

# Archiv für Molluskenkunde

der

Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Herausgegeben von Dr. W. WENZ und Dr. A. ZILCH

---

## Das natürliche System der Najaden.

Von Hans Modell, Lindau/B.

Mit 3 Tafeln.

Seit SIMPSON's großangelegter „Synopsis of the Naiades“ von 1900 und deren Begleitbänden, dem Descriptive Catalogue von 1914 hat die Najadenforschung nicht allzuvieler Fortschritte zu verzeichnen. Die Hauptarbeit der Forscher richtete sich auf Vereinfachung der allzu umfangreich gewordenen Artenliste und auf die Erforschung der anatomischen Verhältnisse einzelner Arten. In dieser Richtung hat namentlich ORTMANN's Arbeit „Notes upon the Families and Genera of the Najades“ von 1912 bahnbrechendes geleistet, aber auch andere Arbeiten ORTMANN's über die Najaden von Pennsylvania, der Tennessee und Cumberland-Fauna wie über Südamerika brachten weitere Ergänzungen auf anatomischem wie systematischem Gebiet.

Der zweite Teil der Forscherarbeit, die Reduzierung der Artenlisten auf natürliche Formengruppen hat ebenfalls eine Reihe wichtiger Arbeiten hervorgebracht, von denen hier nur einige hervorgehoben seien: FRIERSON's „Check list“ der nordamerikanischen Najaden von 1927, die Bearbeitung der asiatischen Najaden von F. HAAS, 1911, begonnen für das Conchyliencabinet und 1923 zu einem vorläufigen Abschluß gebracht und dann mit Einzelabhandlungen fortgesetzt, ferner die Binnenmollusken Afrikas vom gleichen Verfasser 1936. Endlich hat T. IREDALE 1934 die Najaden des australischen Kontinents einer neuen Durchsicht unterzogen.

Von allen genannten Arbeiten schienen einzig die ORTMANN'schen Arbeiten das von SIMPSON zu einem guten Teil auf Vermutungen und Analogieschlüssen aufgebaute System zu unterstützen und zu erweitern. Trotz allem sind unsere anatomischen Kenntnisse

von den Najaden durchaus noch nicht so gut über alle Gruppen verteilt, wie es wünschenswert wäre. Weiter variiert auch die anatomische Struktur in vielen Fällen, sodaß wir auch auf diesem Wege noch lange nicht zur Klarheit darüber kommen werden, was davon als Art- und Gattungsmerkmal, was als individuell aufzufassen ist. Eines steht jedenfalls heute schon fest, daß die von SIMPSON gezogenen weitgehenden Schlüsse, namentlich aus der Verwendung der Kiemen zu Brutzwecken, zu weitgehend waren und somit seine These von der nahen Verwandtschaft etwa der Vierkiemenbrüter oder der Außenkiemenbrüter abzulehnen sind. SIMPSON hat, wie ORTMANN schon 1912 betonte, der Schale und insbesondere der Wirbelskulptur viel zu wenig Beachtung geschenkt, und gerade die Wirbelskulptur hat sich als das entscheidendste Merkmal erwiesen.

Viel, allzuviel ist auf dem Gebiete der Najadensystematik beschrieben worden, selbst wenn man von der bedenkenlosen Artmacherei BOURGUIGNAT's und seiner Schule oder der ihr nicht allzuweit nachstehenden Massenbeschreiberei LEA's absieht. Bei allen Diagnosen tritt immer wieder deutlich hervor, daß die meisten Autoren überhaupt keine Ahnung hatten, was an der Najadenschale wesentlich und unwesentlich ist. So wurden auf die nebensächlichsten Erscheinungsformen Arten aufgestellt, deren Diagnose oft kein einziges wichtiges Merkmal so genau darstellt, daß es auch wieder erkannt werden kann. Das Endresultat war, daß der vielgeplagte Museumsmann die Najaden als ein kleines Schreckgespenst ansah und unsere Museen reichlich mit Falschbestimmungen versehen sind. Auch die Gattungsnamen haben eine nicht zu geringe Inflation erlebt, seit SIMPSON 1900 in größerem Umfang mit der Aufteilung in Untergattungen begann. HAAS, FRIERSON und IREDALE haben dann ihr redlich Teil dazu beigetragen, sodaß bald jede gute Art einen eigenen Gattungsnamen beanspruchen kann. Jedoch ist hier weniger dagegen zu sagen, da ja jede natürliche Art meist auf eine lange Stammesgeschichte mit vielen geologischen Mutationen aufbaut.

Vieles, was noch zu sagen wäre, hat bereits SIMPSON in den Einleitungen zu den beiden genannten Werken gesagt, sodaß ich hier darauf verweisen kann. Leider werden Einleitungen seltener gelesen.

Die Arbeit der meisten Forscher hat sich in den letzten Jahren darauf beschränkt auf literatur-kritischem Wege zur Vereinfachung der Artenzahl zu kommen. Genaueste Prüfung der Originalbe-

schreibung, womöglich des Typus, darauf Einziehung des überflüssigen Namens war der gewöhnliche Weg. Bei genügender Beteiligung kann er uns in 100 Jahren zu einem einigermaßen brauchbaren und handlichen System führen.

Um zu einer Klarheit über die wirklich bestehenden natürlichen Arten und Artgruppen zu kommen, habe ich einen anderen Weg einzuschlagen versucht. Ich habe mich bemüht, das von mir in unseren Museen, namentlich München, Berlin, Stuttgart und Frankfurt gesehene und durchgearbeitete Material zusammen mit dem meiner eigenen Sammlung und das in der überkommenen Literatur zusammengetragene und erfassbare Material ganz unvoreingenommen zu betrachten, etwa so, als ob ich die Ausbeute einer Expedition nach einem unerforschten Planeten vor mir zur Bearbeitung hätte, und habe darauf die von mir in gut zwanzigjähriger Sammeltätigkeit in der Natur gewonnenen Erfahrungen biologischer Art angewendet — und ich bin dabei zu erstaunlichen Resultaten gekommen!

Ich betone ausdrücklich, daß die vorliegende Arbeit der erste Versuch ist, die uns in der Schale der Najaden gegebenen Unterscheidungsmöglichkeiten restlos und gleichmäßig auszunützen zum Aufbau eines natürlichen Systems. Ich erwarte den Einwand: Was ist eine gute Art? und habe darauf die Antwort: Gute Art ist eine Gemeinschaft von Einzeltieren der Najadengruppe, die sich durch die gemeinsame Anlage der Schale (Umrißform der jungen Stücke), gemeinsamen Bauplan der Wirbelskulptur und des Schlosses und — wenn nachprüfbar — des Weichkörpers — sich auf jeden Fall — gut erhaltene Stücke natürlich vorausgesetzt, — von jeder anderen gleichwertigen Gemeinschaft unterscheiden lassen, und lege das Hauptgewicht auf die *U n t e r s c h e i d b a r k e i t*. Und mit dieser Auffassung bin ich heute zu einem System von rund 450 guten Arten für die gesamte rezente Najadenfauna gekommen.

So wichtig die Anatomie sich auf vielen Gebieten der Molluskenforschung erwiesen hat, so wenig darf sie in ihrer Bedeutung für die Najaden überschätzt werden. Wenn wir von allem Nebenwerk absehen, bleiben wenige Punkte übrig, die für die Systematik Wert haben, und diese sind vorwiegend auf die echten Muteliden und ihre direkten Abkömmlinge, die nordamerikanischen Elliptioniden, beschränkt.

Es sind dies:

1. Die Lage des Marsupiums in den Kiemen und die Weiterentwicklung bis zu kompliziertester Struktur. In letzterem Falle

an der Schale durch Verschiedenheit der Geschlechter kenntlich (*Lampsilinae*);

2. Das Zusammenwachsen der Anal- und Supra-anal-öffnungen zu ausgesprochenen Syphonen, an der Schale kenntlich durch Einbuchtung des hinteren Mantelsaumes, gelegentlich auch am Klaffen der Schale. Zusammenhängend ging die Entwicklung meist zur Abschließung des Muschelkörpers durch Verwachsen der unteren Mantelränder. So bei einem Teil der Muteliden.

3. Die Entwicklung eines langen, mit Saugscheibe versehenen Haftfußes, in der Schale ausgeprägt durch besonders verstärkte Retraktormuskeln und Klaffen der Schale am Hinterende. So bei Muteliden und Elliptionen.

Die meisten anderen anatomischen Merkmale gehen Hand in Hand mit Umbildungen der Schale.

Die Schale selbst bietet uns ganz wenige Kennzeichen, die für die Beschreibung und Wiedererkennung wichtig sind — außer den aufgeführten sekundären anatomischen — nämlich:

1. Die biologisch typen-normale, optimale Form der Schale, meist der Jugendschale völlig entsprechend;

2. Die normale Wirbelskulptur, biologisch bei Sumpf- und Strömungs- und Seeformen variierend,

3. Der normale Zahnbau der Art, in gleicher Weise variierend.

Weiteres Hilfskennzeichen kann die Perlmutterfarbe bei einigen nordamerikanischen, südamerikanischen und afrikanischen Artgruppen sein. Jedoch ist anzunehmen, daß es sich hier um eine habituell gewordene Erwerbung in geologisch einheitlichen Gebieten handelt (orange- und rot-Färbung in tropischen Hochländern, blau-Färbung in tropischen Tiefländern, violett-Färbung in Nordamerika). Ferner ist bei afrikanischen und südamerikanischen Muteliden ohne Schloß die häufig zu einem Haken ausgezogene Ligamentalbucht ein brauchbares Unterscheidungsmerkmal.

Für die fossilen Najaden liegen die Verhältnisse schwieriger, da wir meist nur unvollständige Reste haben. So wurden die meisten Arten, bei denen man Schloßzähne sah oder vermutete zu *Unio* gestellt und wo Schloßzähne fehlten, zu *Anodonta*. Noch HENDERSON 1935 benützte diese beiden Gattungen in diesem Sinne. M. E. zu Unrecht, denn sie entsprechen heute genau umrissenen Artgruppen und sind kein Schuttanlageplatz. Im übrigen habe ich die fossilen Najaden bereits, soweit z. Zt. möglich, in das System einzubauen versucht.

Da es unmöglich ist, mit den bisher üblichen, meist ziemlich nichtssagenden Bezeichnungen für die einzelnen Teile des Najadenschlosses und der Wirbelskulptur genaue Beschreibungen zu geben, muß ich diese Teile eindeutig neu benennen an Hand einiger Zeichnungen. Siehe Tafel 6 und die Erklärung hierzu.

Das Schloß der Najaden ist in seinem Grundplan sehr einfach gebaut. Es besteht aus zwei Lamellenpaaren in der linken Schale und zwei Einzellamellen in der rechten Schale. Der Versuch v. IHERING's, STOLICZKA's und anderer es von einem taxodonten Schloß abzuleiten, ist irrig und beruht auf einer Überschätzung einer Einzelwahrnehmung am Schloß der afrikanischen Muteliden-Gruppe *Iridina*. Deren Schloß ist aber nicht ursprünglich taxodont, sondern ein Aushilfsschloß, das nach Verlust des echten Schlosses durch Querriefung der noch vorhandenen Schloßplatte neugebildet wurde nach dem Satze von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung.

