

Das natürliche System der Najaden. 2.)*

Von HANS MODELL, Lindau/B.

Mit 1 Abbildung.

In meiner Arbeit über das natürliche System der Najaden von 1942 habe ich die oft überschätzte Wichtigkeit der anatomischen Befunde für die Erkenntnis der verwandtschaftlichen Zusammenhänge in der Najadengruppe ziemlich eindeutig zurückgewiesen. Ich schrieb damals wörtlich: „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 Beiwerk 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 Elliptinoiden, beschränkt.“

Nun sollte mein System von 1942 die Grundlage für ein natürliches System bilden, soweit ein solches auf Grund möglichst vollständiger Auswertung unserer Kenntnisse vom Schalenbau und namentlich der phylogenetisch wichtigen Wirbelskulpturen möglich war. Für ein natürliches System muß aber auch die Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden gesichert sein, und diesen Nachweis soll die vorliegende Arbeit erbringen.

Ein kurzer Rückblick auf die Geschichte der Najaden-Anatomie ist daher am Platze.

Die älteren Untersuchungen bis herauf zu AGASSIZ können dabei unberücksichtigt bleiben. Von einer Überschätzung des Begriffes der Gattung ausgehend, hinterließen sie den festen Glauben, daß auch alle anderen, nicht untersuchten Arten den gleichen Bau hätten. Eine Auswirkung auf die Systematik selbst war kaum zu bemerken. Erst LEA hat durch reihenweise, wenn auch sehr schematische Untersuchungen von nordamerikanischen Najaden diesen Glauben zerstört. Gerade seine Massenbeschreibungen lieferten wenigstens ein größeres Beobachtungs- und Vergleichsmaterial, so daß sich bei einigen Artgruppen auch die Variationsbreite abzeichnen begann.

Als nun SIMPSON 1900 beim Aufbau seiner Synopsis die Anatomie mit berücksichtigte, stützte er sich im Wesentlichen auf LEA's Arbeiten. Von den 80 Gattungen seines Systems von 1914 konnte er aber bei gut der Hälfte nur mit einem stereotypen „Animal unknown“ aufwarten. Ungenügende Berücksichtigung der Wirbelskulpturen, die Beibehaltung von meist auf biologischer Konvergenz beruhenden „Konglomeratgattungen“ wie *Unio*, *Anodonta*, *Quadrula*, *Nodularia* brachten neben diesen anatomischen Kenntnislücken so viele Widersprüche in sein System, daß es nicht befriedigen konnte.

So sah sich A. E. ORTMANN (1912) veranlaßt, ein sehr vereinfachtes, auf anatomischer Grundlage beruhendes Najadensystem aufzubauen. Neben einzelnen späteren Untersuchungen von ORTMANN, darunter insbesondere die südamerikanischen Najaden von 1921, hat dann eigentlich nur F. HAAS in seinen mono-

*) 1 = Arch. Moll. 74 (1942), 161–191.

graphischen Arbeiten zur asiatischen Najadenfauna und deren Abschluß von 1923 unsere Kenntnisse in anatomischer Hinsicht weitergefördert.

Das ORTMANN'sche System von 1912 mit dem wir uns hier auseinanderzusetzen haben, ist kurz Folgendes (einen Abdruck hat W. JSRAEL in seiner Biologie der europäischen Süßwassermuscheln veröffentlicht):

I. Fam. Margaritanae ORTMANN.

Kiemendiaphragma vollständig, nur durch die Kiemen gebildet; Mantelränder nicht verwachsen; keine Neigung zur Ausbildung von Branchial- und Anal-Syphonen, keine Supra-Analöffnung. Kiemen ohne Wassertuben, primitiv, höchstens mit unregelmäßig verstreuten Zwischenlamellenverbindungen oder unregelmäßigen schiefen Reihen unvollständiger Septen. Marsupium in allen 4 Kiemen. Glochidium klein, halbkreisförmig, ohne Schalenhaken, aber mit unregelmäßigen kleinen Zähnen am Unterrande.

