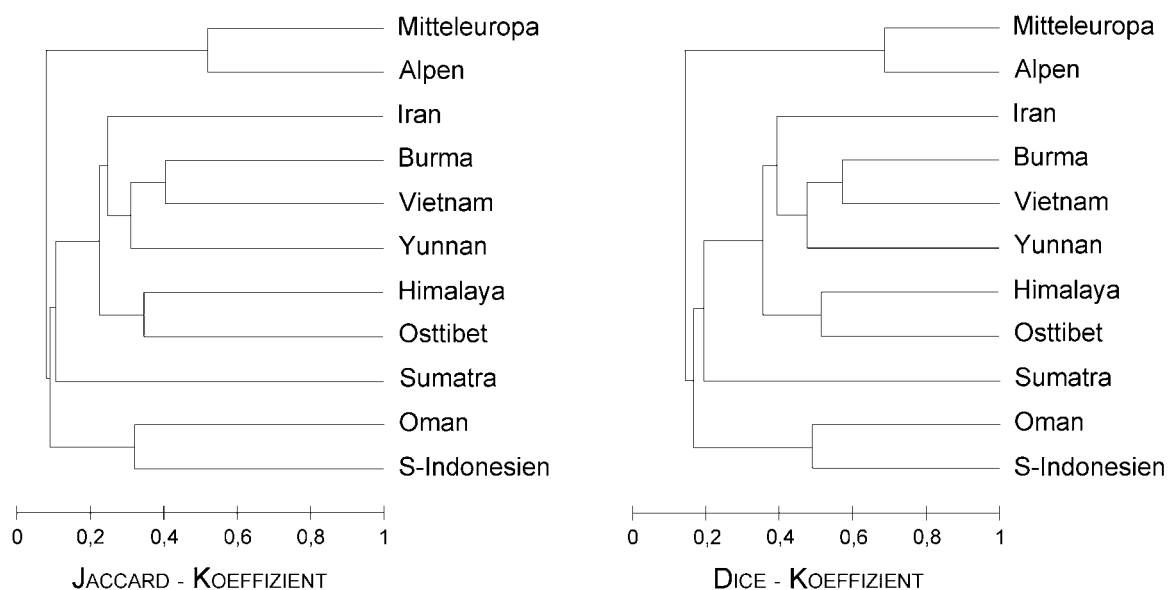


Abb. 37: Clusteranalysen nach dem „average linkage“-Verfahren (gewichtet und ungewichtet) auf Grundlage des Auftretens von Muschelarten in den einzelnen Gebieten. Die Gebietsähnlichkeiten sind durch den Jaccard- bzw. Dice-Koeffizienten quantifiziert.

Die durch die Clusteranalysen aufgezeigten Faunenbeziehungen zwischen den Gebieten erlauben eine unabhängige Bewertung der konkurrierenden paläogeographischen Rekonstruktionen und plattentektonischen Modelle. Die von den meisten Autoren akzeptierte Nordwärtsdrift ehemaliger Gondwana-Fragmente während der Trias spiegelt sich auch in den paläobiogeographischen Daten wider. Dem i. W. von diesen Fragmenten gebildeten Tethysnordrand sind in der Obertrias die Gebiete Iran-Yunnan-Vietnam-Burma zuzurechnen, nicht jedoch der Lhasa-Block (Ostt Tibet). Dieser zeigt eine sehr enge Faunenbeziehung zum Himalaya, was für einen Verbleib bei Gondwana mindestens bis zum Ende der Trias spricht. Ob der Lhasa-Block anschließend durch Öffnung einer „Tethys III“ bzw. „Känotethys“ von Gondwana abgetrennt wurde, wie AUDLEY-CHARLES (1988) und METCALFE (1996a, b, 1999: 15-16, 21) vermuten, oder erst später im Verbund mit Indien nach Norden gelangte, bleibt zwar zunächst offen. Für die paläogeographische Rekonstruktion des Tethysraumes während der Obertrias ist jedoch das Modell dieser Autoren besser mit den paläobiogeographischen Daten vereinbar als die Vorstellung eines einheitlichen Kimmerischen Kontinents unter Einschluss des Lhasa-

Blocks, die von ŞENGÖR et al. (1988) und DERCOURT et al. (1993) favorisiert wurde. Abb. 38 zeigt die vermutete Lage der in die Analyse eingeschlossenen Gebiete im Rhät auf Grundlage einer leicht modifizierten paläogeographischen Karte von METCALFE (1996a). Neben den paläobiogeographischen Daten findet diese Rekonstruktion auch durch neuere paläomagnetische Untersuchungen Bestätigung, die für den Lhasa-Block („Gandise“) eine obertriadische Paläobreite von  $21,4^{\circ}$  S ergaben (WAN TIANFENG & ZHU HONG 1997: Tab. 2).

Für den Gesamttraum der Tethys ergibt sich auf Grund der dargelegten Faunenbeziehungen eine paläobiogeographische Gliederung in eine West- und Ostprovinz, wobei letztere in eine Nord- und Südsprovinz zerfällt. Die **Westtethys-Provinz** umfasst den alpinen Raum im weiteren Sinn und ist durch eine Reihe von Gattungen gekennzeichnet, die hier in der Obertrias endemisch waren, im Jura dann aber kosmopolitische Verbreitung fanden (z. B. *Inoperna*, *Liostrea*, *Lithophaga*, *Propeamusium*, *Taeniodon* und *Tutcheria*). Die Rhätfauna Mitteleuropas, die in die Analyse einbezogen wurde, ist im Wesentlichen eine verarmte alpine Fauna, der eigenständige Faunenelemente fast vollständig fehlen.

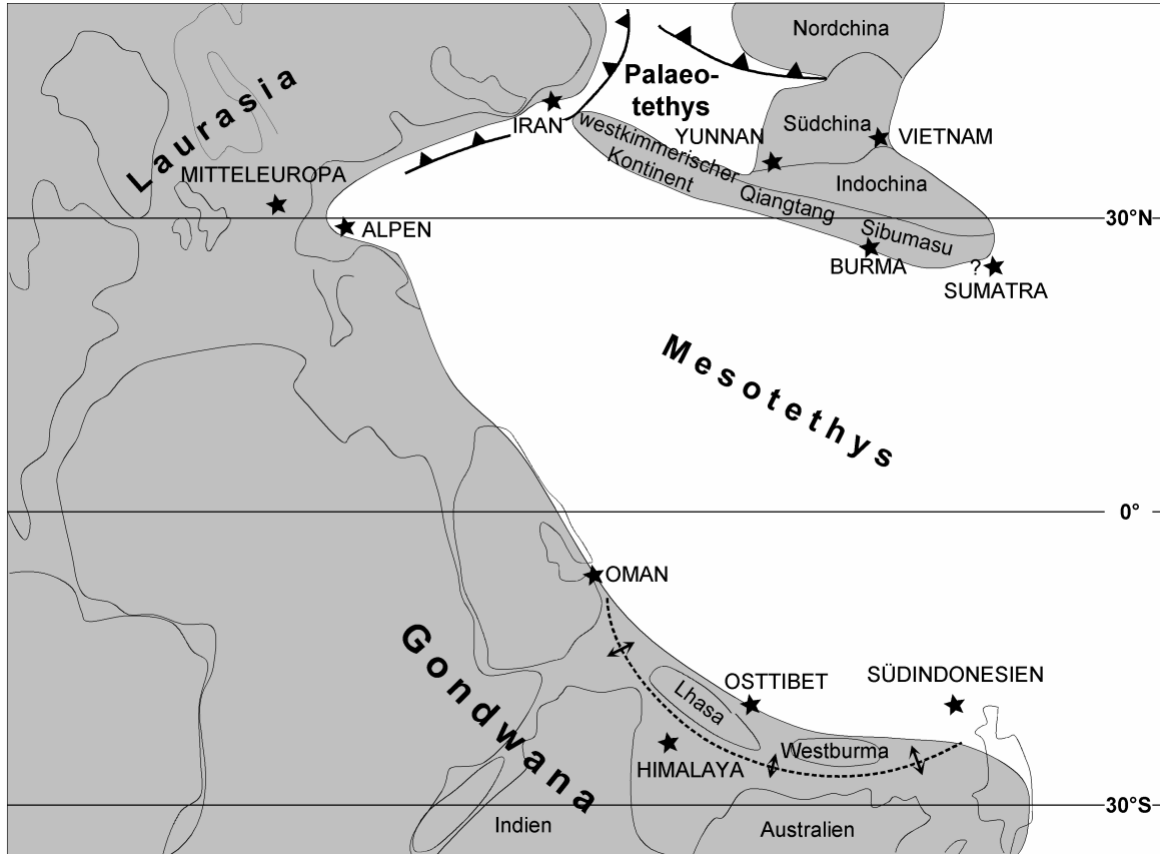


Abb. 38: Paläogeographie der Tethys in der höheren Obertrias. Kontinentale Kruste grau schattiert. Die Sterne markieren die vermutete paläogeographische Lage der untersuchten Muschelfaunen. Karte modifiziert nach Metcalfe (1996a).



Wie die Westtethys-Provinz ist auch die **Osttethys-Provinz** durch eine ganze Reihe endemischer Muschelgattungen charakterisiert, die allerdings fast ausnahmslos am Ende der Trias ausstarben. Charakteristische Muschelgattungen der gesamten Osttethys-Provinz sind z. B. *Indopecten*, *Prosogyrotrigonia*, *Serania* und *Vietnamicardium*. Relativ viele Muschelgattungen dieser Provinz waren auf den Tethysnordrand beschränkt (z. B. *Datta*, *Healeya*, *Trigonucula*, *Weixiella* und *Yunnanophorus*), während lediglich eine einzige Gattung (*Prorotrigonia*) bisher nur vom Tethyssüdrand bekannt ist. In den Clusteranalysen zeigt sich diese Tatsache in einer weniger klaren Gruppierung der Südtethysgebiete, die in den Dendrogrammen stattdessen eher die Tendenz zur Bildung von Ketten zeigen. Die Beziehungen innerhalb der (Sub)provinzen werden durch die Verteilung der Arten naturgemäß präziser wiedergegeben als durch die Gattungen, die die Provinzen ja im ganzen definieren. So ergeben sich die paläogeographisch sinnvollen Untergruppen ((Burma + Vietnam) + Yunnan) und (Oman + Südindonesien), die in der Analyse der Gattungsmatrix nicht zum Ausdruck kommen.