Wäre ein taxodontes Schloß wirklich das ursprüngliche Najadenschloß, so müßten davon mehr Spuren heute noch vorhanden sein. Sie fehlen aber völlig. Wichtig und zur Beschreibung brauchbar ist allein das Schloß der linken Schale, da es etwas komplizierter ist und somit bessere Beschreibungsmöglichkeit bietet. Ich gebe auf Tafel 6 ein Schema des ursprünglichen Najadenschlosses. Es bedeuten darin: I = Vorderer Kardinalzahn, II = hinterer Kardinalzahn, III = unterer Lamellenzahn, IV = oberer Lamellenzahn, gleichgültig, ob insbesondere die Kardinalzähne als Lamellen oder dicke Zähne ausgebildet sind. Die Bezeichnung als Pseudokardinalzähne in der Najadengruppe ist irreführend und wertlos.

Die Wirbelskulptur der Najaden hat eine reiche Entwicklung hinter sich. Bei Muteliden finden wir noch das einfachste Stadium, kleine, unscheinbare und unregelmäßige Pünktchen. Im Übrigen hat die Mutelidengruppe eine regelmäßige Skulptur entwickelt, die aus zwei Bogen besteht, die sich am Wirbel unter flachem Winkel treffen (Fig. Ea). Die gleiche Skulptur besitzt die ganze von Muteliden direkt abstammende Familie der Elliptioniden. Die echten Unioniden dagegen haben die beiden Bögen der Muteliden nochmals an der Arealkante und am vorderen Wirbelrand unterteilt, sodaß vier Bögen entstehen, die ich benennen muß. Es sind: 1. Anlaufbogen, 2. vorderer Bogen, 3. hinterer Bogen, 4. Areal falten. (Fig. C, D). Daraus entstehen alle so kompliziert erscheinenden Najadenskulpturen. Auf Einzelheiten komme ich bei den einzelnen Gruppen zu sprechen. Zur Veranschaulichung verweise ich auf Tafel 6.

Die Entwicklungsmöglichkeit der Najadenschale geht nach drei Richtungen:

1. Stillwasserformen mit möglichster Verringerung des Schlosses bis zum völligen Verschwinden desselben (Anodonten-form).

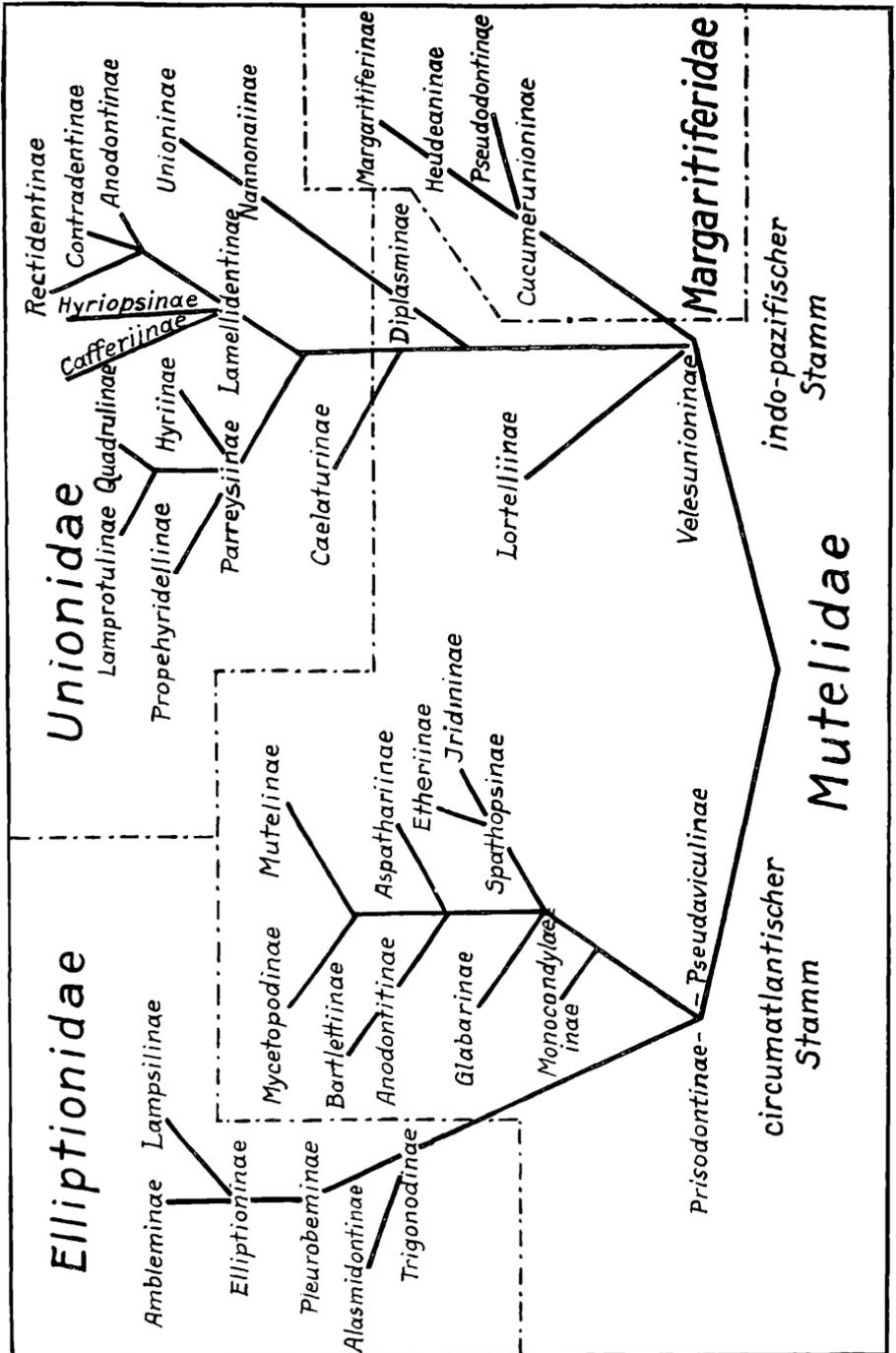
2. Form des normal bewegten fließenden Wassers mit Verkürzung der vorderen Lamellenbögen des Schlosses zu eigentlichen Kardinalzähnen (Unionen-form), Fig. G.

3. Seeformen bezw. Brandungsformen mit Verstärkung des Schlosses und Umbildung der Schale in Richtung auf hochdreieckige bis hochviereckige, Rollstein-ähnliche Schalenform (Quadrula-form), Fig. H.

Nach diesen etwas langwierigen, aber notwendigen Ausführungen, muß ich noch etwas bei der Stammesgeschichte der Najaden verweilen zum Verständnis der darauf aufgebauten Systematik.

Die ganze Gruppe der Najaden stellt ein in sich geschlossenes Ganzes dar, eine ausschließlich an das Leben im Süßwasser angepaßte Gruppe der Lamellibranchiata. Soweit es mir bis heute möglich ist, darüber ein Urteil abzugeben, steht die Gruppe der Trigonien außerhalb des Najadenstammes und seiner Vorläufer. Enger gehören dagegen die Najaden im weiteren Sinne und die Cardinien zusammen. Es erscheint sogar wahrscheinlich, daß die Cardinien ein wieder ins Meer zurückgekehrter Zweig sind, was in dem ewig inselhaften und bewegten Europa des Mesozoikums nicht verwunderlich wäre und durch eine Reihe gleichartiger Merkmale belegt werden kann.

Ob wir den engeren Najadenstamm bereits mit der *Fordilla troyensis* BARRENDE aus dem mittleren Cambrium von New-York beginnen lassen dürfen oder mit der unter-devonischen *Amnigenia catskillensis* VANUXEM, ist noch ungeklärt. Als erste in der Stammbaumreihe dürfen wir aber die Familie der *Anthracosiidæ* ansprechen, die in weltweiter Verbreitung vom Carbon bis zur Trias durchgehen. Aus ihren zwerghaften Formen haben sich, wohl zur Perm-Zeit und auf allen Kontinenten gleichzeitig, die Stämme der Najaden entwickelt. Erhalten geblieben ist uns von dieser ältesten Entwicklung nichts. Wir dürfen jedoch als gesichert annehmen, daß der Najadentypus dieser ersten Zeit ziemlich einheitlich war und im Schalenbau und der noch fehlenden Skulptur weitgehend den Formen entsprach, die wir als letzte Überreste jener Fauna ansehen dürfen, in Südamerika die Gattung *Prisodon* SCHUM., in Afrika *Pseudavicula* SIMPS, und in Australien *Velesunio* IRED.



Hans Modell: Das natürliche System der Najaden.

Die um diese Zeit einsetzende Trennung, erst der Nordkontinente von den Südkontinenten, dann die Zerreiung des Sdkontinentes selbst, schrieb den weiteren Entwicklungsweg vor. Sdamerika, in seiner ursprnglichen Muteliden-Fauna noch weitgehend mit Afrika zusammenhngend, hat diese Fauna bis heute durchwegs zu fast oder ganz schlolosen Formen weiterentwickelt, die sicher auch in ihrer Anatomie starke Umwandlungen erfahren haben. Es sind dies die Unterfamilien Anodontitinae, Glabarinae, Mycetopodinae, Monocondylaeinae und als Sonderentwicklung eine aus den Anodontitinae hervorgegangene Unterfamilie von Swasseraustern, die Bartlettiinae. Gelegentliche sptere Verbindungen von krzerer Dauer haben auch eine Art der Spathopsinae und eine Art der Iridininae aus Afrika einwandern lassen. Wichtiger aber wurde ein Verbindung mit dem nordamerikanischen Kontinent, die wohl schon vor der Trias eintrat. Sie brachte nach Nordamerika neben schon fertig ausgebildeten Mycetopodinae mit reduziertem Schlo auch die Grundform der damaligen Unionenformen mit, kleine Najaden vom Typus des „*Unio*“ *gallinensis* MEEK, *cristonensis* MEEK, die wahrscheinlich der Ausgangspunkt der Weiterentwicklung in Nordamerika wurden. VAN DER SCHALIE hat sie zur Gattung *Trigonodus* ALB. gestellt. Von ihnen geht die Entwicklung sehr rasch weiter zu den Pleurobemininae, die ORTMANN bereits als Vorlufer seiner *Elliptio* ansah — dann endlich zu echten Elliptioninae, unter gleichzeitiger besserer Ausbildung der Strichskulptur, und endlich zu quadrulinen Formen, den heutigen Amblesmininae. Schon frher hatte eine Unterfamilie mit der Reduzierung des Schlosses begonnen und in eigenartiger Weise mit dem oberen Lamellenzahn angefangen diesen ganz und die andere Lamelle groenteils aufgegeben (*Alasmidontinae*), eine Art ist sogar bis zur Ausbildung einer anodontinen Form gelangt. Eine weitere Unterfamilie hat, von echten Elliptionen in verschiedenen Stmmen ausgehend, die Kiemenbrut auf das Hinterende der ueren Kieme beschrnkt und durch Faltung oder Aufrollen des Brutraumes fr eine bessere Wasserdurchlftung gesorgt. Ob diese extreme Spezialentwicklung gerade als Hchstentwicklung bezeichnet werden kann, erscheint mir fraglich, jedenfalls ist es das hchste, was die Najaden in der Brutpflege erreicht haben. In anderer Hinsicht ist gerade diese Gruppe sehr primitiv geblieben, wie ihr Glochidium und ihre unmittelbar an afrikanische Muteliden anschlieende Wirbelskulptur beweist. In der unteren Kreide ist diese Entwicklung im wesentlichen bereits vollendet gewesen. Irgendeinen Ausbreitungsversuch hat sie nie gemacht.