II. Fam. Unionidae SWAINSON (restricted).

Kiemendiaphragma vollständig; zwischen Anal- und Supra-Analöffnung gewöhnlich eine Mantelbrücke (Abweichungen vorhanden). Supra-Analöffnung vorhanden; Kiemen immer mit Wassertuben, die als zusammenhängende Septen ausgebildet sind. Marsupium in allen 4 Kiemen oder in den äußeren Kiemen allein, oder in Teilen der äußeren Kiemen. Glochidia von verschiedener Gestalt, fast oval, fast dreieckig oder keltförmig, mit oder ohne Haken.

1. Subfam. Unioninae ORTMANN.

Supra-Analöffnung meist vorhanden, selten fehlend, Mantelbrücke zur Analöffnung kürzer oder mäßig lang. Marsupium in allen 4 Kiemen oder den beiden äußeren Kiemen, mäßig geschwollen, die Ecken nicht dehnbar. Im Marsupium keine sekundären Wassertuben entwickelt. Glochidia ziemlich klein oder mittelgroß, fast oval, ohne Schalenhaken, oder fast dreieckig mit Schalenhaken.

2. Subfam. Anodontinae ORTMANN.

Supra-Analöffnung immer gut getrennt von der Analöffnung, oft durch eine sehr lange Mantelbrücke, Marsupium nur durch die 2 äußeren Kiemen gebildet, wenn gefüllt, stark geschwollen und an den Ecken besonders starkes Gewebe, das die Ausdehnung der Kiemen ermöglicht. In der marsupialen Kieme sind die Wassertuben während der Brutzeit in 2 seitliche, sekundäre Tuben geteilt, die auf jeder Seite der Kieme anliegen, und in einen zentralen Eiersack, der an der Basis des Marsupiums geschlossen ist. Glochidia ziemlich groß, fast dreieckig, mit Schalenhaken.

3. Subfam. Lampsilianae ORTMANN.

Supra-Analöffnung immer von der Analöffnung durch eine Mantelbrücke von mittlerer Länge getrennt, selten ganz geschlossen. Marsupium in den 2 äußeren Kiemen oder Teilen der letzteren, gewöhnlich im hinteren Teil. Wenn gefüllt, ragt das Marsupium über den Unterrand der Kiemen vor, eine besondere Gewebeverstärkung an der Ecke erlaubt die Ausbuchtung. Wassertuben des Marsupiums nicht unterteilt, wenn trüchtig. Ofters Spezialstrukturen an der Mantelecke vor der Branchialöffnung (Papillae oder flaps), hauptsächlich beim Weibchen. Glochidium von verschiedener Größe und Form, klein bis mittelgroß, entweder fast oval, ohne Haken, oder kelt-(beil-)förmig mit 2 Dornen an jeder Klappe.

III. Fam. Mutelidae GRAY (emended).

Kiemendiaphragma vollständig, vorne durch die Kiemen, hinten durch eine feste Verwachsung der Mantelränder gebildet. Vorderes Ende der inneren Kieme in Berührung mit den Mundseglern. Branchial- und Analsyphonen scharf getrennt durch die Vereinigung der Mantelränder. Analöffnung oben offen oder geschlossen, im letzteren Falle eine Supra-Analöffnung bildend. Bei einigen Gattungen vereinigen sich auch die Mantelränder vor der Branchialöffnung. Kiemen mit sehr undeutlichen Zwischen-Wassertuben

und unterbrochenen zwischenlamellären Verbindungen; oder auch mit gut ausgebildeten Wassertuben und Septen. Marsupium nur in den inneren Kiemen. Die Larven sind Glochidia oder Lasidia.

1. Subfam. Hyriinae ORTMANN.

Analöffnung oben geschlossen. Marsupium mit septen-ähnlichen, unterbrochenen zwischenlamellären Verbindungen, unvollständige, in Verbindung stehende Wassertuben bildend. Die nicht-marsupialen Kiemen mit schwach entwickelten interlamellären Verbindungen. Larve ein Glochidium.

2. Subfam. Mutelinae ORTMANN.

Analöffnung offen oder geschlossen. Marsupium mit gut entwickelten, zusammenhängenden Septen mit wohl abgegrenzten Wassertuben; auch die nichtmarsupialen Kiemen mit Septen und Wassertuben. Larve ein Lasidium (?).

