Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar

Publication details, including instructions for
authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/sgff19>

Zur Kenntnis der Homologien des Bivalvenschlösses

Nils Hj. Odhner

Published online: 06 Jan 2010.

To cite this article: Nils Hj. Odhner (1918) Zur Kenntnis der Homologien des
Bivalvenschlösses, Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar, 40:5, 562-590,
DOI: [10.1080/11035891809445894](https://doi.org/10.1080/11035891809445894)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/11035891809445894>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is

expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at
<http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

Zur Kenntnis der Homologien des Bivalvenschlosses.

Von

NILS HJ. ODHNER,

Stockholm.

In einer neulich erschienenen Arbeit¹ habe ich kurz die Resultate einer noch nicht publizierten Abhandlung erwähnt, die sich u. a. mit dem Bau und der Entwicklung der Schösser der Familie *Chamidae* befasst, und habe dabei besonders die Homologien der betreffenden Schlostypen zu ermitteln versucht. Das Ergebnis war, dass die ganz allgemein vertretene Auffassung von den sogenannten »inversen« Chamiden (als sozusagen dem Spiegelbild der »normalen«) mit den Tatsachen nicht vereinbar ist. Die beiden fraglichen Serien stellen vielmehr völlig getrennte Entwicklungen dar, Reihen, deren Schösser regelmässig, also nicht spiegelbildlich, homologe Elemente aufweisen. Die faktischen Erscheinungen widersprechen also ganz entschieden der »Theorie der symmetrischen Klappen«, die, von MUNIER-CHALMAS (1882)² aufgestellt, zur Erklärung der eigentümlichen, scheinbar spiegelbildlich symmetrischen Schlossbildungen der »normalen« und der »inversen« Chamiden sowie ihrer Verwandten dienen sollte. Eine genauere Untersuchung über die Organisation der Chamiden be-

¹ Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish Sci. Exp. to Australia 1910—13. Mollusca. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd 52, N:o 16. Stockholm 1917.

² Études critiques sur les Rudistes. Bull. Soc. Géol. France.

absichtige ich später zu publizieren, und betone hier nur die Notwendigkeit einer durchgreifenden Revision der üblichen Darstellungen, wie sie unsere Handbücher, conchologische und zoologische sowie paläontologische, ganz allgemein vom Schlossbau der Chamiden und verwandten Gruppen zu geben pflegen.

Da die Kenntnis der Homologien der Schlösser von ganz hervorragender Bedeutung für die Auffassung der Verwandtschaftsbeziehungen der Bivalven ist — und nicht nur hinsichtlich der rezenten und der fossilen Formen unter sich, sondern auch in Betracht der Herleitung jener aus diesen — und da also das Studium der betreffenden Frage sowohl die eigentliche Zoologie wie die Paläontologie mit bedeutungsvollen Ergebnissen bereichern kann, so habe ich den Homologien innerhalb einiger anderer vielumstrittener Gruppen ein besonderes Studium gewidmet. Im Folgenden werden einige Resultate dieser Untersuchungen vorgelegt. Sie beziehen sich auf die vier Familien der Trigoniiden, der Unioniden, der Cyreniden und der Sphaeriiden, die ich früher auch teilweise schon in anatomischer Hinsicht studiert habe.¹ Es ist meine Absicht später noch eingehender die Anatomie und die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppen zu studieren; hier sollen nur rein conchologische Charaktere herausgearbeitet werden; es scheint aber schon jetzt unzweifelhaft zu sein, dass die sich daraus ergebenden Folgerungen mit den bis jetzt bekannten anatomischen Tatsachen im Einklang stehen, so dass meine i J. 1912 ausgesprochene Ansicht über die Verwandtschaft im wesentlichen bestätigt worden ist.

In den folgenden Betrachtungen über die Bivalvenschlösser habe ich die von BERNARD² benutzte Bezeichnungsweise angenommen, weil diese besonders geeignet ist die Homologien hervorzuheben, während die von STEINMANN³ eingeführte auf

¹ Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd 100, 1912.

² Sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches. Première note. Bull. Soc. Géol. France, sér. III, t. 23.

³ STEINMANN & DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890.

diese Möglichkeiten verzichtet, da sie nur die beziehungsweise Stellung der Schlosselemente wiedergibt, aber nicht gut Vergleiche zwischen verschiedenartigen Schlosstypen erlaubt. BERNARD bezeichnet die Kardinalzähne der rechten Klappe mit ungeraden, die der linken mit geraden Zahlen, wobei die niedrigste Zahl den zentralen Zahn des Schlosses bedeutet. Die übrigen Zähne legen sich, nach BERNARD, bogenartig um diesen an. Aus den Bögen können sowohl vordere wie hintere Kardinale entstehen; jene werden durch die betreffende Nummer und den Buchstaben a, diese mit derselben Nummer nebst b bezeichnet. Die Lateralzähne werden mit römischen Ziffern dargestellt. Für nähere Auskünfte verweise ich auf die zitierte Arbeit von BERNARD.

Die Trigoniiden.

Obleich *Trigonia* der Gegenstand lebhaften Meinungsaustausches besonders unter Conchologen und Paläontologen gewesen ist, gibt es doch keine exakte Beschreibung ihres Schlossbaues. Diejenigen Forscher, welche die Gattung studiert haben, vor allen NEUMAYR, STEINMANN, BITTNER und v. WÖHRMANN, begnügen sich damit, ihre Verschiedenheiten und Übereinstimmungen mit anderen Bivalven hervorzuheben; sie studieren das Schloss komparativ und berücksichtigen nur die auffälligeren Züge desselben, wobei aber einige wichtige Einzelheiten ausser Acht gelassen werden.

Um gleich von vornherein unsere Darstellung fest zu fundieren, empfiehlt es sich, eine Beschreibung der tatsächlichen Verhältnisse bei *Trigonia* voranzuschicken, wodurch zugleich auch jenem schon lange bestehenden Mangel etwas abgeholfen werden wird.

In der linken Klappe der rezenten *Trigonia margaritacea* z. B. (Fig. 1, l) ergibt sich als Hauptzahn der bekannte »schizodonte« Zahn (2 b), so genannt wegen der breiten ven-

tralen Einbuchtung, die auf der Innenseite des Zahnes in eine Furche übergeht und den Zahn in zwei Teile oder Kämme zerlegt. Beiderseits von diesem Zahne folgen Zahngruben. Vor der vorderen Zahngrube erhebt sich ein leistenförmiger Zahn (2 a) und hinter der hinteren gleichfalls einer. Innerhalb der hinteren Zahngrube zeigt sich an der Basis des Hauptzahnes eine niedrige Rippe (M), die sich von dem umbonalen Teil des Zahnes gegen seine hintere Ecke zu erstreckt. Diese Bildung, die bisher unbeachtet geblieben ist, wird sich als sehr wichtig für die Deutung der Schlosselemente erweisen.

Fig. 1. Schloss von *Trigonía margaritacea* LAM. var. *nobilis* A. AD., etwas vergrössert. (Original.) L Primäre Ligamentgrube, M Marginalzahn. l linke, r rechte Klappe.

Sämtliche Zähne sind auf den Grubenseiten grob und regelmässig gerieft.

In der rechten Klappe (Fig. 1, r) finden sich die folgenden Schlosselemente: Ein stark hervorragender Hauptzahn (1), beiderseits gerieft und von Zahngruben flankiert. Vor der vorderen Zahngrube tritt bisweilen eine mehr oder weniger deutliche Leiste (3 a) nahe am Schalenrande hervor, einen vordersten Zahn darstellend. Hinter dem grossen Hauptzahn folgt ein drittes Zahnelement. Von diesem ist zu beachten, dass sein schmalster umbonaler Teil mit dem Hauptzahn zusammenhängt und also vor der kleinen primären Ligamentgrube (L) ausgeht, die unmittelbar hinter den Umbonen liegt. Die

Riefung an der vorderen Seite des Zahnes erstreckt sich nicht ganz bis zu seinem Rande, sondern lässt oben eine schmale Zone glatt. Die hintere Seite des Zahnes ist aber ganz bis zum Rande gerieft. Hinter dem letzt genannten Zahne folgt eine Grube und dorsal von dieser erstreckt sich die Ligamentstütze, an der Innenseite verdickt, so dass man wohl von einem hintersten (rudimentären) Zahn (III) reden kann.

