

Introductie tot de Scaphopoda II: oorsprong en ontwikkeling

Aad Bastemeijer*

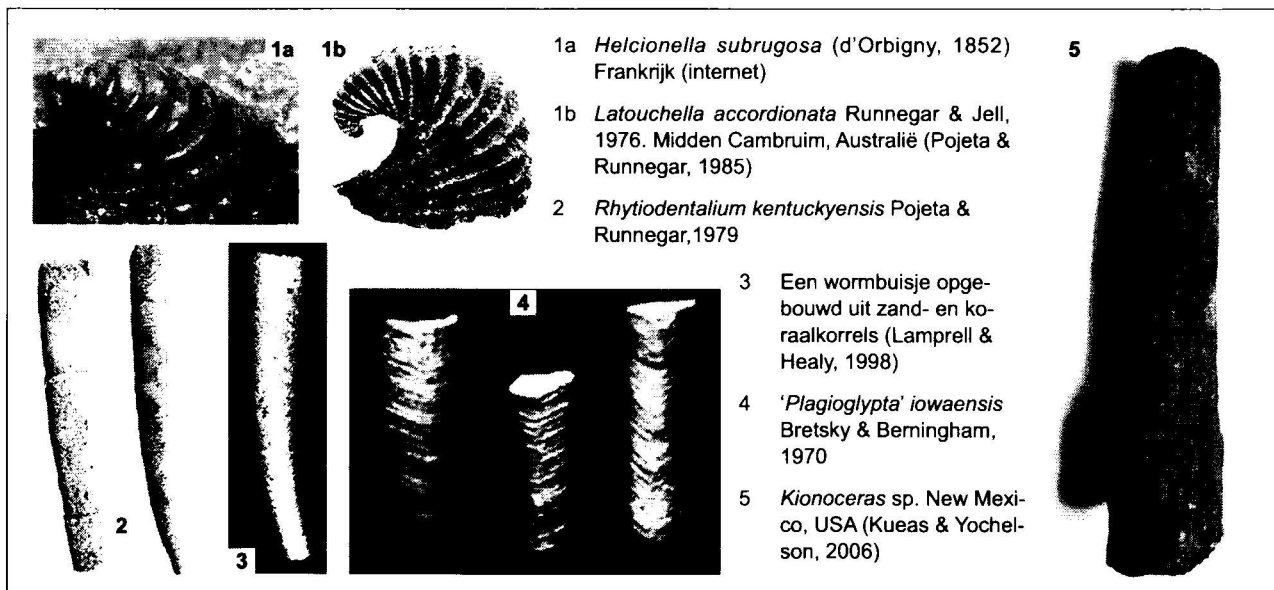
Inleiding

In het eerste deel van de reeks artikelen over de Scaphopoda ben ik ingegaan op de biologie en morfologie van deze mollusken (zie Afzettingen WTKG 2006, 27 pp. 36-41). Zoals aangegeven betreft het de kleinste groep van de Mollusca met zo'n 500 bekende soorten. We hebben gezien hoe het dier leeft met zijn buisvormige schelp ingegraven in de bodem van de zee en zich voedt met foraminiferen en andere voedseldeeltjes.

De Scaphopoda zijn de enige groep van de Mollusca die relatief laat in de geologische geschiedenis verschijnt. Alle overige groepen van de Mollusca, zoals bijvoorbeeld de Bivalvia (tweekleppigen), Gastropoda (slakken) of Cephalopoda (inktvisachtigen), zijn in de loop van het Cambrium ontstaan uit primitieve mollusken die behoren tot de klasse van de Monoplacophora. Deze kenmerken zich door kleine eenvoudige iets gebogen conische schelpen en zijn meestal niet groter dan enkele millimeters. Oppervlakkig gezien zijn deze schelpen vergelijkbaar met de kleine *Emarginula*-soort die we bijvoorbeeld kennen uit de Pliocene afzettingen rond Antwerpen. Binnen de Monoplacophora waren het vooral de soorten binnen de uitgestorven groep van de Helcionelloida (afb. 1a en b) die in het vroeg en midden Cambrium tot grote bloei kwamen, waarna ze ook weer even snel van het evolutionaire podium verdwenen. Het zijn de oudst bekende vertegenwoordigers van de Mollusca van waaruit nagenoeg alle andere mollusken zijn ontstaan. Vreemd genoeg komen de Scaphopoda pas voor vanaf het Carboon en is de oorsprong van deze groep daarmee nog steeds onderwerp van discussie. In dit deel zal ik ingaan op de meest recente inzichten rond deze kwestie.