Die afrikanischen Muteliden haben neben dem einen auch in den Schloßzähnen noch ursprünglichen Relikt der *Pseudavicula* in der Hauptsache Parallelreihen zu den Südamerikanern entwickelt, die Unterfamilien der Mutelinae, Aspathariinae und Spathopsinae, von welcher letzteren eine Art später nach Südamerika übergewandert ist. Als Sonderentwicklungen können wir feststellen die Iridininae, die nach Verlust des Schlosses — wie bei ihrer Stammgruppe den Spathopsinae — die Schloßplatte durch Querrippung in ein neues Schloß umwandelten, dann die Etheriinae, die von den Aspathariinae ausgehend wie die südamerikanischen Bartlettiinae zur Austerform gelangten und zu denen vermutlich auch die indische Süßwasserauster, die *Pseudomulleria* ANTH. gehört. Im übrigen hat Afrika anscheinend nichts direkt zur Weiterentwicklung beigetragen.

Der dritte große Südkontinent Australien erscheint gegenüber dem heutigen Afrika und Südamerika in seiner Muteliden-Fauna altertümlicher insofern, als alle noch Schloßzähne besitzen bzw. in deren Rückbildung nicht sehr weit fortgeschritten sind. Die Unterfamilie der Lortzellinae JR. bildet eine Parallele zu den Mycetopodinae und Mutelinae der anderen Südkontinente und ist mit einer Gattung später nach Südostasien vorgedrungen. Die andere Unterfamilie, die Velesunioninae IR. zeigt heute noch die Stufen der Umwandlung vom reinen Lamellenschloß zu unionidem Schloß, bleibt aber dabei skulpturlos.

Wahrscheinlich müssen wir auch die Entwicklung der Familie der Margaritanae auf Australien zurückführen, deren ursprüngliche Skulptur nur aus den beiden mittleren Bögen besteht, die beiderseits mit kleinen Aufstrichen versehen sind. Jedenfalls hat Australien von dieser Familie die primitivste Unterfamilie, die Cucumerunioninae JR., bewahrt und die übrigen Unterfamilien sind in unmittelbarer Nähe in Südostasien noch heute verbreitet, so die Heudeaninae, die Pseudodontinae mit reduziertem Schloß und die echten Margaritiferae. Die spätere Verbreitung der ganzen Familie fällt in die oberste Kreide und das Eozän, eine weitere Hauptwanderung der Pseudodontinae nach Europa und Nordamerika in das Spätmiozän bis Pliozän und die letzte circumpolare Wanderung der *Marg. margaritifera* L. in das Spätpliozän.

Das schwierigste Problem bietet einstweilen noch der Anschluß der echten Unioniden an die Muteliden. Nach einem Zwischenstadium, entsprechend den amerikanischen Trigoniden, die in Europa

in den Raibler Schichten der Trias durch *Trigonodus* vertreten sind, während in Indien die noch heute lebenden skulpturlosen Diplasminen dieser Zeit entsprechen dürften, scheinen sie ebenfalls an die Velesunionen Australiens anzuknüpfen, vielleicht zu einer Zeit, als Australien entsprechend der Theorie WEGENER's noch weiter im Westen lag. Die Fauna des indischen Kontinentalblocks repräsentiert ja schon ein weiter fortgeschrittenes Stadium. Der Schloßbau entwickelt sich langsam weiter zum Unionenschloß, die Skulptur ist insofern primitiver als zwar Anlaufbogen und Arealfalten ausgebildet und getrennt sind, die beiden mittleren Bogen aber im völligen Gegensatz zur muteliden Skulptur miteinander einen spitzen Winkel nach unten bilden. Da ein guter Teil der diese Skulptur tragenden Gruppen bald zur echten Unionenskuulptur übergeht, können wir bei dieser Parreysienskuulptur sagen, daß ihre Erscheinung als zeitgebundener Typencharakter im Sinne der DACQUÉ'schen Typenlehre aufzufassen ist. Wohl im indischen Raume, wo heute noch alle Grundformen leben, erscheinen in rascher Aufeinanderfolge die drei Zweige der Parreysiinae, Lamellidentinae und Nannonaiinae.

Die Parreysiinae, mit ausgesprochener „Radialskulptur“ versehen, leben heute noch in Vorderindien weiter und haben sich in Ostasien und Europa zu den mit unionider Skulptur versehenen Lamprotulinae weiterentwickelt. Bereits in der Trias taucht in Nordamerika die Unterfamilie Parreysiinae selbst auf und neben ihr die Hyriinae. Während sich aber die Parreysiinae Nordamerikas allmählich in der Jura- und Kreidezeit in Quadruolinae analog zu den Lamprotulinae umwandeln, haben die Hyriinae heute ganz Südamerika besetzt und im Pliozän nochmals einen Vorstoß nach Nordamerika gemacht, zusammen mit den Riesenfaultieren Südamerikas. Ein letzter Zweig der Parreysiinae, die Propehyridellinae IR. dauert heute noch in Australien aus.

Die Lamellidentinae, ursprünglich ebenfalls mit der V-Skulptur versehen, aber mit vollständigem Lamellenschloß, werden durch fast unmerkliche, noch heute nicht verwischte Übergänge Vorläufer einer Reihe von Unterfamilien, die aber durchwegs Unionenskuulptur tragen. Zunächst der Cafferriinae, heute auf Südafrika beschränkt, und der Hyriopsinae, die im Tertiär zu starker Schalenentwicklung kommen und heute noch mit *Hyriopsis* und *Dipsas* die größten lebenden Najaden stellen, andererseits aber die Zähne, bes. die Kardinalzähne z. T. reduziert haben. Seit dem

Miozän bis zum Ende des Pliozäns sind sie auch in Europa vertreten gewesen. Ein weiterer Zweig der Lamellidentinae spaltet sich in die Contradentinae, die Rectidentinae und die Anodontinae auf. Erstere bleiben auf Südostasien beschränkt, die Rectidentinae gehen nach Verlust ihres Schlosses auf Wanderung nach Europa und Nordamerika, und die Anodontinae verlieren gleichfalls ihr Schloß und erobern dafür die ganzen Nordkontinente. Eine weitere Unterfamilie, die Caelaturinae Afrikas, bildet den Übergang zu den Nannonaiinae Ostindiens. Auch hier ist die Ausgangsskulptur V-förmig, wird aber bereits innerhalb der Stammgruppe zur Unionenskulptur umgewandelt, die später bei einer einzigen Gattung (*Cuneopsis*) einen Rückschlag in eine scheinbare V-Skulptur erfährt. Im übrigen geht die Entwicklung fast lückenlos zu echten Unioninae weiter und diese haben seit der oberen Kreide Europa und Asien besetzt, Nordamerika aber nie erreicht.

Damit sehen wir das Faunenbild der heutigen Najaden schon in geologisch früher Zeit, zur oberen Kreide, im wesentlichen abgeschlossen. Nur wenige, meist den höheren Entwicklungsstufen der Unioniden angehörige Gruppen haben im Tertiär noch weitere Fortschritte gemacht. Auch der letzte Versuch zur Ausbildung neuer quadruliner Formen im europäischen Pliozän, der in der anbrechenden Eiszeit scheiterte, wurde von diesen jungen Gruppen getragen.

Das hier gegebene umfassende Bild der Entwicklungsgeschichte der Najaden ist sicher ebenso interessant wie die Entwicklung der Säugetiere. Mit Altmeister BÖLSCHE ließe sich auch ein Band „Muschelwanderungen in der Urwelt“ schreiben.

Ich hoffe in absehbarer Zeit die Unterlagen für diese Arbeit veröffentlichen zu können. Eine Zusammenstellung der wichtigsten Skulpturformen füge ich bei. Sie werden dem Leser von der Wahrscheinlichkeit der gegebenen Darstellung einen Begriff geben können. Der ebenfalls beigegebene „Stammbaum“ soll natürlich kein Stammbaum im Sinne der HAECKEL'schen Schule sein, sondern nur eine Darstellung der Verbindungslinien bzw. der Verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gruppen der Najaden. Er läßt aber bei aller räumlichen Beschränkung der Darstellung einige wichtige Punkte erkennen, die bisher noch nicht besprochen werden konnten, nämlich die Aufteilung der ursprünglich einheitlichen Entwicklung in zwei Stämme: einen circum-atlantischen Stamm, in

seinem südlichen Teil bereits anodontin zu Ende entwickelt, in seinem nördlichen Teil, den Elliptionidae, bei erhaltenem Schloß zu höherer Entwicklung gelangt, und einen indo-pazifischen Stamm, dessen Muteliden zum größten Teil sich zu moderneren Formen weiterentwickelt und nach Abspaltung der älteren Margaritiferinidae die modernen Unioniden hervorgebracht haben. Diese und nicht die einseitig hochspezialisierten Lampsilinae betrachte ich als die einzigen noch weiter entwicklungsfähigen Najaden.

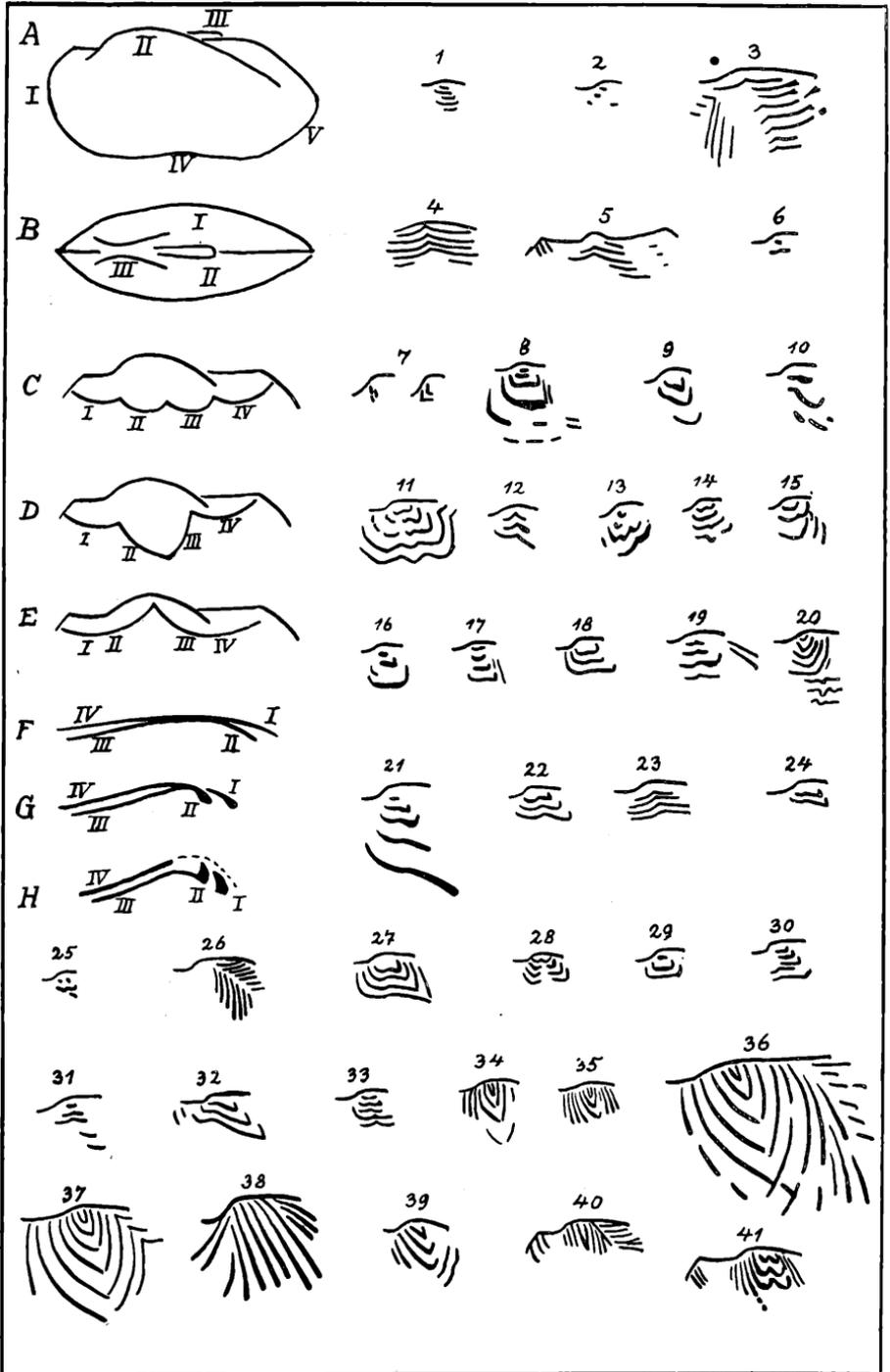
In der nun folgenden Zusammenstellung mußte ich eine Reihe der mittelamerikanischen Formen in ihrer Zuteilung zu den Unterfamilien der Elliptioninae, Lampsilinae und Quadrulinae als fraglich behandeln. Auch FRIERSON'S Zusammenstellung und Zuteilung bedarf noch sehr der Nachprüfung. Mir selbst war sie bei der Unvollständigkeit und Verworrenheit der Literatur und dem spärlichen in deutschen Museen vorhandenem Material bisher unmöglich. Ebenso muß ich mir einen großen Teil der Fossilien für eine spätere Darstellung vorbehalten.