Versucht man die Elemente dieses Schlosses zu identifizieren, und sie mit denjenigen anderer Bivalven zu vergleichen, so hat man zuerst zwei Umstände zu berücksichtigen, nämlich wie die Zähne ineinander greifen und wie sie bei den Jungen angelegt und entwickelt werden. Hinsichtlich des Alternierens der Zähne können wir mit sämtlichen Autoren feststellen, dass der »schizodonte« oder Dreieckzahn in die grosse mediane Grube der rechten Klappe passt, und dass die Einbuchtung dieses Zahnes nicht, wie NEUMAYR meint, als eine Zahngrube aufzufassen ist, da kein entsprechendes Element der rechten Klappe vorkommt. Neben diesen wie gesagt schon hervorgehobenen Tatsachen sind einige noch wenig beachtete Verhältnisse zu erwähnen. Vor dem vordersten Zahn der linken Klappe (2 a) greift die undeutliche vorderste Leiste der rechten (3 a) ein, und der hinterste Zahn der rechten Klappe schmiegt sich mit seiner frontalen Fläche an die hintere Seite des linken Medianzahnes (2 b) und mit seiner hinteren Fläche an den hintersten Zahn der linken Klappe. Die niedrige Leiste (M) an der Basis des Dreieckzahnes fällt in die glatte Zone unterhalb des Randes des rechten Hinterzahnes. Schliesslich greift ausserhalb des hintersten linken Zahnes die unbedeutende subligamentale Leiste der rechten Klappe ein.

Über die Anlage und die Entwicklung der Zähne bei jungen Individuen ist bisher nichts bekannt gewesen, und in diesem Mangel unseres Wissens ist in erster Linie die Ursache zu suchen, dass so lange so divergierende Meinungen über die Verwandtschaft und die systematische Stellung von *Trigonia* geherrscht haben. Die Schwierigkeiten werden da-

durch nicht geringer, dass man fast nur fossile Formen zur Untersuchung bekommen kann. BERNARD (1897)¹ hatte bereits versucht, an fossillem Material das Problem zu lösen, er glaubte auf kleine Individuen die Auffassung stützen zu können, dass die Formel von *Trigonia* in dieser Weise zu schreiben wäre:
$$\begin{array}{ccc|c} \text{Rechte Klappe:} & 3\ b & & \text{I} \\ \text{Linke Klappe:} & 2 & 4\ b & \text{II} \end{array}$$
 wo 4 b den Dreieckszahn und 3 b den vorderen rechten Kardinalzahn bezeichnet, während I (der hintere rechte Zahn) als Lateral zu betrachten wäre.²

Die Aussicht auf fossiles Material für eine ontogenetische Untersuchung zu stossen, musste immer geringer erscheinen als die Möglichkeit rezente Jugendstadien von der australischen Küste zu bekommen. Tatsächlich ist es auch HEDLEY gelungen solche von *Trigonia margaritacea* zu dreggen. Er hat sie kurz beschrieben und auch abgebildet.³

Obleich die von HEDLEY gegebenen Zeichnungen nur ganz einfach gehalten sind, erlauben sie doch die Entwicklung des Schlosses mit voller Sicherheit zu beurteilen. ¶

»At its inception«, sagt HEDLEY (l. c. S. 302), »the hinge appears to consist of a cardinal and a lateral in the right valve, each fitting into its respective sockets in the left.« Betrachtet man aber näher die obere seiner Figuren (vgl. Fig. 2, l, r), so findet man, dass der vermutete Lateralzahn aus zwei Partieen besteht, einer kurzen umbonalen Anschwellung (3 b), die nach vorn gegen den linken Hauptzahn steht und von der gleichen Länge wie dieser ist, und einer längeren Leiste (I), die sich von der Anschwellung nach hinten erstreckt und sich gegen den hintersten linken Zahn legt. Die-

¹ Quatrième note sur le développement et la morph. de la coq. chez les Lamellibranches. Bull. Géol. France. sér. III, t. 25.

² Dieselbe Formel ist später von DOUVILLÉ (1912) aczeptiert worden (Un essai de classification phylogénique des Lamellibranches, C. R. Acad. des Sci. Paris, t. 154, No 25).

³ Scient. Res. of the Trawling Exp. of H. M. C. S. »Thetis«. Mollusca I. Austral. Mus. Mem. IV. Sydney 1902.

ser Teil stellt ohne Zweifel den eigentlichen Lateral dar, weil er hinter der primären Ligamentgrube entspringt, was nach BERNARD immer die Seitenzähne kennzeichnet. Aus demselben Grund ist der hintere linke Zahn (II), der ausserhalb des rechten Laterals greift, ebenfalls ein solcher. Betrachtet man diesen Zahn näher, so findet man, dass er in sämtlichen Figuren HEDLEY's bedeutend länger als der linke Hauptzahn (2 b) ist, welcher anfangs ganz kurz bleibt. Dieser Unterschied in der Länge hängt mit dem Aufbau des rechten Zahnes aus zwei Partien zusammen. Durch fortschreitenden Zuwachs

Fig. 2—4. Die Entwicklung des Schlosses von *Trigonía margaritacea* LAM (Aus HEDLEY 1902.) *l* linke, *r* rechte Klappe.

nach hinten erreicht der linke Hauptzahn aber schliesslich dieselbe oder sogar grössere Ausdehnung als der linke Seitenzahn, und gleichzeitig verlängert sich die Anschwellung des rechtsklappigen Hinterzahnes (3 b), so dass sie beim erwachsenen Individuum dieselbe Länge erreicht wie der eigentliche Lateral (I), wodurch die anfänglich getrennt entstandenen Elemente zusammen einen scheinbar einheitlichen, in Wirklichkeit aber einen Zwillingsszahn (3 b + I) bilden.

Oben wurde für das voll entwickelte *Trigonía*-Schloss bemerkt, dass der hintere rechte Zahn (3 b) sich mit dem vorde-

ren (1) durch eine schmale Callosität vor der Ligamentgrube (L) verbindet. Die ursprüngliche Anschwellung behält somit, auch nach ihrer Metamorphose, in ihrem Anfangsteil den Charakter eines Kardinalzahnes bei. Es geht also aus diesen Tatsachen hervor, dass der sogenannte hintere rechtsklappige »Zahn« von *Trigonia* nicht eine echte Zahnbildung ist; er kann weder als Kardinal noch Lateral betrachtet werden, sondern ist eine Vereinigung beider. Die Einzelteile werden von den gerieften Flächen repräsentiert und sind bei geschlossener Schale von der schmalen Leiste (M) an der Basis des linken Dreieckzahnes voneinander geschieden.