Obwohl sich die biogeographischen Daten im Ganzen gut in ein unabhängig gewonnenes paläogeographisches Modell einfügen (bzw. dieses gegenüber anderen stützen), bleibt die relativ geringe Nord-Süd-Differenzierung und die vermeintlich stärkere Ost-West-Differenzierung der Fauna doch zunächst überraschend, da man einerseits einen ungehinderten Faunenaustausch entlang der Küstenlinien, andererseits aber eine stärkere Barrierewirkung der Tethys erwarten würde. Der isolierende Effekt des offenen Ozeans mag zum Teil in der höheren Zahl endemischer Taxa am Tethysnordrand Ausdruck finden, da

diese Gebiete ja während ihrer Nordwärtsdrift den ozeanischen Raum der Tethys durchlaufen mussten. Andererseits könnten einzelne dieser „Terranes“ der Fauna auch als Brücken für eine schrittweise Überwindung der ozeanischen Weite gedient haben. Wahrscheinlich muss man sich den „Kimmerischen Kontinent“ weniger als einheitlichen Block, sondern eher als ein Puzzle vieler, zu unterschiedlichen Zeiten abgebrochener Kontinentfragmente vorstellen, die eine von zahlreichen Archipelen geprägte Meereslandschaft geschaffen haben. Die scheinbare Widersprüchlichkeit mancher geologischer Daten (s. o.) könnte gerade auf dem Versuch einer zu stark schematisierenden Deutung beruhen.

Die Sonderstellung des alpinen Raumes innerhalb der Tethys erklärt sich wahrscheinlich weniger aus einer generellen Ost-West-Faunendifferenzierung als vielmehr aus der regionalen geotektonischen Situation. Im Gegensatz zur einheitlichen Ausprägung der asiatischen Obertrias war der alpine Raum zu dieser Zeit faziell viel stärker und engräumiger gegliedert (z. B. KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN 1982), was sowohl den Faunenaustausch behindert als auch eine verstärkte Speziation und letztlich auch die Neuentstehung höherer Taxa begünstigt habe dürfte. Gerade das am besten untersuchte und als *locus typicus* der Tethys-Trias angesehene Gebiet wies daher die größte faunistische Eigenständigkeit auf und war Wiege vieler neuer Taxa, die sich mit der Unterjura-Transgression überregional ausbreiten konnten und das spätere Mesozoikum mitprägten. Der Iran stellte in der höheren Obertrias zwar in einigen Fällen bereits die östlichste Verbreitungsgrenze „alpiner“ Taxa dar, besaß insgesamt aber ein klar ostasiatisch-kimmerisches Gepräge.

## Literatur

- ABERHAN, M. & HILLEBRANDT, A. von 1999. The bivalve *Opisoma* in the Lower Jurassic of northern Chile. – *Profil* **16**: 149-164, Stuttgart.
- ADEMKEWICZ, S. L., HARASEWYCH, M. G., BLAKE, J., SAUDEK, D. & BULT, C. J. 1997. A molecular phylogeny of the Bivalve Mollusks. – *Molecular Biology and Evolution* **14**: 619-628, Chicago.
- ALAVI, M., VAZIRI, H., SEYED-EMAMI, K. & LASEMI, Y. 1997. The Triassic and associated rocks of the Nakhak and Aghdarband areas in central and northeastern Iran as remnants of the southern Turanian active continental margin. – *Geological Society of America Bulletin* **109** (12): 1563-1575, Boulder.
- ALBERTI, F. von 1864. Überblick über die Trias. – 353 S., 7 Taf., Stuttgart (Cotta).
- ALLASINAZ, A. 1962. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). III. Studio paleontologico e biostratigrafico del Retico del dintorni di Endine (Bergamo). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **68** (3): 307-376, Taf. 24-28, Milano.
- ALLASINAZ, A. 1966. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici). XVIII. La fauna a lamellibranchi dello Julico (Carnico medio). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **72** (3): 609-752, Taf. 40-55, Milano.
- ALLASINAZ, A. 1972. Revisione dei Pettinidi Triassici. – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **78** (2): 189-428, Taf. 24-48, Milano.
- AMLER, M. 1996. Die Bivalvenfauna des Oberen Famenniums West-Europas. - 2. Evolution, Paläogeographie, Paläoökologie, Systematik 2. Palaeotaxodonta und Anomalo-

- desmata. – *Geologica et Palaeontologica* **30**: 49-119, 7 Taf., Marburg.
- AMLER, M. 1999. Synoptical classification of fossil and Recent Bivalvia. – *Geologica et Palaeontologica* **33**: 237-248, Marburg.
- ARCHER, A. W. & MAPLES, C. G. 1987. Monte Carlo Simulation of Selected Binomial Similarity Coefficients (I): Effect of Number of Variables. – *Palaios* **2**: 609-617, Tulsa.
- ARTHABER, G. von 1906. Die alpine Trias des Mediterrangebietes. – *Lethaea mesozoica* **1/3**: 223-475, Taf. 34-60, Stuttgart (Schweizerbart).
- AUDLEY-CHARLES, M. G. 1988. Evolution of the southern margin of Tethys (North Australian region) from early Permian to late Cretaceous. – In: AUDLEY-CHARLES, M. G. & HALLAM, A. (Hrsg.). *Gondwana and Tethys*. Geological Society Special Publication **37**: 79-100, Oxford (Oxford University Press).
- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLINKE, W. & WEIBER, R. 1994. Multivariate Analysemethoden. Eine anwendungsorientierte Einführung. 589 S. Siebte Auflage, Berlin (Springer).
- BENGTSON, P. 1988. Open nomenclature. – *Palaeontology* **31** (1): 223-227, London.
- BERNARD, F. 1895. Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches. – *Bulletin de la Société Géologique de France, Troisième Série* **23**: 104-154, Paris.
- BEYRICH, E. 1862. Zwei aus dem deutschen Muschelkalk noch nicht bekannte *Avicula*-artige Muscheln. – *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* **14**: 9-10, Berlin.
- BITTNER, A. 1891. Triaspetrefakten von Balia in Kleinasien. – *Jahrbuch der k. k. Geologischen Reichsanstalt* **41** (1): 97-116, Taf. 1-3, Wien.
- BITTNER, A. 1892. Neue Arten aus der Trias von Balia in Kleinasien. – *Jahrbuch der k. k. Geologischen Reichsanstalt* **42** (1): 77-89, Taf. 4-5, Wien.
- BITTNER, A. 1895. Lamellibranchiaten der alpinen Trias. I. Theil: Revision der Lamellibranchiaten von Sct. Cassian. – *Abhandlungen der k. k. Geologischen Reichsanstalt* **18** (1): 1-235, Taf. 1-24, Wien.
- BITTNER, A. 1898. Beiträge zur Paläontologie, insbesondere der triadischen Ablagerungen centralasiatischer Hochgebirge. – *Jahrbuch der k. k. geologischen Reichsanstalt* **48** (4): 689-718, Taf. 14-15, Wien.
- BITTNER, A. 1899. Trias-Brachiopoda and Lamellibranchiata. – *Palaeontologia Indica, ser. XV*, **3**: 1-76, Taf. 1-12, Calcutta.
- BITTNER, A. 1901. Lamellibranchiaten aus der Trias des Bakonyer Waldes. – *Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, Anhang: Palaeontologie der Umgebung des Balatonsees II. Band* **3**: 1-107, 9 Tafeln, Wien.
- BÖCKH, J. von & LÓCZY, L. von 1912. Einige rhätische Versteinerungen aus der Gegend von Rezi im Komitat Zala und das Resultat neuerer dortiger Aufsammlungen. – *Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, Anhang: Palaeontologie der Umgebung des Balatonsees II. Band* **7**: 1-8, 1 Tafel, Wien.
- BOYD, D. W. & NEWELL, N. D. 1997. A reappraisal of Trigonicea Families (Bivalvia) and a Description of Two New Early Triassic Species. – *American Museum Novitates* **3216**: 1-14, New York.
- BOYD, D. W. & NEWELL, N. D. 1999. *Lyriomyophoria* KOBAYASHI, 1954, a junior synonym of *Elegantinia* WAAGEN, 1907. – *Journal of Palaeontology* **73** (3): 547-548, Lawrence.
- BRAGIN, Y. N., GOLUBEV, S. A. & POLYANSKII, B. V. 1981a. Stratigrafiya nizhnemezozoyskoy uglensnoy formatsii Irana (Stratigraphy of the lower Mesozoic coal bearing Formation of Iran). – *Izvestiya Akademii Nauk SSSR. Seriya Geologicheskaya* **1981** (8): 64-77, Moskau.
- BRAGIN, Y. N., GOLUBEV, S. A. & POLYANSKII, B. V. 1981b. Paleogeography of major accumulation stages of lower Mesozoic coal deposits in Iran. – *Lithology and Mineral Resources* **16** (1): 50-59, New York [übersetzt aus *Lithologiya i Poleznye Iskopaemye*, No. 1, pp. 69-81].
- BROILI, F. 1903. Die Fauna der Pachycardientuffe der Seiser Alp. – *Palaeontographica* **50** (4-5): 145-227, Taf. 17-27, Stuttgart.
- BRONN, H. G. 1830. Über die Muschel-Versteinerungen des süddeutschen Steinsalzgebirges, welche bisher unter dem Namen *Pectinites salinarius* zusammenbegriffen wurden. – *Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* **1**: 279-285, Taf. 4, Heidelberg.
- BRÖNNIMANN, P., ZANINETTI, L., BOZORGNIA, F., DASHTI, G. R. & MOSHTAGHIAN, A. 1971. Lithostratigraphy and Foraminifera of the Upper Triassic Nayband Formation, Iran. – *Revue de Micropaléontologie* **14** (5): 7-16, Paris.
- CAMPBELL, D. C. 2000. Molecular evidence on the evolution of the Bivalvia. – In: HARPER, E. M., TAYLOR, J. D. & CRAME, J. A. (Hrsg.). *Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society Special Publication **177**: 31-45, London.
- CARTER, J. G. (Hrsg.) 1990. *Skeletal Biomineralisation: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. Volume I*. – 832 S., New York (Van Nostrand Reinhold).
- CARTER, J. G., BARRERA, E. & TEVESZ, M. J. S. 1998. Thermal potentiation and mineralogical evolution in the Bivalvia (Mollusca). – *Journal of Paleontology* **72** (6): 991-1011, Lawrence.
- CARTER, J. G. & SEED, R. 1998. Thermal Potentiation and Mineralogical Evolution in *Mytilus* (Mollusca; Bivalvia). – In: JOHNSTON, P. A. & HAGGART, J. W. (Hrsg.). *Bivalves: An eon of evolution*: 87-117, Calgary (University of Calgary Press).
- CHEN CHUZHEN 1998. Some Triassic bivalves from Pamir and Karakorum Region. – In: WEN SHIXUAN (Hrsg.). *Palaeontology of the Karakorum-Kunlun Mountains*: 299-308, Taf. 1-2, Beijing (Science Press).
- CHINZEI, K. & SEILACHER, A. 1993. Remote biomineralisation I: Fill skeletons in vesicular oyster shells. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **190**: 349-361, Stuttgart.
- COOPER, M. R. 1991. Lower Cretaceous Trigonioidea (Mollusca, Bivalvia) from the Algoa basin, with a revised classification of the order. – *Annals of the South African Museum* **100** (1): 1-52, Kapstadt.
- COPE, J. C. W. 1997. The early phylogeny of the class Bivalvia. – *Palaeontology* **40** (3): 713-746, London.
- COX, L. R. 1932. Further notes on the trans-Jordanian Trias. – *Annals and Magazine of Natural History, Series 10*, **10**: 93-113, Taf. 7, London.
- COX, L. R. 1949. Molluscos del Triasico superior del Peru (Upper Triassic Mollusca from Peru). – *Instituto geologico del Peru, Boletin* **12**: 1-50, 2 Taf., Lima.