#### Tafel 6.

- Fig. A. Umriß einer Unio: I = Vorderrand, II = Wirbel, III = Oberrand, IV = Unterrand, V = Hinterrand (Schnabel).  
 Fig. B. Ansicht von Oben: I = rechte Schale, II = linke Schale, III = Wirbel.  
 Fig. C. Unionidenskulptur. I = Anlaufbogen, II = vorderer Bogen, III = hinterer Bogen, IV = Arealfalte.  
 Fig. D. desgl. Parreysien oder V-Skulptur.  
 Fig. E. desgl. Aspatharienskulptur.  
 Fig. F. Lamellenschloß. I = Vorderer Kardinalzahn, II = hinterer Kardinalzahn, III = unterer Lamellenzahn, IV = Oberer Lamellenzahn.  
 Fig. G. Unio-Schloß.  
 Fig. H. Quadrula-Schloß.

#### Wirbelskulpturen (wenig vergrößert)

- Glabarinae: 1. *Glabaris trigonus* SPIX, Spathopsinae: 2. *Spathopsis wahlbergi* KR., Aspathariinae: 3. *Asp. rugifera* DKR., 4. *Asp. pfeifferiana* BERN., 5. *Asp. rubens* LAM., Jridininae: 6. *Jrid. ovata* SW., Pleurobemininae: 7. *Pleurob. mytiloides* RAF., Alasmidontinae: 8. *Alasm. undulata* SAY, 9. *Pressodonta calceola* LEA, 10. *Pegias fabula* LEA, 11. *Platynaias viridis* RAF., 12. *Simpsoniconcha ambigua* LEA, 13.—15. *Strophitus undulata* SAY, 16. *Anodontoides ferussacianus* LEA, Elliptioninae: 18. *Ell. buckleyi* LEA, 19. *Ell. dilatatus* RAF., 20. *Unio merus tetralasmus* SAY, Ambleminae: 21. *Amblema plicata* RAF., Lampsilinae: 22. *Lamps. fasciata* RAF., 23. *Lamps. teres* RAF., 24. *Lamps. recta* LAM., 25. *Ptychobr. fasciolare* RAF., Cucumerunionae: 26. *Cuc. beccarianus* TAPP., Heudecaninae: 27. *Heud. murinum* HEUDE, Margaritiferinae: 28. *Marg. margaritifera* L., 29. *Cumberl. monodonta* SAY, Pseudodontinae: 30. *Pseud. inoscularis* GLD., 31. *Monodontina vondembuschiana* LEA, 32. *Obovalis loomisii* SIMPS., 33. *Microcond. compressa* MKE., Hyriinae: 34. *Dipl. chilensis* GRAY, 35. *Dipl. rhuacoicus* ORB., 36. *Hyria rugosissima* SOW., 37. *Dipl. fluctiger* LEA., 38. *Castalia quadrilatera* ORB., Propelyridellinae: 39. *Pr. nepanensis* CONR., Parreysiinae: 40. *Parr. corrugata* MÜLL., 41. *Acuticosta chinensis* LEA.



Hans Modell: Das natürliche System der Najaden.

## I. Fam. *Mutelidae* (GRAY) IHERING 1893.

Das Lasidium v. IHERING's als Glochidien-Stadium der *Mutelidae* ist seit seiner Entdeckung nicht wieder gefunden worden, bleibt also immer noch fraglich. Wenn tatsächlich existierend, würde es besagen, daß auch dieses Frühstadium der *Muteliden* bereits eine weitgehende Sonderentwicklung und Reduzierung durchgemacht hat und womöglich mit dem ursprünglichen Larvenstadium der *Najaden* identisch sein kann. Wir haben es vielmehr mit einer Form zu tun, die die vielfach bei den *Muteliden* der Jetztzeit angestrebte Abschließung des Tieres in eine cylindrische Schale vorausnimmt. In der Auffassung der Familie schließe ich mich v. IHERING an, trenne also die *Hyriinae* ORTMANN's als gänzlich heterogen ab, nehme allerdings dafür die skulpturlos gebliebenen primitiven Formen auch Australiens herein.

Die Hauptmasse der heutigen *Mutelidae* ist schloßlos geworden, doch leben heute noch einige Gruppen in Australien und Indien, die das ursprünglich allen *Muteliden* zustehende Lamellenschloß erhalten haben. Vereinzelte Sonderentwicklungen, das schein-taxodonte Schloß der *Iridininae* und die Austern-ähnliche Entwicklung der *Bartlettiinae* und *Etheriinae* erklären sich aus speziellen Anpassungen in den unendlich langen Zeiträumen ihrer Existenz. Die Definition der Familie muß infolgedessen sehr weitgreifend sein:

*Najaden* mit ursprünglich fehlender, später punktförmig oder als, vom Vorder- zum Hinterrande reichende Doppelbogen mit der Spitze am Wirbel, entwickelter Skulptur, ursprünglich mit Lamellenschloß (linke Schale 2 Cardinallamellen, 2 Seitenlamellen, rechte Schale 1 Kardinal-, 1 Seitenlamelle), das später völlig reduziert wurde und dann häufig durch eine dreieckige bis hackenförmige Ligamentalbucht am Hinterende abgeschlossen wird. Anatomisch besteht Neigung zur Syphonenbildung der Anal- und Supraanalöffnung, zur Verwachsung des unteren Mantelrandes und zur Ausbildung eines pilzförmigen Haftfußes.

Heutige Verbreitung: Südamerika bis südliches Mittelamerika, Afrika südlich der Sahara, Indien, Australien, Neuguinea und Neuseeland.

### A. Südamerikanische Entwicklungsreihe.

#### 1. Subfam. *Prisodontinae* n. subfam.

Typenart: *Prisodon syrmatophorus* VAN MEUSCHEN 1781. Letzter Rest ehemals vollbezahnter *Muteliden* in Südamerika. Schloß aus

Lamellen bestehend, Wirbelskulptur fehlend. Verbreitung: Hochland von Guayana (Archiguayana v. IHERING) bis zum Amazonas. Einzige Gattung: *Prisodon* SCHUMACHER 1817.

2. Subfam. *Monocondylaeinae* n. subfam.

Typenart: *Monocondylaea paraguayana* ORBIGNY 1835. Wirbelskulptur fehlt, Schloß weitgehend reduziert in zwei Phasen. Die erste mit noch vorhandener Schloßplatte und aufgesetzten Zähnen, die zweite ohne Schloßplatte, die Zähne scheinbar aus dem Schalenrand hervorgehend. Seitenzähne völlig verschwunden, links ein Kardinalzahn erhalten.

Hierher die Gattungen: 1. Phase: *Iheringella* PILSBRY 1893, *Marshalliella* HAAS 1931, *Diplodontites* MARSHALL 1922, *Tamsiella* HAAS 1931. 2. Phase: *Monocondylaea* ORB. 1835, *Fossula* LEA 1870.

Verbreitung: Tropisches Südamerika östlich der Anden.

3. Subfam. *Glabarinae* n. subfam.

Typenart: *Glabaris exoticus* LAMARCK 1819 (= *Gl. trapesialis* LAM. 1819). Anodontine Entwicklung ohne Schloßzähne, jedoch mit erhaltener Schloßplatte und dreieckiger bis hackenförmiger Ligamentalbucht. Perlmutter weiß, bläulich bis rot. Parallelentwicklung zu den afrikanischen Aspathariinae.

Hierher: Gattung *Glabaris* GRAY 1847 mit den Artgruppen *mortonianus* LEA 1834, *patagonicus* LAM. 1819, *trigonus* SPIX 1827, *trapesialis* LAM. 1819 und Gattung *Leila* GRAY 1840.

Ich sehe mich gezwungen, den von SIMPSON 1900 wieder eingeführten Gattungsnamen *Glabaris* GRAY für die aufgeführten Artgruppen wieder zu verwenden, da der Name *Anodontites* sich auf andere Artgruppen bezieht, die in ihrer anodontinen Umwandlung bedeutend weiter fortgeschritten sind, also wohl schon früher damit begonnen haben.

Verbreitung: Tropisches Südamerika und südliches Mittelamerika.

4. Subfam. *Anodontitinae* n. subfam.

Typenart: *Anodontites crispatus* BRUGUIÈRE 1792.

Wirbelskulptur fehlt. Schale langgestreckt bis messerförmig. Schloßplatte fast verschwunden, Ligamentalbucht hackenförmig. Perlmutter blaugrau bis blaugrün. Die bei tropischen Formen erscheinende Schalenskulptur, „festons“ genannt, ist nicht einmal als Artcharakter verwertbar.

Hierher: *Anodontites* BRUG. 1792 mit den Artgruppen *crispatus* BRUG. 1792 und *tenebricosus* LEA 1843.

Verbreitung: Tropisches Südamerika.

5. Subfam. **Bartlettiinae** n. subfam.

Typenart: *Bartlettia stefaninii* MORICAND.

Austern-artige Umbildung der Anodontitinae mit deren spitzen Ligamentalbucht-hacken, breiter Schloßplatte und blaugrünem Perlmutter. Leben eingewachsen im Kalksinter von Fälen (*Bartlettia*) oder angeheftet auf Sandgrund der Flüsse (*Acostaea*).

Hierher: *Acostaea* ORBIGNY 1835, *Bartlettia* H. ADAMS 1870.