Hinsichtlich der Entwicklung des Dreieckzahnes zeigen HEDLEY'S Figuren unzweideutig, dass er anfänglich (Fig. 2) wie ein freilich etwas gestrecktes, keineswegs aber winkelig geformtes Primärknötchen (2 b) entsteht, was die Ansichten über die heterodonte Natur des *Trigonia*-Schlosses bestätigt, die BITTNER, v. WÖHRMANN und auch HEDLEY vertreten. Nach den Figuren zu urteilen, hängen die beiden linken Zähne 2 a und b bogenförmig miteinander zusammen und greifen dorsalwärts über den vorderen rechten Kardinalzahn (1), der in der Form eines kleinen Knopfes angelegt wird. Der betreffende Zahn bildet somit das Zentrum des Schlosses und muss demnach in der BERNARD'schen Formel die Nummer 1 erhalten. Die linksklappigen darum herumgreifenden Zähne sind also 2 a und 2 b; der letztgenannte bildet sich zum Dreieckzahn aus. Der rudimentäre hintere rechte Kardinal ist ersichtlich 3 b, worauf die hinteren Laterale I in der rechten, II in der linken Klappe folgen. Bei dem völlig entwickelten Individuum findet sich ausserdem, wie es scheint, die Spur eines äusseren rechten Laterals (III).

Aus dem Gesagten geht hervor, dass BERNARD'S Annahme irrtümlich war, als er den Schlossbau nach der Formel 2, 3 b, 4 b, I, II zu erklären versuchte. Da die linken Kardinalzähne ja wie ein zusammenhängender Bogen um den vorderen der rechten Klappe angelegt werden, können sie ersichtlich nicht

2 und 4 b repräsentieren, die ja in allen Bivalven gut getrennt aus verschiedenen Primärlamellen hervorgehen. In *Trigonia* entstehen sie aus einer einheitlichen Primärlamelle, und zwar der zweiten des Schlosses, wonach sie als 2 a und 2 b bezeichnet werden müssen.

Dass BERNARD die genannte Formel annahm und die nun deduzierte nicht in Betracht zog, hat mehrere Ursachen. Erstens hatte er den Zahn 1 nur bei einer geringen Zahl von Muscheln gefunden, und zwar bei den Cyreniden und den Veneriden unter den rezenten, die jedoch im Bau des Schlosses einen ganz anderen Plan als *Trigonia* vertreten, indem sie vordere Seitenzähne besitzen. Diese vorderen Laterale fasst BERNARD als die Reste der primären Zahnlamellen auf, aus denen die Kardinale sekundär und gleichzeitig mit den Lateralen ausdifferenzieren (vgl. BERNARD 1895, S. 124 u. 127). Diese Anschauung ist jedoch, wie weiter unten sich herausstellen wird, nicht aufrecht zu halten.

Zweitens war BERNARD zu der Ansicht gelangt, dass der cyrenoide Typus, zu dem er die genannten Familien, wo Zahn 1 vorhanden ist, rechnet, geologisch später auftritt als der lucinoide Typus, wo Zahn 1 fehlt und der linke innere Kardinal (Zahn 2) das Zentrum des Schlosses bildet. Ein Vergleich von *Trigonia* mit anderen fossilen Formen schien also die Annahme zu bestätigen, dass diese Gattung in die lucinoide Gruppe einzureihen wäre.

Nach den oben erörterten Tatsachen steht jedoch *Trigonia* näher dem cyrenoiden Typus; sie unterscheidet sich aber von ihm in dem wichtigen Charakterzug, dass sie vorderer Seitenzähne entbehrt. Bei solchem Verhalten muss man *Trigonia* als einen besonderen Typus betrachten, und also einen dritten Typus, den trigonioiden, den beiden von BERNARD beschriebenen anfügen.

Es liegt uns zunächst die Aufgabe vor, die Schlossverhältnisse bei anderen Trigoniiden zu untersuchen, um den Bau komparativ zu verfolgen. Bei *Myophoria*, die ja allgemein als

das Ausgangsstadium der Trigonien betrachtet wird, findet sich im wesentlichen die gleiche Schlosskonstruktion.

Man findet dieselben Elemente wieder (vgl. Fig. 5), obgleich habituell verschieden. In der linken Klappe ist der Hauptzahn mit dem grossen *Trigonia*-Zahn homolog, obgleich er bei *Myophoria* nicht gefurcht ist; auch bei *Myophoria* bekommt also dieser Zahn die Bezeichnung 2 b. Der vordere kleine Zahn ist demnach 2 a. Der hinterste linke Zahn, der mehr oder weniger deutlich bei verschiedenen Arten auftritt, ist der linke Lateral (II). In der rechten Klappe gibt der Vergleich mit *Trigonia* am weitesten vorn den Zahn 1, hinten den zusammengesetzten Zwillingsszahn 3 b + 1. Auch bei *Myophoria*

Fig. 5. Linke Klappe von *Myophoria inaequicostata* KLIEST.
(Aus BITTNER 1895.)

muss nämlich dieser Kamm aus zwei Elementen entstanden sein, deren vorderer Teil mit 3 b homolog ist. Diese zwiefache Natur kann aber bei der voll entwickelten *Myophoria* ebenso wenig wie bei *Trigonia* nachgewiesen werden. Der Zwillingsszahn ist augenscheinlich ein für *Trigonia* und *Myophoria* gemeinsames Characteristicum. Wenn die beiden fraglichen Zahnelemente getrennt wären, würde das Schloss damit ein ganz verschiedenes Aussehen erhalten, indem dann wohl differenzierte Seitenzähne vorhanden wären. Formen mit solchem Schlossbau würden aber von den echten *Myophorien* so wesentlich abweichen, dass sie zu ganz anderen Gattungen gerechnet werden müssten. Wie wir unten finden

werden, kommen aber tatsächlich solche Schlösser in der Familie der *Trigoniiden* vor.

In der einen oder anderen *Myophoria*-Art dürften wohl noch Anzeichen dieses doppelten Ursprungs des Zwillingszahnes beobachtet werden. In BITTNER's Abbildung von *M. Whatelyae* (1895, Taf. XI, Fig. 19)¹ tritt eine schwache Furche an diesem zum Vorschein, die an *Trigonia* erinnert. Auch in BITTNER's Figur von *M. decussata* (Taf. XII, Fig. 8, links) hat der Zwillingszahn einen an *Trigonia* erinnernden Habitus.

Dagegen kann man an den betreffenden Abbildungen nicht sehen, ob in der linken Klappe etwa das Homologon der niedrigen Leiste (M) vorkommt, die bei *Trigonia* zwischen 3 b und 1 eingreift. In *M. inaequicostata* (BITTNER, Taf. XI, Fig. 1, links), die auch in der Riefung der Zähne einer *Trigonia* sehr gleicht, ist wahrscheinlich eine entsprechende Bildung zu finden in der langen Leiste, die zwischen 2 b und II beginnt und sich nach hinten gegen die obere-hintere Ecke der Muschel erstreckt (vgl. Fig. 5). Ebenso scheint eine ähnliche Bildung in BITTNER's Fig. 10, Taf. XI, vorzukommen.

Die genannte Leiste scheint also in der Regel bei der Mehrzahl der *Myophorien* zu fehlen; wo sie ausnahmsweise vorkommt (*M. inaequicostata*), dürfte sie als eine Randverdickung der Schlossplatte zu deuten sein. Auch bei den HEDLEY'schen Figuren scheint es, als ob die Anlage der Leiste nichts anderes als eine solche wäre. Ob ausserdem noch ein Kardinal 4 b darin eingeht, ist nicht zu entscheiden, aber keineswegs wahrscheinlich. Wäre ein solcher vorhanden, dürfte er bei den geologisch ältesten *Myophorien* deutlicher hervortreten; hier aber findet man keine Spur davon, und auch bei der devonischen zu den *Trigoniiden* hinführenden Gattung *Mecynodon* (vgl. FRECH 1889)² gibt es keinen Kardinal 4 b. Dagegen

¹ Lamellibranchiaten der alpinen Trias. Abh. d. k. k. geol. Reichsanstalt, Wien, Bd 18, H. 1.

