Organisation und Entwicklung der Gryphäen.

Von

Max Pfannenstiel

(Freiburg i. Br.).

(Eingelangt am 12. Jänner 1928.)

Die vorliegende Arbeit behandelt die Organisation und die Entwicklung fossiler Gryphäen. In Form kleiner Merkmale, wie Wülste, Linien und Eindrücke in Schale und Deckel, verraten sich Einzelheiten des anatomischen Baues des ehemaligen Weichkörpers, so daß man durch Vergleich mit dem Bauplane rezenter Austern im fossilen Materiale vieles wieder ergänzen kann. Die Zusammenfassung erlaubt dann, in einem gewissen Maße die Lebensweise, also die Biologie, des ausgestorbenen Tieres zu erkennen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Deecke für manchen Hinweis und viele wohlwollende Unterstützung an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Unter der reichhaltigen stratigraphischen und paläontologischen Literatur findet man eigentlich nur drei Arbeiten, die sich speziell mit Gryphäen beschäftigen. Die älteste ist aus dem Jahre 1853 von Terquem: „Observations sur les Gryphées du Département de la Moselle", und verfolgt vor allem den Zweck, einem eingerissenen Durcheinander in der Nomenklatur der Gryphäen und Ostreen aus dem Jura Frankreichs zu steuern. Berühmt ist ferner die Monographie der Kreideaustern Coquand's aus dem Jahre 1869, die alle Gryphäen in die Gattung *Ostrea* einreiht und zur Begründung anführt, daß die beiden Gattungen durch viele unmerkliche Übergänge miteinander verbunden sind. Die Gryphäen der unteren Kreide von Texas behandelten Hill und Vaughan (1898) und verfolgten wie Terquem die Absicht, Klarheit in der Speziesbezeichnung zu schaffen, da nicht weniger als 29 verschieden sein sollende Arten unter dem Namen *Gryphaea pitcheri* liefen. Die beiden amerikanischen Paläontologen zerschlugen die verwirrende Namenfülle und teilten die Arten nach der Priorität der Namengebung durch die einzelnen Autoren in sieben scharf umrissene Arten auf, deren stratigraphisches Vorkommen sie auch festlegten. Neben dieser verdienstvollen Arbeit versuchten sie, die Stadien der Entwicklung der unteren Kreidegryphäen in den einzelnen Spezies festzustellen, um sie gegenseitig zu vergleichen und um schließlich daraus deren Stammesgeschichte abzuleiten. Jackson's (1886—1893), Beecher's und Hyatt's (1895) klassische Untersuchungen waren gerade einige Jahre vorher erschienen, und da auch fossiles Material berücksichtigt wurde, lag es nahe, die an rezentem Austernmaterial gewonnenen Untersuchungen an unterkretazischen Gryphäen zu prüfen. Ich bemühte mich nun noch weiter, die Organisation fossiler Gry-

phäen zu klären, die Vielfältigkeiten des Ligaments, des Muskeleindruckes usw. durch ihre Funktion im einzelnen und im Zusammenwirken des Ganzen zu deuten. Es werden durch diese Betrachtungen biologische Zusammenhänge klarer herausgearbeitet, wenngleich nicht alles seine Deutung finden kann. DEECKE, DACQUÉ u. a. betonen in ihren Arbeiten sehr stark die Einflüsse der Umwelt (Sediment und Tiergenossenschaft) auf die Formgestaltung der Schale, wie auch ABEL in seinem Lehrbuch der Paläozoologie manchen Hinweis gibt. Für andere Zweischalergruppen als die Austern sind diese Wechselbeziehungen schärfer zu fassen. Die Ostreen bereiten große Schwierigkeiten, weil ihre Gestalt wie bei allen festgewachsenen Lamellibranchiaten außerordentlich variiert. MOEBIUS (1877) hatte sich große Mühe gegeben, die Bedingungen eines guten Gedeihens rezenter Austernbänke zu erforschen, und hatte trotzdem viele Fehlschläge bei Anlage von Austernkulturen erfahren. Es müssen viele zum Teil noch unbekannte Faktoren zusammenwirken, damit Austern gedeihen können. Ist es somit schon schwer, an lebendem Material alle Einwirkungen der Umwelt zu erfassen, so erst recht, wenn es sich um fossile Formen handelt. Immerhin sind einige wenige Resultate für fossile Austern und Gryphäen zerstreut in der weiten Literatur vorhanden. Es mag mir beim Suchen manches Wichtige und Interessante entgangen sein.

Zum Schlusse versuchte ich, mittels der variationsstatistischen Methode, die durch WEDEKIND (1916), BUBNOFF (1921) und KLÄHN (1920) in die Paläontologie eingeführt wurde, die Größe und die Wirbeleinkrümmung der *Gryphaea arcuata* aus den einzelnen Liashorizonten im Breisgau festzulegen. Dieser Abschnitt kann in seinem Resultat nichts Abschließendes sein; es müssen ähnliche Untersuchungen an andern Orten gemacht werden, um gewisse Gesetzmäßigkeiten sicherzustellen.

Es sei im voraus betont, daß nicht alle Gryphäen die zu beschreibenden Entwicklungsstadien aufweisen, daß oft nur einige vorhanden sind, daß manche Erscheinung bei einem Exemplar deutlich ausgebildet ist, um bei einem andern nur ganz schwach oder gar nicht aufzutreten. Nur das Studium einer großen Formenmenge gewährt erst einen Einblick in das Bauvermögen der Gryphäen in ihren einzelnen Lebensaltern.

Die Entwicklungsstadien der Gryphäen.

Die moderne Zoologie verdankt JACKSON (1886—1888) die bis in die kleinsten Einzelheiten gehende Kenntnis der Entwicklung rezenter Austern vom Beginn der Zellteilung des Eies bis zum ausgewachsenen Tiere. Die einzelnen elf Stadien der Entwicklung werden mit besonderen Namen belegt. Wie auch schon WEIGELT (1922) hervorhebt, sind von den elf unterschiedenen Stufen die ersten sechs der paläontologischen Forschung unzugänglich, da erst mit der Anlage des Prodissoconchs (dem siebenten Stadium nach JACKSON) die Austern ein fossil erhaltungsfähiges Skelettelement liefern. In dem sechsten Stadium, dem sogenannten Phylembryo, sind erstmalig sichere anatomische Merkmale zu erkennen, welche die Veligerlarve in eine der fünf Klassen des Molluskenstammes einzureihen erlauben. Der Prodissoconch wird im weiteren Verlaufe der Entwicklung von der definitiven Schale ersetzt. Damit beginnt das Nepioniestadium, das seinerseits wieder vom Nealogicstadium abgelöst wird. Ist das Nepioniestadium, um mit

WEIGELT zu sprechen, durch „das erste Wachstum der endgültigen Schale" gekennzeichnet, so umfaßt die Nealogicperiode die Jugendzeit der Individuen.

In der Ephebicperiode sind die charakteristischen Züge einer völlig ausgewachsenen Molluskenschale deutlich ausgeprägt. Schließlich folgt das Senilitätsstadium oder die Geraloticperiode, die nach JACKSON durch besondere Merkmale der Schale gekennzeichnet ist.

Untersuchungen, hauptsächlich an Gryphäenmaterial aus dem Lias des Breisgau und an Gryphäen aus der reichhaltigen Sammlung des Geologischen Instituts Freiburg, zeigten, daß die unterschiedenen Stadien mehr oder minder scharf voneinander abgesetzt an den Schalen zu erkennen sind. DACQUÉ (1921, S. 227) spricht es schon aus, daß besonders bei den Gryphäen „die einzelnen Etappen des Größenwachstums und der Gestaltswandlung Schritt für Schritt verfolgbar sind"

Es ist ein glücklicher Zufall gewesen, daß es der ausgezeichneten Beobachtung WEIGELT's gelang, in den sonst fossilarmen Kulmtonschiefern eine Gesteinslage voll von Embryonalschalen von Posidonien zu entdecken und uns dann über die früheste Entwicklung derselben zu unterrichten. Dieser Fund steht wohl einzigartig da. Jede fossile und rezente Schale hat einmal auf ihrem Wirbel als kleines Hütchen den Prodissoconch sitzen gehabt. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber wurde er vom umgebenden Sediment noch zu Lebzeiten des Tieres abgescheuert oder löste sich von selbst ab, um dann schnell der Zerstörung anheim zu fallen. So kann es auch als glücklicher Zufall gewertet werden, daß unter den relativ vielen Deckeln von *Gryphaea arcuata*, die zur Untersuchung vorlagen, drei noch den Prodissoconch besitzen. Da sich die Gryphaea mit der linken Schale nach Aufgabe des planktonischen Larvenlebens auf Gegenständen festheftet, wird der Prodissoconch der linken Schale zerstört. Nur der Deckel kann weiterhin als Träger des andern Prodissoconchs dienen. HILL (1898), der die Gryphäen der unteren Kreide von Texas untersuchte, bemerkt, daß unter den vielen Exemplaren nur zwei Schalen noch den Prodissoconch aufwiesen, und daß dieselben sich in keinen wesentlichen Zügen von dem Prodissoconch der rezenten *Ostrea virginica* Gmel. unterscheiden. Selbst noch die Schalen der Nepionicperiode zeigen keinen Unterschied zwischen den unterkretazischen Gryphäen von Texas und der rezenten Auster.

Der Prodissoconch von *Gryphaea arcuata* Lmk.

(Fig. 1.)

Der gerade noch mit dem freien Auge erkennbare Prodissoconch ist durch eine Grube vom Dissoconch abgesetzt und fällt deshalb bei sorgfältiger Betrachtung des Gryphäendeckels sofort auf. Seine Wirbelspitze ist abgestoßen oder aufgelöst, so daß man den ganzen Schloßrand als gebogene Linie sieht. JACKSON weist darauf hin, daß die Schale des Phylembryos am Schloßrande geradlinig abgestutzt sei und sich beim allmählichen Wachstum zum Prodissoconch in einen gebogenen umwandle. Der untersuchte Prodissoconch hatte keinen völlig gebogenen Schloßrand, sondern zeigte noch etwas das Charakteristikum des Phylembryos. Da die Wirbelspitze bei einem Exemplar leider verloren gegangen ist, kann nichts Sicheres über ihre

Einkrümmungen gesagt werden. Nur das zweite Exemplar zeigt ihn deutlich nach hinten gerichtet (Fig. 1).

Unter dem Mikroskop und der Lupe ist das Schälchen durchscheinend und hellhornfarbig; die Ränder sind scharf und sehr dünn, während die Wirbelregion dicker ist, was aus den Helligkeitsunterschieden des durchscheinenden Lichtes zu schließen ist. In diesem frühen Entwicklungsstadium besitzen die Austern noch zwei Schließmuskeln und manche Spezies zahnartige Leisten am Schloßrande. Ob der Gryphäenprodissoconch solche Skulpturmerkmale aufweist, läßt sich nicht sagen, da die Innenseite mit kleinen Kalkspatkristallen bekleidet ist. Die Größenmaße des Embryonalschälchens bewegen sich in den von JACKSON und WEIGELT bekanntgegebenen Grenzen. Die Höhe (Wirbel- bis Schalenrand) beträgt 0,3—0,4 mm, die größte Breite etwa 0,2—0,3 mm und die Dicke schätzungsweise 0,1 mm. Das ganze zweiklappige Prodissoconchgehäuse war ziemlich kugelförmig. HILL's Beschreibungen der Prodissoconche der Kreidegryphäen von Texas sind kurz und ohne nähere Angaben von Einzelheiten. Die äußere Gestalt und der Umriß der Kreideprodissoconchen sind genau wie bei den jurassischen, nur daß die Kreideformen im Durchmesser (bis 5 mm) etwas größer als die Liasformen werden können. WEIGELT's Vermutung, „daß die Embryonalschalen rezenter Formen bereits einfachere Züge tragen" als die fossilen, scheint bei dem Gryphäenbeispiel nicht zuzutreffen. Ähnliches sagt auch HILL, nachdem er JACKSON's Material gesehen hatte: „In no essential features do these prodissoconches differ from those of recent *Ostrea virginica* Gmel" JACKSON hat selbst an tertiären Austern, an *Gryphaea vesicularis*, an *Gryphaea calceola var. nebrascensis* M. u. H. aus dem Jura Wyomings Prodissoconche beobachtet, die gleichgestaltet sind wie die Prodissoconche der rezenten amerikanischen Auster.

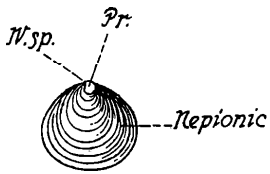

Fig. 1. Kleine Deckelschale von *Gryphaea arcuata* Lmk. von Vaihingen (Württemberg). Auf dem Nepionicschälchen sitzt als kleine Warze der Prodissoconch *Pr.*, dessen Wirbelspitze *W. sp.* nach hinten gerichtet ist. Vergrößerung 10:1.

Die Bildung des Dissoconchs.

(Fig. 2, 3, 4.)

Das Prodissoconchstadium der Gryphäen findet seinen Abschluß mit der Anheftung des Tieres auf einem festen Gegenstand. Wie JACKSON beobachtete, heftet sich die rezente Auster nur mit dem äußersten Ventralrand der linken Schale fest. Und zwar scheidet der Mantelsaum eine organische Kittmasse aus, wahrscheinlich Conchyolin, das sich auch zwischen den Kalzitprismen findet. Man darf mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die Gryphäen durch dieselbe Anheftungsart seßhaft wurden. Es ist zweckmäßig, vorläufig nur die linke, untere Schale zu behandeln. Nach dem Festsetzen des jungen Tieres findet im Weichkörper eine Verlagerung und Rückbildung einzelner Organe statt. Der vordere Muskel — bis dahin war die Auster zweimuskelig und symmetrisch — geht verloren; desgleichen wird das Velum vollständig reduziert. Der hintere Muskel rückt aus der Nähe des Schloßrandes in subzentrale Lage der Schale und wird dabei größer und

stärker. Es gehören diese Vorgänge zu der Erscheinung der Achsendrehung im Tierkörper. Die Oro-Analachse des Weichkörpers, die im dimyaren Stadium des Prodissoconchs annähernd parallel zum Schloßrande liegt, dreht sich um etwa 45—50° nach abwärts.

Die untere Schale wird zuerst im Sinne und in der Richtung des linken Prodissoconchs weiter gebaut. Die erste Kalklamelle ist äußerst zart und fein. Ja, es scheint, daß die *Gryphaea* eine Zeitlang ohne Schale dem Gegenstand aufruhte und daß zuerst die Seitenwände der Schale gebildet wurden. Es entsteht infolgedessen ein „Kragen" Der Weichkörper ist unten durch den Anheftungsgegenstand, seitlich von dem Kragen und oben von dem Deckel geschützt. Daß dem so ist, sieht man an einzelnen kleinen, bis 1,5 mm großen linken Gryphäenschalen. Einzelne ausgewachsene Exemplare, die sehr lange der Unterlage aufgesetzt waren, haben immer noch einen papierdünnen Boden, während die Schalenwand des Kragens 1,2 mm dick ist. Es zeigt sich hier dasselbe Sparprinzip an Material, das auch bei dem Aufbau der Nautilidenschale gilt. Dort werden beim zweiten Umgang des Gehäuses die Perlmutterschicht und Porzellanschicht nur noch an den Flanken und der Außenseite der Schale abgeschieden, während an der Berührungsfläche der zwei Umgänge die zweite Windung nur mehr von der Perlmutterschicht allein gebildet wird. Die erste Windung liefert gleichsam schon die eine Hälfte des Materials für den Aufbau der zweiten. Gewiß kommt bei den Nautiliden hinzu, daß das Gehäuse nicht zu schwer werden darf, was im Gegenteil bei den Austern und Gryphäen später in starkem Maße erstrebt wird. Es wird infolgedessen bei den jungen Gryphäen das Bestreben vorhanden sein, sich bald vor den äußeren mechanischen Einflüssen zu schützen. Das Kalkmaterial wird deshalb zuerst zum Aufbau des Deckels und des „Kragens" benützt. Erst, wenn diese Arbeit von dem Tiere geleistet ist, wird der Boden von der Manteloberfläche ausgeschieden. Da der Mantel dem Anheftungsgegenstand dicht anliegt, wird die in Bildung begriffene Kalklamelle die Unebenheiten des Gegenstandes im Abdruck nachbilden. Ist z. B. die Unterlage eine enggerippte Pektenschale oder ein fein skulptiertes Schneckengehäuse, so zeigt die Gryphäenschale am Wirbelende den entsprechenden Negativabdruck. Die Bildung des Bodens ist auch die Ursache, daß sich die junge *Gryphaea* wiederum von ihrer Unterlage ablösen kann. Dafür sprechen folgende Gründe: 1. Die Anheftungsfläche der *Gryphaea* ist in der Mehrheit der Fälle sehr klein; im allgemeinen beträgt ihr Durchmesser 2—3 mm. Bei einzelnen Exemplaren wird sie natürlich bedeutend größer, bleiben doch einige wenige Individuen bis ins späte Alter angewachsen und bilden dann die verzerrten Formen, wie sie z. B. QUENSTEDT von Adelhausen abbildet. Es wurde 2. vorher erwähnt, daß eine organische Kittmasse das Tier an den Untergrund bindet. JACKSON zeigte durch Versuche, daß man junge Austern im Nepionicstadium schon allein durch Aufweichen des Zementes mit Wasser von der Unterlage abheben kann. Würde also vom Mantel nicht immer wieder organischer Klebstoff geliefert werden, so müßte die kleine Schale allmählich durch das umgebende Wasser ihres Bindemittels beraubt werden und sich von der Unterlage loslösen. In der Tat fallen früh abgestorbene, junge Austern von ihrer Unterlage ab. Man findet deshalb auf rezenten Austernbänken nur lebende junge Individuen, obgleich bei der großen Fülle der sessil gewordenen Larven ein Teil bald abstirbt. Aber von diesen toten

und leeren Schalen trifft man nichts auf den Austernbänken; das Wasser hat den organischen Leim gelöst und damit die Schale freigemacht, die bald ins Sediment gerät oder zerstört wird. Mit der Bildung des Bodens der linken Gryphäenschale hört die Ausscheidung des organischen Zementes auf und es muß die Schale von der Unterlage losfallen. Das scheint mir die zwangloseste Erklärung für das Ablösen der Gryphäen von ihrer Unterlage zu sein.