De ontwikkeling van de Scaphopoda

Zoals ik hierboven al heb aangegeven zit er een groot stratigrafisch interval tussen het ontstaan van de eerste mollusken in het vroege Cambrium en verschijnen van de oudste Scaphopoda in het Carboon (bijna 200 miljoen jaar). In de literatuur worden echter wel enkele scaphopoden uit oudere tijdvakken genoemd zoals uit het Ordovicium, Devon en recentelijk zelfs uit het Siluur maar deze toewijzingen zijn veelal twijfelachtig. Het oudst bekende fossiel dat wordt toegeschreven aan de Scaphopoda is *Rhytidentalium kentuckyensis* Pojeta & Runnegar, 1979 (afb. 2). Dit is een middelgroot licht gekromd buisje met een schijnbaar gladde schelp en is gevonden in afzettingen uit het midden Ordovicium van de Verenigde Staten. De overeenkomst met de Scaphopoda wordt inmiddels door de meeste onderzoekers in twijfel getrokken omdat niet uitgesloten is dat het een wormbuisje betreft (afb. 3). Ook de identificatie van de enig andere bekende scaphopode uit het Ordovicium, nl. '*Plagioglypta*' iowaensis Bretsky & Berningham, 1970 (afb. 4) wordt in twijfel getrokken omdat dit fossiel sterk lijkt op een aantal andere (uitgestorven) molluskengroepen. Recentelijk zijn vrijwel alle scaphopoden uit de periode vóór het Carboon 'ontmaskerd' als wormbuisje of zelfs als nautilusachtige (afb. 5). Het is bijzonder om te zien dat de schelpen van de Kionoceratinae Hyatt in Zettel, 1900 *Dentalium*-achtige vormen hebben aangenomen. Deze nautilusachtigen behoorden tot de welbekende familie van de Orthoceratidae McCoy, 1844, een zeer succesvolle groep tijdens het Paleozoïcum. De fossielen van de *Dentalium*-achtige nautilusachtigen zijn echter altijd te herkennen aan de voor de Cephalopoda zo kenmerkende indeling in kamers. Ook ontbreekt de relatief dikke schelp-



wand met kruislings georiënteerde kristallen, een typisch kenmerk van de Scaphopoda dat tijdens het fossilisatieproces veelal bewaard is gebleven.

De oudste en met zekerheid geïdentificeerde scaphode is *Prodentalium raymondi* Young, 1942 uit het onder Carboon van Texas (afb. 6). De schelp heeft een lengte van ruim 30 cm met een schelpdikte van ca. 8 mm en is daarmee de grootste soort die ooit bestaan heeft. De schelp is versierd met een groot aantal fijne lengteribben (afb. 6). Uit het vroege Carboon van Australië kennen we daarentegen een aantal zeer kleine soorten met kenmerken die we nu nog steeds tegenkomen bij de moderne Scaphopoda: geringde schelpen (afb. 7), schelpen met fijne lengteribben en een apicale spleet (afb. 8), gladde schelpen (afb. 9) en schelpen met een pijpje die de apex afsluit (afb. 10). Van meet af aan kenden de Scaphopoda dus al een grote verscheidenheid aan vormen.

Vrijwel direct na het verschijnen van de Scaphopoda aan het begin van het Carboon zijn twee belangrijke evolutionaire lijnen te onderscheiden:

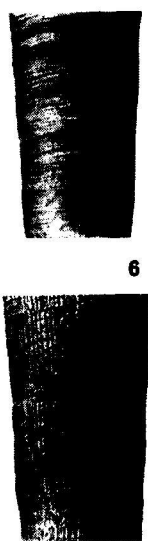
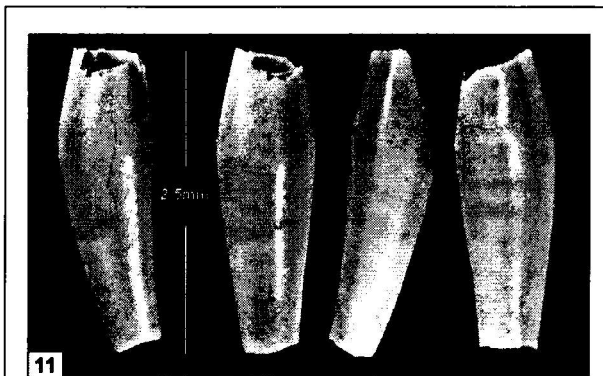
- 1 de asymmetrische multicostate soorten met vele fijne lengteribben, ondergebracht in het genus *Prodentalium* Young, 1942;
- 2 de geringde (en gladde) *Dentalium*-achtigen, ondermeer ondergebracht in het genus *Plagioglypta* Pilsbry & Sharp, 1897.

De lijn van *Prodentalium* kan zonder onderbreking worden doorgetrokken tot het recente genus *Fissidentalium* Fischer, 1885. Dit is dus een zeer oude conservatieve lijn en kan zelfs worden aangemerkt als de hoofdstam van de Scaphopoda van waaruit de overige scaphopoden zich ontwikkeld hebben. Pas tijdens het Krijt ontstaan de paucicostate vormen met een kleiner aantal ribben. In de loop van het Tertiair ontstaan tenslotte de 'echte' *Dentalium*s met een symmetrische, sculptuur bestaande uit ca. 10 of min-