² Über *Mecynodon* und *Myophoria*. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges.

kommt bei *Mecynodon* eine Rippe am Rande der Schlossplatte vor, worin wahrscheinlich das Homologon der Leiste der Trigonien zu suchen ist; ursprünglich ist diese also eine Marginalbildung der Schlossplatte, welche bei *Trigonia* zufolge der Ausdehnung von 2 b an die Kardinalzähne verlegt wird. Dieser Zahn unterscheidet sich also von den echten Lateralen, die nach BERNARD aus Primärlamellen auf der Schlossplatte entstehen; man muss ihn daher als einen »Pseudolateral« auffassen und wird ihn am besten als Marginalzahn bezeichnen.

Das Homologon dieses Marginalzahnes bei *Trigonia* findet sich in einer anderen Gruppe der Familie *Trigoniidae*, nämlich bei *Pachycardia* und *Trigonodus*, und zwar in dem sogenannten inneren Leisten Zahn der linken Klappe. Er kommt auch bei *Heminajas*, obgleich weniger deutlich, vor. Sowohl v. WÖHRMANN (1893)¹ als L. WAAGEN (1907)² fassen diesen Leisten Zahn, wie sie ihn nennen, als eine Verlängerung des Hauptzahnes der Myophorien auf. Nach der oben gegebenen Auseinandersetzung ist es aber geratener, ihn als einen Marginalzahn zu deuten, der sich selbständig aus dem Rande der Schlossplatte entwickelt und erst sekundär mit dem Kardinalzahn verbunden hat. Tatsächlich scheint er immer von diesem durch eine Depression getrennt zu sein (vgl. WAAGEN 1907). Die erwähnten Formen dürften also ein Stadium repräsentieren, das etwa der Jugendform von *Trigonia* (vgl. HEDLEY) entspricht, das also auch etwas primitiver als das entwickelte Myophorienstadium wäre. Diese Annahme wird von der Tatsache gestützt, dass bei den genannten Gattungen der Kardinal 3 b der rechten Klappe immer distinkt bleibt. Ausserdem ist 2 a einheitlich wie bei der jungen *Trigonia* und bei *Myophoria*. Die *Trigonodus*-Gruppe scheint also phylogenetisch ältere Merkmale als die *Myophoria-Trigonia*-

¹ Die systematische Stellung der Trigoniiden und die Abstammung der Najaden. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanstalt, Wien, Bd 43.

² Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe d. Seiser Alp. Abh. d. k. k. geol. Reichsanstalt, Wien, Bd 18, H. 2.

Gruppe zu haben, und die Abstammung jener kann nicht direkt aus dieser erfolgt sein. Doch muss eingestanden werden, dass die Verwandtschaft recht nahe sein dürfte, besonders da *Myophoria* eine sehr variable Gattung ist, von der viele Arten den genannten Gattungen nahe kommen. Die beiden Gruppen sind am natürlichsten als zwei von einem gemeinsamen Ursprung divergierte Serien aufzufassen. Die *Trigonodus*-Gruppe (*Trigonodus*, *Pachycardia*, *Cardinia*, *Heminajas*) behält eine (vielleicht von *Mecynodon* vererbte) ursprüngliche Lage und Form der Seitenzähne, indem diese gestreckt und von den Wirbeln entfernt sind; ein Marginalzahn der linken Schlossplatte ist deutlich ausgebildet; 2 a ist einheitlich und 3 b selbständig und vom Lateral I mehr oder weniger deutlich getrennt. Bei der *Myophoria-Trigonia*-Gruppe ist eine umbonale Lage sämtlicher Schlosselemente entstanden; der linke Marginalzahn ist mehr oder weniger zurückgebildet worden, 2 a nimmt (*Trigonia*) eine breit ausgedehnte Form an, und 3 b vereinigt sich mit dem Lateral I zu einer einheitlichen Zahnbildung.

Trotz der vorherrschenden Verschiedenheiten erlaubt die nun ausgeführte Analyse eine für sämtliche Trigoniiden gemeinsame Schlosskonstruktion festzustellen und in der folgenden BERNARD'schen Formel auszudrücken, wo M den seiner Ausbildung nach höchst variablen, aus dem inneren Rand der Schlossplatte hervorgegangenen Marginalzahn bezeichnet:

R. (3 a)	1	3 b	I	(III)
L.	2 a	2 b	(M)	II

Die Unioniden.

Über die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen der Unioniden hat grosse Meinungsverschiedenheit geherrscht. Die Zoologen und die Paläontologen vertreten differente Ansichten, die in völlig unvereinbarem Widerspruch zueinander stehen. Zwar hat man auch schon versucht

(z. B. GROBBEN)¹ bei der Systematik zoologische und paläontologische Gesichtspunkte gleichzeitig zu berücksichtigen, dennoch fehlt uns noch allzuviel, um heute schon zu einem endgültigen Urteil über dieses Problem zu gelangen.

Seitdem NEUMAYR² die Unioniden aus den Trigoniiden herzuleiten versuchte, ist seine Auffassung, die nur von den Paläontologen allgemeiner aczeptiert worden ist, vielfacher Modifikation unterlegen. So hat v. WÖHRMANN (1893) gezeigt, dass die von STEINMANN und NEUMAYR errichtete Gruppe »Schizodonta« keine Berechtigung hat, dass aber gleichwohl ein genetischer Zusammenhang zwischen den Unioniden und den Trigoniiden besteht, der durch die Gattung *Trigonodus* hergestellt wird. L. WAAGEN hat später (1907) diese Meinung weiter ausgeführt.

Dass die Zoologen im allgemeinen andere Ansichten vertreten, hängt von den Prinzipien ab, die sie bei der Systembildung verfolgen. Im Bau der Kiemen, auf welchem das gegenwärtig am meisten aczeptierte System der Muscheln basiert ist, unterscheiden sich die Unioniden wesentlich von den Trigoniiden. Dazu kommt, dass man allgemein die Unioniden (besonders *Anodonta*) als den Typus der höheren Muscheln betrachtet hat, während *Trigonia* in vielen Hinsichten von dem gewöhnlichen Bauplan der Muscheln abweicht. Tatsächlich stehen aber *Anodonta* (und die Verwandten) weit von dem Typus der Lamellibranchien entfernt, wie ich in meiner Arbeit von 1912 (über die Nephridien) ausgesprochen habe. Die Nephridien sind ganz wesentlich von denjenigen der übrigen Muscheln (mit Ausnahme der Cyreniden) verschieden, und die ähnlichsten finden sich erst bei den Trigoniiden. Spätere Untersuchungen über die Zirkulations- und die Respirationssysteme, die ich hoffe bald publizieren zu können, haben bedeutende Stützen für die von den Paläontologen ver-

¹ Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1894.

² Über die Herkunft der Unioniden. Ebenda, 1889.

teidigte Verwandtschaft geliefert, so dass die Ansicht auch von zoologischem Gesichtspunkt aus wohlgegründet zu sein scheint.

Eine weitere noch ungelöste Schwierigkeit bei der Beurteilung des Verwandtschaftsproblems bietet unsere Unkenntnis der ontogenetischen Entwicklung des Tieres sowie der Schalencharaktere. BERNARD, welcher sorgfältige Untersuchungen über die Schlosshomologien der Bivalven ausführte und dabei die Ontogenie berücksichtigte, fand nie Gelegenheit, auch die Unioniden-Ontogenie klarzustellen. Auch für die gegenwärtige Diskussion müssen wir auf die Entwicklung ganz ver-

Fig. 6. Schloss von *Obliquaria securis* Lea. (Original.) l linke, r rechte Klappe.

zichten und die Homologisierung nur aufgrund der ausgebildeten Schlossformen durchzuführen versuchen.