Die Bildung der ersten definitiven Gryphäenschale, des Kragens und des Bodens geschieht in der Nepionicperiode. Das Freiwerden des Tieres beendet dieses erste Jugendstadium. Eine erwachsene Gryphäenschale zeigt am Wirbeleindruck das Nepionicstadium und man kann an seiner Größe die Dauer der Anheftung ablesen und am Negativdruck den Gegenstand, dem die Schale aufsaß, erraten. Der Boden wird nun rasch durch Ausscheidung vieler neuer Lamellen verstärkt, so daß eine erwachsene Form den dicksten Schalenteil in der vorgebogenen Wirbelregion besitzt, wo ursprünglich nur eine dünne Lamelle war.

Die vorgetragene Erklärung des Anheftens und Loslösens der Gryphäen weicht von der Ansicht DOUVILLÉ's (1910) ab. Er nimmt nämlich an, daß die Gryphäen mangels einer geeigneten breiten Unterlage — was in feinem Tonsediment der Fall wäre — durch ihre Schwere von dem kleinen Anheftungskörper abbrechen müssen. Dem steht jedoch die Tatsache gegenüber, daß die Gryphäen auch dort, wo geeignete breite Gegenstände zum Festsetzen vorhanden sind, z. B. in Gryphäenkonglomeraten, sich bald von der Unterlage befreien, was ja die Größe des Wirbeleindruckes bezeugt. Wenn also der Gegenstand kleiner und leichter ist als die erwachsene Schale, dann kann die Schale gar nicht durch ihr größeres Gewicht abbrechen, sondern sie legt sich mit dem Gegenstand, an den sie festgeheftet ist, auf die Seite, wie es die natürliche Lebenslage des Tieres ist. Die Anheftungsweise der Austern darf nicht ohne weiteres auf die Gryphäen übertragen werden, wie es DOUVILLÉ tat; die Austern bleiben zeitlebens festgewachsen und wenden deshalb auch eine andere Befestigungsart an. Sie sind in der Jugend mit Conchyolin angeklebt, wie RYDER (1882) nachwies, und können nach einer Beobachtung HUXLEY's (1883) nur in der Jugend ihren Wohnplatz ändern. Das organische Zement wird später mit Kalk durchsetzt und macht ein Ablösen unmöglich.

Bisher wurde nur die linke, vertiefte Schale behandelt; es soll nun der Deckel untersucht werden. Das Nepionicstadium ist am Deckel sehr gut zu erkennen, da es sich als kleiner Hügel von den späteren Bildungen gut abhebt. Manchmal sitzt als kleine Warze der Prodissoconch der Deckelspitze noch auf. Es fällt sofort der Glanz und die meist braunschwarze Farbe des Deckels im Nepionicstadium auf, während die Lamellen aus dem späteren Alter schmutziggrau und schwarz und vor allem ohne Glanz sind. Nicht immer ist der Glanz ein Merkmal des frühen Jugendstadiums. Aber die charakteristische Gestalt ist eigentlich immer entwickelt. Länge und Breite des Schälchens schwanken zwischen 3 und 5 mm bei 0,25—0,3 mm Dicke. Unter der Lupe sieht man die einzelnen Lamellen in feinen konzentrischen Streifen auftreten, die dem freien Auge unsichtbar sind. Sehr oft laufen über die sonst glatte Schale kleine Rippen, die mehr oder minder senkrecht auf dem Schloßrande stehen. HILL erwähnt dasselbe von der *Gr. Wardi* und

bildet es ab. Diese Rippen sind nichts anderes als der Durchdruck der Unterlage, vielleicht der feinen Rippung eines Lias-*Pecten* oder eines andern gestreiften Zweischalers (Fig. 2 und 3). Ist die zugehörige linke Schale vorhanden, dann paßt die Streifung des Deckels gut zu den Rippen am Wirbelende, wie es vorher besprochen wurde. Da aber die linke Schale im Laufe des Wachstums eine Drehung von über 180° gemacht hat, verhält sich der Negativabdruck spiegelbildlich zur durchgedrückten Deckelskulptur. Bei Austern ist diese Erscheinung sehr häufig. ROLLIER (1917) bildet *Ostrea jurana* Roll. mit Abdrücken von Perisphinkten, Trigonien und Perna ab. Ist der Deckel der *Gryphaea* lose, so kann der Höcker des Nepionicstadiums in die vertiefte Grube am Wirbelende der unteren Schale mühelos eingepaßt werden.

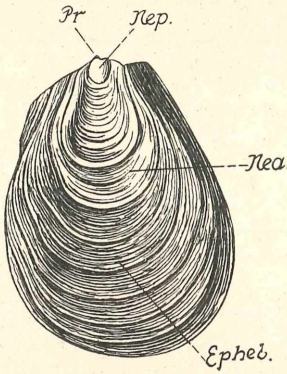

Fig. 2.

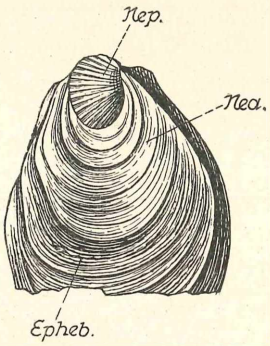

Fig. 3.

Fig. 2. Deckel von *Gryphaea arcuata* Lmk. von der Metzerwiese bei Diedenhofen (Lothringen).
Fig. 3. Dasselbe von Egerten bei Kandern (Baden). *Pr.* = Prodissoconch, *Nep.* = Nepionicstadium, *Nea.* = Neanicstadium, *Epheb.* = Ephebicstadium. In Fig. 8 ist das Nepionicstadium ein glänzender, glatter Höcker, in Fig. 3 erkennt man den Durchdruck eines Zweischalers, dem das Tier in der Jugend aufgewachsen war. Das Neanicstadium ist glatt, mit dichtem Lamellenbau; das Ephebicstadium setzt plötzlich blättrig ein. Die Wachstumsunterbrechungen heben sich in den stärkeren Linien ab.

Auffallenderweise laufen die durchgedrückten Rippen selten parallel zum Schloßrande des Deckels, sondern meistens senkrecht dazu. Das kommt von einer bestimmten bevorzugten Richtung bei der Anheftungsweise her. Das Tier hat das Bestreben, in Richtung seiner Oro-Analachse zu wachsen, die bei Austern und Gryphäen ungefähr senkrecht zum Schloßrande steht. Allem Anschein nach ist es vorteilhafter für das ungestörte Wachstum, daß auch die langgestreckten Erhebungen des Anheftungskörpers, z. B. die Rippen einer Schale, parallel zur Oro-Analachse des Tieres liegen. Die inneren Organe werden nämlich in dieser Richtung weniger gepreßt und zusammengedrückt, als es in senkrechter Richtung dazu der Fall wäre. Daß auch die Austern diese Richtung bei der Anheftung bevorzugen, zeigen sehr schön die Abbildungen DACQUÉS (1921, S. 343).

Muskel- und Ligamenteindrücke sind im Nepionicstadium nicht zu sehen, da einmal durch späteres Lamellenwachstum die Innenseite verdeckt wird, dann aber auch die Eindrücke sehr fein und zart sind; ist doch die Schale knapp ¼ mm dick. Bei Besprechung des Prodissoconchs erwähnte ich, daß derselbe durch eine leichte Grube von dem Dissoconch abgesetzt sei. Wenn

auch die Embryonalschale verloren ging, so kann die Grube an einzelnen Deckeln im Nepionic noch gut erkannt werden.

Eine Wachstumsunterbrechung leitet nun die folgende Neanicperiode ein, die am Deckel durch eine auffallende Aufwärtsbiegung der Schale deutlich gemacht wird. Nach Erreichung der Größe des Nepionicschälchens von etwa 3—4 mm stellt sich ein Winkel von 30—40° in der Schale ein. Sehr viele Deckel zeigen, daß allmählich aus der subquadratischen bis kreisförmigen Nepionicschale ein langgestreckter, zungenartiger Deckel entsteht. Es herrscht also Längenwachstum und kein Breitenwachstum vor. Die Neanicperiode schwankt in der Größenordnung in weiten Grenzen. In der Länge mißt man Schalen von 11—20 mm, in der Breite von 9—17 mm. Von einer absoluten Gesetzmäßigkeit kann man nicht mehr sprechen, wenn das Neanicstadium durchlaufen ist. Nur das Studium einer größeren Anzahl von Deckeln weist darauf hin, daß versucht wird, einen Bauplan innezuhalten, der in bestimmten Grenzen stark abgewandelt werden kann. Schon JACKSON schreibt, daß nicht alle fünf Stadien ausgebildet sein müssen, sondern daß oft nur zwei oder drei Stadien markant hervortreten. Infolgedessen darf man nicht erwarten, daß jeder Deckel die Einzelheiten in Gestalt und Größe aufweisen wird. Wenn auch die Gryphäen starrer und stabiler in ihrer Erscheinungsform auftreten als die Austern, so bleibt ihnen doch ein genügender Spielraum des Abänderns eigen, das Vermögen, alle Stadien zu bauen oder nur einige. Dies muß an dieser Stelle gesagt werden, damit keine Mißverständnisse entstehen.

Das Wachstum geht im Neanicstadium ziemlich schnell von statten. Das zeigt sich im starken Vorspringen (bis zu 1,5 mm) der unteren nächstfolgenden Lamellen. Dies ist um so auffallender, als in dem auf die Neanicperiode folgenden Ephebicstadium die Lamellen dichter aufeinander liegen und nicht mehr so weit übereinander vorragen. Es ist dies der auffallendste Zug im ganzen Bild des Deckels. In Zahlen ausgedrückt, heißt dies: Auf 2 cm Längenwachstum kommen im Neanic 10—13 Lamellen, im Ephebicstadium aber 40—50. Es zeigt sich hier ein Wechsel im Dicken- und Längenwachstum, der aber an andern Schalen noch krasser in Erscheinung treten kann. Bekannt sind die treppenförmigen Absätze der Deckelschale. Eine Treppenstufe deutet Dickenwachstum an und wird normalerweise von 8 bis 10 Lamellen gebildet, die kaum übereinander vorragen. Sehr oft ist sogar die spätere Lamelle kleiner als die vorherige. Diesem Absatz liegt ein 1—2 mm breiter Streifen vor, in dem nur 2—3 Lamellen zu sehen sind und der das Längenwachstum darstellt. Der Rhythmus des Wechsels in Dicken- und Längenwachstum ist überraschend regelmäßig, und es scheint, als ob sich darin ein Lebensoptimum ausdrücke. Längenwachstum allein hätte eine schwache, zerbrechliche Schale zur Folge. Dadurch aber, daß ein Dickenwachstum einsetzt, wird der Deckel stabil und fest. Schalen, die kein rhythmisches Wachstum aufweisen, erreichen die Stabilität durch gleichmäßige Anlagerung im gleichen Abstand der Lamellen. Solche Schalen haben ein Aussehen wie die Blätter eines Buches, die durch Pressen übereinander weggeglitten sind (Fig. 11).

Die Grenze zwischen Neanic- und Ephebicstadium ist nicht nur durch die eben beschriebenen Verschiedenheiten im Lamellenbau gekennzeichnet, sondern stellt in dem meist eingebogenen Deckel die tiefste Stelle dar. Dieser

Stelle entspricht auf der Innenseite die Lage des Muskeleindruckes, der mit der Krümmung der Gesamtschale durch die Lamellen wandert, um seine subzentrale Lage beizubehalten. Die Grenzzone der beiden Stadien bezeichnet den Schlußpunkt seiner allmählichen Verschiebung.

Das Ephebicstadium wird durch eine neue Bauweise eingeleitet. Es folgen in großer Anzahl dicht hintereinander vor- und einspringende Lamellen. Auch hier sieht man die Absätze des Dickenwachstums; das Längenwachstum besorgen aber nicht zwei oder drei Schichten mit 1,5 mm Länge, sondern jeweils eine ganze Menge von Lamellen, die dachziegelartig übereinander liegen. Da die eingetiefte Deckelschale im Ephebicstadium wieder nach oben gebaut wird, stoßen die Lamellenränder in diesem Stadium unter einem Winkel von 35—40° nach oben zu ab.

Im allgemeinen hört das Größenwachstum der Gryphäen mit diesem Stadium auf. Merkmale aus dem Senilitätsstadium, der Geraloticperiode, trifft man sehr selten an. Vielleicht kann man stärkere Absätze und ein sehr unregelmäßiges Absondern der Lamellen als Charakteristika dieser Periode auffassen. So deutlich sich die einzelnen Stadien an der rechten Schale studieren lassen, so verwischt und unklar können sie an der linken tiefen Schale auftreten. Immerhin fehlen auch hierbei typische Wachstumsunterbrechungen nicht. Es kann z. B. eine Schale bis zum Schlusse des Neanic glatt gebaut erscheinen und das Ephebicstadium setzt plötzlich mit einem wulstigen, runzligen Wachstum ein. GOLDFUSS bildet in seinen „Pretrefacta Germaniae" zwei Spielarten der *Gr. arcuata* ab. Die eine bezeichnete er als *var. rugosa*, die andere als *var. striata*. Die *var. rugosa* hat die Querrunzeln, die *var. striata* ist glatt. Beide Abarten können unmerklich ineinander übergehen, aber auch an einer Schale scharf voneinander abgesetzt auftreten. Bei genauem Zusehen ist unschwer festzustellen, daß eine Änderung des Deckels sich auch entsprechend auf der linken Schale zeigt. Oft besteht diese Änderung nur in einer besonders erhabenen Querrunzel, die beiderseits von einem tiefen Graben umrahmt ist. Die Nepionicperiode hat sich bei zwei mir vorliegenden Exemplaren in dem aufgesetzten Kragen erhalten. Ist das Geraloticstadium bei einer glatten Schale entwickelt, so hebt sie sich durch eine starke Runzelung der letzten 1—2 cm Wachstum hervor (Fig. 4).

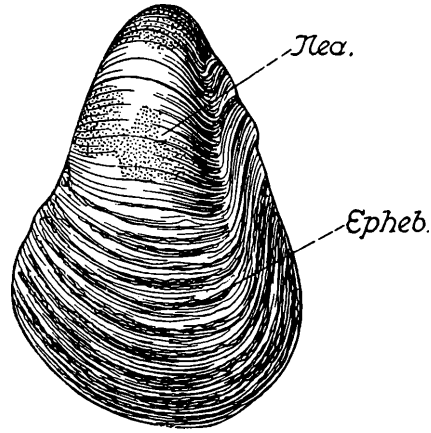

Fig. 4. Linke, tiefe Schale, deren Neanicstadium glatt, deren Ephebicstadium blättrig gebaut ist. Der seitliche Lobus verschmilzt mit dem Hauptgewölbe zu Beginn des Ephebic. Die punktierten Felder können vielleicht Reste der ursprünglichen Farbe sein. Es ist die Gegenschale zu Fig. 2. Die einzelnen Stadien entsprechen in ihrer Größe einander.

Der auffallendste Zug der linken Schale ist zweifellos der Lobus, der als eine Nebenwölbung der Hauptschale links vorliegt. Bei einzelnen Schalen tritt er sehr stark in die Erscheinung, bei andern ist er höchstens durch eine leichte Einbiegung der Lamellen angedeutet. Hervorgerufen wird er durch

ein Einziehen und ein Einfalten des links oben gelegenen Mantels, was wieder durch die Lage des Enddarmes gegenüber bedingt ist. Ferner ist durch diese Mantelfalte, die auch rezente Austern haben, dem ablaufenden Atemwasser eine bestimmte Abzugsrichtung gegeben. Ich komme später darauf zurück. Hinzu kommt, daß durch den Lobus dem gesamten Gryphitengehäuse auf dem Meeresboden eine stabilere Lage gegeben wird. DACQUÉ (1921) weist mit Recht darauf hin, daß beim Hinlegen einer Gryphäenschale dieselbe immer auf die linke Seite, also auf den Lobus zu liegen kommt. Auch die Eindrehung des Wirbels nach links unten hilft mit, daß die Schale immer auf diese Seite fallen muß. Bei der angegebenen Lage des Fossiles ist der Deckel etwas schief gestellt, so daß sein Gewicht gerade der ganzen Breite der Nebenwölbung aufruht. Der obere Dorsalrand des Deckels fällt in eine Projektion nach unten gerade in den Sinus zwischen Lobus und Hauptschale.

Die Entwicklung des Lobus tritt ungefähr in der Mitte der Neanicperiode als eine Einbiegung der Lamellen auf, um morphologisch erst am Schlusse der Periode deutlich zu werden. Am Ende des Ephebic ist er aber wiederum undeutlich geworden. Sowohl einzelne Individuen wie ganze Populationen zeigen nur die Lamelleneinbiegung und besitzen weder Lobus noch Sinus. Bekannt ist das Fehlen eines ausgesprochenen Lobus bei *Gryphaea obliqua* aus Lias β und der nur schwach entwickelte Lobus bei *Gryphaea cymbium* aus Lias γ/δ.