In diesem System betrachtete ORTMANN die Margaritanidae als älteste, primitivste Familie mit 4-Kiemenbrut, als nächsthöheres Stadium die 4-Kiemenbrüter der Unioninen, dann die Außenkiemenbrüter der Unioninen. Die Anodontinen mit ihren geteilten Wassertuben sollten dann eine höhere Entwicklung darstellen und die Lampsilinen die höchste Najacenenentwicklung. Bei den Muteliden lag nach ORTMANN'S Ansicht der Schwerpunkt in der Ausbildung der Syphonen, während die Kiemen hier eine sekundäre Rolle spielen und wenig hohe Entwicklung zeigen sollen. Er schreibt dann wörtlich (S. 227): „Ich denke die obige Aufstellung der phylogenetischen Tendenzen in den verschiedenen Abteilungen der Najaden wird es klarmachen, daß die morphologischen Charaktere, auf die unser neues System gegründet ist, w e s e n t l i c h e Charaktere sind, da sie die verschiedenen „Ideen“ anzeigen in der Spezialisierung innerhalb jeder Gruppe, und unser Verstehen des phylogenetischen Fortschrittes und der systematischen Verwandtschaften der Najaden fördern. Es mag nicht unterlassen werden auseinanderzusetzen, daß es absolut unmöglich ist, dieses System in den Charakteren der Hartteile der Schalen zu erkennen.“

Und dieser letztere Satz ist leider der einzige Punkt, in dem ich dem von mir persönlich und als gründlichen Forscher hochgeschätzten ORTMANN recht geben muß. Das System ORTMANN'S, kaum aus der Falle der Gleichsetzung auf Grund reiner äußerlicher Gehäuseähnlichkeiten entronnen (cf. *Fusconaia* — *Quadrula* — *Crenodonta* — *Psilunio* — *Lamprotula*), verfiel in den gleichen Fehler von anatomischer Seite her. Es stellt die These auf, die 4-Kiemenbrüter ohne Schalenhaken seien nächstverwandt ebenso wie die Innenkiemenbrüter oder die Außenkiemenbrüter mit Schalenhaken. Das einzige wirklich phylogenetisch brauchbare Kennzeichen, die Wirbelskulptur, wurde auch von ORTMANN noch zu gering eingeschätzt. Die notwendige Folge war, daß auch sein anatomisches System unmögliche Verwandtschaftszusammenstellungen bringt. Auffällig war mir zunächst, daß seine Unioninae neben allen mit Schloß versehenen unionen-ähnlichen Najaden der Nordkontinente auch alle quadrulinen Umformungen solcher vereinigten und letztere einheitlich 4-Kiemenbrut aufweisen, ebenso seine Anodontinae fast alle anodontin umgeformten, d. h. schloßlos gewordenen Najaden der Nordkontinente. Er mußte also an einem entscheidenden Kriterium vorbeigegangen sein, ohne es zu erkennen. Noch auffälliger wird das gleiche Verfahren bei seiner Zusammenstellung der südamerikanischen Hyriinae mit den Mutelinae, die offensichtlich heterogen sind. Hier war v. IHERING'S Auffassung von 1893 entschieden

natürlicher. Es konnte sich also nur darum handeln, daß ORTMANN „Entwicklungstendenzen“ (ideas sagt er), die in verschiedenen Gruppen parallel zueinanderlaufen (Konvergenzen), mit wirklicher stammesgeschichtlicher Verwandtschaft gleichgesetzt hatte.

Ähnliche Fälle von konvergenten Formenbildungen, die auch auf den inneren Bau übergreifen können, wie hier, haben O. H. SCHINDEWOLF und WEISSERMEI bei Korallen und Ammonoiten in einer Sitzung der Deutschen Geologischen Gesellschaft zur Sprache gebracht (Z. dtsh. geol. Ges. 92, 1940, H. 3).

Ebenso wie bei der Wichtigkeit der Skulpturen, die ORTMANN betonte, aber nicht genügend auswertete, war er auch hier in einem kurzen Satze, wo er von der Winterbrütigkeit seiner Anodontinen spricht, auf der richtigen Spur, ohne sie jedoch zu verfolgen.

Die Durcharbeitung und tabellarische Auswertung der mir zugänglichen anatomischen Najadenliteratur und ihre Einzeichnung in den 1942 gegebenen Stammbaum, brachte mir endlich den Beweis für die Zusammenhänge der biologisch-historischen Gehäuseformungen mit den heutigen anatomischen Erscheinungsformen.