Am deutlichsten und regelmässigsten tritt uns der Schlossbau bei den dickschaligen nordamerikanischen Unioniden (z. B. *Obliquaria*) entgegen. Hier findet sich in der rechten Klappe (vgl. z. B. *O. securis* LEA, Fig. 6, r) ein massiver Kardinalzahn (1), beiderseits von Zahngruben und weiter aussen von je einem Zähnchen flankiert. Hinter dem hintersten Zähnchen (3 b) folgt eine glatte Fläche der Schlossplatte, hinter der ein langer Leistenzahn auftritt und parallel mit dem Schalenrande verläuft, beiderseits von Furchen begrenzt. In der linken Klappe stehen zwei Kardinalzähne, die in die

rechten Zahngruben einpassen. Ausnahmsweise, wie in der abgebildeten *O. securis*, findet sich noch ein vorderster Kardinal, Fig. 6 l, 4 a. Nach einer ebenen Strecke der Schlossplatte folgen zwei Seitenzähne, die in die rechten Seitenfurchen hineingreifen. Zu dem Gesagten ist noch hinzufügen, dass eine kurze Leiste III (der Rest oder die Anlage eines äusseren Seitenzahnes) sich in der rechten Klappe vorfindet. Bisweilen tritt hier auch (wie bei *O. securis*) eine innere Leiste (M) auf.

Obgleich, wie gesagt, die NEUMAYR'sche Ansicht über die Herleitung der Unioniden aus den Trigoniiden — *Castalia* vermittelt nach NEUMAYR den Übergang — sowohl durch v. WÖHRMANN (1893) wie von L. WAAGEN (1907) modifiziert worden ist, hat jedoch STEINMANN (in seiner Arbeit von 1908 »Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre«) die NEUMAYR'sche Theorie unverändert beibehalten und von ihr ausgehend eine Darstellung über die Abstammung der Unioniden gegeben, die auf verfehlter Homologisierung basiert und daher mit einigen Worten widerlegt werden muss.

Wenn in der Tat die Gattung *Castalia* direkt von *Trigonia* herzuleiten wäre, wie STEINMANN nach NEUMAYR annimmt, und wenn also der linke Seitenzahn durch Spaltung und Verlängerung des Dreieckzahnes entstanden wäre, so müsste man bei *Castalia* ein Homologon zu der bei *Trigonia* an der Basis des Dreieckzahns befindlichen Leiste M wiederfinden, und zwar an der Aussenseite d. h. oberhalb des Leistenzahnes. Dies ist aber nicht der Fall. Und da eine entsprechende Bildung bei keiner einzigen Unioniden-Art in der linken Klappe zu entdecken ist, liegt in dem Fehlen einer solchen Leiste eine nicht unbeträchtliche Schwierigkeit der STEINMANN'schen Theorie. Andererseits lässt dieser Umstand vermuten, dass gerade dieser Seitenzahn der fraglichen Leiste entspricht und also aus dem Rande der Schlossplatte hervorgegangen ist.¹

¹ Die Riefung des Leistenzahnes, welcher NEUMAYR grosses Gewicht beimisst, ist sicherlich ein sekundärer Erwerb und kein Überbleibsel eines *Trigonia*-stadiums (vgl. damit einerseits *Corbicula*, andererseits *Spisula*).

Auch ein anderer Umstand spricht zugunsten dieser Auffassung und bietet der Ansicht STEINMANN's eine neue Schwierigkeit dar. In der rechten Klappe kann nämlich, wie wir bei *Obliquaria securis* gesehen haben, noch ein innerer Seitenzahn vorkommen. Dieser lässt sich bei der hier gemachten Voraussetzung leicht als aczessorischen Marginalzahn erklären, der aus dem rechtsklappigen Schlossplattenrande entstanden ist. Nach STEINMANN's Annahme aber müsste dieser Zahn als Homologon eines inneren Kardinalzahn 1 betrachtet werden, da er gerade innerhalb der Schenkel des umgebildeten Dreieckzahn greift. Solch eine Annahme würde aber zu allzu absurden Folgerungen führen.

Da die ontogenetische Entwicklung des *Trigonia*-Schlosses zeigt, dass es aus einem Unioniden-ähnlichen Urstadium entstanden ist, wird auch dadurch der Grund der STEINMANN'schen Hypothese erschüttert.

Eine weitere Stütze für seine Ansicht über die Herkunft der Unioniden findet STEINMANN (1908) in der äusseren Schalenkulptur. Diese zeigt bei beiden Gruppen solche Übereinstimmungen, dass STEINMANN meint die verschiedenen Formserien der Trigoniiden könnten direkt in skulpturell ähnliche Serien von Unioniden verfolgt werden.¹

Eine Verwandtschaft nach der Skulptur zu beurteilen, heisst jedoch mit allzuvielen Unbekannten rechnen. Parallele Skulpturierung ist unter den Muscheln nichts Ungewöhnliches; hier möge auf die beiden Gruppen *Chama* und *Pseudochama* (vgl. meine zitierte Arbeit von 1917) hingewiesen werden. Auch in der Anatomie werden Parallelphänomene öfter beobachtet (Kiemen, Nephridien u. a.). Da die Trigoniiden und die Unioniden gemeinsame Stammformen zu haben scheinen, darf man mutmassen, dass eine bei diesen vorhandene skulpturelle Potenz sich bei den divergierenden Formkreisen in ähnlicher Weise aktualisiert hat. Mag man sich nun in dieser Frage

¹ Vgl. hierzu auch DACQUÉ (Grundlagen und Methoden der Paläogeographie, Jena, 1915), welcher diese Theorie an S. 320 referiert.

der einen oder der anderen Ansicht zuwenden; die oben nachgewiesenen Schlossverhältnisse beweisen, dass die NEUMAYR-STEINMANN'sche Homologisierung und die daraus gefolgerten Schlüsse über die Herkunft der Unioniden unzutreffend sind.¹

Andererseits muss man doch v. WÖHRMANN beistimmen, wenn er (1893, S. 20) sagt: »Verwandtschaftliche Beziehungen sind sicherlich bei *Unio* und *Trigonia* vorhanden, sie sind sogar durch den Nachweis des heterodonten Charakters beider Schlösser viel inniger als NEUMAYR nach seiner Theorie annehmen konnte.« Ja, die Übereinstimmung dürfte sogar grösser sein, als v. WÖHRMANN selbst vermutet zu haben scheint, indem bei *Trigonia* das wahre Homologon zu dem Marginalzahn der Unioniden distinkt vorhanden ist. Eine Übersicht der Schlosskonstruktion beider Gruppen ergibt die folgenden Beziehungen:

	<i>Unio</i> , <i>Obliquaria</i> u. d.	<i>Trigonia</i>	Bezeichnung (BERNARD'sche)
Rechte Klappe	Vorderer Kardinalzahn (klein, oberhalb der Schliessmuskelnarbe)	Vorderer Kardinalzahn (unbedeutend, dem Schalenrande entlang)	3 a
	Grosser Kardinalzahn	Vorderer Hauptzahn	1
	Hinterer	Innere geriefte Fläche des hinteren Zwillingszahnes	3 b
	Grosser Seitenzahn (Lateralzahn)	Äusserer Kamm des hinteren Zwillingszahnes	I
	Kurzer äusserer Seitenzahn (Lateralzahn)	Kurzer äusserer Seitenzahn	III
	Innerer accessorischer Seitenzahn (Marginalzahn)	—	(M)
Linke Klappe	Vorderer Kardinalzahn	Vorderer Kardinalzahn	2 a
	Hinterer	Hauptzahn (»Dreieckzahn«)	2 b
	Innerer Seitenzahn (Marginalzahn)	Leiste an der hinteren Basalseite des Hauptzahns	M
	Äusserer Seitenzahn (Lateralzahn)	Hinterster Zahn	II

¹ Die genannte Hypothese wird auch (aus anderen Gründen) von v. MIERING abgelehnt (Archhelenis und Archinotis. Gesammelte Beiträge zur Geschichte der neotropischen Region. Leipzig 1907, S. 38).