Ein polierter Anschliff einer unteren Gryphäenschale läßt deutlich einzelne Lamellenpakete von ½—1 mm Dicke, getrennt durch dünnere, helle oder dunkle Lagen, hervortreten. Es scheint, daß jeweils etwa 10—20 Lamellen eine Einheit bilden. Diese Einheiten kristallisieren im Laufe der Zeit zu größeren Kalkspatkörnern um, welche durch mehr oder minder ebene Flächen gegenseitig abgegrenzt sind. Es ist gar kein Zweifel, daß ein solches Lamellenpaket einer Wachstumsperiode (keinem Entwicklungsstadium!) entspricht und daß die dunklen und hellen Zwischenlagen Ruhepausen des Wachstums darstellen. Die Kohäsion der einzelnen Lamelleneinheiten ist ziemlich gering; bei etwas stärkerem Schlage oder einer heftigen Bewegung am Schleifstein springen die Pakete schalenförmig ab. Die grauweiße Oberfläche solcher Stücke ist durch ein eigenartiges Punkt- und Strichsystem gemustert, das am meisten Ähnlichkeit mit einem feintextierten Schriftpegmatit hat. In der Wirbelregion treten die Lamellenpakete zurück, obwohl sie latent vorhanden sind. Aber die Ablösungsflächen sind kleiner und unregelmäßiger geworden. Die Umkristallisation hat beinahe alle primären Einheiten verwischt und zu einem Ganzen umgeschweißt. Gerade das Gegenteil zeigt das andere untere Schalenende. Die Lamellenpakete sind feiner und loser geworden und splittern beim geringsten Schlage. Ist das Geraloticstadium ausgebildet, so fehlen die bezeichnenden Lamellenpakete und alles ist in dem ursprünglichen Feinlamellenbau erhalten geblieben. Es zeigen sich hiermit Festigkeitsunterschiede der Schale, die durch das jeweilige Bauvermögen des Tieres in den einzelnen Lebensstadien bedingt sind. Der in der Jugend gebildete Wirbel (Nepionic und Neanic) ist am festesten. Weniger zusammenhängend, durch die Lamellenpakete bedingt, ist der eigentliche Wohnraum des erwachsenen Tieres. Im hohen Alter wird ein ganz loser Lamellenbau produziert. Die Umkristallisation zerstört also doch nicht alle Züge der *arcuata*-Schale. Da im Wirbel die Lamellen regelmäßiger abgeschieden wur-

den, ist bei der Umkristallisation ein einheitlicheres Gebilde entstanden, während die verschiedenen Lamelleneinheiten als Produkte verschiedener Wachstumsperioden anzusehen sind, wobei Wachstumsunterbrechungen als Schwächestellen erhalten geblieben sind.

Diese Bauunterschiede machten sich bohrende Algen oder Schwämme zunutze. In der Wirbelplatte bohrten Organismen annähernd senkrecht zu den Lamellen, während in der blättrigen Schalenpartie andere Arten nur zwischen den Lamellen bohrten. PRATJE (1922) beschreibt aus den Liasfossilien des Breisgau horizontale und vertikale Bohrkanäle einer Alge *(Chaetophorites gomontoides)*. Der Durchmesser der Algengänge schwankt zwischen 8 μ und 16 μ, während das Lumen der in Gryphäen bohrenden Organismen größer und mit freiem Auge sichtbar ist. Eine Durchsicht der reichhaltigen Sammlung des Freiburger Instituts zwecks Feststellung, ob auch Gryphäen aus höheren Jurahorizonten und aus der Kreide Bohrspuren aufweisen, ergab, daß nur *Gryphaea arcuata* in dieser Weise angebohrt ist.

Die einzelnen Lamellen und Lamellenpakete sind nicht vollständig parallel zueinander gelagert, sondern divergieren etwas in kleinem Winkel. Dadurch wird die eigentliche Krümmung in der Längsachse der Schale hervorgerufen. Quer dazu, also in der Schalenbreite, bilden sie halbkreisförmige und elliptische Scheiben. Dieses Divergieren kann interlamellare Hohlräume zur Folge haben, wie sie oft an rezenten Austern beobachtet werden und was allgemein eine Erscheinung an schweren Zweischalern ist. Größere und unregelmäßigere Hohlräume kommen dadurch zustande, daß sich zwischen Schale und freiem Mantelrande Fremdkörper einlagern. Sind sie klein, so werden sie von den Lamellen eingehüllt und treten nur als unbedeutende Erhöhungen innerhalb der Perlmutterschicht auf. Größere Körper aber werden eingekammert, wie es eine *Ostrea callifera* aus dem Mainzer Becken (in der Lehrsammlung des Instituts) ganz deutlich zeigt. Ein Kieselstein von ½ cm Durchmesser ist unmittelbar unterhalb des Schließmuskels in einem Hohlraum eingekapselt worden. Wie weit Sediment zwischen Mantel und Schale einzudringen und dadurch den oberflächlichen lockeren, sperrigen Lamellenbau hervorzurufen vermag, hängt von der Größe des freien Mantelsaumes ab. Bei *Gryphaea arcuata*, *obliqua*, *cymbium* und *sublobata* ist die Mantellinie ganz dicht am Rande gelegen. Kleine Mantelmuskeln von kaum 2 mm Länge können den freien Mantelsaum etwas bewegen. Infolgedessen besitzen diese Formen keine blattartig aufgelockerten Schalenoberflächen. Im Gegensatz dazu stehen *Gryphaea dilatata* aus dem Oxford und Callovien und *Gr. vesicularis* aus dem Senon. Hier ist der freie Mantelsaum breit, denn die Mantellinie liegt weit schaleneinwärts. Radial vom Muskeleindruck als Zentrum strahlen die bis 2,5 cm langen Eindrücke der Mantelmuskeln aus. Diese Formen aber zeigen in starkem Maße das Vor- und Einspringen der Lamellen auf der Schalenoberfläche. Da diese Arten flach wie eine normale Auster auf dem Boden liegen, dient die beschriebene sperrige Schalenskulptur als ein vortreffliches Verankerungsmittel des Tieres im Sediment. Gryphäen vom Typus der *Gr. arcuata* werden jedoch von jeder Welle hin und her gerollt; die beiden Schalen müssen deshalb inniger miteinander verbunden sein. Der ganz am Rande angewachsene Mantel unterstützt in diesem Punkte Muskel- und Ligamentfunktion im Zusammenhalten der zwei Klappen. Die breiten flachen *dilatata*-Formen können nicht ohne weiteres von den Wogen aus ihrer festen Lage gebracht werden; bei ihnen ist darum die Mantellinie weiter einwärts verlegt.

Muskeleindruck und Ligamentgrube.

(Fig. 5, 6, 7, 8, 9 und 10.)

In der Schale einer erwachsenen *Gryphaea* ist „das Band in einer dreieckigen Grube unter den Wirbeln halbinnerlich gelegen. Nur ein subzentraler Muskel vorhanden" (ZITTEL's Lehrbuch der Paläontologie). In den ersten Jugendstadien liegen die Verhältnisse nicht so klar und übersichtlich wie im späteren Alter, auf welches sich ZITTEL's Definition bezieht. Im Nepionic- und Frühneanicstadium ist die Ligamentgrube ganz innerlich gelegen, um beim allmählichen Wachstum an den äußersten Rand des Deckels bzw. der andern Schale zu wandern. Das langsame randwärts gerichtete Vorschieben der Ligamentgrube ist durch das regelmäßige Anlagern der Lamellen bedingt. Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse beim Gryphäendeckel. Jede sich neu bildende Lamelle bleibt zuerst etwas zurück, ist also in der Wirbelpartie kleiner als die vorhergehende. Später jedoch wird die Lamelle wieder vorgebaut, so daß im Querschnitt beim ausgewachsenen Deckel eine mehr oder minder deutliche Kerbe entstanden ist (siehe schematische Fig. 11). In der tieferen Schale werden die Lamellen immer etwas untereinander angelegt, so daß die Schichten in feinen Linien zum Ausstrich kommen. Da nun der Wirbel der linken Schale beim ausgewachsenen Tier über den Deckel emporragt, ist eine Verbindung der beiden Schalenteile durch die elastische Ligamentmasse in den allerobersten Teilen der Ligamentgrube nicht mehr möglich. Das Ligamentband muß in den oberen Lagen reißen, und nur seine jüngsten Schichten besorgen den Öffnungsmechanismus, wie dies REIS (1902) beschreibt und abbildet. Ursache des Zerreißens ist das erwähnte Übergreifen der linken Ligamentgrube über die rechte; ferner wird — um REIS zu zitieren — „beim Weiterwachstum der dorsale Abschnitt des gesamten Ligamentapparats immer mehr klaffen, so daß infolge des Mangels an Zugelastizität das elastische Band auseinandergerissen und durch das eindringende Wasser der Zerstörung anheimfallen wird. Das Gleiche läßt sich für gewisse mit starker Wirbeleinkrümmung versehene *Inoceramus*-Arten feststellen". Daß in der Tat ältere Teile des elastischen Bandes durch Risse außer Funktion gesetzt sind und die jüngeren Teile die Schalenöffnung besorgen, leite ich aus folgender Beobachtung ab: Die Ligamentgrube einer *Gryphaea dilatata* und einer *Gryphaea vesicularis* zeigen zwei untereinander liegende abweichend gebaute Ansatzflächen des elastischen Ligaments. Bei *Gr. dilatata* liegen die Verhältnisse so, daß beide Ansatzflächen durch einen 2 mm breiten Streifen getrennt sind. Letzterer hat keinen Lamellenausstrich, sondern ist einheitlich glatt; er ist also im Ligamentaufbau etwas Besonderes. Ferner trennt die zwei Ansatzflächen ein schmaler Spalt. Anders ist es bei *Gr. vesicularis;* die beiden Ligamentfurchen sind nicht getrennt, der jüngere Teil setzt ganz plötzlich unter dem älteren ein, derart, daß das sonst gleichseitig dreieckige Ligamentfeld einen Absatz aufweist. Der jüngere Teil ist im Umriß ein Trapez, der ältere ein gleichseitiges Dreieck. Als einzige Abbildung zur Erläuterung des eben Gesagten fand ich in STOLICZKA: Cretaceous Fauna of Southern India, Vol. III, Pelecypoda, Pl. XLV, Fig. 5a, eine *Ostrea acutirostris* Nills. abgebildet, die in der Wirbelregion eine Ligamentunterbrechung zeigt, wenngleich das Originalstück laut Text in der Wirbelregion ziemlich korrodiert ist.

Es ist nun sehr gut denkbar, daß ein allzuweit gehendes Zerreißen des Bandes den ganzen Öffnungsmechanismus lahmlegen muß, denn die Ansatzfläche des Bandes am Deckel ist doch sehr gering, so daß in der Tat ein kleiner Einriß genügt, um das Tier sehr zu schädigen. Man findet jedoch, daß ausgewachsene Deckel einen großen löffelartigen Fortsatz nach unten und einen kleinen leistenartigen nach oben aufweisen, die einer solchen Schädigung entgegenwirken. Der Querschnitt eines solchen Deckels am Wirbel gleicht einem liegenden T (Fig. 5 und 6). Durch diesen Aufbau ist die Ligamentfläche bedeutend vergrößert und die Gefahr durch Zerreißen des elastischen Bandes sehr verringert worden. In ausgezeichnetem Maße zeigt

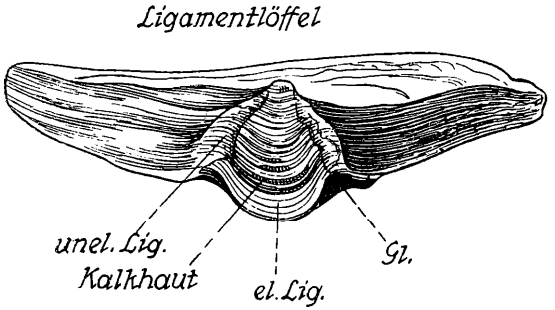

Fig. 5.

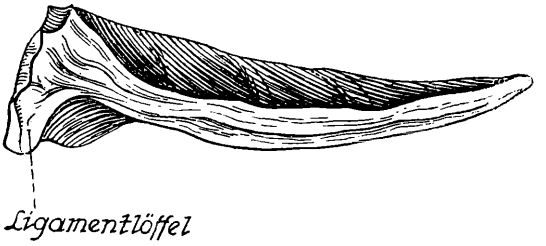

Fig. 6.

Fig. 5 und 6. Deckel von *Gryphaea dilatata* von Popilani (Litauen) zeigt den Ligamentlöffel von vorn und im Querschnitt. Man erkennt die Dreifeldrigkeit des Ligaments, das von einer dünnen Kalkhaut überzogen und teilweise abgesprungen ist. *Gl.* = Gleitfurchen des Deckels zum Einpassen und zur Führung in der unteren Schale.

diese Erscheinung die schwere *Gr. dilatata*. Dasselbe Prinzip befolgen auch dickschalige und lange Austern, indem bei ihnen die Ligamentgrube ungewöhnlich groß und langgestreckt ist. In kleinerem Maßstabe zeigt dies aber auch *Gr. arcuata*. Dünnschalige Formen besitzen vor dem Wirbel nur eine nach unten gerichtete Leiste, an der das Ligament ansetzen kann. Entsprechend dem Fortsatze des Deckels ist in der linken vertieften Schale ein Vorschieben der Ligamentgrube nach unten vorhanden, die in Gestalt und Größe zu dem Deckellöffel paßt.

Die Ausbildung des Löffels und die damit verbundene Verlegung des aktiven Ligaments in das Schaleninnere hat noch eine weitere Bedeutung. Wie vorher ausgeführt, laufen die Ligamentflächen der beiden Schalen nach innen, also ventralwärts zusammen, und klaffen nach außen (= dorsalwärts, wodurch schließlich das Zerreißen bedingt wird). Da nun das elastische Ligament aus bogenförmig gekrümmten Schichten besteht, müssen, entsprechend dem ventralwärts gerichteten Konvergieren der beiden Ligamentgruben, die später sich bildenden Bandschichten in immer enger werdenden Bogen aufeinanderfolgen. Die Gewölbespannung wird infolgedessen wachsen, was zu fordern war, da der Deckel schwerer geworden ist und von einer stärkeren Kraft bewegt werden muß.

Bekannt ist die Dreiteilung der Ligamentgrube in der Familie der Ostreiden, die besonders deutlich in der linken Schale der Gryphäen auftritt und auch am Deckel zu erkennen ist. Das mittlere größere Feld wird vom elastischen, die kleineren seitlichen Felder vom unelastischen Ligament ein-

genommen. In bezug auf die Parallelisierung der beiden Ligamentarten mit den beiden äußeren Schalenschichten (Periostrakum und Prismenschicht) soll auf die schöne Arbeit von REIS verwiesen werden. Es mag nur erwähnt werden, daß das unelastische Ligament keine Wirkung auf den Öffnungsmechanismus der Schalen ausübt und deshalb seine Lage zu dem aktiven elastischen Ligament verschieden sein kann; so liegt bei den Ostreen und Gryphäen der unelastische Teil rechts und links von dem elastischen. Daß der unelastische unwesentlich zum Öffnen ist, zeigen deutlich die den Gryphäen verwandtschaftlich benachbarten Exogyren. Verschwindet doch durch die weitgehende Einkrümmung bei den Exogyren die linke hintere, manchmal sogar die rechte vordere, unelastische Bandpartie, wie dies DOUVILLÉ (1885—1886, S. 230—231) und neuerdings JOURDY (1924, S. 27) betonen. Ich kann aber JOURDY nicht zustimmen, wenn er aus dem Verlust dieses Ligamentteiles eine Schwächung des Öffnungsapparats folgert; denn es geht nur der inaktive Teil verlustig. JOURDY übersieht ganz, daß, wenn die Exogyrendeckel größer und schwerer werden, auch das elastische Band größer und stärker wird, wie es seine ausgezeichneten Abbildungen trefflich erläutern. Dem größeren Flächeninhalt des Ligaments wird durch die starke Einkrümmung der Exogyrenwirbel keine wesentliche Einbuße getan. Infolgedessen sind die randlichen Teile des unelastischen Ligaments noch erhalten, obwohl schwach und ohne jede Bedeutung für das Öffnen.

Gryphaea arcuata ist ein ausgezeichnetes Beispiel für die ungleichmäßige Ligamententwicklung in den beiden Schalen. Es kann infolgedessen unmöglich der ganze Zwischenraum von dem elastischen Ligament ausgefüllt gewesen sein. REIS weist nun darauf hin, daß sich hier am besten die genetische Abhängigkeit des Ligaments von der Schalenentwicklung zeigt, daß, mit anderen Worten, das Ligament eine in Funktion und strukturellem Aufbau stark veränderte Schalenbildung sei.

Nur in den seltensten Fällen ist das Band fossil erhalten und dann durch Diagenese stark verändert. So deute ich einen festen, kalkigen Gesteinspfropfen in dem elastischen Ligamentfeld zwischen Deckel und tiefer Schale einer *Gr. dilatata* der Freiburger Sammlung aus dem Oxford der Vaches noires bei Dives (Calvados). Das elastische Ligament zeichnet sich durch einen hohen Gehalt an Kalkfasern aus, die radial die Ligamentschichten durchsetzen. Das unelastische Band hingegen, das in Substanz und Struktur dem Periostrakum entspricht, ist kalkfrei. Wenn also irgendein Teil der Ligamentmasse sich zur Fossilisation eignet, so ist es die mittlere elastische Partie. Tatsächlich sind bei besagter Form die beiden randlichen unelastischen Ligamentfelder frei, während das mittlere elastische Feld von dem Gesteinspfropfen ausgefüllt ist. Das umgebende Sediment ist ein graugelber weicher Mergel, der sich aus Löchern und Rissen in der Schale leicht mit einer Nadel herausstechen läßt. Der Gesteinspfropfen kann also kein angeheftetes Sediment sein, sondern ist tatsächlich das f o s s i l e elastische Band (Fig. 7).

In einem Punkte haben Ligamentgrube und Schließmuskeleindruck etwas Gemeinsames. An beiden Stellen streichen die Schalenschichten in feinen Linien aus, und beide Male sind die Stellen von einer dünnen Kalkhaut überzogen, die oft abgesprungen ist, oft aber so fest dem Lamellenausstrich anliegt, daß man sie als besonderen Überzug gar nicht beachtet.