- COX, L. R. 1960. Thoughts on the classification of the Bivalvia. – Proceedings of the malacological Society of London **34**: 60-88, London.
- COX, L. R. 1962. New genera and subgenera of Mesozoic Bivalvia. – Palaeontology **4** (4): 592-598, London.
- COX, L. R. 1964. Notes concerning the Taxonomy and Nomenclature of Fossil Bivalvia. – Proceedings of the Malacological Society of London **36**: 39-48, Taf. 1, London.
- COX, L. R., NEWELL, N. D., BOYD, D. W., BRANSON, C. C., CASEY, R., CHAVAN, A., COOGAN, A. H., DECHASEUX, C., FLEMING, C. A., HAAS, F., HERTLEIN, L. G., KAUFFMAN, E. G., MYRA KEEN, A., LA ROCQUE, A., MC ALASTER, A. L., MOORE, R. C., NUTTALL, C. P., PERKINS, B. F., PURI, H. S., SMITH, L. A., SOOT-RYEN, T., STENZEL, H. B., TRUEMAN, E. R., TURNER, R. D. & WEIR, J. 1969. Bivalvia. In: MOORE, R. C. (Hrsg.). Treatise on invertebrate paleontology. Part N. Mollusca 6, 1224 S., Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas (Geological Society of America and University of Kansas Press).
- DAGYS, A. S. 1993. Geographic differentiation of Triassic brachiopods. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **100**: 79-87, Amsterdam.
- DAVOUDZADEH, M. & SCHMIDT, K. 1982. Zur Trias des Iran. – Geologische Rundschau **71** (3): 1021-1039, Stuttgart.
- DAVOUDZADEH, M. & SCHMIDT, K. 1984. A review of the Mesozoic Paleogeography and Paleotectonic Evolution of Iran. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **168** (2/3): 182-207, Stuttgart.
- DECHASEUX, C. 1937. *Harpax spinosus* SOWERBY et ses variétés *parkinsoni* BRONN et *pectinoides* LAMARCK. – Bulletin de la Société Géologique de France, V series **7**: 243-256, Taf. 16, Paris.
- DERCOURT, J., RICOU, L. E. & VRIELYNCK, B. (Hrsg.) 1993. Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. – 307 S., 14 Karten, Paris (Gauthier-Villars).
- DIENER, C. 1908a. Notes on some fossils from the sedimentary rocks of Oman. – Records of the Geological Survey of India **36** (3): 156-163, Taf. 24, Calcutta.
- DIENER, C. 1908b. Ladinic, Carnic and Noric fauna of Spiti. – Palaeontologia Indica Series XV, Vol. V, Mem. No. 3: 1-152, Taf. 1-24, Calcutta.
- DIENER, C. 1915. Zur systematischen Stellung der Pelecypodengattung *Pomarangina*. – Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie **1915**: 129-131, Stuttgart.
- DIENER, C. 1916. Die marinen Reiche der Trias. – Denkschriften der Akademie der Wissenschaften Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse **92**: 405-549, 1 Taf., Wien.
- DIENER, C. 1923. Lamellibranchiata triadica. – In: DIENER, C. (Hrsg.). Fossilium catalogus I: Animalia. Pars **19**, 257 S., Berlin (W. Junk).
- DITTMAR, A. von 1864. Die Contortazone. – 217 S., 3 Taf., München (Hermann Manz).
- DOUGLAS, J. A. 1929. A marine Triassic fauna from eastern Persia. – Quarterly Journal of the Geological Society **85**: 624-648, Taf. 42-46, London.
- EMMRICH, A. 1853. Geognostische Beobachtungen aus dem östlichen bayerischen und den angrenzenden österreichischen Alpen. II. Aus dem Gebiete des Alpenkalkes. – Jahrbuch der k. k. geologischen Reichsanstalt Wien **4**: 326-394, Wien.
- ESCHER VON DER LINTH, A. 1853. Geologische Bemerkungen über das nördliche Vorarlberg und einige angrenzenden Gegenden. – Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizer Naturforschenden Gesellschaft **13**: 1-135, Taf. 1-13, Zürich.
- ETTER, W., 1994. Palökologie - Eine methodische Einführung. – 294 S., Basel (Birkhäuser).
- EUDES-DESLONGCHAMPS, M. 1860. Essai sur les plicatules fossiles des terrains du Calvados et sur quelques autres genres voisins ou démembrés de ces coquilles. – Memoires de la société Linnéenne de Normandie **11**: 1-164, Taf. 7-20, Paris (Derache).
- FALLAHI, M. 1980. Stratigraphie und Fauna der Trias um Isfahan, Persien. – Dissertation Universität Wien, 205 S., 13 Taf., Wien.
- FALLAHI, M., GRUBER, B. & TICHY, G. 1983. Gastropoden und Bivalven aus dem oberen Teil der Nayband-Formation (Obertrias) von Baqirabad (Isfahan, Iran). – In: ZAPFE, H. (Hrsg.). Neue Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommission **5**: 57-82, Wien (Springer).
- FISCHER-OOSTER, C. 1869. Ueber die Rhätische Stufe in der Umgegend von Thun. – Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft Bern **1869**: 32-99, Taf. 1-4, Bern.
- FRECH, F. 1904. Neue Zweischaler und Brachiopoden aus der Bakonyer Trias. – Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, Anhang: Palaeontologie der Umgebung des Balatonsees I, Band **1**: 1-140, Wien.
- FÜRSICH, F. T., FREYTAG, S., RÖHL, J. & SCHMID, A. 1995. Palaeoecology of benthic associations in salinity-controlled marginal marine environments: Examples from the Lower Bathonian (Jurassic) of the Causses (southern France). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **113**: 135-173, Amsterdam.
- FÜRSICH, F. T., HAUTMANN, M., SENOWBARI-DARYAN, B. & SEYED-EMAMI, K. (in Vorb.): The Upper Triassic Nayband Formation of east-central Iran: Depositional history and palaeontology of a foreland basin. – Facies, Erlangen.
- FÜRSICH, F. T., HEINZE, M. & JAITLY, A. K. 2000. Contributions to the Jurassic of Kachchh, western India. VIII. The bivalve fauna. Part IV. Subclass Heterodonta. – Beringeria **27**: 63-146, 18 Taf., Würzburg.
- FÜRSICH, F. T. & WENDT, J. 1977. Biostratigraphy and palaeoecology of the Cassian Formation (Triassic) of the southern Alps. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **22**: 257-323, Amsterdam.
- FÜRSICH, F. T. & WERNER, W. 1989. The upper Jurassic Bivalvia of Portugal. Part II: Pteriomorpha (Pterioidea exclusive Ostreina). – Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal **73** (für 1988): 103-144, Taf. 1-22, Lissabon.
- GOETEL, M. W. 1917. Die rhätische Stufe und der untere Lias der subalpinen Zone in der Tatra. – Bulletin international de l'academie des sciences de Cracovie - Classe des sciences mathématiques et naturelles, série A: sciences mathématiques, Nov-Dez. 1916: 1-222, Taf. 7-12, Krakau.
- GOLDFUSS, A. 1837. Petrefacta Germaniae. Teil **2** (3): 141-224, Taf. 122-146, Düsseldorf (Arnz).
- GOLEBIEWSKI, R. 1991. Becken und Riffe der alpinen Obertrias. Lithostratigraphie und Biofazies der Kössener Formation. – In: NAGEL, D. & RABEDER, G. (Hrsg.). Exkursionen im Jungpaläozoikum und Mesozoikum Österreichs: 80-119, 13 Abb., Wien.