Der in der linken und bisweilen auch in der rechten Klappe auftretende Marginalzahn ist bisher seiner Natur nach unerkannt gewesen. BERNARD hat ihn als einen echten Seitenzahn (Lateral) aufgefasst und nennt gerade *Unio* als das Beispiel einer Form, deren Schloss durch accessorische Elemente kompliziert worden ist. Er sagt (1895, S. 117): »la charnière peut se compliquer encore par addition de dents nouvelles qui apparaissent tôt ou tard et restent moins développées que les dents habituelles. Ces productions se manifestent toujours du côté dorsal: c'est d'abord à gauche une lame postérieure dorsale (LP IV) qui existe chez les Unionidés, très développée, et qui est rudimentaire chez certaines Astartes».

Der dorsale linke Seitenzahn der Unioniden ist aber, wie oben komparativ nachgewiesen, ein echter Lateral (II), während der innere den accessorischen oder den Marginalzahn repräsentiert. Er hat also nichts mit den echten, aus Primärlamellen hervorgehenden Seitenzähnen zu tun. Das von dem gewöhnlichen Typus des heterodonten Schlosses abweichende Verhalten, dass bei den Unioniden in der linken Klappe zwei Seitenzähne, in der rechten scheinbar nur einer (tatsächlich aber 2) vorkommen (während das Umgekehrte bei den Heterodonten die Regel ist), findet durch die hier vertretene Anschauung seine Erklärung.¹

Die Zahnformel der Unioniden schliesst sich aufs innigste an die der Trigoniiden an und stellt eine Weiterentwicklung derjenigen von *Trigonodus* dar. Sie ist folgendermassen aufzustellen, wobei M den accessorischen Marginalzahn bezeichnet, dessen phylogenetische Herkunft bei der Besprechung der Trigoniiden behandelt worden ist:²

R.	3 a	1	3 b	(M)	I	III
L.	2 a	2 b			M	II

¹ In meiner Arbeit von 1912 habe ich eine graphische Darstellung der Zahnentwicklung im Anschluss an NEUMAYR gegeben; ich benutze die Gelegenheit hervorzuheben, dass, dem Obengesagten zufolge, diese Auffassung zu modifizieren ist.

² STEFANESCU (Études sur les Terrains tertiaires de Roumanie, Mém. Soc. géol. France. Paléontologie, 1896), welcher die Schlosshomologien im Anschluss

Die Cyreniden.

In meiner Arbeit von 1912 habe ich nachgewiesen, wie die Nephridien der Cyreniden (sowie die der Sphaeriiden) genetisch mit dem Typus der Unioniden zusammenhängen. In beiden Gruppen zeigt sich nämlich eine Tendenz zu Komplikation der Nephridien durch Aufwinden, was sich bei keinen anderen höheren Muscheln wiederfindet.

Bei einer Überprüfung der Schlussfolgerungen, die aus dem Bau der Nephridien gezogen wurden, sowie aus einer Vergleichung der Schlosskonstruktionen, ergab sich, dass das Schloss der Cyreniden aus dem der Trigoniiden abgeleitet werden konnte. Eine Übersicht dieser vermuteten Entwicklung gab ich in einer graphischen Darstellung (S. 384 der zitierten Arbeit).

Als ich nachträglich Gelegenheit fand BERNARD's Arbeiten über die Bivalvenschlösser zu studieren, fand ich, dass meine Versuche die Cyreniden abzuleiten, in unvereinbarem Widerspruch mit den Befunden BERNARD's standen. Nach BERNARD repräsentieren nämlich die Cyreniden einen eigenen Typus, den cyrenoiden, während andererseits *Trigonia* von BERNARD zu dem lucinoiden gestellt wurde (vgl. oben). Dieser Gegensatz zwischen meiner Auffassung und derjenigen BERNARD's musste natürlich auf die Unzulänglichkeit der einen oder der anderen beruhen. Da BERNARD's Ergebnisse auf mehrjährige sorgfältige Studien gegründet waren, schien es schwer in seinen Schlussfolgerungen Irrtümer nachzuweisen.

Da wir aber, wie oben gezeigt, bei *Trigonia* gefunden haben, dass diese Form einen Zahn 1. besitzt und sich somit den cyrenoiden Typus annähert, ist das Problem über die Her-

an MUNIER-CHALMAS und BERNARD behandelt, fasst die Kardinalé ebenso wie ich, die Seitenzähne wie BERNARD auf.

kunft der Cyreniden in ein neues Licht gerückt und meine 1912 vorgelegte, auf anatomische Befunde gestützte Auffassung völlig bestätigt.

Durch den Nachweis dieser mit den Cyreniden gemeinsamen Eigenschaft des *Trigonia*-Schlosses (nämlich das Vorkommen eines Zahnes 1), scheint die Möglichkeit viel grösser als vorher zu sein die Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln. Die einzige noch zu überwindende Schwierigkeit bieten die vorderen Seitenzähne dar. Es gilt nun zu untersuchen, ob innerhalb der Trigoniiden etwa einige Formen anzutreffen sind, bei denen eine beginnende Entwicklung von Seitenzähnen zu konstatieren ist, Formen, die vielleicht den Übergang zu den Cyreniden bilden.

In BITTNER's grosser Arbeit von 1895 (Lamellibranchiaten der alpinen Trias) hat man die Gelegenheit in guten Abbildungen die Variation bei den frühzeitig auftretenden Trigoniiden, insbesondere bei *Myophoria*, zu studieren. Bei dieser Gattung kommen zwar keine vorderen Seitenzähne vor; die anscheinend nahestehende Gattung *Myophoriopsis* v. WÖHRMANN aber unterscheidet sich von *Myophoria* gerade durch den Besitz solcher. Diese Seitenzähne sind sogar ganz wie bei der rezenten Cyreniden-Gattung *Corbicula* striiert. Hier möge an BITTNER's Beschreibung des Schlosses von *Myophoriopsis rosthorni* (l. c. S. 113) hingewiesen werden. Nach BITTNER erinnert die Striierung der Zähne an das Mactriden-Subgenus *Spisula*; doch finde ich die Ähnlichkeit mit *Corbicula* viel grösser, und diese betrifft nicht nur die Riefung, sondern erstreckt sich bis auf die ganze Schlosskonstruktion. Wir wählen für einen Vergleich einerseits eine *Corbicula* (z. B. *C. fluvialis* aus China, Fig. 7), andererseits die von BITTNER zu *Myophoriopsis* gestellte *M. lineata* (Fig. 8), deren Schloss der Gegenstand einer Diskussion FRECH's (1889) gewesen ist. FRECH findet bei *M. lineata*, die er als Typus einer eigenen Unter-gattung von *Myophoria* auffasst, in der linken Klappe 3 Zähne, nämlich einen median gelegenen, grösseren, und beiderseits

davon, durch je eine Zahngrube getrennt, einen kleineren.¹ Der grössere Zahn ist offenbar, wie auch BITTNER erkannt hat, mit dem Hauptzahn von *Myophoria* (dem Dreieckzahn von *Trigonia*) homolog; er ist also 2 b nach der BERNARD'schen Bezeichnung. Von Lateralzähnen gibt es einen vorderen und einen hinteren. In der rechten Klappe stehen 2 um dem linksklap-

Fig. 7. Schloss von *Corbicula fluviatilis* MÜLL. (Original.) l linke, r rechte Klappe.

Fig. 8. *Myophoriopsis lineata* MÜNST. (Aus BITTNER 1895.) l linke, r rechte Klappe.

pigen Hauptzahn greifende Kardinale; in den Vorder- und Hinterrändern finden sich Gruben für die Seitenzähne der linken Klappe, und an deren Seiten sind Lateralzähne ausgebildet. Die BERNARD'sche Formel für *Myophoriopsis lineata* muss also lauten:

R.	III	I				1	3 b	I	III
L.	II		2 a	2 b	4 b			II	

¹ Die kleineren Zähne können doch, wie BITTNER findet, sehr reduziert sein.