Schon im Jahre 1922 habe ich, in meiner ersten Veröffentlichung, ein biologisches System der Najadenvariation aufgestellt, dessen Zweck die Bereinigung der Taxonomie sein sollte, indem es den Bearbeiter zwang, jedes Stück erst als Produkt seiner Umwelt biologisch zu werten, bevor es systematisch einer Art oder Rasse zugeteilt würde, d. h. die umweltlich bedingten Faktoren von den genetischen Faktoren zu sondern. Eine Stufenreihe von *var. crassa*, *arenicola*, *typica*, *tenuis* zu *archaica* gehend, sollte dies ermöglichen. Diese Stufen sollen keine taxonomischen Einheiten sein und werden daher richtiger als *forma biologica* bezeichnet. Sie bilden eine biologische Stufenreihe. Dabei stellte die *forma biol. crassa* das Strömungsextrem, *arenicola* die Sandform, *typica* die biologische Mitte, die Optimalform, *tenuis* die Sumpfform und *archaica* die Urgebirgsform (Kalkarmut) dar.

Das gleiche Prinzip kehrt in meinem System von 1942 wieder. Nur spreche ich dort in Hinsicht auf die größeren behandelten Gesichtspunkte von quadruliner, unioniner und anodontiner Entwicklung, vgl. S. 166. Ergänzen wir die dort aufgeführten Gesichtspunkte durch das, was ich seit Jahren als Ausbildungsgrundlagen meiner biologischen Variationen immer wieder festlegte, so lautet es für die beiden extremen Reaktionen:

1. Stillwasserformen (Sumpf, Teich) zeigen die Tendenz, ihre Schalenmasse und ihr Schloß möglichst dünn zu halten, und bei lange andauernder gleichsinniger Reaktion führt dies zur Schloßreduktion durch Aufgabe von Schloßteilen (zuerst untere Lamellenzähne), endlich zur Aufgabe des Schlosses überhaupt. Die Ausbildungsursachen dieser anodontinen Entwicklung sind die gleichen wie bei der *var. biol. tenuis*: Sümpfe und Teiche haben keine oder geringe Strömung, ein Anreiz zur Verstärkung der Schale und des Schlosses fehlt vollkommen, die Kalkarmut der Gewässer, resp. dessen Bindung durch Säuren, zwingt das Tier, mit möglichst wenig Schalenbaustoff auszukommen. Dünnschaligkeit, schwaches Schloß und Schloßreduzierung sind die Folgen (Chemische Reaktion). Das Entwicklungsideal ist in dünnschalige Kugelform, größter Inhalt bei geringster Schalenmasse und trotzdem Spannungssicherheit der Schalenoberfläche.

2. See- und Brandungsformen (große Ströme, Ufer größerer kalkreicher Landseen) zeigen die gleiche Tendenz wie die var. biol. crassa, nämlich ihre Schalenmasse und das Schloß weitgehend zu verstärken. Hier führt die Entwicklung bei langdauernder gleichsinniger Ausbildung (vgl. die levantinischen Seen Südosteuropas) zu quadrulinen Formen mit plumpem Schloß, verkürztem, rollsteinähnlichem Gehäuse und zur Verlegung des Wirbels und der Kardinalzähne an den Vorderland, d. h. zur Verschiebung der Gehäuseachse. Die Ausbildungsursache ist zunächst rein mechanisch, Abschleifung überstehender Anwachs-ränder durch Sand, sekundär aber auch chemisch — es handelt sich durchweg um Formen kalkreicher Gewässer des Tieflandes. (Mechanische Reaktion.)

Auch HANNIBAL hat 1912 ein kurzes Najadensystem veröffentlicht, das sich auf v. IHERING und ORTMANN stützt und die Entwicklung der Glochidien zu spezialisierten Formen als wichtigstes Kriterium auffaßt. Es untercheidet sich von demjenigen ORTMANN's durch die richtige Unterteilung in altweltliche und neuweltliche höhere Najaden, berücksichtigt aber die Reduzierung der Glochidienhaken z. B. bei den Quadrulinen nicht und übernimmt auch die Stellung der Hyriinen bei den Muteliden. Da seine Gruppen nur den Namen nach (durch Tautonomie) mit den sonstigen damals üblichen Einheiten zu identifizieren sind und auch dann noch unmögliche Zusammenstellungen erscheinen, wie *Arnoldina* und *Gonidea* bei den Anodontinen, hat das System fast keinen Einfluß auf die Weiterentwicklung der Forschung gehabt.