Sehr deutlich sieht man ihn an *dilatata*-Exemplaren von Popiläni (Kurland), wo ihn auch der löffelartige Fortsatz des Deckels aufweist. Doch ist er auch vereinzelt an *Gr. arcuata* zu finden, wo er sich durch hellere Farbe von der umgebenden Schale gut abhebt. Da er sich mit einer Nadel absprengen läßt, ist es verständlich, daß er bei den meisten Formen abgewittert ist. Das Vorhandensein dieser Kalkschicht hat eine schützende Wirkung auf den Schließ- und Öffnungsmechanismus der Schale. Ohne ihn würde der Muskel bzw. das Ligament direkt den ausstreichenden dünnen Lamellen aufsitzen, so daß sie bei heftigem Schließen und Öffnen abbrechen würden und schließlich die Gefahr bestünde, daß die beiden Schalen ihren festen Konnex verlieren. Es

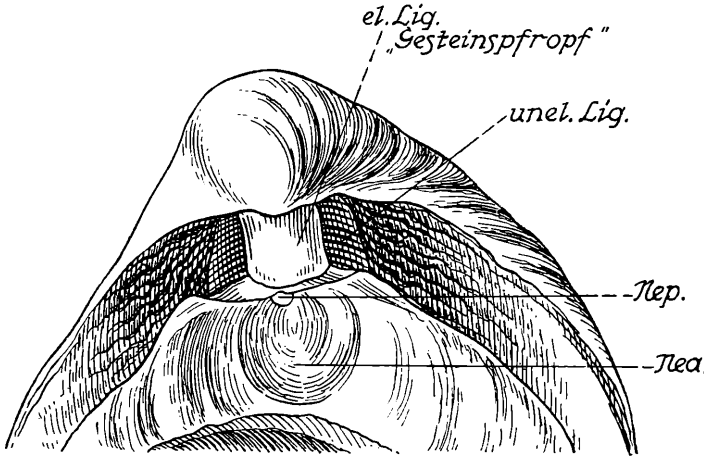

Fig. 7. *Gryphaea dilatata* Sow. Oxford der Vaches noires bei Dives, Calvados. Der elastische Teil des Ligamentbandes ist als „Gesteinspfropf" fossil erhalten. Der unelastische Teil ist frei. Original im Geologischen Institut Freiburg i. Br.

ist bekannt, wie fest die Adduktoren einer Auster den Schalen ansitzen, und wie schwer es ist, eine Auster ohne Messer zu öffnen. Die dünne Kalkhaut bedingt also einen festen Zusammenhang von Muskel und Ligament einerseits und den Schalen anderseits (Fig. 5).

Es soll nun die Entwicklung von Ligament und Muskel während ihres Wachstums besprochen werden. Über die Verhältnisse im Nepionicstadium läßt sich wenig sagen, da die später gebildeten Lamellen einen Einblick verwehren und Schälchen aus dieser Periode sehr selten sind. Wahrscheinlich existierte in dieser frühen Entwicklungsstufe kein eigentliches Ligament, wie dies ausgewachsene Tiere haben. Es ist möglich, daß das erste Ligament von dem Periostracum als einem äußeren Belag und einer organischen elastischen Substanz der Manteloberfläche in der Schalenkommissur gebildet wurde. Ich stütze mich hierin auf die Beobachtung, daß im Neanicstadium die typische Bandarea mit den drei Feldern sehr spät auftritt. Auf einem *arcuata*-Exemplar sitzen eine große Menge junger Schalen, einige noch mit dem dünnen Deckel. Von einer dreifeldrigen Ligamententwicklung ist mit der Lupe nichts zu sehen, obgleich die Schalen 4—8 mm lang sind. Erst wenn der Durchmesser über 1 cm groß wird, erkennt man die Ansätze einer Bandarea. Unmittelbar unterhalb des Prodissoconchs zeigen sich nämlich

drei voneinander getrennte Grübchen, von denen die beiden äußeren länglich sind und spitzwinklig auf den oberen Schalenrand zulaufen, während das mittlere rundlich bis dreieckig erscheint. Wichtig ist, daß das Ligament in der Neanicperiode ganz innerlich liegt und erst später gegen den Rand geschoben wird. Meines Erachtens sind das Mittelfeld der Ort des elastischen, die seitlichen Felder die Gebiete des unelastischen Bandes. Obwohl später die drei Felder ein einheitliches Ganzes sind, bleiben sie hier noch getrennt. Dieser Befund deckt sich gut mit den histologischen und funktionellen Verhältnissen des Ligaments.

Eine verschiedene Art der Ligamentbildung weist die linke tiefe Schale auf. Dort werden Wirbel und Ligament in zwei dicht auf einander folgenden Wachstumsphasen gebildet. Im Nepionic ist ein eigentlicher Wirbel noch gar nicht gebildet, nur der Kragen ist vorhanden. Im Gegensatz dazu ist bei den Exogyren von Anfang an die starke Wirbeleinkrümmung zu sehen. An einer verdickten Stelle des Gryphäenkragens war das Band befestigt. Nach dem Loslösen von der Unterlage, d. h. am Schluß des Nepionicstadiums, entwickelt sich im Weiterwachstum der eingedrehte Wirbel. Das napfförmige Schälchen spitzt sich nämlich zu und nimmt eine bootähnliche Gestalt an. Die erste Ligamentplatte ist dann ein queres, dünnes Kalkblättchen, das die in der Spitze zusammenlaufenden Schalenränder verbindet. Die kleine Schale ist also unter dem Wirbel im Frühneanic noch ausgehöhlt, während er sich später durch die enorme Kalkmasse auszeichnet. Es zeigt sich auch hier wieder, daß zuerst alle Schalenteile gebildet sein müssen, ehe die Gesamtheit der Schale verstärkt und verdickt wird.

Über den Muskeleindruck ist sehr wenig zu sagen. Seine Lage ist im allgemeinen etwas über dem Ventralrande des Deckels, in der linken Schale gerade über dem Sinus, der den seitlichen Flügel abgrenzt. Seine Gestalt ist länglich oval, wobei die größte Länge meistens parallel zum Schloßrande ist oder schief zur Oro-Analachse des Weichkörpers liegt. In jungen Schalen ist der Eindruck sehr zart und fein, so daß man ihn gar nicht sieht. Erst gegen Ende des Neanic wird er stärker und größer. Bei ganz dünnen linken Schalen macht er sich als Höcker auf der Außenseite bemerkbar, während die Deckel eine Vertiefung aufweisen. Ist keine besondere Einbeulung des Muskels vorhanden, sondern nur die gewöhnliche Deckeleinbiegung ausgebildet, so ist der Eindruck an der tiefsten Stelle zu finden. Auf der Innenseite sitzt er dann auf einer kleinen wulstigen Erhebung. Doch ist dies keine Regel. In dicken Deckeln ist er ein Loch mit ganz scharfen Rändern. Die Streifen des Eindruckes sind nichts anderes als die Ränder der unterliegenden Lamellen. Da der Muskel den Mantel durchbricht, wird an seiner Anheftungsstelle kein Kalk von ihm ausgeschieden, so daß die Lamellen infolgedessen an dieser Stelle eine Durchbohrung haben, die beim Weiterwachsen von den nachrückenden Lamellen geschlossen wird. Oft bleibt auch eine Höhlung in der Schale übrig, die sekundär von Kalkspat ausgefüllt wird; der Muskeleindruck wandert mit dem Dickenwachstum der Schale spitzwinklig durch den Gesamtlamellenbau hindurch. Analog zu dem Ligament ist über den Lamellenköpfen die dünne Kalkschicht ausgeschieden, die vom Muskel selbst gebildet sein muß (Fig. 11).

Nun mag der Fußmuskeleindruck Erwähnung finden, der als kleine Vertiefung direkt unterhalb der Ligamentarea seinen Platz hat. Er ist nicht

in allen Schalen und oft nur ganz undeutlich vorhanden. Ich fand ihn bei *Gr. arcuata* und *Gr. vesicularis*. Der Muskel selbst ist ganz unbedeutend gewesen und wird keine wichtige Funktion mehr ausgeübt haben. DOUVILLÉ (1910) allerdings schreibt ihm bei rezenten Austern eine Tätigkeit für die Anheftung auf den Untergrund zu und sagt, daß der Fußmuskel die noch weiche, junge Schale an den Festheftungsgegenstand andrückt. RYDER und HUXLEY sind, wie auf Seite 386 beschrieben wurde, durch Versuche und Beobachtungen zu anderer Ansicht gekommen. Ich habe oben zu beweisen versucht, daß die Anheftung der Gryphäen ohne Mithilfe des Muskels vor sich gegangen ist. Wenn DOUVILLÉ's Meinung über die Phylogenie der Austernfamilie sich dahin bestätigen sollte, daß die Austern von Zweischalern abstammen, die sich mit Byssusfäden verankerten, so muß ursprünglich der Fußmuskel größer gewesen sein, da die Byssusdrüse ein Organ im Fußmuskel ist. JAWORSKI (1913, S. 210) verweist mit Recht auf QUENSTEDT's Handbuch der Petrefaktenkunde, der auch diesen Muskeleindruck erwähnt. JAWORSKI glaubt daraus auf eine noch bestehende, wenn auch schwache Heteromyarie schließen zu dürfen. Man hat es aber nicht mit dem Rudiment des atrophierten vorderen Muskels zu tun, sondern mit dem Fußmuskel. JACKSON bildet auf Pl. XXV, Fig. 12, eine Auster ab, die unter dem Ligament mit der Bezeichnung „pd" (Pedalmuscle) einen Fußmuskel aufweist. Die Lage ist ganz genau die gleiche wie bei *Gryphaea*, so daß an der Deutung des Eindruckes als dem eines Fußmuskels gar kein Zweifel sein kann. Da der Fußmuskel auch im Deckel dicht unter der Bandgrube auftritt, hilft er mit, die beiden Schalen fester aneinander zu binden, und es könnte die Vermutung ausgesprochen werden, daß er in kleinem Maße natürlich die Rolle des verlorenen vorderen Muskels ausübt, und daß er bei der Einpassung des Deckels in die tiefe Schale im Augenblick des Schließens denselben führt, wie dies nachher bei *vesicularis* gezeigt werden soll (Fig. 8 und 9).

Deckel und tiefe Schalen mußten bei den Gryphäen fest ineinander gefügt sein, damit die von jeder Woge hin und her gerollte Muschel nicht Schaden nehmen sollte. Bei gleichklappigen Zweischalern liegen die Klappen mit ihren Rändern aufeinander und der feste Zusammenhalt wird durch das Schloß und sehr oft durch die gefalteten und gezackten Schalenränder bedingt. Dem Einpassen des Gryphäendeckels dient eine sehr einfache Vorrichtung. Unmittelbar unterhalb der seitlichen unelastischen Ligamentfelder sind in der vertieften Schale kleine gesimsartige Absätze von 4—5 mm Länge und etwa ¾ mm Breite vorhanden, die allmählich in die kaum hervortretende Linie des Mantels verlaufen. Wenn der Adduktormuskel den Deckel anzieht, ruht er hauptsächlich auf den beiden Vorsprüngen. In diesem Zusammenhange findet auch folgende Beobachtung zwanglos ihre Erklärung. Bei den meisten Gryphäenexemplaren (hauptsächlich bei *Gr. vesicularis)* ist der Muskeleindruck des Deckels weiter vom Wirbel entfernt als in der tiefen Schale. Der Längenunterschied im Wirbelabstand wird bei *Gr. vesicularis* bis zu einem Muskeldurchmesser groß, d. h. bei großen Schalen etwa 1½ cm. Bei unserer *arcuata* ist er allerdings nicht so sehr bedeutend. Jedenfalls hat dies zur Folge, daß die Muskelfibrillen das Schaleninnere nicht senkrecht, sondern schief durchsetzen. Bei Kontraktion des Muskels werden infolgedessen die Schalen nicht nur a u f einander gepreßt, sondern auch i n ein-

ander. Da besonders bei *Gr. arcuata* der Deckel gegen den Wirbel an Breite abnimmt, also spitz zuläuft, wird er gewissermaßen in die tiefe Schale eingekeilt. Die beiden randlichen Gesimse stellen deswegen außer einer festen Unterlage gleichzeitig Führungsbahnen für den Deckel dar. Damit verbunden ist die engere Bogenweite der elastischen Ligamentschichten, und es wird dadurch wiederum die Gewölbespannung im Ligament erhöht, die sich beim automatischen Öffnen auswirkt.

Dem gesimsartigen Vorsprung der unteren Schale entsprechen im Deckel zwei ziemlich breite Furchen, die mehr oder minder scharf eingetieft sind (Fig. 5 und 8, Bezeichnung G l f). Auch sie dienen natürlich dem festen Einpassen der Schalen und ihrer Führung bei einer Bewegung. Die Deckelränder, hauptsächlich im Formenkreise der *Gr. arcuata*, sind dicker als die Mitte. Auch das trägt zur Stabilität des geschlossenen Zweischalergehäuses bei, indem einmal ein Zerbrechen der randlichen Partien bei heftigem und schnellem Schließen vermieden wird und weiter der dünne, scharfe Rand der unteren Schale vor Verletzung geschützt ist, dadurch, daß der verdickte Deckel über den unteren Schalenrand ragt.

Die eben beschriebenen Gesimse sind, wenn ich Reis richtig verstehe, die Wülste des „extrakardinalen Schlosses", Bildungen, die auch bei *Aetheria*, jener festgewachsenen Unionide auftreten (Reis, 1902, Seite 191) (Fig. 9 meiner Abbildungen).

Etwas verschieden in der Ausbildung des extrakardinalen Schlosses treten die Gryphäen aus dem *vesicularis*-Formenkreise auf. Mit *Gr. dilatata* teilt *Gr. vesicularis* die breite, flache Gestalt. Nur besteht der eine große Unterschied, daß *Gr. vesicularis* einen sehr langen und geraden Schloßrand besitzt, während die Oxford-*Gryphaea* wie die *Gr. arcuata* am Wirbel zusammenlaufen. Im Versteifungssystem der beiden geschlossenen Schalen stimmen also die beiden letzten überein. Weiter oben erwähnte ich, daß *Gr. vesicularis* sich durch einen weit schaleneinwärts gelegenen Mantelsaum auszeichnet. Die freie Mantelfläche kann bis zu 2½ cm Breite erlangen. Die beiden Schalen sind zudem im Bereiche der Mantelfläche weitspannig gewellt. Dadurch ist schon eine gewisse Festigkeit und Unbeweglichkeit der Schalen bei geschlossenem Gehäuse gewährleistet. Eine der eingetieften Wellen bzw. der erhabenen Wülste in der Gegenklappe ist der seitlich abgeschnürte Lobus. Während er bei der *arcuata* der stabilen Lage des Tieres auf dem Boden nützt, dient er bei der Kreideform einer Versteifung der geschlossenen Schale. Ferner ruht der Deckel der *vesicularis* nicht mehr auf dem schmalen, randlichen Gesimse der unteren Schale, sondern er berührt in der ganzen Fläche des freien Mantelsaumes die Gegenklappe. Die gesimsartigen Vorsprünge unterhalb der seitlichen Ligamentfelder sind entsprechend dem geraden Schloßrande auf die Seite gewandert und ungewöhnlich groß geworden. In der sonst beinahe gleichseitig-symmetrischen Schale verrät sich eine Asymmetrie nur in den breiten Gesimsen, derart, daß das linke Gesimse fast doppelt so groß ist als das rechte. Darin äußert sich noch eine schwache Einwirkung der kaum mehr erkennbaren Wirbeleindrehung.

Als Neuerwerbung zeigen die Gryphäen der oberen Kreide aus dem *vesicularis*-Formenkreise eine eigentümliche Kerbung der Gesimse in Gestalt von länglichen Riefen und Wülsten. Reis (1902, S. 189) bezeichnet diese

Bildungen als Schalenrandkerbungen und erwähnt, daß sie dem Schalenschluß dienen. Man könnte infolgedessen von einem Pseudoschlosse sprechen. Es sind 7 bis 8 erhabene Wülste mit den entsprechend dazwischen liegenden Furchen, und es braucht nicht besonders betont zu werden, daß sie wie Zahn und Zahngrube einander völlig entsprechen; und wie sie bei letzteren einer sicheren Führung der beiden Schalen dienen, so auch die Gesimskerben bei *Gr. vesicularis*. Verlängert man die geraden Riefen der beiden Randfelder, so schneiden sich die gedachten Linien gerade über dem Muskeleindruck. Besonders die rechts gelegene Schalenrandkerbung ist durch die gerade Linienführung ihrer Riefen ausgezeichnet, während die linke mehr unruhig aufgelöste Streifen und Höcker aufweist. Der die Schalen schief durchsetzende Muskelstrang trifft in einer gedachten Fortsetzung genau in die Streifen des rechten Gesimses, so daß bei Kontraktion des Muskels die korrespondierenden Furchen und Leisten der zwei Klappen sichere Gleitbahnen abgeben. Daß der Muskelzug gegen die rechte Seite gerichtet ist, leite ich aus dem Umstande ab, daß bei einigen untersuchten *vesicularis*-Formen der gerade Schloßrand über das rechts gelegene Gesimse vorn übergeneigt ist und dadurch dem herangezogenen Deckel einen festen Widerstand entgegenstellt. Das linke Gesimse mit den aufgelösten Streifen ist mehr eine „Drehscheibe", um die der Deckel sich drehen kann. Das Öffnen der Schale ist durch das automatische Aufschnellen bedingt und gleichzeitig ist damit eine leichte Drehung im Uhrzeigersinne verbunden, wobei die rechten Gesimsleisten in den Furchen laufen, die linken Gesimshöcker dagegen sich in den Gruben drehen. Durch die vorher erwähnte Wellung der Schale bei *Gr. vesicularis* decken sich bei der schiebenden und öffnenden Wirkung des Ligaments die obenerwähnten weitgewellten Schalenränder nicht mehr, sondern sie müssen klaffen. Und zwar entstehen, wie man sich leicht bei gut erhaltenen Exemplaren mit Deckel überzeugen kann, zwei Schlitze, wovon der linke kleinere vor dem After liegt, der größere rechte vor den Kiemen. Durch die Flimmerbewegung der Branchien strömt das Wasser in den breiten Spalt ein und wird durch den engeren Schlitz wieder nach auswärts getrieben, dabei die Verunreinigungen und eventuell Fremdkörper mitnehmend. Der Deckel schwebt bei geöffnetem Tiere nicht frei im Wasser, sondern legt sich an einen der nach oben gerichteten Wülste der unteren Schale an, wodurch ja die Unterbrechung des ganzen Schalenspaltes in den größeren und kleineren Schlitz hervorgerufen wird. Dadurch ist wiederum das Ligament in seiner Funktion entlastet, was zur Folge hat, daß das Band bei *Gr. vesicularis* viel kleiner ist als bei gleich großen, in der Gestalt ähnlichen *dilatata*-Formen. Letztere zeichnen sich durch den löffelartigen Fortsatz des Ligaments aus, der bei den *vesicularis*-Formen als unnütz fehlt. Der Deckel der *dilatata* kann infolgedessen auch freischwebend getragen werden.