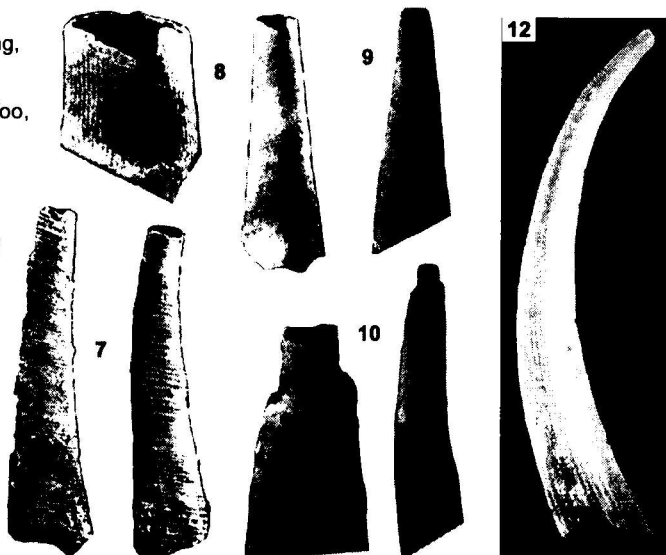
der ribben en ontstaan de vier-, zes- en achthoekige vormen die de hedendaagse Scaphopoda-fauna's domineren. Uit de geringde vormen zijn vermoedelijk al snel de gladde scaphopoden ontstaan.

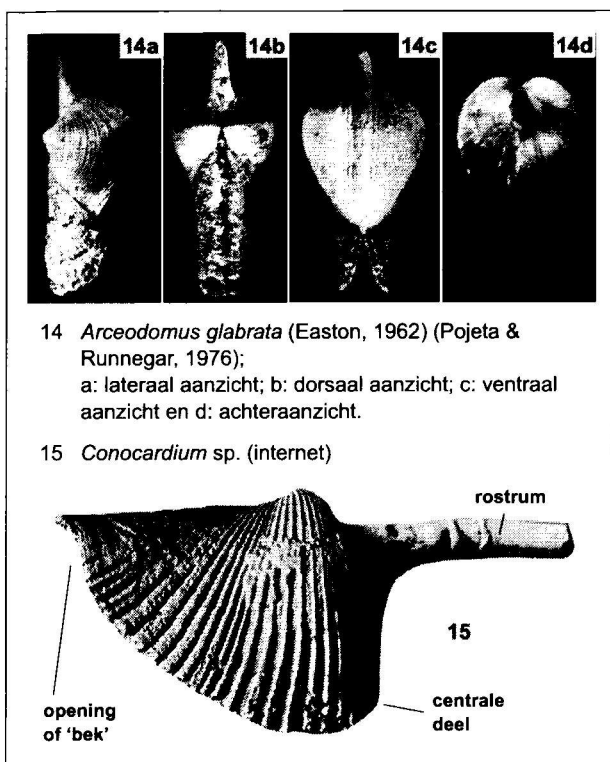
De Gadilida worden voor het eerst aangetroffen in het Krijt. De oudst bekende vertegenwoordiger is *Gadila gaultina* (Gardner, 1878) uit het Gault (onder Krijt) van Engeland (afb. 11). In de loop van het Tertiair ontstonden de meeste families binnen de Gadilida, zoals *Cadulus* Philippi, 1844, *Dischides* Jeffreys, 1867, *Polyschides* Pilsbry & Sharp, 1898, *Pulsellum* Stoliczka, 1868, etc. De suborde Entalimorpha Steiner 1992, waartoe de recente mediterrane soort *Entalina tetragona* (Brocchi, 1814) (afb. 12) behoort, vormt waarschijnlijk de schakel tussen de Dentaliida en de Gadilida. Zij bezitten een *Dentalium*-achtige schelp die versierd is met lengteribben, maar de anatomie van het dier is gelijk aan de Gadilida.

In algemene zin kunnen we stellen dat de Scaphopoda gedurende het Paleozoïcum en het Mesozoïcum binnen de mariene fauna's slechts een zeer marginale positie innamen. Aan het einde van het Perm nam het aantal scaphopoden ook nog eens drastisch af als gevolg van de grote uitstervingsgolf die destijds ca. 90% van het toenmalige



- 6 *Prodentalium raymondi* Young, 1942 Australië
- 7 *Plagioglypta nummerosa* Yoo, 1988 Australië
- 8 *Fissidentalium longistriatum* Yoo, 1988 Australië
- 9 *Scissuradentalium runnegari* Yoo, 1988 Australië
- 10 *Pipadentalium protruberans* Yoo, 1988 Australië
- 11 *Gadila gaultina* (Gardner, 1878) (internet)
- 12 *Entalina tetragona* (Brocchi, 1814) (internet)





14 *Arceodomus glabrata* (Easton, 1962) (Pojeta & Runnegar, 1976);
 a: lateraal aanzicht; b: dorsaal aanzicht; c: ventraal aanzicht en d: achteraanzicht.
 15 *Conocardium* sp. (internet)

leven wegvaagde. Gedurende het Mesozoïcum blijft het aantal soorten zeer beperkt. Vanaf het Paleoceen zien we een geleidelijke toename van het aantal scaphopoden (afb. 13). Aan het begin van het Eoceen en aan het begin van het Mioceen zien we een scherpe toename in de diversiteit van de Scaphopoda. De recente Holocene fauna vertoont ech-

ter de grootste diversiteit op generiek niveau. Het grootst aantal soorten werd echter reeds bereikt tijdens het Tortonien (laat Mioceen).