ORTMANN's Anodontinae umfassen nun eine Reihe verschiedener Artgruppen der Nordkontinente, genauer der nördlich gemäßigten Zone, die gehäusmäßig durch die \pm vollständige Reduktion der Schloßzähne, und häufig anodontine Ausbildung charakterisiert sind. Anatomisch sind sie Außenkiemenbrüter mit, während der Brutzeit geteilten, den Brutraum von beiden Seiten umschließenden Wassertuben. Ihre Glochidien haben Schalenhaken. Im übrigen schließen sie sich an ganz heterogene Gruppen der Unionidae und Elliptionidae an, deren Wirbel-skulpturen und Gehäusemerkmale sie tragen und denen sie äußerlich weitgehend gleichen.

1. Hier haben wir zunächst die nordamerikanischen Alasmidontinae FRIERSON, bei ORTMANN mit den Gattungen *Symphynota*, *Arcidens*, *Anodontoides*, *Lastena* (= *Hemistena*) und *Strophitus* vertreten. Sie zeigen von beginnender bis zu vollständig durchgeführter Reduktion des Schlosses jedoch Wirbelskulpturen, die sich nur aus den Skulpturen der Elliptionidae erklären lassen. Einige Arten haben aber auch in der Gehäuseform und dem Schloß die Ähnlichkeit mit gewissen Gruppen der Elliptionidae so stark bewahrt, daß an Stammbaumgemeinschaft gedacht werden muß, so z. B. *Decurambis marginata* SAY mit *Dysnomia triquetra* RAF., *Lasmigona costata* RAF. mit *Ptychobranchus (Subtentus) subtentum* SAY. Erst die ganz schloßlos gewordenen Formen (*Strophitus*, *Anodontoides*) erreichen den langovalen anodontinen Typus.

Während aber die genannten Vergleichsarten, ebenso wie die Hauptmasse der Elliptionidae durchweg ein Glochidium ohne Schalenhaken haben, besitzen die Alasmidontinae ein solches mit Schalenhaken. Es kann sich also nur um eine Vergleichsweise junge Neuerwerbung handeln. Da wir wissen, daß der

Besitz von Schalenhaken dem Glochidium das parasitäre Leben an Fischen und damit eine vermehrte Wanderungsmöglichkeit gewährleistet, können wir von hier aus auch die Ursache dieses Neuerwerbs klären. Bei der riesigen Zahl der Embryonen würde, wenn diese im Schlamm eines stagnierenden Gewässers unmittelbar neben dem Muttertier leben müßten, in kürzester Zeit eine so starke Übervölkerung des engeren Lebensraumes eintreten, daß solche „Nester“ bei der fehlenden oder schwachen Wasserbewegung an sich selbst ersticken müßten. Durch die Fähigkeit des Glochidiums, sich mit den Schalenhaken an Fische anzuhängen, wird diese Gefahr beseitigt und die weite Verbreitung der Brut gesichert.

Die Alasmidontinae müssen also zu irgendeiner Zeit in einem ausgesprochen zur Versumpfung neigenden Landstrich der nördlich gemäßigten Zone gessen haben, wo sich ihre anodontine Umbildung anbahnte. Nur wenigen Artgruppen gelang die vollständige Umbildung; offenbar war die Dauer der dafür günstigen Verhältnisse nicht sehr lang. Solche Versumpfungszonen sind aber häufig Begleiter und Folgeerscheinungen von Eiszeiten mit starken Moränenbildungen. Für die Entstehungszeit der Alasmidontinae kommen wir jedoch einstweilen auf Grund des Fossilmaterials nicht über die untere Kreide zurück. Die laramische Kältezeit mag ihre Ausbildung befördert haben, die quartäre scheint die endgültige Ausbildung der ganz schloßlos gewordenen Formen verursacht zu haben.