- GOU ZONG-HAI 1993. Bivalve Fauna of Upper Triassic in Maantang Area, Jiangyou, Sichuan. – *Acta Palaeontologica Sinica* **32** (1): 13-30, Taf. 1-3, Nanjing [in Chinesisch].
- GRANT-MACKIE, J. A. 1980. Mode of life and adaptive evolution in the cosmopolitan Triassic bivalve *Monotis*. – *Journal of the Malacological Society of Australia* **4**: 242-243, Melbourne.
- GRAY, J. E. 1847. A list of the genera of Recent Mollusca, their synonyms and types. – *Proceedings of the Zoological Society of London* **15**: 129-219, London.
- GU ZHIWEI, HUANG BAOYU, CHEN CHUZHEN, WEN SHIXUAN, MA QIHONG, LAN XIU, XU JUNTAO, LIU LU, WANG DEYOU, QUI RANZHONG, HUANG ZHAOQI, ZHANG ZUOMING, CHEN JINHUA & WU PEILI, 1976. Fossil Lamellibranchiata of China. – 522 S., 150 Taf., Beijing (Science Press) [in Chinesisch].
- GÜMBEL, C. W. 1861. Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. – 950 S., Gotha (Justus Perthes).
- GUO FUXIANG 1985. Fossil bivalves of Yunnan. – 319 S., 46 Taf., Kunming (Yunnan Science and Technology Publishing House) [in Chinesisch].
- HAAS, O. 1909. Bericht über neue Aufsammlungen in den Zlambachmergeln der Fischerwiese bei Alt-Aussee. – *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* **22**: 143-167, Wien.
- HALLAM, A. 1981. The end-Triassic bivalve extinction event. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **35**: 1-44, Amsterdam.
- HARPER, E. M., PALMER, T. J. & ALPHEY, J. R. 1997. Evolutionary response by bivalves to changing Phanerozoic sea-water chemistry. – *Geological Magazine* **134** (3): 403-407, London.
- HAUTMANN, M. 1998: Muscheln und „Terranes“: Die Entwicklung und biogeographische Stellung der Nayband-Formation (Nor-Rhät) des östlichen Zentraliran. – *Terra nostra* **98/3**: P64, Berlin.
- HAUTMANN, M. 1999: Phylogeny and Taxonomy of Cementing Triassic Bivalve Families (Prospodylidae, Plicatulidae, Dimyidae and Ostreidae). – *Biology and Evolution of the Bivalvia*, 14-17 September 1999, Cambridge, U. K. Paper and Poster Abstracts: 22-23, Cambridge.
- HAUTMANN, M. 2000: Evolution zementierender Muschelfamilien (Prospodylidae, Plicatulidae, Dimyidae und Ostreidae) im frühen Mesozoikum. – *Terra nostra* **00/3**: 42, Berlin.
- HAUTMANN, M. 2001: Taxonomy and phylogeny of cementing Triassic Bivalves (Families Prospodylidae, Plicatulidae, Dimyidae and Ostreidae). – *Palaeontology* **44** (2): 339-373, London.
- HAYAMI, I. 1959. Lower Liassic lamellibranch fauna of the Higashinagano formation in west Japan. – *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section II*, **12**: 31-84, Taf. 5-8, Tokyo.
- HAYAMI, I., MAEDA, S. & FULLER, C. R. 1977. Triassic Bivalvia and Gastropoda from the Domeyko Range of north Chile. – *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series* **108**: 202-221, Tokyo.
- HEALEY, M. 1908. The fauna of the Napeng-beds or the Rhaetic beds of upper Burma. – *Palaeontologia Indica, New Series* **II** (4): 1-88, Taf. 1-9, Calcutta.
- HEINZE, M. 1996. Paläobiogeographie jurassischer Muschelfaunen: Beziehung zwischen Süd- und Nordrand der Tethys. – *Paläontologische Zeitschrift* **70** (1/2): 97-128, Stuttgart.
- HERRMANNSEN, A. N., 1846-1852. *Indicis Generum Malacozoorum primordia*. – v. 1 (1846-1847) 637 S., v. 2 (1847-1849) 717 S., Suppl. (1852) 140 S., Kassel (Fischer).
- HÖLDER, H. 1990. Über die Muschelgattung *Placunopsis* (Pectinacea, Placunopsidae) in Trias und Jura. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* **165**: 1-63, Taf. 1-6, Stuttgart.
- HUCKRIEDE, R., KÜRSTEN, M. & VENZLAFF, H. 1962. Zur Geologie des Gebietes zwischen Kerman und Sagand (Iran). – *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* **51**: 1-197, Hannover.
- HUDSON, R. G. S. & JEFFERIES, R. P. S. 1961. Upper Triassic Brachiopods and Lamellibranchs from Oman Peninsula, Arabia. – *Palaeontology* **4** (1): 1-41, London.
- ICHIKAWA, K. 1958. Zur Taxonomie und Phylogenie der triadischen "Pteriidae" (Lamellibranch.). – *Palaeontographica, Abteilung A* **111**: 131-212, Taf. 21-24, Stuttgart.
- IVIMEY-COOK, H. C., HODGES, P., SWIFT, A. & RADLEY, J. D. 1999. Bivalves. – In: SWIFT, A. & MARTILL, D. M. (Hrsg.). *Fossils of the Rhaetian Penarth group*: 83-127, Taf. 11-18, London (Palaeontological Association).
- JABLONSKI, D., FLESSA, K. W. & VALENTINE, J. W. 1985. Biogeography and paleobiology. – *Paleobiology* **11** (1): 75-90, Lawrence.
- JAWORSKI, E. 1915. Die Fauna der obertriadischen *Nucula*-Mergel von Misol. – *Paläontologie von Timor, II Lieferung*, **5**: 74-173, Taf. 43-45, Stuttgart (Schweizerbart).
- JOHNSON, A. L. A. 1984. The palaeobiology of the bivalve families Pectinidae and Propeamussiidae in the Jurassic of Europe. – *Zitteliana* **11**: 1-235, Taf. 1-11, München.
- KIPARISOVA, L. D. 1947. Atlas of the guide forms of the fossil faunas of the USSR. Vol. 7: The Triassic. – 252 S., 51 Tafeln, Moskau [in Russisch].
- KLEEMANN, K. 1990. Evolution of chemically-boring Mytilidae (Bivalvia). – In: MORTON, B. (Hrsg.). *The Bivalvia. Proceedings of a memorial in honour of Sir Charles Maurice Yonge (1899-1986)*, Edinburgh, 1986: 111-124, Hong Kong (Hong Kong University Press).
- KLEEMANN, K. 1994. Mytilid bivalve *Lithophaga* in Upper Triassic coral *Pamiroseris* from Zlambach beds compared with Cretaceous *Lithophaga alpina*. – *Facies* **30**: 151-154, Taf. 29, Erlangen.
- KLUYVER, H. M., TIRRUL, R., CHANCE, P. N., JOHNES, G. W. & MEIXNER, H. M. 1983a. Explanatory text of the Nayband Quadrangle Map 1:250,000. Geological Quadrangle Report **J8**, 143 S., Tehran (Geological Survey of Iran).
- KLUYVER, H. M., GRIFFIS, R. J., TIRRUL, R., CHANCE, P. N., & MEIXNER, H. M. 1983b. Explanatory text of the Lakar Kuh Quadrangle Map 1:250,000. Geological Quadrangle Report **J9**, 175 S., Tehran (Geological Survey of Iran).
- KOBAYASHI, T. & TAMURA, M. 1968. *Myophoria* (s. l.) in Malaya with a Note on the Triassic Trigonicea. – *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* **5**: 88-137, Taf. 12-14, Tokyo.
- KOCHANOVA, M. 1967. The occurrence of *Variamussium schafhaeutli* (WINKLER) in the Norian of the west Carpathians (east Slovakia). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **73** (3): 731-738, Milano.
- KOCHANOVÁ, M., 1973. Beschreibung der Bivalven- und Gastropodenfauna des Bleskový Pramen. – In: KOLLÁROVÁ-ANDRUSOVÁ, V. & KOCHANOVÁ, M., *Molluskenfauna des Bleskový Pramen bei Drnava/Nor, Westkarpaten*: 153-