Het ontstaan van de Scaphopoda

Lange tijd was de wetenschap ervan overtuigd dat de Bivalvia (tweekleppigen) nauw verwant waren aan de Scaphopoda aangezien de scaphopode in het embryonale stadium een schijnbaar tweekleppig schelpje ontwikkelt. Men is er steeds van uitgegaan dat de Bivalvia en de Scaphopoda afstamden van een uitgestorven klasse van tweekleppige mollusken, de zogenaamde Rostroconchia Runnegar & Pojeta 1974. Inmiddels zijn er duidelijke aanwijzingen dat de Bivalvia zich in een veel vroeger stadium afsplitsten van de hoofdstam van de Mollusca en slechts in de verte verwant zijn aan de Scaphopoda. Evenmin is het embryonale schelpje van de scaphopoden echt tweekleppig in tegenstelling tot wat heel lang werd gedacht.

Op basis van het onderzoek van genetisch materiaal is vast komen te staan dat de Scaphopoda van alle groepen binnen de Mollusca meest nauw verwant zijn aan de Cephalopoda (inktvisachtigen). Op zich is dat niet zo vreemd aangezien Scaphopoda in het bezit zijn van een kop, weliswaar in zeer rudimentaire vorm omdat zij ingegraven zijn in het sediment. Ook bezitten zij een aantal tentakels, de zogenaamde captacula die enigszins vergelijkbaar zijn met de armen van de meer primitieve inktvisachtigen zoals de *Nautilus* Linné, 1758. Tenslotte is ook de musculatuur van de Scaphopoda vergelijkbaar met die van de Cephalopoda. In recente literatuur wordt verwezen naar de vroeg Cam-

13 Ontwikkeling van de Scaphopoda door de tijd (internet)



brische Monoplacophora (zoals de Helcionelloida, afb. 1 op pagina 10) en de Rostroconchia uit het latere Paleozoïcum als de meest kansrijke kandidaten om in aanmerking te komen als voorouder van de Scaphopoda. In dit verband is de orde van de Conocardioida van de Rostroconchia een zeer belangrijke groep. De meest relevante vertegenwoordigers van deze conocardioïde mollusken zijn *Arceodomus* Pojeta & Runnegar, 1976 (afb. 14) en *Conocardium* Bronn, 1835.

De Rostroconchia

In tegenstelling tot de echte tweekleppigen waren de Rostroconchia pseudotweekleppig. Er lijkt inderdaad sprake te zijn van een tweetal kleppen maar die waren aan de dorsale zijde (rug) stevig aan elkaar verbonden met een harde, kalkachtige verbinding. De schelpen van de Rostroconchia waren dus niet te openen zonder deze brug te breken. Slechts bij hoge uitzondering (minder dan 5%) worden afzonderlijke kleppen van de Rostroconchia aangetroffen. Dat is een duidelijke aanwijzing dat beide kleppen zeer stevig met elkaar verbonden waren. Dat is waarschijnlijk ook de verklaring waarom de Rostroconchia, in tegenstelling tot de Bivalvia, geen sluitspiers, ligament of slot kenden. Men vermoedt dat de schelp groeide doordat het dier opzwelde en zo de verkalkte brug tussen de beide kleppen brak. Hierna had het dier de ruimte om verder groeien en werd uiteindelijk ook de brug tussen beide kleppen hersteld. Dit proces kon zich meerdere malen herhalen zoals is gebleken bij enkele goed bewaard gebleven exemplaren.

De volwassen schelp van de Rostroconchia bestaat uit drie delen (afb. 15):

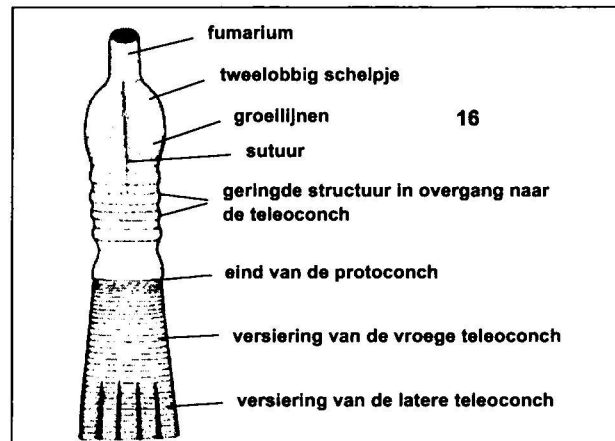
- 1 de grote opening aan de voorzijde, de 'bek',
- 2 een centrale deel waarin het dier woont en
- 3 een smal buisvormig rostrum aan de achterzijde van de schelp.

De Rostroconchia hadden vermoedelijk een levenswijze die min of meer gelijk was aan de Scaphopoda. Zij hadden waarschijnlijk een rudimentaire kop en een sterk ontwikkelde voet. Daarmee wisten zij zich in te graven in het sediment van waaruit zij hun voedsel haalden. Vermoedelijk waren de Rostroconchia ook in het bezit van een radula waarmee organische voedseldeeltjes werden fijngemalen. Met het rostrum aan de achterzijde hielden zij contact met het open water en hierdoor werd vers water aangevoerd voor de zuurstofvoorziening en de afvoer van afvalstoffen, geheel naar analogie met de Scaphopoda.