Daß die Kerben des Gesimses ein vorzügliches Versteifungsmittel darstellen, ist begreiflich, und es ist auch unmöglich, den Deckel einer *vesicularis* längs des geraden Schloßrandes zu verschieben.

Keine Zweischalerfamilie variiert in den Einzelindividuen so sehr wie die Ostreen; jedes Schalenexemplar hat einen bestimmten, persönlichen Charakter. Es kann deswegen nicht wundernehmen, daß Formen auftreten, bei denen diese oder jene Eigenschaft nicht gleich stark entwickelt ist. So

liegen mir z. B. *vesicularis*-Formen vor, die stärker eingekrümmt und weniger flach als die gewöhnlichen sind. Sie nähern sich sehr dem *arcuata*-Typus. Diesen Formen fehlt das gekerbte Randgesimse; sie besitzen nur das gewöhnliche kerbfreie Gesimse an den Flanken der Schale, genau so, wie eine *arcuata*. Es zeigt sich hierin eine innige Wechselbeziehung zwischen äußerer Gestalt und der Ausbildung innerer anatomischer Merkmale. Die äußere Form aber ist abhängig von den vielfältigen Einwirkungen der Umgebung.

Das Versteifungsprinzip mittels des randgekerbten Gesimses ist eine Neubildung der Gryphäen der oberen Kreide. So vielgestaltet und so verschieden in der Größenordnung treten die Kerben auf, daß sie einer erschöpfenden Beschreibung geradezu spotten. *Gr. Burckhardti* Böhm aus Argentinien und *Gr. rostrigera* v. Ih. aus Patagonien z. B. zeigen längs des ganzen Mantelsaumes in der Peripherie der Schale nach abwärts gerichtete Kerben von ganz verschiedener Größe. Die randlichen Kerben sind auch den tertiären gryphäaten Austern geblieben. Hörnes (1870, S. 437) gibt an, daß *Ostrea cochlear* Poli. aus dem Tertiärbecken Wiens, die er zu der Gattung *Gryphaea* stellen möchte, am „erhöhten Seitenrande unterhalb des Schlosses unregelmäßig körnig oder gekerbt sei" Auch heute kommt sie noch im Mittelmeer vor und soll sich nach Hörnes in nichts von der fossilen unterscheiden. Auch die tertiäre *Ostrea navicularis* gehört hieher, wenn sie nicht, wie Hörnes annimmt, identisch mit *Gr. cochlear* ist. Interessant ist, daß jugendliche Exemplare der *vesicularis* kerbfrei sind und daß erst im späteren Alter vom Neanicstadium ab sich die Streifen und Leisten einstellen, um schließlich so auffallend deutlich zu werden.

Zum Schlusse mögen noch sonderbar erhabene Wülste und feine Linien erwähnt werden, die in gut erhaltenen Schalen zu sehen sind.

Auf Seite 390 vorliegender Arbeit führte ich aus, daß der seitliche Lobus bei Gryphäen durch ein Einziehen und eine Einfaltung des äußeren linken Mantelteiles entsteht. Der Mantel muß an dieser Stelle, um sich überhaupt einfalten zu können, durch kleine Muskelzüge an die Schale festgeheftet sein. Kleine Mantelmuskeln (eher Muskelfibrillen) in der Peripherie des Mantelsaumes sind bekannt; sie befestigen einerseits den Mantel an die Schale und gestatten anderseits eine gewisse Beweglichkeit des freien Mantelsaumes. Bei *Gr. arcuata* beobachtete ich, daß von dem vorherbeschriebenen Gesimse auf der linken Seite und von der Mitte des linken Schalenrandes zwei feine Linien ins Innere der Schale ziehen. Beide nehmen ihren Anfang von der Mantellinie, müssen unbedingt mit demselben in Zusammenhang stehen. Sie schneiden sich in einem Punkte, der genau in die Furche fällt, welche auf der Außenseite den Lobus abschnürt. Die beiden einwärts gerichteten Linien und die Mantellinie umschließen ein Dreieck, das sich durch das Fehlen des schriftgranitischen Musters (siehe Seite 390) von der übrigen Schaleninnenfläche deutlich abhebt (Fig. 9). Würde nicht hart am Rande die Mantellinie durchlaufen, so könnte man in gewissem Sinne von einer Mantelbucht sprechen. Bei sinupalliaten Formen dient die Mantelbucht der Anheftung kleiner Retraktormuskeln zum Einziehen der Siphonen, die bei den Austern fehlen. Hier erfüllen sie nur die Aufgabe, den Mantel einzufalten, wodurch auch Furche und Seitenlobus gebildet werden. In schwachem Maße ist die Manteleinfaltung auch bei der rezenten Auster noch erhalten. Jackson

sagt auf Seite 307, daß das abfließende Kiemenwasser durch einen Spalt (bei der fossilen Vesicularis ist es der links gelegene Schlitz, siehe S. 399) nach außen gelangt. Die Anlage desselben ist in einer „sinuosity of the border of the right valve“ bedingt und an dieser Stelle ist auch „the mantle retracted to allow the passage of all water“ Deutlich ist dies in seiner Abbildung Pl. XXIV, Fig. 4, zu sehen. Die leichte Einbiegung der rechten Schale der rezenten Auster ist also nur der letzte schwache Anklang an den Lobus fossiler Gryphäen.

Auf der Mantelfalte liegt der Enddarm mit dem Anus. Alle unverdauliche Nahrung wird nun längs der Mantelfalte nach außen getrieben und kommt nicht in den Bereich der Kiemen. Das Bestreben, die Weichteile von Verunreinigung freizuhalten, wird durch eine weitere Bildung unterstützt. Sieht man sich in JACKSONS vortrefflicher Arbeit Taf. XXV, Fig. 12, an, so erkennt man, daß die Kiemen der rezenten Auster in einem Bogen um den zentralen Muskel gelegen sind. Die einzelnen Kiemenblätter bilden an ihrer Wurzel den sogenannten Kiemenkanal für das Blut. Dieser Kiemenkanal liegt nun.

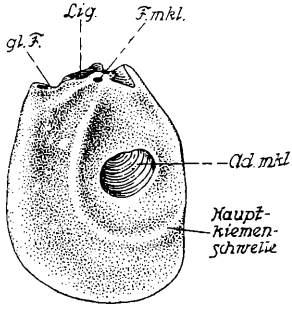

Fig. 8.

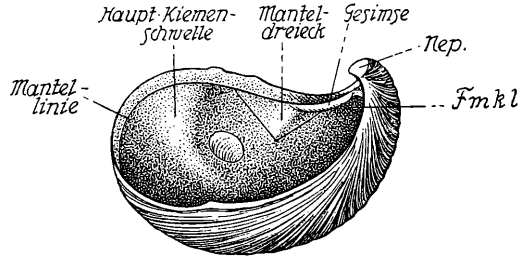

Fig. 9.

Fig 8. *Gryphaea arcuata.* Deckel von der Innenseite. *Gl. F.* = Gleitfurchen, *F. mkl.* = Fußmuskeleindruck. *Ad. mkl.* = Schließmuskeleindruck. Um den Muskeleindruck zieht als erhabene Leiste die sogenannte Hauptkiemenschwelle. Fundort: Egerten bei Kandern (Baden).

Fig 9. *Gryphaea arcuata* von Vaihingen (Württemberg). Zeigt den Fußmuskeleindruck, den Eindruck aus dem Nepionicstadium, das Manteldreieck und die Hauptkiemenschwelle. Das Manteldreieck wird durch die Mantellinie und die zwei Züge kleiner Muskelfibrillen gebildet, die als feine, gerade Striche gekennzeichnet sind. Die Schalentextur ist wie bei der Kiemenschwelle ungemustert.

soviel ich bei *Gr. arcuata* gesehen habe, auf einer leichten Schwelle der unteren Schale, die genau in demselben Bogen die Schale durchzieht wie die Kiemenkanäle der rezenten Auster, die JACKSON abbildet. Die Schwelle zeichnet sich, wie das Dreieck, durch das Fehlen der feinen schriftgranitischen Schalenzeichnung aus (Fig. 9). Wahrscheinlich war der Mantel lose und in leichter Auffaltung der Innenfläche aufgelegt. Etwaige Muskeleindrücke habe ich nicht beobachtet. Jedenfalls genügte diese Schwelle, um die Kiemenwurzel höher zu legen, so daß sie mit dazu beitrug, die Kiemen von jeder Verunreinigung durch Exkremente freizuhalten. Siphonen tragende Muscheln teilen durch die Verwachsung der inneren rechten und linken Kiemenlamelle den Mantelraum in einen infrabranchialen und suprabranchialen Raum. Diese Trennung von Kiemenraum und Darmregion erreicht die *arcuata* durch die innere Schwelle. Oft ist noch eine zweite Schwelle vorhanden, die annähernd konzentrisch zur ersten die tiefe Schale durchzieht. Sie liegt am freien Ende der Kiemenblätter und hebt dieselben dem ein-

strömenden Wasser entgegen. Allerdings fehlt ebenso oft diese zweite Erhebung. Bewegt man leise den Finger in der linken Schale, so merkt man die beiden Schwellen recht gut, auch wenn sie nicht sehr sichtbar sind. Schön und deutlich zeigt sich die erste Branchialschwelle, wie ich sie nennen will, im Deckel (Fig. 8). Unterhalb des Ligaments und bei Vorhandensein des Fußmuskeleindruckes zieht sie im geschwungenen Bogen bis zum

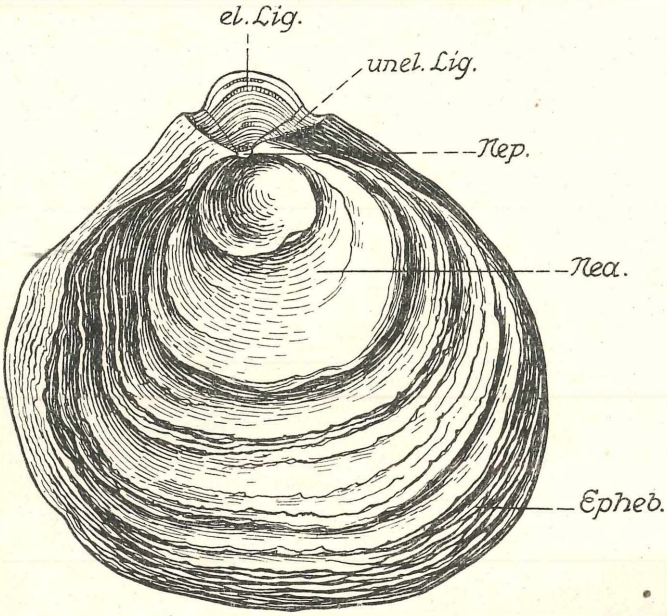

Fig. 10. *Gryphaea dilatata* von Popilani (Litauen). Man erkennt den Ligamentlöffel und die einzelnen Entwicklungsstadien mit Wachstumsunterbrechung.

Deckelrande. Sie ist natürlich der Branchialschwelle der unteren Schale spiegelbildlich gleich. Bei geschlossenem Gehäuse müssen die beiden Hauptschwellen eine vollständige Abriegelung von Kiemen- und Darmraum hervorrufen, da dann die Schwellen und Kiemenkanäle eng aufeinander liegen. Bei

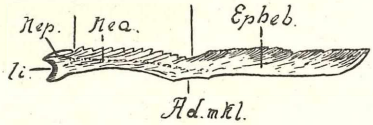

Fig. 11. Querschnitt durch einen Deckel von *Gryphaea arcuata*. (Etwas schematisch.) Die Entwicklungsstadien heben sich durch den verschiedenen Lamellenbau ab. Die punktierte Linie vom Nepionicschälchen zum Muskeleindruck gibt den Weg an, den der Muskel im Laufe des Wachstums quer durch die Lamellen gewandert ist. Im Ligament werden die Lamellen zuerst zurück, dann wieder nach vorn gebaut, so daß eine Kerbe entsteht.

klaffendem Deckel ist die Berührung nicht mehr so eng, wird aber immer etwas vorhanden gewesen sein. Da der Muskel im Darmraum liegt, kann man leicht die Lage der Organe eruieren. Deutlich habe ich die Bildungen nur bei *Gr. arcuata* und ihrem Formenkreise aus dem Jura beobachtet. Je

schwerer und gröber die Gestalt wird, um so schwieriger sind die Schwellen zu erkennen. Schon große *arcuata*-Deckel zeigen durch die übermäßige Kalkausscheidung verwischte Spuren der feineren anatomischen und physiologischen Merkmale.

Berücksichtigt man, daß die Lage des Fuß- und Adduktormuskels, der Mantellinie, der Branchialschwellen, die Einzelheiten des Ligaments und die Entfaltung des Mantels auf der linken Seite usw. an fossilen Gryphäen trefflich zu dem Lageplan und der Anordnung der Weichteile rezenter Austern paßt, so kommt man zum Schlusse, daß die fossilen Gryphäen und die rezenten Austern anatomisch gleichgebaut sind. Dem gibt WHITE (1882) beredten Ausdruck, wenn er schreibt, daß die Kreidezeit so viel reicher an Austernleben gewesen sei als die Jetztzeit und daß: „If there had at that time been human beings in existence to whom molluscan food would have been acceptable, the flesh of *Exogyra* and *Gryphaea* would, no doubt, have been as palatable as that of the true oyster."

Erstes Auftreten und Verbreitung der Gryphäen.

STOLICZKA (1871, S. 454) gibt an, daß Gryphäen zum ersten Male aus der Trias bekannt seien und daß es nicht unmöglich ist, daß sie bereits im Paläozoikum auftreten. Leider aber verschweigt er die Angabe, welche Gryphäen es sind und wo sie auftreten. Ich verdanke einer freundlichen Mitteilung von Herrn Geheimrat DEECKE den Hinweis auf die Arbeit J. BÖHMS: „Über die obertriadische Fauna der Bäreninsel", der aus dem Karnischen Myophoriensandstein des Urdsberges drei Gryphäen beschreibt *Gr. Keilhaui n. sp.*, *Gr. skult n. sp.* und *Gryphaea sp.* Es sind meistens Steinkerne und wenn die Schale erhalten ist, ist sie dünn und zerbrechlich. *Gryphaea skult* besitzt sogar den linksseitigen Lobus. Sehr groß sind allerdings diese karnischen Gryphäen nicht; auch der Wirbel zum Teil mit Ansatzfläche ist nicht stark ausgebildet, daß man eher von ostreaten Gryphäen sprechen kann (Gryphäostreen CONRADS!). In Europa treten Gryphäen erst im Jura auf, um dann rasch zu großer Blüte zu kommen. WHITE (1882), der die fossilen Austern Nordamerikas beschreibt, kennt aus dem Jura der Vereinigten Staaten nur eine einzige Form: *Gr. calceola* QUENSTEDT *var. nebrascensis* MEEK und HAYDEN. Der Name deutet schon an, daß sie mit unserer *Gryphaea calceola* aus dem Dogger β Ähnlichkeit in der Gestalt haben muß; trotzdem glaubt WHITE, daß beide Arten verschieden sind.

Die älteste *Gryphaea* aus dem Lias Europas scheint *Gr. Dumortieri* JOLY *n. sp.* (1908) zu sein, die im Hettangien (Marne de jamoigne — Angulatenzone) Belgiens und im Departement Meurthe und Moselle auftritt. DUMORTIER (1864, S. 83) bildet diese Form zum erstenmal ab und schreibt von ihr, daß sie zusammen mit *Pecten valoniensis* vorkommt, wobei letzterer im Bassin du Rhône nur bis in die Zone des *Psiloceras planorbis* hinaufreicht. Gleichzeitig oder etwas höher im Lias α-Profil treffen wir in Schwaben auf die ersten Gryphäen. Es sind die Sandgryphäen QUENSTEDTS, die sich in den mittleren Angulatenschichten der Remsgegend einstellen. In der darauf folgenden Schicht der Riesenangulaten treten einzelne Gryphäen auf, um dann im Arietenkalk die große Blüte zu erreichen. Das Auftreten im Lias Frankreichs wie auch Englands zeigt ähnliche Verhältnisse. Mit der Rhättransgression wanderten die Gryphäen ein, deren erste Anzeichen in der

Rhônegegend zu finden sind. Diese Vorläufer breiten sich dann nach Norden und Westen aus. Mit den Arietenschichten bzw. den Sinémurien inférieur ist ihre weite Verbreitung vollendet. Was für den Süden gilt, hat auch für Norddeutschland Gültigkeit. SCHLÜTER (1886, S. 44), BRANDES (1911, S. 140) und LANGE (1921, S. 461) kennen und betonen stark das Auftreten von Gryphäen vom Typus der *arcuata* in der Zone der *Schlotheimia angulata*. SENFT (1858, S. 349) nennt in Ermangelung eines andern Namens die hasel- bis walnußgroße Form *Gryphaea nucleiformis* zur Unterscheidung von der echten *Gryphaea* in den oberen Horizonten. Da nun auch TRUEMAN (1922) aus dem englischen Lias gryphäenartige Austern aus den Angulatenschichten beschreibt, scheint kein Zweifel zu sein, daß kleine, flache, nicht so stark eingekrümmte Formen die ersten Einwanderer waren, die sich später zu den größeren, tieferen und stark wirbeleingedrehten Arcuaten entwickelten. Ähnliche Verhältnisse scheinen im Lias Chiles vorzuliegen, wo *Gr. Darwini* den Platz unserer *Gr. arcuata* und *obliqua* einnimmt. Nach MOERICKE (1894/95, S. 32) variiert die *Darwini* in beträchtlichem Ausmaße, in flachen und stark eingekrümmten Formen. Sie tritt in solcher Menge auf, daß man vom Gryphitenkalk sprechen darf.