6. Subfam. **Mycetopodinae** n. subfam.

Typenart: *Mycetopoda siliquosa* SPIX 1827.

Wirbelskulptur fehlt. Schloßplatte völlig verschwunden. Ligamentalbucht lang und flach. Perlmutter bläulich. Schalen am Hinterende klaffend. Saugfuß ausgebildet.

Hierher: *Lamproscapha* SWAINSON 1840, *Mycetopoda* ORBIGNY 1835, *Mycetopodella* MARSHALL 1927.

Verbreitung: Tropisches Süd- bis Mittelamerika. Fossil seit der Trias von Nordamerika bekannt.

**B. Afrikanische Entwicklungsreihe.**

7. Subfam. **Pseudaviculinae** n. subfam.

Typenart: *Pseudavicula johnstoni* SMITH 1893.

Schloß mit vollständigen Lamellen, Wirbelskulptur fehlt. Parallele zu *Prisodon*.

Hierher: *Pseudavicula* SIMPSON 1900. Mweru-See.

8. Subfam. **Spathopsinae** n. subfam.

Typenart: *Spathopsis wahlbergi* KRAUSS 1848.

Langovale bis langquadratische Arten mit Schloßplatte, ohne Zähne. Wirbelskulptur einzelne Punkte. Perlmutter rötlich-orange. Ligamentalbucht hackenförmig.

Hierher: *Spathopsis* SIMPSON 1900 in Afrika und mit einer Art im Guayanagebiet Südamerikas.

9. Subfam. **Iridininae** n. subfam.

Typenart: *Iridina exotica* LAMARCK 1819.

Weiterentwicklung der Spathopsinae durch Wiedereinführung eines scheinaxodonten Schlosses, entstanden in den großen afrikanischen Seen durch Riefung der Schloßplatte. Punktskulptur schwach angedeutet.

Hierher: *Iridina* LAM. 1819, *Pleiodon* CONRAD 1834, *Cameronia*

BOURG. 1879, eine fossile Art (Oberkreide oder Untereozän) im Staate S. Paulo, Brasilien, sonst tropisches Afrika im Tanganyika, Tschad und westafrikanischen Flüssen.

10. Subfam. *Aspathariinae* n. subfam.

Typenart: *Aspatharia rugata* DUNKER 1848 (= *Asp. kamerunensis* ORTM. & WALKER).

Kurzovale bis langgestreckte Arten mit dreieckiger Ligamentalbucht, Schloßplatte, aber ohne Zähne. Perlmutter weiß bis bläulich und rot. Wirbelskulptur Doppelbogen, die sich unterm Wirbel in flachem Winkel treffen. Vertritt die südamerikanischen Glabarinae und zum Teil Anodontitinae.

Hierher: *Asphatharia* BOURG. 1885, mit *pfeifferiana* BERNADIN. *rubens* LAM., *Leptospatha* ROCH. & GERMAIN 1904, *Arthropteron* ROCHEBRUNE 1904, wobei die *Asp. petersi* MARTENS ein engeres Analogon zu den Anodontitinae bildet.

Verbreitung: Tropisches Afrika.

11. Subfam. *Etheriinae* n. subfam.

Typenart: *Etheria elliptica* LAMARCK 1807.

Austern-ähnliche Entwicklung mit Schloßplatte und Ligamentalbucht, vermutlich aus der Aspathariinen-Gruppe der *rubens* LAM. hervorgegangen.

Hierher: *Etheria* LAM. 1807 im tropischen Afrika und Nord-Madagascar, *Pseudomulleria* ANTHONY 1907 in Südindien.

12. Subfam. *Mutelinae* ORTMANN 1911.

Typenart: *Mutela dubia* GMELIN 1791.

Im Gegensatz zu ORTMANN schränke ich die Unterfamilie auf die afrikanischen Angehörigen um *Mutela dubia* GM. ein.

Langgestreckte, dünnchalige Formen, analog den Mycetopodinae, Schale an beiden Enden klaffend. Perlmutter bläulich. Keine Wirbelskulptur; Syphonentwicklung und vermutlich Haftfuß.

Hierher: *Mutela* SCOPOLI 1777, *Chelidonopsis* ANCEY 1887, *Pseudospatha* SIMPSON 1900, *Brazzaea* BOURG., *Moncetia* BOURG. 1885.

Verbreitung: Tropisches Afrika.

C. Indische Entwicklungsreihe.

13. Subfam. *Diplasminae* n. subfam.

Typenart: *Diplasma vitrea* RAF. (= *Nodularia olivaria* LEA et auct.).

Kleine Formen mit glasiger Schalenstruktur, ohne Skulptur und schwachen unioniden Zähnen. Ein Überrest einer sehr alten Entwicklungsstufe, die in Nordamerika durch die Trigonodinae vertreten wird. Vermutlich stehen sie den Vorläufern der Unionidae sehr nahe.

Hierher: *Diplasma* RAF. 1831 in Assam, Ostindien.

#### D. Australische Entwicklungsreihe.

##### 14. Subfam. *Velesunioninae* IREDALE 1934.

Typenart: *Velesunio balonnensis* CONRAD 1850.

Wirbel und Schale glatt. Schloß vollständig lamellident, zum Teil in Umbildung zum Unionenschloß. Wirbel selten „scheinbar gewinkelt“ (bei *Hydrunio*).

Hierher: *Velesunio* IREDALE 1934, *Westralunio* IREDALE 1934, *Centralhyria* IREDALE 1934, *Hyridunio* IREDALE 1934, *Alathyria* IREDALE 1934.

Verbreitung: Australien, Neuguinea, Neuseeland.

Diese Unterfamilie, bzw. ihre geologischen Vorgänger, ist der Ausgangspunkt für sämtliche Entwicklungsreihen der indopazifischen Gebiete geworden. Auch ihre heutigen Formen haben die Entwicklung der atlantischen Reihe zur anodontinen Form nicht mitgemacht, vielleicht infolge der zunehmenden Austrocknung Australiens.

##### 15. Subfam. *Lortiellinae* IREDALE 1934.

Typenart: *Lortiella rugata* SOWERBY 1868.

Langgestreckte Arten, jüngere Parallelreihe zu den Mycetopodinae und Mutelinae. In den älteren Stadien noch Lamellenschloß, das später rudimentär wird. Zum Teil Grabfuß entwickelt. Skulptur (bei *Solenaia*) „schwache konzentrische Doppelbögen“.

Hierher: *Lortiella* IREDALE 1934, *Solenaia* CONRAD 1869.

#### II. Fam. *Elliptionidae* n. fam.

Ausgehend von den südamerikanischen Vorstadien der heutigen Muteliden entwickeln sich in Nordamerika, spätestens seit der Triaszeit die Elliptioniden, die immer auf Nordamerika beschränkt geblieben sind. Die ältesten bekannten Formen haben kurzovalen Umriß, keine Skulptur, daran schließen sich kurzovale Formen mit unionidem Schloß, dann Unioniden-ähnliche Formen mit anschließenden quadrulinen Formen, als Seitenlinien eine Gruppe mit teils

oder ganz reduziertem Schloß und endlich als höchste Entwicklung die *Lampsilinae* mit spezialisiertem Brutapparat. Die Primitivität der ganzen Gruppe wird durch die Wirbelskulptur, die unmittelbar auf die *Aspatharien*-Skulptur zurückgeht, bewiesen, sowie durch das hakenlose Glochidium, das ein parasitäres Jugendstadium an Fischen ausschließt. Als zeitlich und biologisches Analogon ist die Familie der *Margaritiferidae* aus der indopazifischen Entwicklungsreihe zu betrachten. Die Definition der Familie lautet etwa: Najaden Nordamerikas mit vollständigem bis fehlendem Schloß, Wirbelskulptur in der Regel auf die beiden inneren Bögen beschränkt, deren hinterer in flachem Winkel an den vorderen stößt. Der hintere Bogen kann durch starken Aufstrich den Charakter eines Hakens erhalten (*Alasmidontinae*) oder durch Senkung und Verstärkung eine Schalenskulptur bilden (*Ambleminae*). In den durch besondere Brutpflege in den Enden der Außenkiemen charakterisierten *Lampsilinae* ist die Skulptur am primitivsten, afrikanischen *Aspatharia* gleichend. Schalenoberfläche häufig radial grün gestreift (ebenfalls *Muteliden*-Erbe). Clochidium ohne Haken.

16. Subfam. *Trigonodinae* n. subfam.

Typenart: *Trigonodus sandbergi* v. ALBERTI 1864.

Schale kurzoval bis kurzdreieckig, Wirbel ohne Skulptur. Schloß unionid.

Hierher: *Trigonodus* v. ALBERTI 1864, eine Reihe sogenannter „Unio“-Arten aus der Trias der südwestlichen U. S. A. (*cristonensis* MEEK, *gallinensis* MEEK), die erstmals VAN DER SCHALIE mit den *Trigonodus* der ostalpinen Trias gleichgesetzt hat.

17. Subfam. *Pleurobeminae* n. subfam.

Typenart: *Pleurobema mytiloides* RAFINESQUE (= *Unio clavus* auct.).

Primitive Formen mit verkürzt eirunder bis quadratischer Schale, kaum bemerkbarer Wirbelskulptur (ich sah nur vordere Endhaken bei *Pl. mytiloides*) und unionidem, häufig verstärktem Schloß. Die Typenart selbst ist eine Sonderentwicklung mit vorverlegtem Wirbel. Gelegentlich tritt Schalenskulptur in Form einer zentralen Knotenreihe auf (*Plethobasus*).

Hierher: *Pleurobema* RAF. 1820, *Lexingtonia* ORTMANN 1914, *Plethobasus* SIMPSON 1900, *Pleuronaia* FRIERSON 1927, *Fusconaiia* SIMPSON 1900, *Obliquata* FRIERSON 1927.

Verbreitung: Nordamerika, westlich der Felsengebirge, südlich vermutlich bis Mittelamerika.

18. Subfam. *Alasmidontinae* FRIERSON 1927.

Typenart: *Alasmidonta undulata* SAY 1817.

An *Trigonodinae* und *Pleurobeminae* anschließend hat diese Gruppe sehr früh mit der Reduzierung der Schloßzähne begonnen. Zunächst fiel die untere Lamelle weg (III) und an ihre Stelle trat eine Verstärkung des hinteren Kardinalzahnes durch Interdentalzahn, der seinerseits mit den Resten der Lamelle III zusammenhängt. Die obere Lamelle verschwand völlig. Die weitere Entwicklung führte zu völligem Verlust des Schlosses oder Alleinverbleib des hinteren Kardinalzahnes in schwacher Form (*Strophitus*). Die Skulptur ist sehr einheitlich, kurze flache Doppelbogen, oft wulstig und ebensooft mit starkem Aufstrich am Ende, die fast eine Radialskulptur vortäuschen können.

Hierher: *Alasmidonta* SAY 1818, *Prolasmidonta* ORTMANN 1914, *Bullella* SIMPSON 1900, *Pressodonta* SIMPSON 1900, *Sulcularia* RAF. 1831, *Lasmigona* RAF. 1831, *Pterosyna* RAF. 1831, *Platynaias* WALKER 1918, *Decumrambis* RAF. 1831, *Arcidens* SIMPSON 1900, *Arkansia* WALKER & ORTMANN 1912, *Pegias* SIMPSON 1900, *Strophitus* RAF. 1820, *Pseudodontoideus* FRIERSON 1927, *Jugosus* SIMPSON 1914, *Simpsoniconcha* FRIERSON, *Hemistena* RAF., *Anodontooides* SIMPSON 1898.