De Scaphopoda en de Rostroconchia

Een van de meest opmerkelijke delen van de schelp van de Scaphopoda is de protoconch (afb. 16). Deze bestaat uit een tweelobbig schelpje dat aan de ventrale zijde gesloten is met een duidelijke sutuur. Aan de achterzijde bevindt zich een kort pijpje, het zogenaamde fumarium en aan de voorzijde ontstaat uiteindelijk de buisvormige volwassen schelp.

Hoewel er sprake lijkt te zijn van een tweekleppig embry-

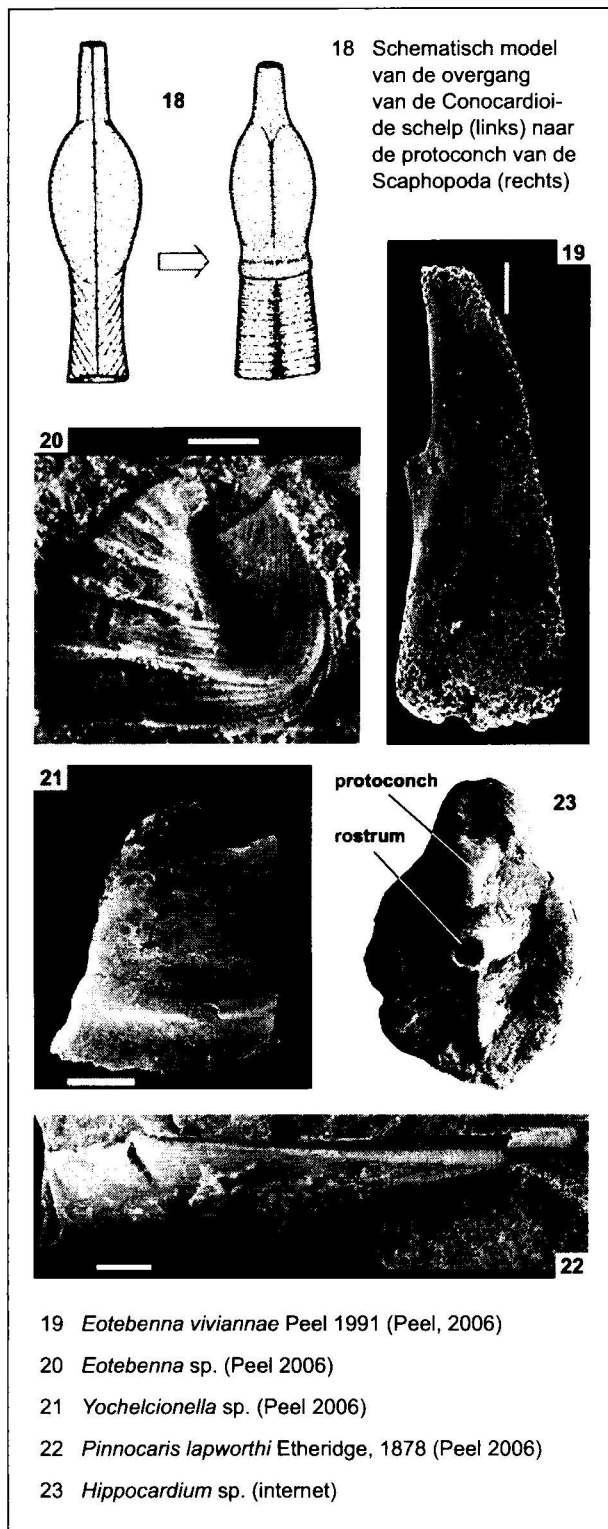


16 Schematisch model van een protoconch van de Scaphopoda (Engeser & Riedel, 1996)

17 Ontwikkelingsstadia van het larve-stadium van een Scaphopode met protoconch (Wanninger, 2001); het met witte puntjes gemarkeerde deel bij fase 1 is het embryonale schelpje



onaal schelpje, is dit onjuist. Het embryonale schelpje ontstaat aan de dorsale zijde (rug) vanuit een klier die het kalkachtige schelpmateriaal afscheidt. De laterale zijden van de embryo groeien sneller dan de voor- en achterzijde waardoor de mantel het dier geleidelijk omsluit gevolgd door de samensmelting van het schelpje aan de ventrale zijde van de protoconch. Het schelpje bestaat dus uit één stuk. De plaats waar de beide zijden van het schelpje samenkomen is herkenbaar als een duidelijk zichtbare sutuur. Pas wanneer de mantel en de zijden van het embryonale schelpje aaneengegroeid zijn ontstaat het fumarium en de aanzet tot de buisvormige teleoconch (afb. 17).



Waarschijnlijk zijn de Scaphopoda ontstaan als afsplitsing van de Conocardioida, de meest ontwikkelde orde binnen de klasse van de Rostroconchia. De overeenkomst tussen de conocardioide schelp - en specifiek met het genus *Arceodomus* (fig. 14 op pag. 12) - en de protoconch van de scaphopode is zeer frappant. Er wordt verondersteld dat de scaphopode is ontstaan door de verplaatsing van het vol-

wassen stadium van een conocardioide schelp naar de embryonale fase van de scaphopode. Dit fenomeen wordt in de biologie neotonie genoemd.