- 205, Taf. IA-XA, Bratislava (Verlag der Slovakischen Akademie der Wissenschaften).
- KÖRNER, K. 1937. Marine (Cassianer-Raibler) Trias am Nevado de Acrotambo (Nordperu). – *Palaeontographica*, Abteilung A **86**: 145-237, Taf. 10-14, Stuttgart.
- KOVACH, W. L. 1990. MVSP Plus, Version 2.1. – Kovach Computing Services, 85 Nant-y-Felin, Pentraeth, Anglesey LL75 8UY, Wales, U.K.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. 1982. Die Entwicklung der Tethystrias und die Herkunft ihrer Fauna. – *Geologische Rundschau* **71** (3): 987-1019, Stuttgart.
- KRISTAN-TOLLMANN, E., TOLLMANN, A. & HAMEDANI, A. 1979. Beiträge zur Kenntnis der Trias von Persien. I. Revision der Triasgliederung, Rhätfazies im Raum von Isfahan und Kössener Faziesanschlag bei Waliabad SE Abadeh. – *Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft* **70** (für 1977): 119-186, Taf. 1, Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E., TOLLMANN, A. & HAMEDANI, A. 1980. Beiträge zur Kenntnis der Trias von Persien. II. Zur Rhätf fauna von Bagerabad bei Isfahan (Korallen, Ostracoden). – *Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft* **73**: 163-235, Taf. 1-13, Wien.
- KRUMBECK, L. 1913. Obere Trias von Buru und Misol. – *Palaeontographica*, Supplement **IV** (II): 1-161, Taf. 1-11, Stuttgart.
- KRUMBECK, L. 1914. Obere Trias von Sumatra (Die Padang-Schichten von West-Sumatra nebst Anhang). – *Palaeontographica*, Supplement **IV** (II): 197-266, Taf. 15-17, Stuttgart.
- KRUMBECK, L. 1921. Die Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden der Trias von Timor I. Stratigraphischer Teil. – *Paläontologie von Timor*, X Lieferung, **17**: 1-142, 7 Tabellen, Stuttgart (Schweizerbart).
- KRUMBECK, L. 1922. Stratigraphische Ergebnisse von Niedermayers Reise durch Persien. – *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1922**: 19-23, 1 Tab., Stuttgart.
- KRUMBECK, L. 1923. Geologische Ergebnisse der Reisen K. Deningers in den Molluken. III. Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden aus der Oberen Trias der Insel Seran. – *Palaeontographica*, Supplement **IV** (III): 186-246, Taf. 12-15, Stuttgart.
- KRUMBECK, L. 1924. Die Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden der Trias von Timor II. Paläontologischer Teil. – *Paläontologie von Timor*, XIII Lieferung, **22**: 1-275, Taf. 1-20, Stuttgart (Schweizerbart).
- KRUMBECK, L. 1939. Das Rhät in Nordwest-Franken. – *Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Sozietät zu Erlangen* **71** (Beiträge zur Geologie von Nordbayern 13): 1-130, 4 Taf., Erlangen.
- KUSS, J. 1983. Faziesentwicklung in proximalen Intraplattform-Becken: Sedimentation, Palökologie und Geochemie der Kössener Schichten (Ober-Trias, Nördliche Kalkalpen). – *Facies* **9**: 61-172, Taf. 9-24, Erlangen.
- KUTASSY, A. 1931. Lamellibranchiata triadica. – In: QUENSTEDT, W. (Hrsg.). *Fossilium catalogus I: Animalia. Pars* **51**, 261-475, Neubrandenburg (Gustav Feller).
- LAUBE, G. C. 1867. Die Bivalven des Braunen Jura von Balin. – *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe* **177**: 1-53, Taf. 1-5, Wien.
- LEES, G. M. 1928. The geology and tectonics of Oman and some parts of southeastern Arabia. – *Quarterly Journal of the Geological Society* **84**: 585-670, Taf. 41-51, London.
- LENSCH, G. & SCHMIDT, K. 1984. Plate Tectonics, Orogeny, and Mineralization in the Iranian Fold Belts. Results and Conclusions. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen **168**: 558-568, Stuttgart.
- LIEBERMAN, H. M. 1979. Die Bivalven- und Ostracodenfauna von Raibl und ihr stratigraphischer Wert. – *Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien* **1979** (2): 85-131, Taf. 1-5, Wien.
- LILJEDAHN, L. 1994. Silurian nuculoid and modiomorphid bivalves from Sweden. – *Fossils and Strata* **33**: 1-89, Oslo.
- MA QIHONG, CHEN JINHUA, LAN XIU, GU ZHIWEI, CHEN CUZHEN & LIN MINJI 1976. Mesozoic lamellibranch fossils of Yunnan. – In: *Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica* (Hrsg.). *Mesozoic fossils of Yunnan* **1**: 161-386, Taf. 1-42, Beijing (Science Press) [in Chinesisch].
- MALCHUS, N. 1990. Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik). – *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A* **125**, 231 S., 27 Taf., Berlin.
- MALCHUS, N. 1998. Multiple parallel evolution and phylogenetic significance of shell chambers and chomata in the Ostreoidea (Bivalvia). – In: JOHNSTON, P. A. & HAGGART, J. W. (Hrsg.). *Bivalves: an eon of evolution: 393-407*. Calgary (University of Calgary Press).
- MANSUY, H. 1914. Gisement liasique des schistes de Trias (Cochinchine). – *Mémoires du Service Géologique de l'Indochine* **III** (II): 82, Hanoi.
- MAPLES, C. G. & ARCHER, A. W. 1988. Monte Carlo Simulation of Selected Binomial Similarity Coefficients (II): Effect of Sparse Data. – *Palaios* **3**: 95-103, Tulsa.
- MARWICK, J. 1953. Divisions and faunas of the Hokonui system (Triassic and Jurassic). – *New Zealand Geological Survey, Paleontological Bulletin* **21**: 1-141, Taf. 1-17, Wellington.
- MATHEWS, S. C. 1973. Notes on open nomenclature. – *Palaeontology* **16** (4): 713-719, London.
- MC ROBERTS, C. A. & CARTER, J. G. 1994. Nacre in an early Gryphaeid Bivalve. – *Journal of Paleontology* **68** (6): 1405-1408, Lawrence.
- MC ROBERTS, C. A., NEWTON, C. R. & ALLASINAZ, A. 1995. End-Triassic bivalve extinction: Lombardian Alps, Italy. – *Historical Biology* **9**: 297-317, Reading.
- METCALFE, I. 1996a. Pre-Cretaceous evolution of SE Asian terranes. – In: HALL, R. & BLUNDELL, D. J. (Hrsg.): *Tectonic evolution of Southeast Asia*. Geological Society Special Publication **106**: 97-122, London.
- METCALFE, I. 1996b. Gondwanaland dispersion, Asian accretion and evolution of eastern Tethys. – *Australian Journal of Earth Science* **43**: 605-623, Melbourne.
- METCALFE, I. 1999. Gondwana dispersion and Asian accretion: An overview. – In: METCALFE, I. (Hrsg.): *Gondwana dispersion and Asian accretion*. IGCP 321 Final Results Volume: 9-28, Rotterdam (A. A. Bakema).
- MOORE, C. 1861. On the Zones of the Lower Lias and the *Avicula contorta* Zone. – *Quarterly Journal of the Geological Society* **17**: 283-516, Taf. 15-16, London.
- MORRIS, J. & LYCETT, J. 1853. A monograph of the Mollusca from the Great Oolite, chiefly from Minchinhampton and the