Vergleicht man hiermit die von BERNARD (1895) deduzierte Formel der Gattungen *Cyrena* und *Corbicula*, welche diese

Form hat:
$$\frac{R. \text{ III } I}{L. \text{ II }} \left| \frac{3 a \quad 1 \quad 3 b}{2 a \quad 2 b \quad 4 b} \right| \frac{I \text{ III}}{II}$$
, so er-

sieht man, dass der einzige Unterschied zwischen den beiden Schlössern in dem Vorkommen oder Fehlen eines Kardinals 3 a besteht. Dieser Unterschied ist eigentlich sehr gering, wenn man bedenkt, dass 3 a bei den Cyreniden im Zusammenhang mit dem äusseren vorderen Lateral entsteht, und dass dieser bei *Myophoriopsis* gegen seinen umbonalen Teil nicht völlig ausdifferenziert worden ist.

Wenn also schon das Schloss der Cyreniden auffallende Homologien mit *Myophoriopsis* darbietet, so ist das auch mit den äusseren habituellen Charakteren der Fall. Die Grösse ist etwa dieselbe, die Gestalt ist bei beiden kurz, hoch und bauchig, die Wirbel sind median, die Skulptur ist kräftig, von konzentrischen Rippen gebildet. Der Unterschied besteht eigentlich nur darin, dass bei *Myophoriopsis* gewöhnlich ein Radialkiel von dem Wirbel bis zur hinteren-unteren Ecke verläuft, und dass die Lunula sowie die Area durch eine deutliche Leiste abgegrenzt sind. Sieht man nun eine *Corbicula* genauer an (z. B. *C. fluviatilis*), so findet man auch bei dieser eine schwache Andeutung oder Spur von einem Angularkiel sowie die einer Randleiste um Area und Lunula, innerhalb derer die konzentrischen Rippen viel schwächer als auf der übrigen Schale hervortreten, ein Charakter, der auch bei *Myophoriopsis* deutlich zu beobachten ist.

Die Gattung *Myophoriopsis*, deren Arten von FRECH (1889) noch zu *Myophoria* gestellt wurden, ist später (v. WÖHRMANN, BITTNER, L. WAAGEN) wegen der Anwesenheit vorderer Seitenzähne unter die Astartiden eingereiht worden. Zunächst betrachtete man sie als mit *Opis* verwandt. Diese Gattung ist aber in Gestalt und Skulptur ganz eigenartig: dorsoventral verlängert mit etwa gitterförmiger Verzierung und einem stark markierten, medianen, eingedrückten Feldchen über der

ganzen Schale, von breiten gerundeten Schwielen begrenzt. *Myophoriopsis* erinnert wenig an diese Form und viel mehr an *Myophoria* (besonders an Formen der Untergattung *Elegantina*, vgl. WAAGEN 1907). Obgleich die äusseren Charaktere demnach ganz verschiedenartig sind, findet doch BITTNER bei einem Vergleich von *Myophoriopsis lineata* und *Opis laubei* so grosse Ähnlichkeiten im Schlosse, dass er an der Zusammengehörigkeit der beiden nicht zweifelt. Wie er sich die Homologien denkt, ergibt sich aus seinen Worten (S. 109): »Ein vortreffliches Vergleichsobject geben die *Opis* von Set. Cassian, z. B. *Opis Laubei* Tab. III, Fig. 18. Hier sind alle Elemente des Schlosses deutlich, der Hauptzahn in der Mitte, eine Hauptgrube vor ihm, eine schwächere aber völlig deutliche Zahngrube hinter demselben, ein Zahnknötchen am Vorderrande.»

Ob dieses Zahnknötchen mit dem Zahn 1 bei *Myophoriopsis* homolog ist, scheint doch fraglich zu sein. Die beiden genannten Formen haben vielleicht auf verschiedenen Wegen einen ähnlichen Schlossbau erreicht, und *Opis laubei* dürfte somit in keiner direkten Verwandtschaft mit *Myophoriopsis* stehen. Es sieht vielmehr so aus, als ob *O. laubei* eine abweichende *Opis*-Form wäre. Bei den normalen *Opis*-Arten kommt in der rechten Klappe allein ein Hauptzahn und zwar 3 b vor, bei *O. laubei* noch ein vorderer Kardinalzahn, der mit 3 b bogenförmig zusammenhängt und deshalb eine Anlage des Zahnes 3 a darstellt (vgl. die Figuren BITTNER's). *O. laubei* scheint somit eine echte Astartide zu sein, bei der eine beginnende Entwicklung des Zahnes 3 a sowie eine Anlage eines vorderen Seitenzahnes (I) zu beobachten ist. *Myophoriopsis* dagegen scheint aus Typen mit wohl entwickeltem Kardinal 1 (*Myophoria*) hervorgegangen zu sein, und zwar durch dessen Verlängerung nach vorn und unten zu einem Seitenzahn. Diese letztgenannte Auffassung dürfte alle Wahrscheinlichkeit für sich haben, nicht nur wegen der grösseren Ähnlichkeit zwischen *Myophoria* und *Myophoriopsis*, sondern auch darum,

weil *Opis* erst in der Trias auftritt, wo *Myophoriopsis* schon völlig entwickelt ist.

Das Vorkommen vorderer Seitenzähne ist freilich ein Charakter, den die beiden Gattungen gemeinsam haben; solche Zähne können sich aber bei sehr verschiedenen Formen entwickeln (z. B. *Cyrenidae*, *Veneridae*, *Tellinidae*), weshalb sie nicht unbedingt für nahe Verwandtschaft sprechen.

Eine Vorbedingung des Entstehens vorderer Seitenzähne scheint die Lage des vorderen Schliessmuskels zu sein. Dieser muss nämlich unterhalb der Schlossplatte inserieren, wenn die Seitenzähne Platz für ihre Entwicklung finden sollen. Bei den Trigoniiden und anderen altertümlichen Muscheln, wie *Megalodontidae*, wo der vordere Schliessmuskel eine präkardinale Lage einnimmt, fehlen auch vordere Seitenzähne. Erst nachdem eine mehr infrakardinale Lage des Muskeleindrucks entstanden ist, treten solche auf. Bei *Myophoriopsis* liegt auch der Muskeleindruck unterhalb der Schlossplatte. In dieser Hinsicht stimmt *Myophoriopsis* mit *Opis* besser als mit *Myophoria* überein. Bei den triadischen Arten der letztgenannten Gattung liegt nämlich der Muskeleindruck sehr hoch und ganz vor den Kardinalzähnen. Doch kann in dieser Hinsicht grosse Variation bei anderen Myophorien bestehen, wie W. WAAGEN (1887)¹ bei den permischen Myophorien aus Indien gefunden hat. Auch FRECH (1889, S. 136) sagt von diesen: »Die Muskel liegen, wo sie beobachtet wurden, vom Wirbel entfernt«, d. h. wie bei der unterdevonischen Gattung *Schizodus*. Die vorderen Seitenzähne widerlegen daher keineswegs den Schluss, dass *Myophoriopsis* wahrscheinlich aus *Myophoria* entstanden ist.

Diese Auffassung scheint mir naheliegender als die von BRITNER und L. WAAGEN vertretene Ansicht über die Verwandtschaft von *Myophoriopsis* mit *Opis*, um so mehr als die genannte Gattung schon in der Trias sehr eigentümlich spezialisiert worden ist.

¹ Salt Range Fossils. Mem. Geol. Survey of India (Palaeontologia Indica) Ser. XIII.