Da es beinahe unmöglich ist, aus der sehr zerstreuten Literatur alle Punkte, in denen Gryphäen zum ersten Male auftreten, herauszusuchen, muß die Zusammenstellung unvollständig sein. Ich will nun auf das erste Auftreten von *Gr. arcuata* im Lias des Breisgaues eingehen, da mir diese Verhältnisse durch eigene Anschauung gut bekannt sind und mir die Arbeiten PRATJES (1923) sehr geholfen und mich angeregt haben. Die genauen Profilangaben mit Fossilinhalt erleichterten wesentlich das Aufsuchen des Materials.

PRATJE hat nachgewiesen, „daß im Auftreten der *arcuata* im Breisgauer Jura einige Gesetzmäßigkeiten vorliegen. In den unteren Angulatenschichten fehlt sie noch völlig, in den oberen tritt sie zuerst in kleinen Exemplaren auf. Darauf folgt eine rasche Zunahme in Anzahl und Größe, bis in der oberen Bucklandizone der Höhepunkt in den Gryphäenkonglomeraten erreicht wird. In der Belemnitenzone sinkt die Zahl erheblich, die Größe aber unwesentlich."

Es zeigt sich also auf kleinem Raume dieselbe Gesetzmäßigkeit des Auftretens, wie es vorher in größeren Verbreitungsgebieten nachgewiesen wurde. Es war deshalb sehr verlockend, einmal in Zahlen, also variationsstatistisch, die langsame Größenzunahme der Gryphäen von den untersten Bänken bis in die höchsten Schichten des Lias α festzuhalten. Ähnliche Wege sind TRUEMAN (1922) und L. SCHÄFLE gegangen. Während ersterer glaubt, sein Ziel erreicht und variationsstatistisch die allmähliche Größenzunahme bewiesen zu haben, kann SCHÄFLE, einer freundlichen Mitteilung nach, die TRUEMAN'SCHEN Entwicklungsreihen durchaus nicht bestätigen. Da seine Arbeit leider noch nicht im Druck erschienen ist, kann zu ihr vorläufig keine Stellung genommen werden. Jedenfalls wird SCHÄFLE im Recht sein, daß Entwicklungsreihen von Austern durch lokale Verhältnisse der Fazies stark beeinflußt werden und daß man die Resultate eines Ortes nicht auf andere Vorkommen übertragen darf. Ich gestehe offen, daß mich die variationsstatistische Untersuchung und deren Ergebnisse nicht so sehr befriedigten, wie ich es eigentlich erhoffte. Trotzdem will ich die Zahlen und Messungen hier anführen, damit andere, die diesen Verhältnissen nachspüren, die Möglichkeit eines Vergleiches zwischen ihrem Gryphäenmaterial und dem aus dem Breisgau gegeben ist. Vielleicht zeigt

sich doch, daß das eine Sediment auf die Gryphäenform in diesem, ein anderes Sediment in anderem Sinne einwirkt und uns schließlich für die Erklärung der Gestaltenfülle rezenter und fossiler Austern ein Anhaltspunkt gegeben ist. BUBNOFF (1921, S. 580) bemerkt, daß „bestimmte Merkmale festsitzender Formen unter dem Einfluß der Lebenslage unverhältnismäßig stark variieren, was ihren systematischen Wert herabsetzt" Die angeführten Standardwerte der einzelnen Populationen sollen nicht den Zweck haben, dem Artbegriff zu dienen, denn keine fossile Tiergruppe ist in ihren Spezies, sogar variationsstatistisch, so schwer, vielleicht unmöglich zu umschreiben, wie die Ostreen. Ich greife als variables Merkmal die Einkrümmung der *arcuata* heraus und folge hiermit dem Vorschlag TRUEMAN'S. Die Gryphäen sind in ihrer Gestalt so monoton und einförmig und können doch wiederum diese eine Form in einer solchen Fülle des Gestaltens abwandeln, daß eigentlich nur ein einziges einigermaßen konstantes Element vorhanden ist, nämlich die Einkrümmung der Schalen. Es war unmöglich, zwei korrelative Merkmale ausfindig zu machen, so daß dem Prinzip der Korrelation, wie es BUBNOFF fordert, nicht genügt werden konnte. Leider aber gibt uns die Natur nicht die tadellos erhaltenen Exemplare, wie man sie gerne zu einer Untersuchung hätte. Ich habe an anderer Stelle (1928, S. 51) zu zeigen versucht, daß Lösungsvorgänge den Wirbel der Gryphäenschale allmählich zerstören, so daß man in den betreffenden Schichten mit Vorsicht sammeln muß und sehr viele Exemplare als unbrauchbar zu diesen Zwecken ablehnen muß. Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß ich nur nach Horizonten sammelte, so daß ich jeweils angeben kann, auf wieviel Quadratmeter die Gryphäenpopulation lag.

Die Arbeitsweise der Messung war folgende: Die mit dem Wirbel erhaltene *Gryphaea* wurde auf ein Millimeterpapier, dessen Zentimeterlinien deutlicher gemacht wurden, gelegt und ihr medianer Umriß senkrecht anvisiert. Die kleine Festheftungsfläche des Wirbels berührt eine der Geraden; eine dazu senkrechte Linie tangiert einen Punkt des Medianumrisses. Die Anzahl der dadurch abgelesenen R (90°) und der 45° ist ein Maß für die Einkrümmung der Schale. Es bedeutet infolgedessen die Zahl 3,5 eine Eindrehung von 3½ R. Die leichte seitliche Eindrehung kann vernachlässigt werden, wenngleich sie es bedingt, daß in der Spiraleneindrehung des Wirbels über 360° erreicht werden können. Die Klassenvariante nahm ich zu 45° an, gleich ein Achtel der Kreiseinteilung; es scheint mir diese Größe gerade passend zu sein, da nicht zu viele Klassen entstehen und ferner dieselben weder zu weit noch zu enge sind. In bezug auf die Rechnungsmethode lehnte ich mich dem klassischen Werke W. JOHANNSEN'S an: „Elemente der exakten Erblichkeitslehre" (1913).

Die Psilonotenschichten fehlen im Breisgau, so daß die Angulatenschichten sofort dem Keuper aufliegen. Der tiefste Horizont, aus dem ich Gryphäen sammeln konnte, lag einen Meter über dem Rhät in der Ziegelei von Lehen, westlich Freiburg. Das Sediment ist ein tonreicher Mergel, der durch eine tiefere Schürfung freigelegt wurde. Die 64 gesammelten, gut erhaltenen Exemplare lagen auf 1 qm beisammen. PRATJE erwähnt schon, daß es sehr kleine Individuen sind und sich durch braune, braunrote oder rotviolette Farben auszeichnen. Auch andere Fundorte, z. B. Diedenhofen in Lothringen, nach Exemplaren aus der Sammlung des Instituts, weisen diese Färbung auf, so daß die ursprüngliche Farbe vorliegt. Reiches Material aus den unteren Bucklandischichten lieferte der kleine Bruch im Gewann Scheeren des

Schönberges bei Freiburg. Die oberen Horizonte dieser Zone waren in dem Gryphäenkonglomerat von St. Johannes-Breitehof unterhalb Schloß Bürglen bei Kandern aufgeschlossen. Das beste Profil ist in einem Bruche bei Egerten im Wollbachtale, südlich Kandern, erschlossen. Ich entnahm neun Bänken das Material. Weitere Aufschlüsse im Lias des Breisgaues und der Dinkelberge habe ich nicht mehr aufgesucht. Nur noch eine Population von *Gryphaea cymbium* aus dem Lias γ von Obereggenen (Gewann Breitenrain-Pälmersten) wurde in derselben Weise untersucht. Die Tabelle gibt die variationsstatistisch gewonnenen Zahlen der Mittelwerte der Einkrümmung und ihre Standardwerte an. Eine Zahl wie z. B. 0,78 bedeutet, daß der Mittelwert der Einkrümmung etwas über drei Viertel der Kreiseinteilung ($< 270^0$) beträgt. Der dazu gehörige Standardwert 0,18 sagt aus, daß die Streuung nach rechts und nach links von diesem Mittelwerte nicht ganz 70^0 beträgt. Die Schichtenbezeichnungen beziehen sich auf die in PRATJE's Profilen angegebenen Ton- und Kalkbänke, wie auch die Bezeichnung „Gr. klein" PRATJE entnommen ist.

Ort	Anzahl der Gryphäen	Mittelwert der Einkrümmung	Standard Wert	
Obereggenen	60	0,65	0,16	Gr. cymbium: Mergel
Egerten	82	0,60	0,21	Schicht s. Ton
	118	0,72	0,19	Schicht r u. q. Kalk
	128	0,58	0,20	Schicht o. Ton. „Gr. Klein" bituminös
„	98	0,69	0,16	Schicht n. Kalk
	110	0,78	0,18	Schicht l. u. k. Kalkbank mit Residualton
„	119	0,58	0,19	Schicht h. Ton. „Kleine Gr."
	122	0,63	0,20	Schicht f. Kalkbank Gmündensiszone
	72	0,64	0,19	Schicht e. Löchrige Kalke. Oberste Angulatenzone
	82	0,60	0,20	Schicht c. u. d. Kalk- und Tonlagen
St. Johannis-Breitehof	126	0,70	0,19	Obere Bucklandizone, Ton, Gryphäenkonglomerat
Schönberg bei Freiburg	83	0,56	0,20	Schicht f. Ton u. oben Kalk
Desgleichen	134	0.58	0,20	Schicht b—c. Ton. Oben Kalk
Lehen bei Freiburg	64	0,42	0,26	1 m über der Lias/Keuper-Grenze. „Sehr kleine Gryphäen"

Auffallend ist zunächst die annähernd gleichbleibende Größe des Standardwertes aller untersuchten Populationen. Er schwankt nur weniges um 0,2, d. h. also um 70°. Dieser weite Streuungsbetrag bei einer gewählten Klassenvariante von 45° (— 0,125) zeigt sehr deutlich das Variationsvermögen der Gryphäen. Bei der graphischen Darstellung in Einzelkurven der Populationen werden sich nicht nur die Schenkel gegenseitig schneiden, sondern es müssen sich auch die eingezeichneten Standardwerte jeweils überdecken.

In größeren Grenzen schwanken die Mittelwerte. Man sieht zunächst, daß die Mittelwerte der unteren Lagen, aus denen Gryphäen gesammelt wurden, 0,42; 0,58; 0,56—0,64 betragen. Lehen weist eine ausgesprochen kleinwüchsige und wenig (nicht einmal 180°) wirbeleingekrümmte Population auf, während die Gryphäen der untersten Bucklandischichten schon größer und stärker eingedreht sind. Die stärkste Einkrümmung findet sich in den höheren Bucklandischichten, wo Mittelwerte von 0,7—0,78 nicht selten sind. Doch fehlen auch hier in einzelnen Schichten kleine Formen nicht. Bei genauem Zusehen zeigt sich nun, daß die niedrigeren Mittelwerte Populationen gehören, die im Ton lebten. Deutlich zeigen dies die Schichten h, o und s von Egerten. Die Zahlen bestätigen also die Beobachtung PRATJE's; er gibt bei den faunistischen Bemerkungen zu den Einzelbänken des Profils jeweils an, ob große oder kleine Gryphäen auftreten. So vermerkt er bei den Schichten h und o „viele, meist kleine Gryphäen" Größere Mittelwerte haben die Populationen, die im Kalk lebten, und zwar hier wieder die Formen, die in tonreichen Kalken aufwuchsen.

Ich glaube nun, daß die kleinwüchsigen Gryphäen der allertiefsten Liasschichten nicht allein durch die tonige Fazies bedingt werden, sondern daß es eingewanderte Zwergformen sind, die auch im kalkigen Sediment nicht größer würden. Erst allmählich werden im höheren Profil große Formen die Regel und diese erst reagieren auf die Fazies. PRATJE gibt neben Lehen kleine Formen aus den tiefsten Schichten von Niedereggenen an und bemerkt, daß auch die Angulatenschichten der Dinkelberge „verhältnismäßig kleine" Gryphäen führen. Umgekehrt führen in der oberen Hälfte die Bucklandi- und Belenitenzone (z. B. die Tonschichten 9 und 22) „mittelgroße bis kleine Gryphäen" Großwüchsige Individuen treten jedoch in Kalken auf.

Im allgemeinen ist das Maximum der Einkrümmung bei 0,7—0,75 der Kreiseinteilung erreicht. Exemplare, die über 360° Spiraleneindrehung aufweisen, sind sehr selten. Prozentual auf alle untersuchten und aus allen Horizonten gesammelten Gryphäen bezogen, heißt dies, daß bei einer Einkrümmung von:

$^1/_8$	$^1/_4$	$^1/_4 + ^1/_8$	$^1/_2$	$^1/_2 + ^1/_8$	$^3/_4$	$^3/_4 + ^1/_8$	1	$1^1/_4$	der Kreiseinteilung
1%	2%	8%	15%	22%	25%	15%	10%	2%	des gesammelten

Materials die jeweilige Einkrümmung aufweist.

Trägt man diese Zahlen in einer Kurve auf, so liegt ihr Gipfelpunkt mit 25% bei ¾, nach rechts fällt die Kurve sehr steil, nach links flach ab. Es ist eine unsymmetrische Kurve, die deutlich zeigt, daß sehr stark eingekrümmte Formen weniger zahlreich sind als flache. Man kann sagen, daß es rund doppelt so viele flache als stark wirbeleingedrehte Individuen

gibt. Berechnet man die Prozentverhältnisse für die Exemplare aus einer einzelnen Bank, dann gibt es natürlich abweichende Werte, wie sie sich angenähert im Mittelwerte der Einkrümmung zeigen.

Im allgemeinen gilt, daß die Stärke der Wirbeleindrehung gleichzeitig ein Maß der Größe der *Gr. arcuata* ist. Exemplare mit der Einkrümmung 1 sind alle bedeutend größer als mit der Einkrümmung ½. Das bloße Auge erkennt sie sofort, wenn es zwei Populationen nebeneinander sieht, die entweder aus kalkigem oder tonigem Sediment stammen, oder die Populationen aus den unteren Liashorizonten mit denen aus den oberen abschätzend vergleicht. Infolgedessen darf man den Mittelwert der Einkrümmung als ein mittleres Größenmaß ansehen. Die durchschnittliche Eindrehung von ¾ stellt deshalb eine gewisse Normalgröße dar, die nur von einem kleinen Teil aller untersuchten Individuen überschritten wird. Die Normalgröße der Gryphäen aus den unteren Liasbänken ist ausgedrückt in Maßen der Krümmung 0,5—0,63; von der untersten Bucklandischicht ab ist sie, abgesehen von den aus den tonigen Sedimenten stammenden, 0,62—0,76. Ich habe mir vergeblich Mühe gegeben, die Größe in dem Längen-Breiten-Index anzugeben; entweder waren die Schalenränder zerbrochen oder das anhaftende Gestein war noch vorhanden, so daß schon von vornherein ein großer Teil als unbrauchbar für diese Messungen ausscheiden mußte. Bei den übrigen schwankte der Index zwischen 1,2—2.

Berücksichtigt man nur die Länge (vom hinteren Schalenrande bis zum Ligament), so sieht man, daß die Populationen von Lehen und vom Schönberg bei Freiburg durchschnittlich 20—30 mm groß sind. In den kalkigen Schichten von Egerten und im Gryphäenkonglomerat von St. Johannis-Breitenhof ist die mittlere Länge 30—45 mm. In den Tonlagen von Egerten jedoch nur 25—35 mm. Es zeigt sich also deutlich, daß Wirbeleindrehung und Größe koordinierte Maße sind. Entsprechende, nur kleinere Zahlen liefert eine Breitenmessung. Nur ein ganz geringer Bruchteil, nämlich 47 Exemplare, gestattete sowohl eine genaue Breiten- wie Längenmessung, deren Index 1,2—2 betrug.

Die angeführten Messungen und Resultate, gewonnen an dem Gryphäenmaterial aus dem Breisgau, erheben nicht den Anspruch, allgemein gültig zu sein. Das weite Variationsvermögen dieser Tiergruppe bedingt es, daß Messungen an andern Stellen zu etwas abweichenden Zahlen führen werden. Erst wenn an anderen Orten ähnliche Arbeiten unternommen werden, läßt sich von einer strengen Gesetzmäßigkeit im Auftreten sprechen und lassen sich die Ursachen des Variierens erkennen.

Die Lage der Gryphäen im Sediment.

Die Gryphäen sind ein gutes Beispiel dafür, daß die Lage eines Fossiles im Gestein sehr verschieden sein kann. Deecke (1923, S. 159) unterscheidet zwei Fälle, nämlich die primäre und die sekundäre Lage. Die erstere, die biologisch bedingte, wäre die, welche ich auf Seite 390 erwähnte. Die *Gryphaea arcuata* liegt dann auf dem linken seitlichen Lobus, der Furche und dem Hauptgewölbe. Ihr Deckel öffnet sich wie eine Türe, steht also mehr oder minder senkrecht. Ist die Furche stark ausgeprägt, so wird die sehr labile Lage des Gryphitengehäuses etwas stabiler. Das Gewicht der Schale drückt sie etwas in das Sediment, und zwar das Hauptgewölbe tiefer als den

seitlichen Lobus. Der Sinus bedingt ein haltbareres Ineinandergreifen von Sediment und Schale. Sehr stabil kann allerdings die Lage der Gryphäen vom *Arcuata*-Typus nicht sein, und jede stärkere Welle mußte das Tier rollen, das aber immer wieder infolge des Schwergewichtspunktes in die angeführte Stellung zurückfiel. Beim Hin- und Herrollen war natürlich der Deckel geschlossen, einmal um eine Verletzung der Schalenränder und des Weichkörpers zu verhindern und anderseits um zu vermeiden, daß Sediment in das Innere gelangt; die scharfen Schalenränder können leicht wie eine Baggerschaufel Sand und Ton aufgreifen. Eine Folge dieser Verhältnisse äußert sich im wenig breiten Mantelsaum, wie dies früher erwähnt wurde. Bei geöffneter Schale kann immer etwas Sediment in den Darmraum kommen, welches aber durch das Abziehen des Atemwassers wieder hinausgetrieben wird. Diese primäre Lebenslage findet man jedoch selten im Gestein. Das abgestorbene Tier wird hin und her gerollt, wobei der Deckel verloren geht. Da sein Gewicht sonst auf dem Lobus und dem Sinus ruht und mithilft, die stabilere Lage der Schale zu gewährleisten, nun aber fehlt, wird die Schale erst recht von jeder Welle umgeworfen. Man findet infolgedessen die Arcuata in allen möglichen Lagen, nur äußerst selten gewölbt oben. Diese postmortale Lage nennt DEECKE subprimär.