- coast of Yorkshire. Part II. Bivalves. – *Palaeontographical Society, Monograph* **7**, 80 S., 8 Taf., London.
- MOSTLER, H., SCHEURING, B. & URLICHS, M. 1978. Zur Mega-, Mikrofauna und Mikroflora der Kössener Schichten (alpine Obertrias) vom Weißloferbach in Tirol unter besonderer Berücksichtigung der in der *suessi*- und *marshi*-Zone auftretenden Conodonten. – In: ZAPPE, H. (Hrsg.). Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Österreichische Akademie der Wissenschaften, Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen **4**: 141-174, Wien (Springer).
- MUNIER-CHALMAS, E. C. P. A. 1895. Note préliminaire sur le développement de la charnière chez les mollusques acéphales. – *Bulletin de la Société Géologique de France, Troisième Série* **23**: 37, Paris.
- MÜNSTER, G. Graf zu 1841. Beiträge zur Petrefacten-Kunde. IV. Beschreibung und Abbildung der in den Kalkmergelschichten von St. Cassian gefundenen Versteinerungen. – 152 S., 16 Taf., Bayreuth (Buchner'sche Buchhandlung).
- MUSTER, H. 1995. Taxonomie und Paläobiogeographie der Bakevelliidae (Bivalvia). – *Beringeria* **14**: 1-161, Taf. 1-17, Würzburg.
- NAKAZAWA, K. 1960. Permian and Eo-Triassic Myophoriidae from the Maizuru zone, southwest Japan. – *Japanese Journal of Geology and Geography* **31**(1): 49-62, Tokyo.
- NEVESSKAYA, L. A., SCARLATO, O. A., STAROBOGATOV, Ya. I. & EBERZIN, A. G. 1971. New ideas on bivalve systematics. – *Paleontological Journal* **2**: 141-155, Birmingham (USA) [Übersetzt aus Novyye predstavleniya o sisteme dvustvorchatykh molluskov. *Paleontologicheskii Zhurnal* **1971** (2): 3-20, Moskau].
- NEWELL, N. D. & BOYD, D. W. 1970. Oyster-like Permian Bivalvia. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* **143** (4): 217-282, New York.
- NEWELL, N. D. & BOYD, D. 1975. Parallel evolution in early Trigonian Bivalves. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* **154** (2): 53-162, New York.
- NEWTON, C. R. 1987. Systematic Paleontology. In: – NEWTON, C. R., WHALEN, M. T., THOMPSON, J. B., PRINS, N. & DELALLA, D. Systematics and paleoecology of Norian (late Triassic) Bivalves from a tropical island arc: Wallowa terrane, Oregon. – *Journal of Paleontology* **61**, Supplement to No. 4., Memoir 22: 1-83, Lawrence.
- NEWTON, R. B. 1900. On marine Triassic lamellibranchs discovered in the Malay peninsula. – *Proceedings of the Malacological Society* **4** (3): 130-135, Taf. 12, London.
- NICOL, D. 1955. Morphology of *Astartella*, a primitive heterodont pelecypod. – *Journal of Paleontology* **29** (1): 155-158, Tulsa.
- NÜTZEL, A. SENOWBARI-DARYAN, B. 1999. Gastropods from the Late Triassic (Norian-Rhaetian) Nayband Formation of central Iran. – *Beringeria* **23**: 93-132, 8 Tafeln, Würzburg.
- ODHNER, N. 1918. Zur Kenntnis der Homologien des Bivalvenschlosses. – *Geologiska Föreningens Stockholm Förhandlingar* **40** (5): 562-590, Stockholm.
- OPPEL, A. 1857. Weitere Nachweise der Kössener Schichten in Schwaben und in Luxemburg. – *Sitzungsberichte der mathematisch - naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* **24**: 7-13, Wien.
- OPPEL, A. & SUESS, E. 1856. Über die muthmasslichen Äquivalente der Kössener Schichten in Schwaben. – *Sitzungsberichte der mathematisch - naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* **21**: 535-548, 2 Taf., Wien.
- OSSWALD, K. 1930. Über einige Rätffossilien aus dem Risserkogelgebiet (südlich Tegernsee). – *Jahrbuch der Preußischen geologischen Landesanstalt* **50** (für 1929): 733-750, Taf. 53, Berlin.
- PATTE, E. 1922. Rhetien marin du Yunnan. – *Mémoires du Service Géologique de l'Indochine* **9** (1): 61-65, Taf. 1-2, Hanoi.
- PFLÜCKER Y RICO, L. 1868. Das Rhät in der Umgebung von Göttingen. – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **20**: 397-432, Berlin.
- POJETA, J. 1978. The origin and early taxonomic diversification of pelecypods. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B.* **284**: 225-246, London.
- POJETA, J. & RUNNEGAR, B. 1985. The early evolution of diasome molluscs. – In: WILBUR, K. M. (Hrsg.). *The Mollusca, Volume 10, Evolution*: 295-336, Orlando (Academic Press).
- PORTLOCK, J. 1843. Reports on the Geology of the County of Londonderry, and of parts of Tyrone and Fermanagh. – XXI + 784 S., Dublin (Milikan and Longmans).
- QUENSTEDT, F., 1856. Der Jura. – 842 S., 100 Taf., Tübingen (Laupp & Siebeck).
- POEL, L. van de 1959. Faune malacologique du Hervien. – *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* **35**: 1-26, 1 Taf., Brüssel.
- REED, F. R. C. 1927. Palaeozoic and mesozoic Fossils of Yun-Nan. – *Palaeontologia Indica, New Series* **10** (1): 1-281, Taf. 1-20, Calcutta.
- REPIN, YU. S. 1996a. Novye pozdnetriassovye dvustvorchatye molluski Irana i taksonomiya nadsemejstva Spondylacea. – *Paleontologicheskii Zhurnal* **1996** (3): 3-8, Moskau [in Russisch].
- REPIN, YU. S. 1996b. New Late Triassic Bivalves from Iran and a taxonomy of the superfamily Spondylacea. – *Paleontological Journal* **30** (4): 363-369, Birmingham (USA) [übersetzt aus *Paleontologicheskii Zhurnal* **1996** (3): 3-8, Moskau].
- REYNOLDS, S. H. & VAUGHAN, A. 1904. The Rhaetic beds of the South Wales Direct Line. – *Quarterly Journal of the Geological Society* **60**: 194-214, Taf. 18, London.
- RICHTER, R. 1941. „Schale“ - „Klappe“ - „Gehäuse“ und andere Fallstricke der Terminologie. – *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B* **1941**: 65-69, Stuttgart.
- RICHTER, R. 1948. Einführung in die Zoologische Nomenklatur. – 252 S., Frankfurt a. M. (Kramer).
- ROEMER, F. A. 1836-1839. Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithen-Gebirges. – 218 S., 16 Taf., Hannover (Hahn).
- ROSEN, B. R. 1990. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. – In: MYERS, A. A. & GILLER, P. S. (Hrsg.). *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*: 437-481, London (Chapman and Hall).
- ROSENBERG, G. 1936. Eine *Trigonia* aus dem Rhät des Kitzberges bei Pernitz in Niederösterreich. – *Verhandlungen der geologischen Bundesanstalt* **1936** (4): 107-112, Wien.
- ROSSI RONCHETTI, C. & ALLASINAZ, A. 1965. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici) XI. *Curionia*, nuovo genere di Lamellibranco eterodonte Triassico. – *Rivista Italiana di paleontologia e stratigrafia* **71** (2): 351-412, Taf. 32-41, Milano.
- ROSSI RONCHETTI, C. & ALLASINAZ, A. 1966. Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici) XX.

- "*Pseudomyoconcha*" nuovo genere Triassico di Lamellibranchi eterodonti. – *Rivista Italiana di paleontologia e stratigrafia* **72** (4): 1083-1132, Taf. 81-88, Milano.
- RUNNEGAR, B. 1974. Evolutionary history of the Bivalve subclass Anomalodesmata. – *Journal of Paleontology* **48** (5): 904-939, Lawrence.
- SALOMON, W. 1895. Geologische und palaeontologische Studien über die Marmolata. – *Palaeontographica* **42**: 1-210, Taf. 1-8, Stuttgart.
- SANDBERG, P. A. 1983. An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. – *Nature* **305**: 19-22, London.
- SANDBERG, P. A. 1985. Nonskeletal aragonite and pCO<sub>2</sub> in Phanerozoic and Proterozoic. – In: SUNDQUIST, E. T. & BROECKER, W. S. (Hrsg.). *The Carbon Cycle and Atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural Variations Archean to Present*: 585-594, Washington D. C. (American Geophysical Union).
- SCHÄFER, P. & GRANT-MACKIE, J. A. 1994. Triassic Bryozoa from the Murihiku and Torlesse Supergroups, New Zealand. – *Memoirs of the Australasian Association of Palaeontologists* **16**, 52 S., Sydney.
- SCHÄFER, P. & GRANT-MACKIE, J. A. 1998. Revised systematics and palaeobiogeography of some Late Triassic colonial invertebrates from the Pacific region. – *Alcheringa* **22** (2): 87-122, Sydney.
- SCHAFHÄUTL, K. E. von 1851. Geognostische Untersuchungen des südbayerischen Alpengebirges. – 206 S., 44 Taf., 1 Kt., München (Literarisch-artistische Anstalt).
- SCHAFHÄUTL, K. E. von 1852. Geognostische Bemerkungen über den Kramerberg bei Garmisch. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* **1852**: 282-288, Taf. 3, Fig. 7-8, Stuttgart.
- SCHAFHÄUTL, K. E. von 1853. Beiträge zur näheren Kenntnis der Bayern'schen Voralpen (Fortsetzung). – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* **1853**: 299-319, Taf. 6, Fig. 1-6, Stuttgart.
- SCHAFHÄUTL, K. E. von 1854. Beiträge zur näheren Kenntnis der Bayern'schen Voralpen (Fortsetzung). – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* **1854**: 551-559, Taf. 7-8, Stuttgart.
- SCHAFHÄUTL, K. E. von 1863. *Lethaea geognostica*. Der Kressenberg und die südlich von ihm gelegenen Hochalpen geognostisch betrachtet in ihren Petrefacten. – 2 Bd., Textband IX-XVI + 487 S., Tafelband III-VIII, 98 Taf., 2 Karten, Leipzig (Voss).
- SCHAUROTH, K. von 1857. Die Schalthierreste der Lettenkohlenformation des Herzogtums Coburg. – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **9**: 85-148, Taf. 5-7, Berlin.
- SCHLOTHEIM, E. F. von 1820. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigem Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerner und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. – LXII + 437 S., 15 Taf., Gotha (Beckersche Buchhandlung).
- SCHMIDT, M. 1928. Die Lebewelt unserer Trias. – 461 S., Öhringen (Hohenlohe'sche Buchhandlung Ferdinand Rau).
- SCHMIDT, M. 1938. Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag 1938. – 144 S., Öhringen (Hohenlohe'sche Buchhandlung Ferdinand Rau).
- SCHWARZ, H. 1973. *Trigonia eptingensis* sp. n. aus dem unteren Dogger (Jura). – *Eclogae Geologicae Helveticae* **66** (3): 617-623, Tafel 1, Basel.
- SEILACHER, A. 1954. Ökologie der triassischen Muschel *Lima lineata* (SCHLOTH.) und ihrer Epöken. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **1954** (4): 163-183, Stuttgart.
- SEILACHER, A. 1972. Divercate patterns in pelecypod shells. – *Lethaia* **5**: 325-343, Oslo.
- ŞENGÖR, A. M. C. 1979. Mid-Mesozoic closure of Permo-Triassic Tethys and its implications. – *Nature* **279**: 590-593, London.
- ŞENGÖR, A. M. C. 1984. The Cimmeride orogenic system and the tectonics of Eurasia. – *Geological Society of America, Special Papers* **195**, 82 S., Boulder.
- ŞENGÖR, A. M. C., ALTINER, D., CIN, A., USTAÖMER, T. & HSÜ, K. J. 1988. Origin and assembly of the Tethyside orogenic collage at the expense of Gondwana Land. – In: AUDLEY-CHARLES, M. G. & HALLAM, A. (Hrsg.). *Gondwana and Tethys*. Geological Society Special Publication **37**: 119-181, Oxford (Oxford University Press).
- SENOWBARI-DARYAN, B., SEYED-EMAMI, K. & AGHANABATI, A. 1997. Some Inozoid sponges from Upper Triassic (Norian-Rhaetian) Nayband Formation of Central Iran. – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigraphia* **103** (3): 293-322, Taf. 1-9, Milano.
- SEYED-EMAMI, K. 1972. A summary of the Triassic in Iran. – *Geological Survey of Iran, Report* **20**: 41-53, Tehran.
- SHA JINGENG & CHEN CHUZHEN 1990. Bivalves of the middle and late Triassic in Yushu region, Qinghai. – In: Qinghai Institute of Geological Sciences & Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (Hrsg.). *Devonian - Triassic Stratigraphy and Palaeontology from Yushu Region of Qinghai, China*, **1**: 133-234, Taf. 1-30, Nanjing (Nanjing University Press) [in Chinesisch].
- SHARIAT NIA, H. 1994. Geological characteristics of the Parvadeh region of the Tabas coal-bearing basin, central Iran. – In: EMBRY, A. F., BEAUCHAMP, B. & GLASS, D. J. (Hrsg.). *Pangea: Global environments and resources*. Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologists **17**: 497-509, Calgary.
- SHI, G. R. 1993. A comparative study of 39 binary similarity coefficients. – *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists* **15**: 329-342, Sydney.
- SHI XIAOYING 1992. Jurassic rhynchionellids from north Qinghai-Tibetan plateau, China: a study on internal structures. – *Palaeontographica, Abteilung A* **225** (4-6): 79-166, Stuttgart.
- SIEWERT, W. 1972. Schalenbau und Stammesgeschichte von Austern. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* **1**: 1-57, Taf. 1-6, Stuttgart.
- SKELTON, P. W. & BENTON, M. J. 1993. Mollusca: Rostroconchia, Scaphopoda and Bivalvia. – In: BENTON, M. J. (Hrsg.). *The fossil record 2*: 237-263, London (Chapman & Hall).
- SOFFEL, H. C. & FÖRSTER, H. G. 1984. Polar Wander Path of the Central-East-Iran Microplate Including New Results. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **168** (2/3): 165-172, Stuttgart.
- SOFFEL, H. C., DAVOUDZADEH, M., ROLF, C. & SCHMIDT, S. 1996. New palaeomagnetic data from Central Iran and a Triassic palaeoreconstruction. – *Geologische Rundschau* **85**: 293-302, Berlin.