Het centrale deel van de protoconch komt overeen met het centrale bolle deel van de conocardioide schelp, het fumarium met het rostrum en de teleoconch van de scaphopode is de langgerekte buisvormige versie van de gapende opening aan de voorzijde van de conocardioide rostroconch. Deze 'bek' heeft in de meeste gevallen een sculptuur bestaande uit ribben die vergelijkbaar is met de sculptuur van de oudste Scaphopoda (afb. 18, zie ook fig. 14 en 15 op pagina 12).

De overgang van de Rostroconchia naar de Scaphopoda zal hoogst waarschijnlijk ergens in het Devoon hebben plaatsgevonden omdat de Conocardioida, de Rostroconchia die het best vergelijkbaar zijn met de protoconch van de Scaphopoda, voor het eerst voorkomen tijdens het Devoon.

Als deze hypothese correct is, dan heeft dit consequenties voor de plaats van de Scaphopoda binnen het rijk van de Mollusca. Het is dan het niet langer gerechtvaardigd de Scaphopoda op gelijk niveau te handhaven als de Gastropoda en Bivalvia. Dat betekent dat zij gereduceerd moeten worden tot een orde van de Rostroconchia.

De Helcionelloida (Monoplacophora) en de Scaphopoda

Al vrij snel in het Cambrium ontstonden er mollusken die een grote gelijkenis vertoonden met de Scaphopoda. De schelpen van de Helcionelloida (zie afb. 1 op pagina 10), ontwikkelden zich in hoog tempo naar meer langgerekte vormen. Bij enkele soorten, zoals bijvoorbeeld *Eotebenna viviannae* Peel, 1991 (afb. 19) uit het midden Cambrium, is de ventrale zijde van de schelp zo sterk naar elkaar toe gegroeid dat deze min of meer een gesloten buis vormt. De volgroeide protoconch van de scaphopode met de aanzet van de teleoconch laat zich goed vergelijken met het model van *Eotebenna viviannae*. In beide situaties wordt de fase gemarkeerd wanneer het dier zich definitief in de zeebodem vestigt. Dit proces ligt dus waarschijnlijk ook ten grondslag aan de ontwikkeling van de langgerekte vormen van de Helcionelloida. De oudere varianten van *Eotebenna* Runnegar & Jell, 1976 (afb. 20) vertonen daarentegen meer gelijkenis met een vroeger ontwikkelingsstadium van de protoconch van een scaphopode wanneer het schelpje nog twee laterale lobben kent en de larve nog in vrij in het water zwemt.

Er zijn in het Cambrium ook nog andere vormen van Helcionelloida bekend met een langgerekte schelpvorm. Die zijn waarschijnlijk ontstaan als gevolg van een vergelijkbare ontwikkeling, zoals bijvoorbeeld de soorten van het genus *Yochelcionella* Runnegar & Pojeta, 1974 (afb. 21). Zij ontwikkelden een soort 'snorkel' die boven de zeebodem uitstak. Aan de onderzijde van de snorkel, die in functioneel opzicht vergelijkbaar is met het fumarium van de protoconch van de Scaphopoda, is de schelp van de Yochelcionellidae samengegroeid met een duidelijk zichtbare naad. Om de voedseldeeltjes te kunnen bereiken die dieper waren

ingegraven in de modder moesten de Cambrische mollusken een meer langgerekte schelpvorm ontwikkelen.

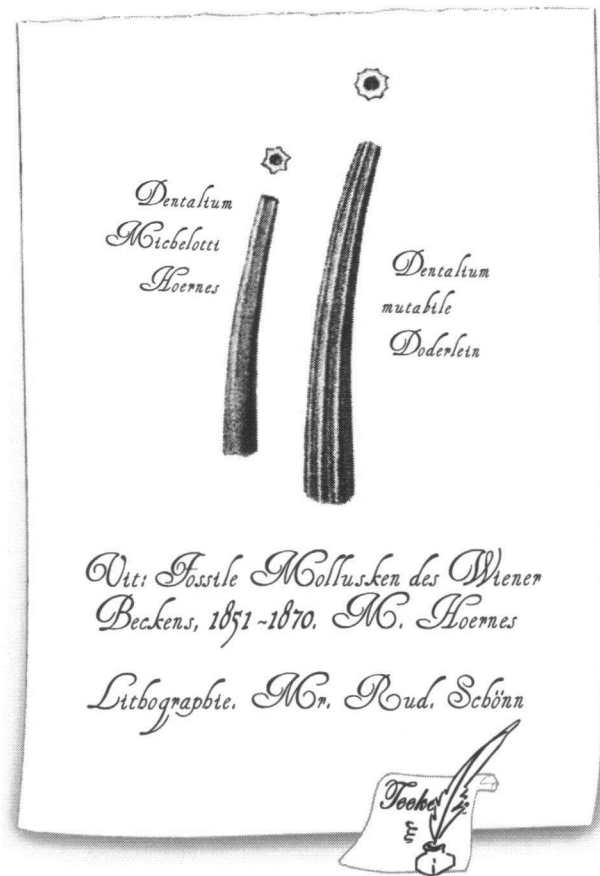
Deze functionele analogie komen we ook tegen bij de oudere Rostroconchia uit het Ordovicium. Een mooi voorbeeld is de langgerekte schelp van het genus *Pinnocaris* Etheridge, 1878 (afb. 22). In tegenstelling tot de latere Rostroconchia zoals *Arceodomus* en *Conocardium* behoort *Pinnocaris* tot de vroegste en meest primitieve orde van de Rostroconchia, de zogenaamde Ribeirioida Kobayashi, 1933. *Pinnocaris* werd lange tijd beschouwd als de directe voorouder van de Scaphopoda, iets wat recentelijk is afgewezen. De belangrijke argumenten daarvoor zijn de positionering en tegengestelde oriëntatie van de protoconch van *Pinnocaris* in vergelijking tot de protoconch van de Scaphopoda en het grote stratigrafische interval tot aan het verschijnen van de eerste Scaphopoda aan het begin van het Carboon (ca. 100 miljoen jaar).