Ausführlich geht auch RUD. RICHTER (1922 und 1924) auf die Lage der Muscheln im Sediment ein und berührt auch im Besonderen (1922, S. 114) das obwaltende Verhältnis bei Gryphäen. Nach seinen Erfahrungen ist die allgemeine Schalenlage gewölbt oben; diese Regel soll auch für *Gr. arcuata* gelten; aber es sind viele Ausnahmen vorhanden, die RICHTER als Wirkung der „morphologischen Besonderheit" der Schale (nämlich des Wirbels) auffaßt. Gewölbt oben sah ich nur *Gr. cymbium*, wie gleich ausgeführt wird. Der mediane Wirbel vertritt in dieser Form die Stelle des Ligamentlöffels von *Mya arenaria*, die ein gutes Beispiel für „gesonderte Fracht" darstellt (RICHTER, 1922, S. 130) und gleichzeitig demonstriert *Gr. cymbium* auch die Bedeutung des Gewichtsunterschiedes von ungleichklappigen Muschelschalen, den JOHANNSEN als ausschlaggebend für die Frachtsonderung der beiden *Mya*-Klappen ansieht (RICHTER, 1924, S. 157). Während RICHTER mit guten Gründen und Beweisen JOHANNSEN'S Meinung für den Fall von *Mya* widerlegt, ist ganz allgemein bei Gryphäen der Gewichtsunterschied der beiden Klappen so groß, daß er tatsächlich beim Transport sich geltend gemacht hat.

Gryphaea arcuata kann also gewölbt oben und gewölbt unten oder ganz regellos liegen. Meistens ist der letztere Fall verwirklicht. Man hat es mit der wirren Anhäufung in der Strömung zu tun oder es sind die sekundären Auslaugungsvorgänge mit ihren Folgen verantwortlich zu machen.

Es ist ja auffallend, wie wenig Gryphäendeckel im Verhältnis zu den tiefen Schalen in den Liasbänken anzutreffen sind. Ein großer Teil der Deckel wurde bei dem postmortalen Transport zerrieben und verkleinert, da die feinen Lamellen leicht abspringen. Der übrige Teil wurde später, lange nach der Sedimentation zerstört, worauf ich in einer früheren Arbeit hinwies. Für den Transport spricht auch das manchmal nesterweise Auftreten von Schalen. PRATJE spricht von einem „lokal angereichert sein", von „nicht sonderlich häufigen Gryphäen zum Teil zu mehreren zu Konglomeraten verbacken", und von „zahllosen Gryphäen mit vielen Schalentrümmern" Daneben kommen sie allerdings auch in gewaltiger Fülle vor und bilden durchziehende Bänke. Ein

weiterer Beweis des Transports ist in folgendem gegeben: FREYBERG (1921) hat nachgewiesen, daß „die meisten Fossilbänke des Wellenkalkes bodenfremder Entstehung sind, aufgehäuft und sortiert durch die auslesende Wirkung bewegten Wassers". Bei der Aufhäufung und schon während des fortwährenden Rollens kommt es vor, daß eine große *Gryphaea* sich über eine kleinere stülpt. Manchmal stecken auch drei, selten mehr *arcuata* ineinander geschachtelt, wie ich es beim Präparieren des gesammelten Materials immer wieder feststellte. In der Sammlung des Instituts liegt ein gutes Beispiel für das Gesagte. Fünf *Gryphaea proboscidea* aus dem Grünsande Dorsetshires stecken dicht gepackt ineinander. Die zwei ersten sind mit ihren Wirbeln parallel gestellt, die drei übrigen hängen, ohne eine bestimmte Lage zueinander zu haben, eng beisammen. WEIGELT und WASMUND (1926) sprechen von dem Schubphänomen und führen rezente und fossile Beispiele an. Bei den Gryphäen kann dies nur nach dem Verlust des Deckels geschehen. Bei Anhäufung im dicht gepackten Konglomerat wird diese Erscheinung auch auftreten. Ich glaube aber, daß ein Teil der Gryphäenkonglomerate nicht bodenständig ist, sondern zusammengeschwemmt wurde. Außer den festen Ostreenschalen, die sich wohl den Schalenrand und den Deckel zerstoßen können, nicht aber das feste Gehäuse, sind nämlich die übrigen Liasfossilien spärlich vorhanden und liegen in Bruchstücken vor. Bei der eiförmigen Gestalt der Arcuaten und durch das wirre Aufeinanderhäufen durch die Wellen ist eine bestimmte Lage des Fossiles nicht zu erwarten. Anders liegen die *Gr. cymbium* im Sediment. Ihre Schale ist größer, breiter und länger, der Wirbel spitzer und nur median eingerollt. Bei Obereggenen fand ich auf 2½ qm Oberfläche 60 *Gr. cymbium*, und alle lagen ohne Ausnahme gewölbt oben; der Wirbel war im dunklen, sandigen Mergel tief eingesenkt. Auffallend war, daß die Tiere mehr oder minder parallel zueinander lagen, derart, daß die Wirbel in eine Richtung wiesen. Die Schalen waren nicht aufeinander getürmt, sondern staken mit Abständen nebeneinander, nur zwei lose Deckel wurden gefunden. Es erhebt sich natürlich die Frage, ob die gerichtete Lage nicht die alte Strömungsrichtung angibt. Da viele angebohrte Phosphoritknollen in dem Cymbiumbette vorkommen, kann die Wassertiefe nicht groß gewesen sein, so daß die Strömung bis zum Meeresboden reichte. WEIGELT (1927) führte die Bezeichnungen radial und tangential ein, um die Lage der Gegenstände zu dem Strande festzulegen. Vielleicht war die Strömung radial gerichtet; Sicheres läßt sich nicht sagen, da man weit vom ehemaligen Ufer ist und ferner das Cymbiumbett auf einem herausgefallenen Blocke liegt, dessen Lage im Profil nicht mehr festzustellen war. Zwischen dem Cymbiumpflaster waren einzelne *Aegoceras capricornu*, zum Teil zerbrochen, eingestreut. Ich habe leider der Lage der Belemniten keine Aufmerksamkeit geschenkt, als ich die Gesteinsplatte horizontal ausbeutete, und kann infolgedessen nichts sagen. WASMUND (1926, S. 97) möchte von einer „gesetzmäßigen Lage der *arcuata* gewölbt unten" sprechen, muß aber gleich zugeben, daß eben auch andere Möglichkeiten bestehen. Die Lage der *Exogyra columba* aus dem Cenoman Dresdens, gewölbt unten, die HÄNTZSCHEL (1924) angibt, ist die biologisch bedingte, also primäre Lage, und ich glaube, daß in diesem Falle kein Transport der Schalen in Frage kommt; gerade *Exog. columba* hat eine kugelige Gestalt und kann wie die *arcuata* leicht gerollt werden.

Die Lage der breiten und flachen Gryphäen (*Gr. dilatata* und *vesicularis*) habe ich nicht im Gelände gesehen. Allgemein kann man sagen, daß die Lebenslage gewölbt unten war und daß ein Umwerfen der sehr schweren Gehäuse nicht gut möglich war. Und auch die weit schaleneinwärts gelegene Mantellinie weist darauf hin, s. S. 391. Ferner sind von diesem Gryphäentypus auch mehr Deckel mit den entsprechenden tiefen Klappen vorhanden. Das kann aber auch davon herrühren, daß *Gr. vesicularis* im stillen, tieferen Wasser lebte, in dem Ton sedimentiert wurde.

Eine Gryphäenbank von großartigem Ausmaße, unsere gewiß nicht armen *arcuata*-Konglomerate weit in den Schatten stellend, muß in der Nähe des alten Fort Washita (Indian Territory, Texas) liegen. HILL zitiert den Bericht eines Malers CATLIN, der angibt, daß ein Gryphäenkonglomerat „several hundred feet high" in Richtung NO—SW bei einer wechselnden Breite von ¼—½ Meile sich erstrecke. Die Mächtigkeitsangabe versieht HILL wohl mit Recht mit einem Fragezeichen. Immerhin muß sie beträchtlich sein. Die ganze Bank bestand aus *Gr. pitcheri* und Venusmuscheln. Beim Überschreiten dieses „Mountain rigde" sanken die Pferde bis zu den Hufen zwischen die wohlerhaltenen Schalen ein, die ohne Bindematerial locker und lose mit der Farbe erhalten waren. Hier hat man es sicher mit einer primären Austernbank zu tun, die dank der besonderen Verwitterung der ariden Zone prachtvoll herausgearbeitet ist. Der Wind hat das Zwischensediment weggetragen und die schweren Schalen liegen lassen. ZITTEL (1883) schildert ähnliches Herauswittern von Nummuliten aus der libyschen Wüste.

Im Atlasband zu COQUAND's Austernmonographie ist auf Tafel 18 und 30 *Ostrea lateralis* Nills. abgebildet, die aber wegen der Wirbeleindrehung zu den Gryphäen gestellt werden muß. Ihr Charakteristikum ist der links weit vorspringende Schalenbau, ein Ausleger. Sonst ist die Schale tief und viel länger als breit. Der Vorsprung ist nichts anderes als ein hypertrophisch entwickelter Lobus, der die Aufliegefläche vergrößert und ein Umwerfen unmöglich macht, was bei der dünnen, leichten und gewölbten Schale nicht schwer wäre. Kleine Zacken und lappige Ausbuchtungen des Flügels dienen geradezu als Greifzacken im Sediment. Bei *Gr. (Ostrea) lateralis* Nills. sind diese Bildungen besonders deutlich entwickelt, da die Art in der Brandungszone des obersenonen Meeres Südschwedens („Köpingesandstein") lebte, dessen Nordufer nicht sehr weit entfernt war. Dasselbe Prinzip treffen wir bei *Ostrea malleiformis* Gapp. aus Kalifornien, die wie ein rezenter *Malleus* rechts und links vom Schlosse Ausleger hat. COQUAND's Atlas weist noch mehr Arten auf, die ihre Gestalt für ein stabiles Liegen auf dem Boden einrichten. Eine andere, sehr schmale, aber lange *Ostrea* krümmt sich halbkreisförmig ein und vergrößert ideal ihre Oberfläche, legt den Schalenrand in Falten und Zacken und leitet zu *Alectryonia* hinüber. Andere produzieren Stacheln, wie unsere *Lima proboscidea*, oder Knoten und Zöpfe, die alle zur Verankerung im Sediment dienen. *Gryphaea cf. santiaguensis* HUPPÉ aus dem andinen Callovien des Espinazito besitzt einen kräftigen Mediankiel; dasselbe gilt für *Gr. carinata* Phill. und schließlich für *Gr. tricarinata*, die außer dem Lobus zwei Mediankiele mit dazwischen eingesenkter Schale hat (JAWORSKI, 1926). Es ist klar, daß diese letzten Gryphäen stabiler auf dem Boden liegen als die Formen des *arcuata*-Typus.

Mit der Einbettung in das Sediment ist die primäre und subprimäre Lage der Schalen festgelegt. Lageänderungen, die nun später eintreten, bedingen die sekundäre Lage der Fossilien. In unserem Falle sind es weniger tektonische als Lösungsvorgänge, die auf das Sediment und seinen Inhalt einwirkten. WEPFER (1926) und SPITZ haben auf die Bedeutung der Auslaugung ganzer Gesteinsbänke hingewiesen, und ich habe an anderer Stelle (1928, S. 51) an dem Beispiel von Gryphäen gezeigt, wie Hand in Hand mit der Auflösung der Karbonate eine Lageänderung der Fossilien im Residualmergel eintritt. Es ist ohne weiteres klar, daß bei Volumverlust und Zusammenpressen des Residualtones durch den Druck des Hangenden die widerstandsfähigen Schalen aus ihrer primären Lage kommen und alle möglichen Stellungen einnehmen. Da ferner in dem Restsediment der Fossilinhalt einer größeren Gesteinsmasse konzentriert liegt, können Gryphäenkonglomerate *in situ* vorgetäuscht werden, die gar nicht bestanden haben. Die Erkennung solcher Bänke als Wirkung der Auslaugung ist nicht schwer, da die Grenzflächen der einzelnen Kalkbänke unmögliche Schichtflächen sind und die Fossilien selbst sehr korrodiert und aufgelöst aussehen. Ich brauche nur auf jenen Aufsatz zu verweisen.

Zu den wichtigen physikalischen Lebensbedingungen rezenter Austern gehört neben Temperatur und Salzgehalt des Wassers die Beschaffenheit des Meeresbodens. Nach MÖBIUS zieht die Auster „festliegende feine Sande mit mehr oder weniger grauem oder schwärzlichtonigem Schlamm, sogenanntem Schlick versetzt" vor, während „wandelbar sandige und schlickige Gründe fast nirgends Austernbänke tragen" Ähnliches wird auch für die Gryphäen Geltung gehabt haben. In dem vorigen Kapitel zeigte ich, daß Tonbänke eine kleinwüchsige und unreine Kalke eine großwüchsige Population beherbergen. Sieht man sich die stratigraphische Literatur daraufhin durch, so kommt man zu dem Resultat, daß die Gryphäen Mergel bevorzugten. *Gr. ferruginea* TERQU. kommt in den Eisenoolitherzen des Doggers von Lothringen vor, und *Gr arcuata* findet sich bei Borlinghausen in der Eisenerz führenden Arietenzone (BRANDES, 1912, S. 362). Das sind die beiden einzigen Punkte, an denen Gryphäen in Oolithen erwähnt werden, wenigstens fand ich keine weiteren Angaben, abgesehen von unserer *Gr. sublobata*. In Sedimenten vom Typus des Ölschiefers, der Zwischenbildung zwischen Lias α und β, fehlt *Gr. arcuata* vollständig. Sie stellt sich aber sofort wieder ein, wenn über dem Ölschiefer Tonbänke folgen (ENGEL, S. 221). Das rezente Vergleichsbeispiel gibt DACQUÉ (1921, S. 62) an: Norwegische Austernbänke sind durch örtliche Schwefelwasserstoffanreicherung zugrunde gegangen. Ebenso waren Korallenriffe für ihre Lebensweise unbrauchbare Wohnplätze, weshalb sie dort fehlen. Man kann sagen, daß die Gryphäen wie die Trigonien, die zuerst kürzlich von DEECKE (1925) beschrieben wurden, ähnliche Wohnplätze inne hatten. Sandige Gründe, Eisenoolithe, Grünsande der Kreide und Mergel sind vorteilhafte Lebensplätze; dort führen sie, um ein Wort JOURDY's zu gebrauchen, ein „fettes" Leben, während ganz reine Kalke und Tone nur ein „mageres" erlauben. Die Tethys scheint ganz frei von Gryphäen zu sein, so daß man hieraus und aus der Sedimentart schließen darf, daß man es mit Schelfbewohnern zu tun hat. Rezente Austernlarven leben nur kurze Zeit planktonisch und man könnte annehmen, daß auch Gryphäenlarven nicht über tieferes Wasser und weite Meeresflächen ge-

trieben werden können. „Die kurze Lebensdauer der Keime“ würde ein Überschreiten unmöglich machen (DEECKE, 1925, S. 89). Dem muß aber entgegen gehalten werden, daß *Gr. vesicularis* eine kosmopolitische Form ist und annähernd gleichzeitig in drei Kontinenten (Nordamerika, Europa-Nordafrika und Asien) auftritt. Es müssen damals Bedingungen geherrscht haben, die ein Erobern weiter Wohngebiete ermöglichten. Auch das erste plötzliche Einsetzen im Lias Chiles und Europas gehört in diesen Fragenkomplex. Heute tritt die gryphäate *Ostrea cochlear* POLI im Mittelmeer in Tiefen von 1—1828 m auf. Die Exemplare aus größerer Tiefe sind dünnschalig, wenngleich auch im seichten Wasser dickschalige mit dünnschaligen Formen zusammen vorkommen. Dickschalig ist *Gr. navicularis*, die nach HÖRNES mit *Gr. cochlear* identisch ist; sie kommt auf weniger tiefen Gründen der mediterranen Miozänbildungen des Wiener Beckens (Leithakalke und Tegel), im Unteroligozän von Wolmirsleben und Latdorf vor. Erst seit dem Tertiär kann die *Ostrea cochlear* die tieferen Gründe aufgesucht haben. Es erhebt sich die Frage, was Anlaß zu solcher Abwanderung in die Tiefe gegeben hat. Vielleicht, um eine vage Vermutung auszusprechen, waren es die kühleren Wasserschichten der Tiefe, welche das Tier zum Hinabsteigen veranlaßten. Denn aus dem Fehlen von Gryphäen in der Tethys kann man auch folgern, daß sie kein stark durchwärmtes Wasser liebten.