2. Der Versuch der Alasmidontinae, aus dem Normalweg der Elliptionidae auszubrechen, wirft auch auf die Entstehung der Lampsilinae etwas Licht, die seit dem Ober-Jura auftreten und zu einer Reduktion des Brutraumes auf die hintere Hälfte der äußeren Kiemen fortgeschritten sind. Vier verschiedene Versuchsreihen hat ORTMANN hier auseinandergehalten und diese dürften nach ihren Gehäusemerkmalen genetisch verschiedenen Artstämmen angehört haben. *Ptychobranthus* schließt gehäusemäßig nahe an *Lasmigona* (Alasmidontinae) und an *Medionidus* (Lampsilinae) an; eine einzige Artgruppe hat also drei verschiedene Wege eingeschlagen. *Obliquaria* und *Cyprogenia* dürften dagegen ursprünglich den Pleurobeminae näher gestanden sein, während verschiedene andere Gruppen der Lampsilinae aus Elliptioninen herausentwickelt sind. Die Ursache für diese eigenartige Entwicklung, die das meistspezialisierte darstellt, was die Najaden in der Brutpflege erreicht haben, muß in einer Umwelt gesucht werden, die die Muscheln zu einer besseren Versorgung des Brutraumes mit Frischwasser zwang.

3. Eine weitere Gruppe mit anodontiner Ausbildung stellen die echten Anodontinae SWAINSON, die in Nordamerika durch die *Anodonta marginata* SAY und die Formenreihen der pazifischen Provinz (*An. impura* SAY, *nuttaliana* LEA und *beringiana* MIDDENDORF) vertreten sind. Zu ihnen gehören aber auch die palaearktischen Arten vom *cygnea-anatina*-Typus und die vom *woodiana*-Typus. Ihre Wirbelstruktur schließt sie über ostasiatische Formen an die noch bezahnte Gattung *Pletholophus* an.

Die letzte Hauptgruppe mit anodontiner Ausbildung in den Nordkontinenten stellen die Rectidentinae MOD., die in Südostasien mit bezahnten, z. T. allerdings schon sehr schwachschaligen Formen, heute noch leben, während anodontine Formen mit den charakteristischen Wirbelskulpturen als *Pseudanodonta* in Europa, als *Lastena*, *Arnoldina* und *Pyganodon* in Nordamerika und als *Pils-*

bryoconcha in Hinterindien verbreitet sind. Ihre Ausbildung dürfte in nördlich- oder südlich-gemäßigter Breite erfolgt sein.

ORTMANN's Anodontinae erwiesen sich somit als Zusammenfassung gleichsinnig biologisch umgewandelter, aber heterogener Formengruppen. Ihre Verbreitung ist heute auf die nördlich gemäßigte Zone beschränkt und reicht nur beiderseits des Pazifiks weiter nach Süden, scheinbar in ihrem südlichen Teil in Hinterindien und Mexiko nicht durch aktive Wanderung, sondern durch Verschiebung der Breitenlage tropisch geworden, was sich in Hinterindien am stärksten zeigt.

4. Die Hauptmasse der einfachen oval-elliptischen Najaden mit Schloßzähnen (*Unio* im älteren Sinne) scheidet sich auch automatisch in zwei natürliche Gruppen, deren Wirbelskulpturen verschieden sind. Beide sind Außenkiemenbrüter; die nordamerikanischen Elliptionidae haben jedoch das Glochidium ohne Schalenhaken. Sie wurden von ORTMANN alle als Unioniae zusammengefaßt. HANNIBAL 1912 dagegen hat hier bereits ganz richtig die Trennung vorgeschlagen.

5. Die von ORTMANN gleichfalls zu seinen Unioninen gestellten und von ihm und von HANNIBAL als Vorläuferstadium aufgefaßten 4-Kiemenbrüter lassen sich gleichfalls in heterogene Stämme zerlegen. Gemeinsam ist ihnen das stark verkürzte, quadruline Gehäuse, die 4-Kiemenbrut und das Glochidium ohne Schalenhaken. Ein guter Teil der nordamerikanischen quadrulinen Arten zeigt ausgesprochene Gehäuseskulptur, nach Art der heutigen ostasiatischen *Lamprotula* usw., und schließt auch im Aufbau der Skulptur an diese altweltlichen Gruppen, die zu den Unionidae gehören, an. Der Rest der nordamerikanischen quadrulin-ausgebildeten Najaden hat aber, wenn überhaupt, die ganz flachen Doppelbogen ohne Aufziehung in der Mitte, die die Elliptioniden kennzeichnen. Verkürzte, quadrulin-gewordene Elliptioninae wandeln sich in der Unterkreide zu den Ambleminae um, deren typische Gehäuseskulptur ursprünglich nur den herabgezogenen hinteren Bogen der Wirbelskulptur enthält. ORTMANN's *Crenodonta* SCHLÜTER, aber ohne *trapezoides* SAY gehören hierher.