- SOWERBY, J. 1818. The mineral conchology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the earth. – Vol. 2: 1-251, Taf. 103-203, London (Arding & Meredith).
- STANLEY, S. M. 1969. Bivalve mollusk burrowing aided by discordant shell ornamentation. – *Science* **166**: 634-635, Washington D. C.
- STANLEY, S. M. 1970. Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca). – *Geological Society of America, Memoir* **125**, 296 S., 40 Taf., Boulder.
- STANLEY, S. M. 1972. Functional morphology and evolution of byssally attached Bivalve mollusks. – *Journal of Paleontology* **46** (2): 165-212, Tulsa.
- STANLEY, S. M. 1977. Coadaptation in the Trigonoidae, a remarkable family of burrowing bivalves. – *Palaeontology* **20** (4): 869-899, London.
- STEINER, G. A. & HAMMER, S. 2000. Molecular phylogeny of the Bivalvia inferred from 18S rDNA sequences with particular reference to the Pteriomorphia. – In: HARPER, E. M., TAYLOR, J. D. & CRAME, J. A. (Hrsg.). *Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society Special Publication **177**: 11-29, London.
- STENZEL, H. B. 1971. Oysters. – In: MOORE, R. C. (Hrsg.). *Treatise on invertebrate paleontology*. Part N. Mollusca 6, Bivalvia 3: N953-N1224, Boulder, Colorado und Lawrence, Kansas (Geological Society of America and University of Kansas Press).
- STÖCKLIN, J., EFTEKHAR-NEZHAD, J. & HUSHMAND-ZADEH, A. 1965. Geology of the Shotori Range (Tabas area, East Iran). – *Geological Survey of Iran, Report* **3**, 68 S., Tehran.
- STÖCKLIN, J. & NABAVI, M. H. 1971. Explanatory text of the Boshruyeh Quadrangle Map 1:250000. Geological Quadrangle J7. – 50 S., Tehran (Geological Survey of Iran).
- STOLICZKA, F. 1871. Cretaceous fauna of southern India, v. 3. The pelecypoda, with a review of all known genera of this class, fossil and Recent. – *Palaeontologia Indica, Series* **6**, **3**: 1-537, Taf. 1-50, Calcutta.
- STOPPANI, A. 1857. Studi geologici e paleontologici sulla Lombardia. – 461 S., 3 Taf., Milan (Joseph Bernardoni).
- STOPPANI, A. 1858-1860. Paléontologie Lombarde ou description des fossiles de Lombardie. I. Les Pétrifications d' Esino ou description des fossiles appartenants au dépôt triasique supérieur des environs d'Esino en Lombardie. – 151 S., 31 Taf., Milan (Joseph Bernardoni).
- STOPPANI, A. 1860-1865. Paléontologie Lombarde ou description des fossiles de Lombardie. II. Géologie et Paléontologie des couches à *Avicula contorta*. – 267 S., 60 Taf., Milan (Joseph Bernardoni).
- STUR, D. 1851. Die liasischen Kalksteingebilde von Hirtenberg und Enzersfeld. – *Jahrbuch der k. k. geologischen Reichsanstalt* **2** (3): 19-27, Wien.
- SWOFFORD, D. L. 1996. PAUP: phylogenetic analysis using parsimony. Version 4.0. Laboratory of Molecular Systematics. Smithsonian Institution. Washington D. C.
- TAYLOR, J. D. 1973. The structural evolution of the bivalve shell. – *Palaeontology* **16** (3): 519-534, London.
- TAYLOR, J. D., KENNEDY, W. J. & HALL, A. 1969. The Shell Structure and Mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea - Trigonacea. – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Supplement* **3**: 1-125, Taf. 1-29, London.
- TICHY, G. & SCHRAMM, J.-M. 1983. Fossilfunde aus dem Hauptdolomit (Trias: Nor) der nördlichen Osterhorngruppe (Salzburg, Österreich). *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt Wien* **126** (2): 289-293, 1 Taf., Wien.
- TODD, J. A. & PALMER, T. J. (im Druck). The Jurassic bivalve genus *Placunopsis*: New evidence on anatomy and affinities. – *Palaeontology*, London.
- TOKUYAMA, A. 1960. On the pelecypod fauna of late Triassic Hirabara Formation in West Japan. – *Japanese Journal of Geology and Geography, Transactions* **31** (2-4): 201-218, Tokyo.
- TOLLMANN, A., 1985. *Geologie von Österreich, Band II.* – 710 S., Wien (Franz Deuticke).
- TOZER, E. T. 1981. Triassic Ammonoidea: Geographic and Stratigraphic Distribution. – In: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (Hrsg.). *The Ammonoidea. The Evolution, Mode of Life and Geological Usefulness of a Major Fossil Group*: 397-431, London, New York (Academic Press).
- TOZER, E. T. 1982. Marine Triassic Faunas of North America: Their Significance for Assessing Plate and Tectonic Movements. – *Geologische Rundschau* **71** (3): 1077-1104, Stuttgart.
- TRECHMANN, C. T. 1917. The Trias of New Zealand. – *Quarterly Journal of the Geological Society* **73** (3): 165-245, Taf. 17-25, London.
- TRECHMANN, C. T. 1923. The Jurassic rocks of New Zealand. – *Quarterly Journal of the Geological Society* **79** (3): 246-286, Taf. 12-18, London.
- VÉGH-NEUBRANDT, E., 1982. Triassische Megalodontaceae. Entwicklung, Stratigraphie und Palaeontologie. – 526 S., Budapest (Akadémiai Kiadó).
- VEIZER, J. 1983a. Chemical diagenesis of carbonates: Theory and application of trace element technique. Ottawa-Carleton Centre for Geoscience Studies, Publication 06-82. – 100 S., Ottawa.
- VEIZER, J. 1983b. Trace elements and isotopes in sedimentary carbonates. 265-299. – In: REEDER, R. J. (Hrsg.). *Reviews in Mineralogy* **11**. Carbonates: Mineralogy and Chemistry, 394 S., Washington D. C.
- VERBEEK, R. D. M., BOETTGER, O. & FRITSCH, K. 1880. Die Tertiärformation von Sumatra und ihre Thierreste. – *Palaeontographica, Supplement* **III**: 1-120, Taf. 1-12, Stuttgart.
- VOKES, H. F. 1945. Supraspecific groups of the pelecypod family Corbulidae. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* **86**: 1-32, Taf. 1-4, New York.
- VU KHUC 1991. Paleontological atlas of Vietnam. Volume 3. Mollusca. – 207 S., 67 Taf., Hanoi (Science and Technics Publishing House).
- WAAGEN, L. 1907. Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe der Seiser Alm nebst vergleichend paläontologischen und phylogenetischen Studien. – *Abhandlungen der k. k. geologischen Reichsanstalt* **18** (2): 21-180, Taf. 25-34, Wien.
- WALLER, T. R. 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorphia (Mollusca: Bivalvia). – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B* **284**: 345-365, London.
- WALLER, T. R. 1985. Jurassic "Malleidae" and the distinction between Ostreoida and Pteroida (Mollusca: Bivalvia). – *Journal of Paleontology* **59** (3): 768-769, Lawrence.