19. Subfam. *Elliptioninae* n. subfam.

Typenart: *Elliptio niger* RAF. 1820 (= *U. crassidens* auct.).

Unionen-ähnliche Ausbildung Nordamerikas. Wirbelskulptur aus ganz flachen, in der Mitte kaum aufgezogenen Doppelbogen bestehend, Haftmuskeln am hinteren Kardinalzahn. In Nordamerika mindestens seit der unteren Kreide, in den Südstaaten und Mittelamerika einige Sonderentwicklungen.

Hierher: *Elliptio* RAF. 1819, *Elliptoideus* FRIERS. 1927, *Unio-merus* CONRAD 1853, *Nephronaias* CROSSE & FISCHER 1893, ?*Sphenonaias* CR. & FISCH. 1893, ?*Reticulatus* FRIERS. 1927, *Popenaias* FRIERS. 1927, ?*Pachynaias* CR. & FISCH. 1893, ?*Martensnaias* FRIERS. 1927, *Micronaias* SIMPSON 1900, ?*Canthyria* SWAINSON 1840, *Plesielliptio* RUSSEL und *Protelliptio* RUSS. 1934, *Barynaias* CR. & F. 1893, *Psoronaias* CR. & F. 1893.

20. Subfam. *Ambleminae* n. subfam.

Typenart: *Amblema plicata* SAY 1817.

Weiterentwicklung der Elliptionen in der unteren Kreide zu starkskulptierten quadrulinen Formen unter Ausdehnung und Ver-

größerung des hinteren Bogens der normalen Elliptionenskulptur über die ganze Schale.

Hierher: *Amblema* RAF. 1819, *Loxopleurus* MEEK 1870, *Plectomerus* CONRAD 1831.

Verbreitung: Nordamerika zwischen Alleghanies und Felsengebirge, südlich bis Mittelamerika.

21. Subfam. *Lampsilinae* ORTMANN 1912.

Typenart: *Lampsilis ovatus* SAY 1816.

In der Entwicklung schalenmäßig an verschiedene Gruppen der Elliptioniden anschließend. Wie die Formen andeuten, haben sie gemeinsam die eigenartige Beschränkung des Marsupiums auf den hinteren Teil der äußeren Kieme und die Verschiedenheit der Schale bei beiden Geschlechtern. Als weiteres Kennzeichen gilt das abgerundete Interdentum. Über die Skulptur siehe oben. In Nordamerika seit der Kreide, häufig seit der oberen Kreide bekannt.

Hierher: *Ptychobranthus* SIMPSON 1900, *Subtentus* FRIERSON 1927, *Obliquaria* RAF. 1820, *Cyprogenia* AGASSIZ 1852, *Dromus* SIMPSON 1900, *Friersonia* ORTM. 1912, *Lampsilis* RAF. 1820, *Ligumia* SWAINS. 1840, *Ortmanniana* FRIERS. 1927, *Villosa* FRIERS. 1927, *Venustaconcha* FRIERS. 1927, *Leptodea* RAF., *Disconaias* CR. & FISCH. 1893, *Proptera* RAF. 1819, *Carunculina* SIMPS. 1898, *Truncilla* RAF. 1819, *Plagiola* RAF. 1819, *Obovaria* RAF. 1819, *Pseudoon* SIMPS. 1900, *Glebulata* CONR. 1853, *Arotonaias* MARTENS 1900?, *Medionidus* SIMPS. 1900, *Lemiox* RAF. 1831, *Dysnomia* AGASSIZ 1852 mit *Penita* FRIERS. 1927, *Torulosa* FRIERS. 1927, *Capsaeformis* FRIERS. 1927, *Pilea* SIMPS. 1900, *Epioblasma* RAF. 1831, *Actinonaias*, *Delphinonaias*, *Cyrtonaias* CR. & F. 1893, *Friersonia* ORTM.

### III. Fam. *Margaritiferidae* ORTMANN 1911.

Die Familie der *Margaritanidae*, wie ich sie hier auffasse, ist gegenüber ORTMANN's Fassung sehr erweitert. Diese betraf nur die engere Gruppe der Margaritanen. Die scheinbar altertümliche und primitive Struktur des Weichkörpers und besonders der Kiemen veranlaßte ihn zur Abtrennung. Doch bestehen noch mehr Gruppen, für die das gleiche gilt. Vielleicht dürfen wir in ihrer Weichkörperstruktur wirklich ein älteres Stadium der ursprünglichen Mutelidengruppe sehen, wenn auch gerade *Margaritifera* hier einige Sonderentwicklung hervorgebracht hat. Die Margaritaniden sind auf jeden Fall sehr altertümlich. Trotzdem ist ihre heutige Verbreitung ziemlich jungen Datums. Vielleicht dürfen wir daraus schließen, daß sie bis zu ihrer Ausbreitungszeit auf den isolierten austra-

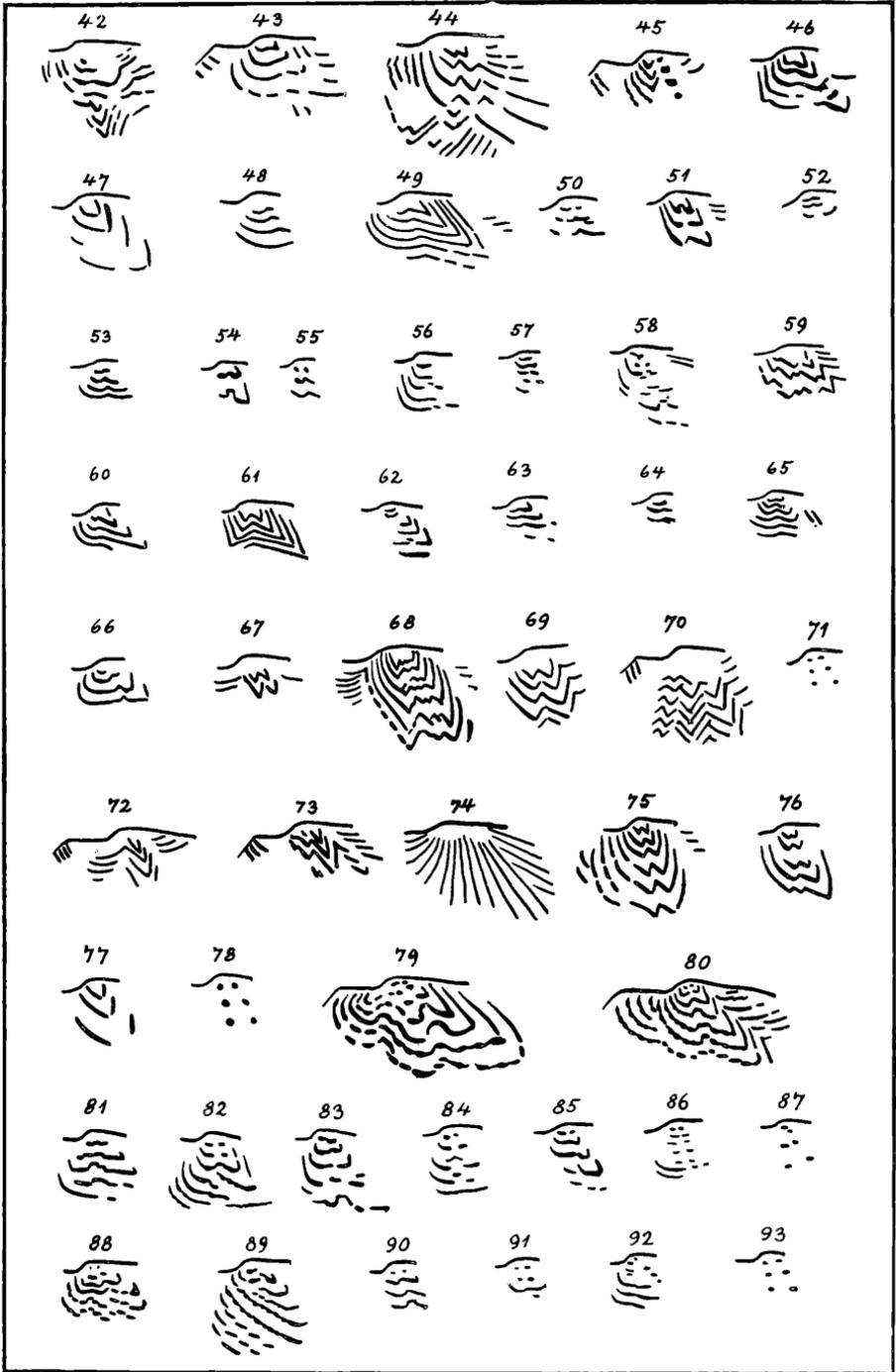
lischen Kontinent beschränkt waren, wo heute noch ihre primitivste Gruppe verbreitet ist, der IREDALE den Namen *Cucumerunioninae* gegeben hat. Mindestens seit der oberen Kreide, vielleicht früher setzte dann aktive Wanderung ein. Die Unterfamilie der *Heudeaninae* scheint in der oberen Kreide bis Europa gekommen zu sein, ist aber heute auf Südostasien beschränkt. Die *Margaritiferinae* haben ebenfalls in der oberen Kreide oder im Anfang des Tertiärs bereits Nordamerika erreicht und sind mindestens seit dem Oligozän ein wesentlicher Bestandteil der europäischen Fauna geworden. Die letzte pliozäne Wanderung der *Marg. margaritifera* L. hat diese Art zirkumpolar werden lassen. Zeigten schon die Margaritiferinen Neigung zur Rückbildung der Lamellenzähne, so war dies in ausgesprochenem Maße der Fall bei den *Pseudodontinae*, die ihren Hauptsitz heute noch in Südostasien haben, aber durch Wanderungen im Miozän und Pliozän bis Europa und das westliche Nordamerika gekommen sind, wo sie heute noch ausdauern. Ihre Zähne sind bis auf je einen Kardinalzahn in jeder Schale verschwunden.

Die Diagnose der Familie lautet: Primitive Najaden mit grobem Kiemenbau, Schale mit vollständigem unionidem Schloß, in der Weiterentwicklung Reduzierung der Lamellen bis zu vollständigem Verschwinden. Kardinalzähne in einer Gruppe (*Pseudodontinae*) ebenfalls in Reduzierung begriffen. Wirbelskulptur aus zwei kleinen Winkelhaken bestehend, die in der Mitte nicht verbunden sind. Neigung zur Ausbildung einer weitreichenden, von der Arealante ausgehenden Faltskulptur auf der Schale.

Verbreitung: alle Nordkontinente und Australien.

Tafel 7.