Toch is er geen bewijs dat de Scaphopoda de directe nazaten zijn van de Helcionelloida. Deze groep sterft immers uit aan het einde van het midden Cambrium. De tijd tussen het uitsterven van de Helcionelloida en het verschijnen van de Scaphopoda in het Carboon (ruim 170 miljoen jaar) is te groot om zo'n directe verwantschap te veronderstellen. Het is veel waarschijnlijker dat de Scaphopoda de rechtstreekse afstammelingen zijn van de Conocardioida. De Rostroconchia op hun beurt zijn echter wel ontstaan uit helcionelloide voorouders blijkens de vorm van de protoconch van de Rostroconchia. Bij de meeste rostroconche mollusken is de enkelvoudige protoconch tijdens de groei verdwenen, maar bij enkele families zoals de Hippocardiidae Pojeta & Runnegar, 1976 is de protoconch bewaard gebleven (afb. 23). Het blijkt dat dit embryonale schelpje identiek is aan de vorm van de Cambrische Helcionelloida, waarmee de verbinding is gelegd tussen de helcionelloide Monoplacophora en de Scaphopoda via de conocardioide Rostroconchia.

Literatuur

- Bastemeijer, A.F.W.E. 2006. Introductie tot de Scaphopoda I: biologie en morfologie. In: Afzettingen, 27; pp. 36-41.
- Bretsky, P.W. & Bermingham, J.J. 1970. Ecology of the Paleozoic scaphopod genus *Plagioglypta* with special referenece to the ordovician of eastern Iowa. In: Journal of Paleontology, 44; pp. 908-924.
- Engeser, T.S., Riedel, F. & Bandel, K. 1993. Early ontogenetic shells of recent and fossil Scaphopoda. In: Scripta Geologica, Special Issue, 2: Proceedings. Symposium 'Molluscan Palaeontology'. 11th International Malacological Congress, Siena, Italy, 30th August - 5th September 1992; pp. 82-100.
- Emerson, W.K. 1962. A classification of the scaphopod mollusks. In: Journal of Paleontology, 36: pp. 461-482.
- Engeser, T.S. & Riedel, F. 1996. The evolution of the Scaphopoda and the implications for the systematics of the Rostroconchia (Mollusca). In: Mitteilungen des Geologisch-Paläontologisches Institut des Universitäts Hamburg, 79; pp. 117-138.
- Gentile, ER.J. 1974. A new species of *Dentalium* from the Pennsylvanian of eastern Kansas. In: Journal of Paleontology, 48; pp. 1213-1216.
- Holland, C.H. & Yochelson, E.L. 2000. *Dentalium inornatum* M'Coy, 1844, is not a scaphopod. In: Irish Journal of Earth Science, 18; pp. 123-125.
- Holland, C.H. & Yochelson, E.L. 2002. Supposed Irish lower Carboniferous scaphopods. In: Irish Journal of Earth Science, 20; pp. 83-86.
- Kues, B. S., Mapes, R.H. & Yochelson, E.L. 2006. Nautioid-scaphopod homeomorphy in the late Palaeozoic of the United States. In: Lethaia, 39; pp. 91-93.
- Lamprell, K.L. & Healy J.M. 1998. A revision of the Scaphopoda from Australian waters (Mollusca). In: Records of the Australian museum. Supplement 24; 1-189.
- Miller, A.K. 1949. A giant scaphopod from the Pennsylvanian of Texas. In: Journal of Paleontology, 23; pp. 387 - 391.
- Morris, N.J. 1967. Mollusca: Scaphopoda and Bivalvia. In: Harland, W.B. e.a. ed. The Fossil Record. A symposium with documentation. Londen; pp. 469-477.
- Palmer, C.P. 1988. Scaphopods, cladistics and evolution. In: the Conchologists' Newsletter, 105; pp. 101-104.
- Palmer, C.P. & Steiner, G. 1998. Scaphopoda. In: Beasley, P.L., Ross, G.J.P. & Wells, A., eds. Mollusca: The southern Synthesis. Part A. Vol 5, X: 431-447.
- Peel, J.S. 2004. *Pinnocaris* and the origin of the Scaphopods. In: Acta Palaeontologica Polonica, 49; pp. 543-550.
- Peel, J.S. 2006. Scaphopodization in Palaeozoic molluscs. In: Palaeontology, 49; pp. 1357-1364.
- Pojeta, J. & Runnegar, B. 1976. The paleontology of the Rostroconch Mollusks and the early history of the Phylum Mollusca. Geological Survey Professional Paper, nr. 968. Washington.
- Pojeta, J. & Runnegar, B. 1979. *Rhytidentalium kentuckyensis*, a new genus and new species of ordoician scaphopod, and the early history of scaphopod mollusks. In: Journal of Paleontology, 53; pp. 530-541.
- Pojeta, J. & Runnegar, B. 1985. The early evolution of the Diasome Molluscs. In: Trueman, E.R. & Clarke, M.R. The Mollusca. Vol. 10: Evolution.
- Reynolds, P.D. 2002. The Scaphopods. In: Southward, A.J. e.a. eds. Advances in Marine Biology. Molluscan Radiation. Lesser known branches. Amsterdam e.a.; 137-236.
- Rogalla, N.S. & Amler, M.R.W. 2003. Biogeographical distribution patterns in Mid- and Late Palaeozoic Conocardioida (Mollusca: Rostroconchia). In: Cour. Forschungen des Instituts Senckenberg, 242, pp. 51-69.