- WALLER, T. R. 1990. The evolution of ligament systems in the bivalvia. – In: MORTON, B. (Hrsg.). *The Bivalvia. Proceedings of a memorial in honour of Sir Charles Maurice Yonge (1899-1986)*, Edinburgh, 1986: 49-71, Hong Kong (Hong Kong University Press).
- WALLER, T. R. 1993. The evolution of "*Chlamys*" (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) in the tropical western Atlantic and eastern Pacific. – *American Malacological Bulletin* **10** (2): 195-249, Houston.
- WALLER, T. R. 1998. Origin of the Molluscan class Bivalvia and a phylogeny of major groups. – In: JOHNSTON, P. A. & HAGGART, J. W. (Hrsg.). *Bivalves: An eon of evolution: 1-45*, Calgary (University of Calgary Press).
- WAN TIANFENG & ZHU HONG 1997. On the Accretion of Eastern Asian Continental Blocks since Triassic. – *Journal of China University of Geosciences* **8** (2): 114-120, Wuhan und Hubei.
- WANNER, J. 1907. Trias-Petrefakten der Molluken und des Timorarchipels. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **24**: 161-220, Taf. 7-12, Stuttgart.
- WANNER, J. 1910. Neues über die Perm-, Trias- und Juraformation des indoaustralischen Archipels. – *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1910**: 736-741, Stuttgart.
- WANNER, J. & KNIPSCHER, H. C. G. 1951. Beiträge zur Paläontologie des Ostindischen Archipels XX. Neue Versteinerungen aus den norischen *Nucula*-Mergeln von Misol. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **94** (1): 49-66, Stuttgart.
- WANNER, J., KNIPSCHER, H. C. G. & SCHENK, E. 1952. Zur Kenntnis der Trias der Insel Seran. – *Eclogae Geologicae Helvetiae* **45**: 53-87, Basel.
- WEN SHIXUAN 1979. Bivalves. – In: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica and Qinghai Institute of Geosciences (Hrsg.). *Palaeontological atlas of northwestern China, Qinghai volume 1*: 218-314, Beijing (Geological Publishing House) [in Chinesisch].
- WEN SHIXUAN, LAN XIU, CHEN JINHUA, ZANG ZUOMING, CHEN CHUZHEN & GU ZHIWEI 1976. Fossil Lamellibranchia from the Mount Qomolangma region. – In: Chinese Academy of Science (Hrsg.). *The Xizang scientific expedition, Scientific reports on the expedition to the Qomolangma region (1966-1968)*, Palaeontology (Fascicule III): 1-152, Taf. 1-40, Beijing (Science Press) [in Chinesisch].
- WESTERMANN, G. E. G. 1966. New occurrence of *Monotis* from Canada (Triassic pelecypoda). – *Canadian Journal of Earth Science* **3**: 975-986, Ottawa.
- WESTERMANN, G. E. G. 2000. Biochore classification and nomenclature in palaeobiogeography: an attempt at order. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **158**: 1-13, Amsterdam.
- WESTERMANN, G. E. G. & SEYED-EMAMI, K. 1981. Occurrence of the Upper Triassic bivalve *Monotis* in Iran. – *Paläontologische Zeitschrift* **55** (2): 173-174.
- WILL, H. J. 1969. Untersuchungen zur Stratigraphie und Genese des Oberkeupers in Nordwestdeutschland. – Beihefte zum *Geologischen Jahrbuch* **54**: 1-239, Hannover.
- WINKLER, G. 1859. Die Schichten mit *Avicula contorta* inner- und außerhalb der Alpen. – 51 S., München (Palm).
- WINKLER, G. 1861. Der Oberkeuper nach Studien in den bayerischen Alpen. – *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* **13**: 459-521, Taf. 5-9, Berlin.
- WINKLER, G. 1884. Beiträge zur Geologie der bayerischen Alpen. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1864**: 295-314, Taf. 6-7, Stuttgart.
- WÖHRMANN, S. von 1889. Die Fauna der sogenannten *Cardita*- und Raibler-Schichten in den Nordtiroler und bayerischen Alpen. – *Jahrbuch der k. k. Geologischen Reichsanstalt* **39** (1): 181-258, Taf. 5-10, Wien.
- WÖHRMANN, S. von & KOKEN, E. 1892. Die Fauna der Raibler Schichten vom Schlernplateau. – *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* **44** (2): 167-224, Taf. 6-16, Berlin.
- YIN JIA-RUN 1987. A revision of genus *Pteroperna* (Bivalvia) and its type species *Pteroperna costatula* (DESLONGCHAMPS). – *Acta Palaeontologica Sinica* **26** (6): 716-720, Taf. 1, Beijing.
- YONGE, C. M. 1973. Functional morphology with particular reference to hinge and ligament in *Spondylus* and *Plicatula* and a discussion on relations within the superfamily Pectinacea (Mollusca: Bivalvia). – *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Ser. B* **267**: 173-208, London.
- YONGE, C. M. 1975. The status of the Plicatulidae and the Dimyidae in relation to the superfamily Pectinacea (Mollusca: Bivalvia). – *Journal of Zoology* **176**: 545-553, London.
- ZAPFE, H. 1957. Dachsteinkalk und „Dachsteinmuscheln“. – *Natur und Volk* **87**: 87-94, Frankfurt a. M.
- ZAPFE, H. 1963. Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Fauna des oberrhätischen Riffkalkes von Adnet, Salzburg (exkl. Riffbildner). – *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* **66**: 207-259, Tafel 1-3, Wien.
- ZAPFE, H. 1967. Beiträge zur Paläontologie nordalpiner Riffe. Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischwiese bei Aussee, Steiermark. – *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* **71**: 413-480, Wien.
- ZHANG JINGHUA 1984. New data of late Triassic (Noric) bivalves from Lanping and Weixi, Yunnan. – *Dizhi Lunping (Geological Review)* **30** (4): 377-381, 1 Tafel, Beijing [in Chinesisch].
- ZHANG ZUO-MING, CHEN CHU-ZHEN & WEN SHI-XUAN, W. 1985. Fossil lamellibranchs from Eastern Xizang, Western Sichuan and Western Yunnan. – In: Regional Geological Survey of Sichuan Bureau of Geology, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (Hrsg.). *Stratigraphy and Palaeontology in W. Sichuan and E. Xizang, China* **3**: 25-150, Taf. 1-45, Chendu (Sichuan Science and Technology Publishing House) [in Chinesisch].

	Mitteuropa	Alpen	Iran	Burma	Vietnam	Yunnan	Sumatra	Tibet	Himalaya	Oman	Südindones.
<i>Trigonucula</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Mesosaccella</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Catella</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Pichleria</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Inoperna</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Krumbeckiella</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Lithophaga</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pergamidia</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Mysidiella</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Pinna</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Rhaetavicula</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Datta</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Costigervillia</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cultripsis</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Isognomon</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Oxytoma</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Antijanira</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Propeamussium</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Indopecten</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1
<i>Monotis</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Sichuania</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Atreta</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Placunopsis</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Mysidioptera</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Pseudolimea</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0
<i>Serania</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Antiquilima</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
" <i>Actinostreon</i> "	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Liostrea</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Costatoria</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Gruenewaldia</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Prorotrigonia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Prosogyrotrigonia</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Trigonia</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Yunnanophorus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Healeyia</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Weixiella</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Myoconcha</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tutcheria</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardinia</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Myophoricardium</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Vietnamicardium</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Taeniodon</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thracia</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Burmesia</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Cercomya</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Prolaria</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0

Anhang 1: Geographische Verbreitung von Muschelgattungen im Nor und Rhät. 0 = abwesend, 1 = anwesend. Berücksichtigt sind nur Gattungen, die mindestens in zwei, nicht aber in allen der aufgeführten Gebiete vorkommen.

	Mitteleuropa	Alpen	Iran	Burma	Vietnam	Yunnan	Sumatra	Tibet	Himalaya	Oman	Südindones.
<i>Palaeonucula sundaica</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Nuculana defnieri</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nuculana perlonga</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Mesosaccella nanimensis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Mesosaccella subtenella</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Mesosaccella subzelima</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Mesosaccella whitchurchii</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Catella laticlava</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Grammatodon (Cosmetodon) heftangiensis</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Grammatodon (Cosmetodon) mediodepressum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pichleria inaequalis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Inoperna schafhaeutli</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Modiolus frugi</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Modiolus jaworskii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Modiolus jianchuanensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Modiolus minutus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Modiolus speciosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Hoernesia shaniorum</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>"Gervilla" bouei</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Isognomon obruta</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cassianella inaequiradiata</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rhælavicula conforata</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pergamidia timorensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Krumbeckella nifukokoensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Krumbeckella timorensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Krumbeckella timorensiformis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Entolium incognitum</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Entolium quotidianum</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Oxytoma inaequivalve</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Propeamussium schafhaeutli</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Anhang 2: Geographische Verbreitung von Muschelarten im Nor und Rhät. 0 = abwesend, 1 = anwesend. Berücksichtigt sind nur Arten, die mindestens in zwei, nicht aber in allen der aufgeführten Gebiete vorkommen.

	Mitteleuropa	Alpen	Iran	Burma	Vietnam	Yunnan	Sumatra	Tibet	Himalaya	Oman	Südpazifik
<i>Indopecten cignetti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Indopecten glaber</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Indopecten krumbecki</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Indopecten margariticostatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Indopecten mikroglyptus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Indopecten seinaamensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Indopecten serraticosta</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Indopecten varicosostatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Monofis salinaria</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Sichuania difformis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Atreta intusstriata</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Atreta subrichthofeni</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Placunopsis alpina</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Placunopsis mortiletti</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>"Placunopsis" fissistriata</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Placunopsis napengensis</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Plagiosoma subvaloniense</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Plagiosoma nulloense</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Pseudolimea curmaunica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Pseudolimea subcurmaunica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Serania seranensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Costatoria inaequicosta</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Costatoria myophoria</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Costatoria napengensis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Costatoria nulloensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Costatoria verbeeki</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Costatoria vestitaeformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Costatoria weishanensis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Trigonia zambachensis</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Prorotrigonia seranensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

	Mitteuropa	Alpen	Iran	Burma	Vietnam	Yunnan	Sumatra	Tibet	Himalaya	Oman	Sudindones.
<i>Proscogyrotrigonia iranica</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gruenewaldia inflata</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Healeyia gonioides</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Yunnanophorus garandi</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cardinia regularis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coelopsis krumbecki</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Isocyprina ewaldi</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Myophoricardium lineatum</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Myophoricardium tulongense</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Palaeocardita buruca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Palaeocardita globiformis</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Palaeocardita singularis</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Palaeocardita trapezoidalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Protocardia cortusa</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Protocardia rhaetica</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Tutcheria obacina</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vietnamocardium martini</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Vietnamocardium nequam</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Burmesia latouchii</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Burmesia lirata</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Burmesia praecursor</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Cercomya rhaetica</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cercomya suessii</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Homomya sublariana</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Pleuromya himaica</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Prolanta sollasi</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Thracia prisca</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0