42. *Protunio messengeri* B. & DAUTZ., Lamprotulinae: 43. *Lampr. lei* GRAY, 44. *Inversidens japonensis* LEA, Quadrulinae: 45. *Quadr. quadrula* RAF., 46. *Megalonaias gigantea* BARN., Lamellidentinae: 47. *Lam. marginalis* LAM., Hyriopsinae: 48. *Hyr. schlegeli* MARTS., Cafferinae: 49. *Caff. caffra* KR., Rectidentinae: 50. *Rect. orientalis* LEA, 51—52. *Physunio superbus* LEA, 53. *Pilsbr. exilis* LEA, 54.—55. *Pyganodon grandis* SAY, 56.—57. *Lastena ohioensis* RAF., 58. *Last. suborbiculata* SAY, Contradentinae: 59. *Contr. dimotus* LEA, 60. *Contr. (Sprickia) rusticus* LEA, 61. *Pressidens exanthematicus* KSTR., 62. *Caudiculatus caudiculatus* MARTS., Anodontinae: 63. *Pletholophus discoideus* LEA, 65. *An. japonica* CLESS., 66. *An. marginata* SAY, Caelaturinae: 67. *Cael. aegyptiaca* CAILL., 68. *C. bakeri* AD., 69. *C. hauttecoeuri* BOURG., 70. *Grandid. burtoni* WOODW., 71. *Cael. gabunensis* KSTR., Nannonaiinae: 72. *Nann. caerulea* LEA, 73. *Nann. crispata* GOULD, 74. *Trapezoideus joliaceus* GOULD, 75. *Nann. mossambicensis* MARTS., Unionae: 76. *Unto schodei* HAAS, 77. *Cuneopsis pisciculus* HDE., 78. *Cun. celtiformis* HDE., 79. *U. douglasiae osbecki* PHIL., 80. *U. dougl. dougl.* GR. & PIDG., 81.—87. *U. mancus glauvius* PORRO, Oberitalien, 88.—92. *U. terminalis* BOURG., 93. *U. tigridis* BOURG.



Hans Modell: Das natürliche System der Najaden.

22. Subfam. *Cucumerunioninae* IREDALE 1934.

Typenart: *Cucumerunio novaehollandiae* GRAY 1834.

Länggestreckte Arten mit vollständigem Schloß, das aber schon eine beginnende Reduzierung der Lamellen erkennen läßt, ausgeprägte Schalenskulptur teils unregelmäßig, teils regelmäßige von der Arealkante über Area und Schale ziehende Faltensysteme.

Verbreitung: Australien, Neuguinea, Neuseeland.

Hierher: *Cucumerunio* IREDALE 1934, *Virgus* SIMPSON 1900.

23. Subfam. *Heudeaninae* n. subfam.

Typenart: *Heudeana murinum* HEUDE 1883.

Schale langrechteckig, Schloß vollständig, unionid, Skulptur aus einem vorderen Bogen und hinterem Haken bestehend. Auch die Arealfaltenskulptur der anderen Margaritaniden tritt auf.

Verbreitung: Borneo, Südchina. In der oberen Kreide bis Europa.

Hierher: *Heudeana* FRIERSON 1922, *Schepmannia* HAAS 1910, *Ctenodesma* SIMPSON 1900.

24. Subfam. *Margaritiferinae* n. subfam.

Typenart: *Margaritifera margaritifera* L.

Schale groß, kräftig, mit vollständigem, unionidem Schloß, das dann von einigen Arten durch Überbauung der Lamellenzähne im Alter reduziert wird, bei anderen können die Lamellenzähne völlig verschwinden. Skulptur: 2 aneinandergesetzte kleine Winkelhaken, dazu gelegentlich reiche Arealfalten und Schalenskulptur.

Verbreitung: Europa, Ostasien, Nordamerika.

Hierher: *Margaritifera* SCHUMACHER 1816, *Margaritanopsis* HAAS 1912, *Cumberlandia* ORTMANN 1912, *Ptychorhynchus* SIMPSON 1900.

Die Gruppe stellte ausgesprochene Kalkflüchter neben Kalksuchern. Ihre Verbreitung im europäischen Tertiär und ihre Wanderungen habe ich bereits oben erwähnt.

25. Subfam. *Pseudodontinae* FRIERSON 1927.

Typenart: *Pseudodon inoscularis* GOULD 1844.

Schale lang- bis kurzoval, Schloß auf die Kardinalzähne reduziert und diese schon stark knopfförmig abgeschliffen und zur Verringerung auf einen in jeder Schale neigend. Skulptur schwache Doppelbogen, denen Auf- und Abstrich fehlt.

Verbreitung: Adriagebiet, Syrien, Mesopotamien, Ostasien von Japan bis Java, Pazifische Küste der U. S. A., Zentrum in Hinterindien.

Hierher: *Pseudodon* GOULD 1844, *Monodontina* CONRAD 1853, *Nasus* SIMPSON 1900, *Cosmopseudodon* HAAS 1920, *Obovalis* SIMPSON 1900, in Asien; *Pseudodontopsis* KOBELT 1912, *Leguminaia* CONRAD 1865, *Microcondylaea* v. VEST 1866 in Europa; *Leptanodonta* WENZ 1927 im Pliozän von Rumänien; *Gonidea* CONR. 1857 in Californien.

Die Gruppe ist besonders durch ihre tertiären Wanderungen interessant.

#### IV. Fam. *Unionidae* (ADAMS) IHERING 1893.

Gegenüber der Fassung IHERING's habe ich die Gattungen *Margaritana* und *Pseudodon* ausgeschieden und zu den Margaritaniden gestellt.

Die Familie der Unioniden stellt heute den größten Teil der lebenden Najaden. Ihre selbständige Entwicklung muß schon sehr früh begonnen haben. Über die Schwierigkeit ihrer direkten Ableitung habe ich bereits oben gesprochen. Sie beruht zum guten Teil darauf, daß mehr und vielseitigere Verbindungslinien zu Vorläufern heute noch nachweisbar sind als bei einer der anderen Familien.

##### A. Parreysien

Die Wirbelskulptur erfordert die Unterteilung der Familie in zwei getrennte Reihen, die sich aber in ihrer Wurzel sehr nahe stehen. So kann es nicht verwundern, wenn einzelne Merkmale der einen Reihe individuell oder als Gattungszeichen bei der anderen Reihe auch vorkommen.

Die ältere Entwicklungsreihe, die Parreysien, wie ich sie im Folgenden nennen will, hat als besonderes Kennzeichen eine eigentümliche Skulptur, bestehend aus dem Anlaufbogen und den Areal-falten. Die beiden mittleren Bogen ziehen nach abwärts und treffen sich in der Mitte in einem spitzen Winkel. Dabei können die Bögen sich überschneiden und eine komplizierte Zickzackskulptur hervorbringen (V-Skulptur). Als älteste uns erhaltene Formen müssen wir die indischen *Parreysiinae* betrachten. Schon in der Trias treten sie auch in Nordamerika auf. Während in Ostasien die Parreysiinen sich zu quadrulinen Formen weiterbilden und dabei auch die alte V-Skulptur verlieren zugunsten der moderneren Doppelbogenskulptur der Unionen, haben gleichzeitig die amerikanischen *Parrysiinae* die Entwicklung in den alten Landseen der heutigen Felsengebirge in gleicher Richtung fortgesetzt und die echten *Quadrulinae* ausgebildet, die vielfach heute die ganze Skulptur auf

die Schale verlegt haben. Eine weitere Reihe geht ebenfalls von den ältesten nordamerikanischen *Parreysiinae* aus und gelangt unter Beibehaltung der ursprünglichen Skulptur als *Hyriinae* zu weiter Verbreitung in Südamerika. Die letzte Gruppe endlich, die *Propehyridellinae* sind in einigen Resten in Australien erhalten.

Diagnose der *Parreysien* im weiteren Sinne: Schale vorwiegend verkürzt hochquadratisch bis hochdreieckig, quadrulin, Schloß verstärkt, häufig mit plumpen Kardinalzähnen, Skulptur aus Anlaufbogen, 2 mittleren zu einem V vereinigten Bogen und Areal-falten bestehend. In den höheren Entwicklungsstadien tritt an Stelle des einfachen V, Doppel-V bzw. Doppelbögen nach Unionenart.

26. Subfam. *Hyriinae* ORTMANN 1911.

Typenart: *Hyria corrugata* LAMARCK 1819.

Najaden Amerikas mit ausgesprochener V-Skulptur, unionidem Bau des Schlosses mit Neigung zur Aufsplitterung in Teilzähne, variabler Umrißform.

Hierher: *Diplodon* SPIX 1827, *Cyclomya* SIMPSON 1900, *Bul-loideus* SIMPSON 1900, *Castalia* LAMARCK 1819, *Callonaia* SIMPSON 1900, *Castalina* IHERING 1891, *Castaliella* SIMPSON 1900, *Hyria* LAMARCK 1819; Fossile Gattungen: *Antediplodon* MARSHALL 1929, *Prodiplodon* MARSHALL 1928, *Eodiplodon* MARSHALL 1928, *Ecuadoria* MARSH. & BOWLES 1932, *Castalioides* MARSHALL 1934.

In Nordamerika in der Trias, dann wieder im Pliozän, in Süd-amerika seit dem Pliozän fossil bekannt, rezent auf Südamerika beschränkt.

27. Subfam. *Propehyridellinae* IREDALE 1934.

Typenart: *Propehyridella nepeanensis* CONRAD 1850.

Schale unionid, Schloß vollständig, unionid, V-Skulptur, daraus entwickelt auch Schalenfalten.

Hierher: *Propehyridella* COTTON & GABRIEL 1932, *Protohyridella* COTTON & GABRIEL 1932.

Mindestens seit der oberen Kreide in Australien isoliert. IHERING's Hypothese von der Verbindung seiner Archiplata mit Australien scheint mir mit Najaden nicht beweisbar.

28. Subfam. *Parreysiinae* n. subfam.

Typenart: *Parreysia corrugata* MÜLLER 1774.

Schale kurzoval bis hochdreieckig, V-Skulptur mit Anlaufbogen, gelegentlich Arealfalten. In einigen Fällen geht die Skulptur über die ganze Schale. In der Weiterentwicklung Umwandlung zur Unionenskulptur.

Hierher: *Parreysia* CONRAD 1853, *Radiatula* SIMPSON 1900, *Unionella* HAAS 1912, *Acuticosta* SIMPSON 1900, *Pseudobaphia* SIMPSON 1900, *Protunio* HAAS 1912, *Chrysopseudodon* HAAS 1920, *Schistodesmus* SIMPSON 1900.

Verbreitung von Vorderindien bis Nordchina, im Pliozän bis Sibirien.

*Chrysopseudodon* HAAS habe ich trotz des reduzierten Schlosses wegen seines Skulpturcharakters hierher gestellt.

### 29. Subfam. *Lamprotulinae* n. subfam.

Typenart: *Lamprotula nodulosa* WOOD 1875.

Schale unionid bis quadrulin. Skulptur Doppel-V bis eckige Doppelbogen mit Auf- und Abstrich, Anlaufbogen und Radialfalten, häufig über die ganze Schale gehend und in Knotenreihen aufgelöst. Schloß vollständig unionid bis plump.

Hierher: *Lamprotula* SIMPSON 1900, (syn. *Gibbosula* SIMPS. 1900), *Inversidens* HAAS 1911, *Psilunio* SABBA STEFANESCU 1896, *Discomya* SIMPSON 1900.

Verbreitung: Südost- und Südwesteuropa, Vorderasien, Marokko bis Tunis, Ostasien von Japan bis Tonkin, Borneo. Fossil seit dem Eozän in Europa, tertiäre Entwicklungsreihen im Pliozän von Südosteuropa, Sibirien und China.

### 30. Subfam. *Quadrulinae* HAAS 1929.

Schale hochquadratisch bis hochdreieckig, ursprünglich V-Skulptur, die später auf die Schale übergang und heute den Wirbel vielfach skulpturfrei läßt. Anlaufbogen und Arealfalten sind aber bei den Jugendstücken reicher skulptierter Arten heute noch vorhanden. Schloß kräftig bis plump, quadrulin.