- Rohra, D.M., Blodgett, R.B. & Baichtalc, J. 2006. Scaphopoda from the Alexander Terrane, Southeast Alaska. The first occurrence of Scaphopoda in the Silurian. In: *Palaeoworld*, 15; pp. 211-215.
- Runnegar, B. and Pojeta, J. 1974 Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint, *Science* 186, no.4161 pp.311-317.
- Scarabino, V. 1995. Scaphopoda of the Tropical Pacific and Indian oceans, with description of 3 new genera and 42 new species. In: Bouchet, P. ed. *Résultats des Campagnes Musorstom*. Volume 14. In: *Mémoires du Musée national d'Histoire naturelle*, 167 ; 189-379.
- Steiner, G. 1992. Phylogeny and classification of Scaphopoda. In: *Journal of Molluscan Studies*, 58; pp. 385-400.
- Steiner, G. 1995. Larval and juvenile shells of four North Atlantic scaphopod species. In: *American Malacological Bulletin*, 11; pp. 87-98.
- Steiner, G & Dreyer, H. (2002), Cephalopoda and Scaphopoda are sister taxa - an evolutionary scenario, *Jahresversammlung der DZG in Halle 2002*.
- Steiner, G. & Dreyer, H. 2003. Molecular phylogeny of Scaphopoda (Mollusca) inferred from 18S rDNA sequences: support for a Scaphopoda-Cephalopoda clade. In: *Zoologica Scripta*, 32; pp. 343-356.
- Steiner, G. & Reynolds, P.D. 2003. Molecular systematics of the Scaphopoda. In: Lydeard, C. & Lindberg, D.R. *Molecular systematics and Phylogeography of Mollusks*; pp. 123-139.
- Tenery, J.H. & Rowett, C.L. 1979. New specimens of *Prodentulum raymondi* Young (Scaphopoda) from the Pennsylvanian of Texas. In: *Journal of Paleontology*, 53; pp. 164-168.
- Toomey, D.F. 1957. Giant Scaphopod fragment from the lower strawn (Pennsylvanian) of North-central Texas. In: *Journal of Paleontology*, 31; pp. 457-461.
- Wanninger, A. 2001. Micromorphology and gene expression in muscle and shell development of the Mollusca. PhD.
- Yancey, T.E. 1973. A new genus of Permian siphonodentalid scaphopods, and its bearing on the origin of the siphonodentaliidae. In: *Journal of Paleontology*, 47; pp. 1062-1064.
- Yochelson, E.L. 1978, An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks, *Malacologica*, 17; pp. 165-191.
- Yochelson, E.L. 1999a. Devonian *Dentalium martini* Whitfield, 1882, is not a mollusk but a worm. In: *Journal of Paleontology*, 73; pp. 634-640.
- Yochelson, E.L. 1999b. Rejection of Carboniferous *Quasidentalium* Shimansky, 1974 from the Phylum Mollusca. In: *Journal of Paleontology*, 73; pp. 63-65.
- Yochelson, E.L. 2002. Restudy and reassignment of *Dentalium antiquum* Goldfuss, 1841 (Middle Devonian). In: *Paläontologische Zeitschrift*, 76; pp. 297-304.



- Yochelson, E.L. 2004. *Dentalium saturni* Goldfuss, 1841 (Eifelian: Mollusca): complex issues from a simple fossil. In: *Paläontologische Zeitschrift*, 78; pp. 97-102.
- Yoo, E.K. 1988. Early Carboniferous Mollusca from Gundy, Upper Hunter, New South Wales. In: *Records for the Australian Museum*, 40; pp. 23-264.
- Young, J.A. 1942. Pennsylvanian Scaphopoda and Cephalopoda from New Mexico. In: *Journal of Paleontology*, 16; pp. 120-125.

Aad Bastemeijer, email: aadbastemeijer@hotmail.com