Ein Teil der Pleurobeminae, die Gattung *Fusconaia* SIMPSON, erinnert manchmal in den Umrissformen an europäische *Psilunio littoralis* (LAMARCK), gehäusewie skulpturmäßig schließen sich aber gerade solche Formen aus dem *flava*-Kreis an die kleinen Wandelformen des oberen Tennessee-Gebietes an, wie *Pleuronaia* und *Lexingtonia*. Die Entwicklung der armmäßig besonders gefestigten nördlichen Rassen fast aller Mississippi-Najaden dürfte eine unmittelbare Folge der Eiszeit sein.

Für diese quadrulin-umgewandelten Elliptionidae, wie überhaupt für die quadruline Ausbildung aller Najaden, ist die 4-Kiemenbrut kennzeichnend und das Glochidium ohne Schalenhaken. Strömung und Brandung bewirken die Verkürzung des Gehäuses, der die anatomische Struktur nachfolgen muß. Die Wasserbewegung bringt Nahrungs- und Schalenbaustoffe herbei. Die ausgestoßenen Embryonen werden ebenfalls durch die Strömung verbreitet, so daß die Schalenhaken entbehrlich wurden. Diese fehlten primär bei den Elliptioniden, sind aber bei den altweltlichen Unioniden vorhanden. Aber auch hier ist mit der quadrulinen Umformung der Verlust des Schalenhakens eingetreten. Die natürliche Tendenz zur möglichsten Vermehrung der Nachkommenschaft hat bei allen verkürzten quadrulinen Formen die 4-Kiemenbrut notwendig gemacht. Eine auf

die Hälfte der Normallänge verkürzte Muschel hat nur den halben Brutraum zur Verfügung. So war die naheliegendste Lösung die flächenmäßig auf die Hälfte verkürzten Kiemen alle als Brutraum zu verwenden um den gleichen Brutraum zu erreichen, nachdem die Frischwasser- und Sauerstoffzufuhr zu den Kiemen im bewegten Wasser von diesem besorgt wird.

Die Ausbildungs- und Lebensräume solcher quadruliner Formen liegen heute in der subtropischen bis warmen Zone, wo große Landseen und Ströme geeignete Bedingungen liefern. Namentlich Südchina kommt heute dafür in Betracht, aber auch der Mittelmeerraum. Noch im Pliozän zieht sich aber eine solche Zone von Ungarn über Südrußland und das mittlere Sibirien bis Nordchina als Beweis für eine von der heutigen verschiedene Lage der Klimagürtel und des Poles.

6. Die nordamerikanischen Quadrulinae, bei ORTMANN durch die Gattungen *Quadrula* und *Rotundaria* vertreten (auch sein *Plethobasus cooperianus* und *Crenodonta trapezoides* gehören dazu), sind im Wesentlichen 4-Kiemenbrüter mit hakenlosen Glochidium. Ausnahmen bilden *Rotundaria* und *Luteacarnea*, die Außenkiemenbrüter sind, ob als primitive Formen, wie ORTMANN meint, oder infolge späterer Wiederreduzierung, ist noch zu klären. Sie treten nach einzelnen Vorläufern in der oberen Kreide häufiger auf und verdanken wahrscheinlich einer alten subtropischen Zone ihre Entstehung, die etwa senkrecht zur heutigen Äquatorstellung verlief.

7. Die übrigen quadrulinen Entwicklungsreihen der alten Welt, die Parreysiinae und Lamprotulinae, sind mit einigen Ausnahmen alle 4-Kiemenbrüter geworden. Für die Parreysiinae dürfte diese Entwicklung schon sehr alt, vielleicht triadisch sein, die Lamprotulinae dagegen sind eine spätertertiäre Erscheinung.

8. Daneben gibt es einige wenige Rectidentinae (*Rectidens*, *Ensidens*), die ebenfalls 4-Kiemenbrut haben. Ihre ursprüngliche Heimat kann aber dann nicht wie heute tropisch gewesen sein, sondern muß viel weiter nördlich gelegen haben, ein Schluß, der das bei den Anodontinen schon berührte Problem der relativen Verschiebung der Pollage für Hinterindien berührt.