In Brackwasser oder gar Süßwasser wanderten die Gryphäen nicht ein. Es ist bekannt, wie empfindlich Austern in bezug auf den Salzgehalt sind. Einer Notiz der amerikanischen Fischkommission entnehme ich, daß das Wasser folgendes spezifisches Gewicht haben muß, sollen Ostreenkulturen gedeihen. Die Wasserdichte darf nicht über 1,027 steigen und nicht unter 1,010 sinken. Die offene See meidet die Auster und siedelt sich in Buchten und Ästuarien an, deren Wasser ein etwas geringeres spezifisches Gewicht als das offene Meer hat. Zu starke Süßwasserzufuhr von Flüssen schadet wiederum, und es können plötzlich auftretende Süßwassermengen ganze Kulturen töten. Die Laramieformation Nordamerikas, die aus Absätzen brackischen und süßen Wassers besteht, weist eine kolossale Menge von Austern auf. Exogyren, Gryphäen und Alektryonien fehlen vollständig. Der Grund kann nur in dem geringen Salzgehalte des Wassers gesucht werden. Die Gryphäen und Exogyren waren Bewohner der offenen, flachen See, lebten sowohl am Strande als auch weit weg vom Ufer. Gerade für die Exogyren führt JOURDY den Beweis, daß sie in Strömungen am besten gediehen, „la où le flot a déférlé avec plus de force contre le continent“ Dieser Strom fegt den Boden und häuft an Stellen geringerer Transportkraft ganze „Friedhöfe“ leerer Schalen an.

Zusammenfassung.

Im ersten Abschnitt werden die Entwicklungsstadien der Ostreen im allgemeinen besprochen und es wird auf die Nomenklatur der einzelnen Stadien nach JACKSON Bezug genommen. Mit der Bildung des Prodissoconchs ist das erste fossil erhaltungsfähige Skelettelement vorhanden; unter dem untersuchten Material fanden sich an zwei Deckeln von *Gryphaea arcuata* noch die kleinen Prodissoconche, deren Wirbelspitze nach hinten

gerichtet ist. Sie gleichen völlig dem Prodissoconch der unterkretazischen Gryphäen von Texas und der rezenten amerikanischen *Ostrea virginica* Gmel.

Das Prodissoconchstadium ist mit der Anheftung auf einem festen Gegenstand beendet. Der Weichkörper bildet zuerst als Schutz gegen äußere Einwirkungen einen „Kragen", d. h. es wird eine kreisförmige Schale, ein Ring, gebaut. Der Schalenboden wird zuerst am Schlusse dieses Entwicklungsstadiums (Nepionicstadium) gebildet und bewirkt das selbständige Loslösen von der Unterlage. Das Nepionicstadium ist am Deckel in Gestalt eines kleinen Hügels erkennbar, dem als kleine spitze Warze der Prodissoconch aufsitzen kann; ferner zeichnet sich der Hügel durch einen bestimmten Glanz von dem übrigen Schalenteil aus. Die linke tiefe Schale kann den Kragen aufweisen, zeigt aber meistens den Negativabdruck der einstigen Unterlage. Bei der Anheftung hat die *Gr.* das Bestreben, daß die Oro-Analachse des Weichkörpers parallel ist zu einer langgestreckten Erhebung der Unterlage, z. B. der Rippe einer Pectenschale; die inneren Organe werden nämlich in dieser Richtung weniger gepreßt, als es senkrecht dazu wäre.

Im folgenden Neanicstadium geht das Wachstum rasch vonstatten; die einzelnen Lamellen des Deckels springen weit untereinander hervor, während sie in der nächstfolgenden Ephebicperiode dichter und enger aufeinander liegen. Interessant ist das abwechselnde Dicken- und Längenwachstum des Deckels in den beiden Stadien; in seiner rhythmischen Regelmäßigkeit kann ein Lebensoptimum erblickt werden. Das Senilitätsstadium, die Geraloticperiode, ist selten entwickelt und äußert sich in einem losen, unregelmäßigen Lamellenbau. Weniger klar sind die einzelnen Stadien in der linken Schale ausgebildet. Erhabene Querrunzeln und Furchen einerseits, glatter Schalenbau mit anschließendem rugaten Bau sind die Charakteristika der Entwicklungsstadien.

Der links gelegene Seitenlobus entwickelt sich in der Neanicperiode, wird aber im Ephebic wieder undeutlich. Er wird durch Lamelleneinbiegung hervorgerufen.

Die Gryphäenschale besteht aus einzelnen Lamellenpaketen von 10 bis 20 Lamellen, die durch helle oder dunkle Lagen voneinander getrennt sind und einzelnen Dickenwachstumsperioden (keinen Entwicklungsperioden!) entsprechen. Die Pakete kristallisieren in der Diagenese um und bedingen die Kohäsionsunterschiede im Wirbel, der Schalenmitte und am Ventralrand. Bohrende Organismen machen sich die Unterschiede zunutze und bohren senkrecht oder zwischen den Lamellen.

Die Größe des freien Mantelsaumes gestattet Rückschlüsse auf die Lebenslage und Lebensweise der Gryphäen und ist Ursache der glatten oder blattartig, sperrig aufgelockerten Schalenoberfläche.

Im weiteren werden die Entwicklung, der Aufbau und die Funktion des Ligaments und der Bandgrube besprochen (Zerreißen des Bandes, Ligamentabsätze, Ligamentlöffel bei *Gr. dilatata*, Ligamentleiste bei *Gr. arcuata* und ihrem Formenkreise) die Verlegung des Ligaments in das Schaleninnere und die Ausbildung des Ligamentlöffels verursacht eine stärkere Gewölbespannung des aktiven Bandes. Die Bedeutung der Dreiteilung der Ligamentgrube. Der Nachweis eines fossilen Ligaments. Die Bandgrube und der Schließmuskeleindruck sind zum Schutze des Lamellenausstriches an diesen

Stellen mit einer dünnen Kalkhaut überzogen. Die Abhängigkeit der Wirbel- von der Ligamentbildung.

Die Lage und Gestalt des Fußmuskeleindruckes direkt unterhalb der Ligamentgrube; es ist mit großer Bestimmtheit der Eindruck des reduzierten Fußmuskels und nicht das Rudiment des atrophierten vorderen Adduktors. Wahrscheinlich spielt er im Schließ- und Öffnungsmechanismus eine Rolle.

Dem festen Zusammenhalt der beiden Klappen in geschlossenem Zustande dienen die „Gesimse", leistenartige Vorsprünge in der tiefen Schale unterhalb der seitlichen, unelastischen Ligamentfelder. Interessant ist das Zusammenspiel von Ligament, Muskel und den Gesimsen. Bei geschlossenem Gehäuse wird der Deckel in die linke Klappe eingekeilt. Das Zusammenwirken von den Gesimsen und den Furchen im Deckel. Die Ausbildung der Gesimse der Kreidegryphäen und ihr Verhältnis zum geraden Schloßrand. Die Kerben und die Riefen der Gesimse sind eine Neuerwerbung der Kreidegryphäen. Die verschiedene Ausbildung der links und rechts gelegenen Kerben und ihrer Bedeutung beim Öffnen der Schale, gezeigt an *Gr. vesicularis*. Die Entwicklung der Gesimse. Die rezente *Ostrea cochlear* Poli, eine gryphäate Auster des Mittelmeeres, zeigt heute noch deutlich die Gesimskerben.

Die Bildung des seitlichen Lobus wird durch eine Manteleinfaltung hervorgerufen. Die Eindrücke der kleinen Mantelmuskeln, Linien analog der Mantellinie, beweisen die Mantelfalte. Die Mantellinie und die zwei Linien der Mantelmuskeln umschließen ein Dreieck, das sich durch eine besondere Schalentextur auszeichnet. Die Bedeutung der Mantelfalte für die Wasserzirkulation im Schaleninnern. Die Lage des Enddarmes auf der Mantelfalte.

Der Deckel wie die tiefe Schale besitzen auf der Innenseite ein bis zwei Erhöhungen, die sogenannten Kiemenschwellen, da auf ihnen die Kiemenwurzel lag. Die Hauptschwelle trennt den Weichkörper in Kiemenraum und Darmregion, was bei Siphonen tragenden Muscheln durch die Verwachsung der beiden inneren Kiemenblätter erzeugt wird. Auch die Schwellen haben eine andere Schalentextur und entsprechen einer Mantelfalte. Die zweite Kiemenschwelle hebt die freien Kiemenenden dem einströmenden Wasser entgegen.

Man darf mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß der Weichkörper der rezenten Austern und der fossilen Gryphäen gleich gebaut war.

Die ältesten bis jetzt bekannten Gr. sind karnischen Alters und stammen von der Bäreninsel (Böhm, 1903), in Europa ist *Gr. Dumortieri* Joly aus der Zone des Psiloceras planorbis im Rhônebecken nachgewiesen. Kleine Gr. (Quenstedt's Sandgryphäen) kennt man seit langem aus den Angulatenschichten Deutschlands, Frankreichs und Englands. Die typische *Gr. arcuata* tritt erst in den Arietenschichten auf. Im Speziellen wird das erste Auftreten der Gr. im Lias des Breisgaues gezeigt und ein Versuch unternommen, die Größenzunahme in den einzelnen aufeinander folgenden Liashorizonten variationsstatistisch festzulegen. Das variable Merkmal ist die Wirbeleinkrümmung, die nach Art der Kreiseinteilung gemessen werden kann. In der Tat sind die Gr.-Populationen aus den unteren Liasschichten um Freiburg Zwergvölker. Erst mit Beginn der untersten Bucklandischichten erreichen die Gr. ihre Normalgröße. Ferner zeigt sich eine Abhängigkeit vom

Sediment derart, daß im höheren Profile Zwergpopulationen im Tone lebten, großwüchsige Völker aber in tonigem Kalk. Diese Untersuchungen können nichts Abschließendes sein, und es sollen die gewonnenen und errechneten Zahlenergebnisse nicht auf andere Orte übertragen werden.

Das Schlußkapitel behandelt die Lage der Gryphäen im Sediment. Primäre (biologisch bedingte) und subprimäre (postmortal, aber vor Einbettung in das Sediment) wie auch sekundäre (diagenetisch hervorgerufene) Lagen lassen sich gut unterscheiden. Die Anhäufung von leeren Schalen zu Konglomeraten, der Verlust des Deckels, das Schubphänomen (Weigelt). Die Lage der Schale gewölbt oben. Parallellage von *Gr. cymbium* hervorgerufen durch einstige Strömung. Schalenausbildung von Gr. und Ostreen, um eine stabile Lage auf dem Boden zu gewährleisten. Die Abhängigkeit der Gr. von der Sedimentart. Einfluß der Temperatur und des Salzgehaltes auf das Gedeihen. Die brackischen Absätze der Laramieformation sind frei von Gryphäen.

Literaturverzeichnis.

Die Arbeiten sind nach dem Jahre ihres Erscheinens angeordnet.

1853. Terquem, M. Observations sur les Gryphées du Département de la Moselle. Bull. d. l. soc. d'Hist. nat. du Dép. d. la Moselle.

1858. Senft. Das nordwestliche Ende des Thüringer Waldes. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges., Bd. X, S. 349.

1864. Dumortier, E. Études paléont. sur les dépots jur. du bassin du Rhône. I. Infralias. S. 83, pl. XV, fig. 1—2.

1866. Schlüter. Die Schichten des Teutoburger Waldes bei Altenbeken. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges., Bd. XVIII.

1869. Coquand, H. Monographie du Genre Ostrea. Terrain crétacé u. Atlasband.

1870. Hörnes, Mor. Die fossilen Mollusken des Tertiärbeckens von Wien. II. Bd. Abh. der k. k. geol. Reichsanstalt Wien. IV Bd., S. 435 (Taf. 68, Fig. 1—3).

1871. Stoliczka. Cretaceous Fauna of Southern India. Vol. III. Pelecypoda. Palaeontologia Indica.

1877. a) Möbius, K. Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin 1877.
b) Derselbe. Über die Tiere der schleswig-holsteinischen Austernbänke, ihre physikalischen und biologischen Lebensverhähtnisse. Mathem. und naturw. Mitteilungen, 1877.

1882. a) Ryder, John A. On the mode of fixation of the fry of the oyster. Bull. U. S. Fish Comm., Vol. II, in kurzem Auszug.
b) Derselbe. A Sketsh of the Life-history of the Oyster,
erschienen mit

1884. White, C. A. A Review of the fossil Ostreidae of North Amer. Rep. U. S. geol. Survey 1884, Vol. IV.

1883. Huxley, T. H. Oysters and the Oyster Question. Engineers Illustr. Mag., 1883.

1883. Zittel, K. A. Beiträge zur Geologie und Paläont. der libyschen Wüste und der angrenzenden Gebiete von Ägypten. Palaeontographica, Bd. XXX, 1. Teil.

1885—1886. Douvillé, H. Examen des fossiles rapportés du Choa par M. Aubry. Bull. d. la soc. géol. de France, 3e sér., tom. XIV, S. 230—231.

1886—1893. Jackson, R. T. Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies. Mém. Boston soc. Nat. Hist., Vol. IV

1888. Derselbe. The development of the Oyster with remarks on allied genera. Proc. Boston soc. Nat. Hist., Vol. 23.

1895. Hyatt, A. Biaplastology and the related branches of biologic research. Proc. Boston soc. Nat. Hist., Vol. 26.

1894/1895. Möricke, W. II. Versteinerungen des Lias und Unterooliths von Chile. Beiträge zur Geol. u. Paläont. von Südamerika, herausgeg. von G. Steinmann. N. Jahrb. f. Min., Geol. u. Pal., Beilage Band IX.

1898. Hill, Rob. Thom and Vaughan, Thom Wayl. The Lower Cretaceous Gryphaeas of the Texas Region. Bull. 151 of the U. St. Geol. Survey.

1902. Reis, O. Das Ligament der Bivalven. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk., Württemberg, Bd. 58, Stuttgart.

1903. Boehm Joh. Über die obertriadische Fauna der Bäreninsel. Kungl. svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 37, Stockholm 1903.

1908. Engel, Th. Geogr. Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., 1908, Schweizerbarth, Stuttgart.

1908. Joly, H. Études géol. sur le Jurassique inférieur et moyen de la bordure Nord-Est du bassin de Paris. Nancy, 1908.

1910. Douvillé, H. Observations sur les Ostréidés, origine et classification. Bull. soc. géol. France, 4° sér., Vol. X, S. 635.

1911. Brandes, Th. Die Borlinghausener Liasmulde im östl. Vorlande der südl. Egge. Neues Jahrb. f. Miner. usw., 1911, I, p. 140.

1912. Derselbe. Die faciellen Verhältnisse des Lias zwischen Harz und Eggegebirge mit einer Revision seiner Gliederung. Neues Jahrb., Beilage Bd. 33, S. 325 ff.

1913. Jaworski, E. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Austern. Zeitschr. f. Indukt. Abstammung u. Vererbungslehre. Bd. IX, Heft 3.

1915. Donvillé, H. Compte rendu de la soc. géol. de France. S. 80. L'évolution du ligament chez les Lamellibranches. Die Zeichnungen dazu siehe unter 1924, Jourdy.

1916. Wedekind. Über die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie. Bornträger 1916.

1917. Rollier, L. Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires. Mém. de la soc. pal. suisse. Vol. XLII.

1920. Klähn, H. Der Wert der Variationsstatistik für die Paläontologie. Ber. d. Nat. Ges. Freiburg i. Br. Bd. XXII. 1920.

1921. Bubnoff, S. von. Die ladinische Fauna von Forno (Mezzovalle) bei Predazzo. Teil II. Verh. des Naturh. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. XIV Bd., 1921.

1921. Dacqué, E. Vergleichende biolog. Formenkunde der niederen fossilen Tiere. Bornträger 1921.

1921. Freyberg, Br. v. Der Aufbau des unteren Wellenkalkes im Thüringer Becken. N. Jahrb. f. Min. Geol. Pal. Beil. Bd. XLV.

1921. Lange, W Über den untersten Lias der Herforder Mulde. Jahrb. der preuß. G. L. A. Bd. 42, 1921, S. 461.

1922. Pratje, O. Fossile kalkbohrende Algen in Liaskalken. Zentralbl. f. Min. usw. S. 299 ff.

1922. Richter, Rud. Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie.
a) 1922. III—VI. Senckenbergiana, Bd. IV, 5.
b) 1924. VII—XI. Senckenbergiana, Bd. VI, 3/4.

1922. Trueman, A. E. The use of Gryphaea in the correlation of the Lower Lias. Geolog. Magazine. Vol. 59. S. 256.

1922. Weigelt, J. Die Bedeutung der Jugendformen karbonischer Posidonomyen für ihre Systematik. Palaeontographica, Bd. 64, Lief. IV bis VI.

1923. Deecke, W. Die Fossilisation. Borntraeger, 1923.

1923. Pratje, O. Lias und Rät im Breisgau. I. Teil, Mitt. d. bad. geol. Landesanstalt. Bd. 9, S. 277. und
II. Teil. Der Fossilinhalt der Rät- und Liasreste am westl. Schwarzwaldrande. Geol. Archiv. 1923. Bd. I, 1923, S. 196 ff.

1924. Häntzschel. Die Einbettungsanlage von Exogyra columba im sächsischen Cenoman-Quader. Senckenbergiana. Bd. VI.

1924. Jourdy. Histoire naturelle des Exogyres. Annales de Paléontologie 1924. Paris.

1925. Deecke, W. Über die Trigonien. Palaeont. Zeitschrift, Bd. VII.

1926. Jaworsky, E. Teil I. Lias und Dogger der Beitr. z. Paläont. und Stratigr. des Lias, Doggers, Tithons u. der Unterkreide in den Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien), Steinmannfestschrift. Sonderband der geol. Rundschau, 1926.

1926. Derselbe. Bemerkungen zur Paläontologie und Stratigraphie des argentinischen Oberlias und Unterdogger. Centralbl. f. Min. etc. 1926. Abt. B. Nr. 8, S. 273—285.

1926. Wasmund, A. Biocoenose und Thanatocoenose. Archiv für Hydrobiologie, Bd. XVII.

1926. Wepfer E. Die Auslaugungsdiagnose auf Gestein und Fossilinhalt. N. Jahrb. f. Min. etc., Bd. 54. Abt. B. 1926.

1927. Weigelt, J. Die Bedeutung der natürlichen Aufbereitung für die Geschiebeforschung. Zeitschr. für Geschiebeforschung, Bd. III, 1927.

1928. Pfannenstiel, M. Über Lösungserscheinungen an Gryphäen des Lias. Centralbl. f. Min. usw., 1928. Abt. B. Nr. 1, S. 51.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Pfannenstiel Max Joseph Jakob

Artikel/Article: Organisation und Entwicklung der Gryphäen. 381-418