Von *Myophoriopsis* haben sich später vermutlich die Cyreniden entwickelt und zunächst wahrscheinlich die mit gerieften Seitenzähnen versehene Gattung *Corbicula*. Durch eine solche Annahme erklärt sich am besten die Übereinstimmung, welche in anatomischer Hinsicht zwischen den Unioniden und den Cyreniden besteht, und welche auf einen gemeinsamen Ursprung aus trigonioiden Vorfahren deutet.

Sehr interessant ist es, dass diese Anschauung über die Herleitung der Cyreniden in paläogeographischen Tatsachen gewisse Stützen findet. Die Gattung *Myophoriopsis* zeigt eine ganze weite Verbreitung: sie kommt auch in der oberen Trias von Sumatra vor (vgl. DIENER 1916).³ Ihre weite Verbreitung, mit den Regressionen des Triasmeeres zusammengestellt, scheint zu der Annahme zu berechtigen, dass irgendwo in einem sich bildenden epikontinentalen Meere die Gattung *Myophoriopsis* günstige Bedingungen für ihre Weiterentwicklung in *Corbicula* hinüber gefunden habe. Dass diese Gattung schon in der Trias entstand, ist bereits gemutmasst worden; ich zitiere nur die folgende Äusserung DIENER's (l. c. S. 563), die ich jedoch noch nicht zu verifizieren vermochte: »Aus Süßwasserschichten von Neu-Süd-Wales und aus der tieftriadischen Burrum-Formation von Queensland verzeichnet F. CHAPMAN je eine Spezies von *Unio*, *Unionella* und *Corbicula*.«

Die Sphaeriiden.

Wie bei den verschiedenen Cyreniden-Gattungen das Schloss spezialisiert worden ist und wie sich die Homologien verhalten, hat BERNARD (1895) gezeigt, und seine Befunde stehen mit dem anatomischen Bau (soweit dieser von mir untersucht worden ist) in völligem Einklang. Meine Befunde über *Corbicula*, *Cyrena*, *Cyrenella*, und *Egeria* — die letzten noch nicht publiziert — bestätigen ganz die nahe Beziehung dieser

³ Die marinen Reiche der Triasperiode. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Bd 92.

Formen, wie sie BERNARD ausgelegt hat. Die Spezialisierung des Schlosses vollzieht sich in zwei Linien: entweder kompliziert sich die Schlosskonstruktion oder sie vereinfacht sich durch vollständige Abschnürung der Seitenzähne von den Kardinalzähnen (z. B. *Cyrena*).

Aus einer solchen Grundform können die Sphaeriiden (*Sphaerium* und *Pisidium*) ohne Schwierigkeit abgeleitet werden. Es kommt bei ihnen zu einer Unterdrückung des Zahnes 1¹, die übrigen Kardinalzähne bleiben wie auf dem Embryonalstadium der Bivalven im allgemeinen zu Bogen vereinigt, und die einzige progressive Entwicklung gibt sich in der Trennung der Seitenzähne von den Kardinalen kund. Dass es tatsächlich die Cyreniden sind, die den Ursprung der Sphaeriiden bilden, und nicht etwa andere heterodonte Bivalven, beweisen aufs Bestimmteste die Nephridien, welche in ihrer ontogenetischen Entwicklung sogar das Cyrenidenstadium passieren. Das Schloss von *Sphaerium* und *Pisidium* ist aufzufassen nicht als ein Reduktionsprodukt des ausgebildeten *Cyrena*-Typus, sondern als eine Differenzierung aus dem frühen Embryonalstadium heraus.

BERNARD sagt über die Entstehung des Schlosses von *Sphaerium* (1895, S. 124): »Sur des coquilles de 1 mm ¹/₂ environ, on voit encore une lamelle II», und: »La lame ventrale I n'envoie pas de prolongement vers le sommet; l'adulte n'aura pas de dent cardinale médiane.» Aus diesen Worten geht hervor, dass BERNARD also, da er von den Lamellen I und II spricht, diese als primär im Vergleich zu den Kardinalzähnen auffasst, welche er als sekundär aus den Primärlamellen abgeschnürt betrachtet. In der Tat ist diese Deutung nicht zutreffend, wie ich an frühen Embryonalstadien von Pisidien beobachtet habe. Bei *P. henslowanum* z. B. findet man in Embryonen von 0,6 mm Länge (Fig. 9), die noch in den

¹ In meiner graphischen Übersicht von 1912 sind die Homologien etwas unrichtig wiedergegeben, indem der bei den Cyreniden wohl entwickelte Zahn 1 (in den Figuren mit 2 bezeichnet) als beibehalten, 3 a dagegen (mit 1 bezeichnet) als reduziert angegeben wird; das Umgekehrte sollte gezeigt werden.

Kiemen des Muttertieres getragen werden, keine Spuren von Seitenzähnen, während andererseits die Kardinalzähne stark hervortreten als kurze knospenförmige Erhebungen, keineswegs aber als gestreckte Lamellen. Solche, die den Primärlamellen BERNARD's entsprechen, entstehen erst etwas später (bei etwa 0,9 mm Länge, Fig. 10) in Form von Faltenbildungen, die von den Kardinalzähnen ausgehen und durch hochgradigen Zuwachs die Seitenzähne ausbilden. Diese sind also im Verhältnis zu den Kardinalen sekundäre Erscheinungen und nicht umgekehrt.

Auch der Kardinalzahn 1 findet sich als eine freilich schwache Erhabenheit, obgleich ganz weit vor dem Zahn 3 *b*.

Fig. 9—10. Linksklappiges Schloss zweier Jungen von *Pisidium henslowianum* SHEPP. $\times 82$. (Originale.) L Ligament.

In späteren Stadien vergrößert sich deutlich der Abstand zwischen 3 *b* und 1, was beweist, dass das Zuwachszentrum des letztgenannten sich mehr und mehr nach vorn verlegt, so dass schliesslich der aus 1 hervorgehende Zahn einen von den Kardinalzähnen weit entfernten Lateral bildet, obgleich er ursprünglich ebenso gut wie ein Kardinal als Lateral angelegt wurde. Ähnliche Verhältnisse habe ich auch bei *Calyculina lacustris* beobachtet (Fig. 11). Man kann also sagen, dass die Kardinalzähne, die ja primär angelegt wurden, auf einem frühen Entwicklungsstadium verharren, während die Seitenzähne, die gegen BERNARD's Auffassung als ein späterer Erwerb zu betrachten sind, ihren abumbalen Teil am stärksten entwickeln, so dass schliesslich der Zusammenhang mit den

Kardinalzähnen, von den sie ausgegangen sind, verwischt wird. Dieser Prozess bezeichnet eine progressive Veränderung des Verhaltens bei *Corbicula*, wo ein Zusammenhang noch besteht, während er bei den übrigen Cyreniden (*Cyrenella* ausgenommen) unterbrochen ist.

Die angeführten Tatsachen beweisen also deutlich, dass das Schloss der Sphaeriden, also des cyrenoiden Typus (mit Zahn 1 und vorderen Seitenzähnen) keine ursprüngliche Erscheinung darstellt, sondern sekundär ist — inbezug auf den Ty-

Fig. 11. Schloss einer jungen *Calyculina lacustris* MÜLL. von unten gesehen. $\times 82$ (Original.) L Ligament, l linke, r rechte Klappe.

pus mit Zahn 1, aber ohne Seitenzähne, d. h. gerade denjenigen, den wir bei den Trigoniiden und den Unioniden gefunden und den trigonioiden genannt haben. Die ontogenetischen Befunde der Entwicklung des Schlosses stimmen also gut überein mit den aus vergleichenden conchologischen Untersuchungen gewonnenen sowie mit den aus der anatomischen Organisation gezogenen Schlussfolgerungen, das heisst aber eben mit den Vorstellungen, die ich schon 1912 über einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung der Unioniden und Cyreniden aus Trigonien-artigen Vorfahren entwickelt habe.