Typenart: *Quadrula quadrula* RAFINESQUE 1820.

Hierher: *Quadrula* RAF. 1820, *Tritogonia* AGASSIZ 1852, *Pustulosa* FRIERSON 1927, *Quincuncina* ORTMANN 1922, *Luteacarnea* FRIERSON 1927, *Orthonymus* AGASSIZ 1852, *Cyclonaias* PILSBRY 1922, *Pachynaias* CROSSE & FISCHER 1893, *Rotundaria* RAF. 1820, *Megalonaias* UTTERBACK 1918, *Psorula* HAAS 1929.

Fossile Gattung: *Proparreysia* PILSBRY, obere Kreide.

Seit der Trias in Nordamerika durch unmittelbar an die Parreysien anschließende *Proparreysia* vertreten, wandeln sie sich im Laufe der Jura- und Kreidezeit zu den heutigen Formen um, deren jede auf ein bestimmtes altes Seegebiet der Felsengebirgszone zurückgeht. Heutige Verbreitung: Nordamerika östlich der Felsengebirge, südlich bis Mittelamerika.

**B. Unionen.**

Auch diese zweite, moderne Hauptgruppe der Unionidae beginnt mit einer V-förmigen Skulptur mit Anlaufbogen und Areal-falten bei ihren ersten Vertretern. Diese Skulptur macht jedoch bald der Doppel-V- bzw. Doppelbogenskulptur Platz, die aus der Überkreuzung der beiden V-Bögen entsteht. Dementsprechend ist die Skulptur der älteren Formen etwas eckig, und erst später entstehen durch deren Abschleifung die gerundeten Skulpturen der jüngeren Formen. Die Schale ist langoval bis kurzoval, selten zu quadruliner Form umgewandelt. Das Schloß ist immer vollständig mit verkürzten Kardinalzähnen. Die heutige Verbreitung erstreckt sich über ganz Afrika, Europa, Asien.

31. Subfam. *Lamellidentinae* n. subfam.

Typenart: *Lamellidens marginalis* LAMARCK 1819.

Schale langgestreckt, unionides Schloß, lamellenförmig, mit Neigung zur Verkürzung der Kardinalzähne. Wirbelskulptur sehr schwach, V-förmig.

Hierher: *Lamellidens* SIMPSON 1900.

Verbreitung: Indien und Birma.

32. Subfam. *Hyriopsinae* n. subfam.

Typenart: *Hyriopsis delphinus* GRUNER 1841.

Die Entwicklung geht von schwachschaligen Formen mit Lamellenzähnen aus, die den ursprünglichen Rectidentinen und Contradentinen sehr nahe stehen. Die Skulptur ist kaum bemerkbar. Erst die daraus entwickelten großen und vielfach schwerschaligen Formen tragen eine einfache Doppelbogenskulptur, die beträchtlichen Umfang erreichen kann. Eine Sonderentwicklung hat die Kardinalzähne ganz abgeschafft.

Hierher: *Hyriopsis* CONRAD 1853, *Lamproscapha* LINDHOLM 1932, *Arconaia* CONRAD 1865, *Lepidodesma* SIMPSON 1896, *Chamberlainia* SIMPSON 1900, *Cristaria* SCHUMACHER 1817.

Verbreitung: Ostasien vom Amur bis Malakka, Borneo, Sumatra. Fossil im Miozän und Pliozän Mittel- und Osteuropas und in Sibirien.

33. Subfam. *Cafferinae* n. subfam.

Typenart: *Cafferia caffra* KRAUSS 1848.

Muschel von Unionentypus. Schloßzähne ebenfalls unionid, kräftig, Wirbelskulptur aus einem vorderen Bogen und einem spitzen hinteren Dreieck bestehend.

Hierher: *Cafferia* SIMPSON 1900. Verbreitung: Südafrika.

Diese etwas isoliert stehende Gruppe hat ihre nächsten Verwandten in den *Contradentinae* Südostasiens.

34. Subfam. *Rectidentinae* n. subfam.

Typenart: *Rectidens orientalis* LEA 1840.

Schale lang-zungenförmig bis langelliptisch. Ursprünglich mit Lamellenschloß, das aber in den meisten Gruppen sehr früh völlig verschwand. Wirbelskulptur flache Doppelbogen ohne Auf- und Abstrich, z. T. Doppel-V mit langem Auf- und Abstrich.

Hierher: *Rectidens* SIMPSON 1900, *Pilsbryoconcha* SIMPSON 1900, *Pseudanodonta* BOURG. 1876, *Lastena* RAFINESQUE 1820, *Physunio* SIMPSON 1900, *Ensidens* FRIERSON 1911, *Pyganodon* CROSSE & FISCHER 1893.

Verbreitung: Nordeuropa, Südostasiens, Nordamerika östlich der Felsengebirge. Die Unterfamilie stellt einen großen Teil der anodontinen Najaden der Nordkontinente.

35. Subfam. *Contradentinae* n. subfam.

Typenart: *Contradens contradens* LEA 1848.

Schale kurz bis langoval, Wirbelskulptur aus Doppelhaken bestehend, häufig stark aufgelöst und weit in die Schale reichend. Zähne regelmäßig lamellenförmig, selten die Kardinalzähne unio- nid verkürzt.

Hierher: *Contradens* HAAS 1913, *Sprickia* n. subgen., *Pressidens* HAAS 1911, *Simpsonella* COCKERELL 1903, *Caudiculatus* SIMPSON 1900.

Verbreitung: Philippinen, Java, Sumatra, Borneo, Hinterindien, vielleicht bis Mittelchina reichend.

*Caudiculatus* SIMPSON ist mir auch nach Einsicht der Berliner Typen noch zweifelhaft. Die Erhaltung der Skulptur reicht nicht zu sicherer Einreihung aus. Ich nehme einstweilen an, daß es sich um eine reduzierte *Contradens*-Skulptur handelt.

Subgen. *Sprickia* n. subgen. bringe ich als neuen Namen für die ausgesprochenen See-Arten der *Contradens*-Gruppe in Vorschlag, die, wie *Sprickia verbeeki* v. MARTENS und *Spr. rusticus* LEA durch den Besitz einer ausgedehnten Schalenskulptur mit querstehenden wulstigen Falten ausgezeichnet sind.

Typenart: *Contradens (Sprickia) verbeeki* v. MARTENS.

Verbreitung: Singkarak-See, Sumatra, See Tonlé-Sap, Kambodja.

Das n. subgen. ist Herrn J. SPRICK-Stralsund, früher Öls, gewidmet, in dankbarer Anerkennung langjähriger Förderung auf dem Gebiete der Najaden.

36. Subfam. *Anodontinae* ORTMANN 1910.

Gegenüber der Fassung ORTMANN's beschränkt sich die Gruppe auf wenige ihrer Skulptur nach zusammengehörige Gattungen. Das ursprüngliche Lamellenschloß ist meist verschwunden. Die Skulptur besteht aus Doppelbogen, die mit Auf- und Abstrich versehen sein können.

Typenart: *Anodonta cygnea* L. 1758.

Verbreitung: Ganz Europa, westliches Nordafrika, Nord- und Ostasien, fehlt in Indien und dem größten Teil von Hinterindien, Nordamerika, südlich bis Mexiko. Fossil seit Eozän.

Hierher: *Anodonta* LAMARCK 1799, *Pletholophus* SIMPSON 1900, *Haasiella* LINDHOLM 1925, *Pteranodon* FISCHER 1893.

37. Subfam. *Caelaturinae* n. subfam.

Typenart: *Caelatura aegyptiaca* CAILLAUD 1827.

Schale meist klein, kurz- bis langoval, Zähne lamellident mit vielen Umwandlungen zu unionidem Schloß. Wirbelskulptur Doppel-V mit Anlaufbogen und Areal falten.

Verbreitung: Tropisches Afrika zwischen Sahara und Kalahari, Nil.

Diese Unterfamilie hat eine lange selbständige Entwicklung hinter sich, die sie etwas abseits der verwandten Gruppen wie Cafferinae und Nannonaiinae stellt.

Hierher: *Caelatura* CONRAD 1853, *Mweruella*, *Kistinaia*, *Rhytidonaia*, *Kalliphenga*, alle HAAS 1936, *Grandidieria* BOURG. 1885, *Zairia* ROCHEBRUNE 1886, *Laevirostris* SIMPSON 1900, *Mesafra*, *Afroparreysia*, *Nyassunio* HAAS 1936.

38. Subfam. *Nannonaiinae* n. subfam.

Typenart: *Nannonaiia caerulea* LEA 1831.

Meist kleine Arten mit langem, bis zungenförmigen Umriß. Skulptur ursprünglich aus Anlaufbogen, einem V-Winkel und Areal falten bestehend, später zu Doppel-V-Skulptur umgewandelt, die weiter in eine flache Doppelbogenskulptur abgeschliffen wird. Schloß unionid, vereinzelt reduziert.

Hierher: *Indonaia* PRASHAD 1918, *Nitia* PALLARY 1924, *Trapezoides* SIMPSON 1900, *Nannonaiia* HAAS 1912.

Verbreitung: Ostafrika, Madagascar, Réunion, Vorder- und Hinterindien, Südchina, Borneo.

Die Unterfamilie, die vielleicht direkt an die *Diplasminae* anschließt ist durch lückenlose Übergänge mit den nachfolgenden Unioninae verbunden.

### 39. Subfam. *Unioninae* ORTMANN 1910.

Gegenüber der Auffassung ORTMANN's der fast alle Artgruppen mit unionidem Schloß hier vereinigt, ist meine Fassung der Unterfamilie sehr eingeschränkt.

Typenart: *Unio tumidus* RETZ. 1788.

Schale langoval bis lang-zungenförmig. Schloß mit verkürzten Kardinalzähnen; Wirbelskulptur mit Anlaufbogen und Arealfalten, zwei VV-Winkeln oder Doppelbogen in der Mitte.

Hierher: *Scabies* HAAS 1911, *Unio* RETZ. 1788, *Rhombuniopsis* HAAS 1920, *Oxynaia* HAAS 1912, *Cuneopsis* SIMPSON 1900, *Lanceolaria* CONRAD 1853.

Verbreitung: Ganz Europa, westlich Nordafrika, Ostasien bis Hinterindien. Fossil in Europa seit dem Eozän bekannt, vielleicht bis in den Jura zurückgehend.

Ich bin mir bewußt, daß es unmöglich war auf den ersten Anhieb überall das richtige getroffen zu haben und sehe gerne sachlichen Berichtigungen und Verbesserungen entgegen. Anders liegt es mit nomenklatorischen Fragen, insbesondere bei den nordamerikanischen Najaden, wo ich, nachdem SIMPSON's Unterteilungen nicht für diese Zwecke ausreichten, mich vollständig an das einheitliche System von FRIERSON anschließen mußte, um ein besseres Bild geben zu können. Damit mußte ich aber auch FRIERSON's Auffassungen der RAFINESQUE'schen Namen im vollen Umfang übernehmen, obwohl ich weiß, daß diese Auffassungen von vielen nordamerikanischen Forschern nicht geteilt werden und zum Teil mit den Festlegungen von ORTMANN, PILSBRY und WALKER in Widerspruch stehen.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [74](#)

Autor(en)/Author(s): Modell Hans

Artikel/Article: [Das natürliche System der Najaden. 161-191](#)