9. Ganz abweichend davon, und zunächst unvereinbar damit erscheinend, ist das Verhalten der zweifellos zu den echten Unioniden gehörigen südamerikanischen Hyriinae und nach dem wenigen, das wir bis jetzt davon wissen, auch der tropischen Caelaturinae. Diese heute vorwiegend tropischen Gruppen, die sich in der Skulptur unmittelbar an die Parreysiinae anschließen, haben, wie ORTMANN nachwies, heute eine Stufenfolge von Glochidien ohne Haken, mit Haken und mit Randverstärkung. ORTMANN wurde zu seiner irrigen Zusammenstellung der Hyriinae mit den Mutelinae durch die reichlich primitive Struktur der Kiemen selbst und die Lage des Marsupiums in den inneren Kiemen veranlaßt. Diese Marsupiallage verleitete ihn sogar zur Aufstellung einiger Arten, die aber HAAS bereits in die Synonymie verwies.

Für die Beurteilung dieser Innenkiemenbrüter, die von den nordweltlichen Außenkiemenbrütern so gänzlich abzuweichen scheinen, ist die Frage nach dem Zweck oder der Notwendigkeit dieser offensichtlichen Rückbildung zu stellen. Hier hat HAAS 1936, 1939) einige Beobachtungen mitgeteilt. Er berichtet nämlich, daß sowohl in den Wildtränken SO-Afrikas wie in NO-Brasilien, Muscheln (namentlich Muteliden) noch in einer Jauche-ähnlichen Brühe leben. Außer-

ordentliche Sauerstoffarmut, feinsten Moderschlamms und die Schwierigkeit, Frischwasser an den Brutraum in ausreichendem Maße heranzubringen, mögen also die Ursachen gewesen sein, die die Muscheln veranlaßten, den Brutraum entgegen der allgemeinen Tendenz möglichst einzuschränken. Die äußere Kieme scheint dabei die Wasserversorgung und die Filtrierung übernommen zu haben, teilweise auf Kosten ihrer Strukturhöhe; der innere Teil der Innenkieme blieb Brutraum. Ursprünglicher Brutraum sind nach der Analogie der Parreysien aber alle 4 Kiemen gewesen, da ein einfacher Sprung von Außen- zur Innenbrütigkeit undenkbar ist. Auch die Neubildung von Schalenhaken liegt wie bei den Anodontinen in gleicher Richtung, der Anpassung an tropische Sumpfverhältnisse.

Auch gehäusemäßig ist die gleiche Tendenz erkennbar. Der ursprüngliche Bauplan wird bei allen Hyriinen unter möglicher Einsparung von Kalk durchgeführt. Die stark aufgesplitterten Schösser der *Castalia* oder die flachen *Diplo-**don*-Schösser der rezente gegenüber den mehr unioniden triadischen Hyriinen weisen auf Umformung in tropischen kalkarmen Gewässern.

10. Die Mutelinae ORTMANN's wie die gesamten Muteliden in meiner Auffassung sind offenbar als typische Tropenbewohner ebenfalls Innenkiemenbrüter geworden. Gegenüber den bisher behandelten Gruppen sind sie uralte, reichen teilweise bis ins Devon zurück und haben ihr Schloß fast durchweg verloren. Die Ausbildung von Branchial- und Analsiphonen, Verwachsung des Mantel-Unterrandes und gelegentlich auch Haftfuß scheiden sie von den jüngeren Najadengruppen. Über ihr Embryonalstadium herrscht noch keine Klarheit, da v. IHERING's *Lasidium* seither nicht wiedergefunden wurde und, wenn vorhanden, eine späte Neubildung sein müßte. Najaden vom Typus der Muteliden haben sich mehrfach in den mesozoischen Schichten Europas gefunden, heute sind sie auf die Tropen beschränkt.

11. Die Margaritanidae ORTMANN's endlich zeigen, auch in der von mir gegebenen Erweiterung, 4-Kiemenbrut bei sehr niedriger Kiemenstruktur. Das Glochidium besitzt am Unterrand Reihen von Zähnen. Ob ihre 4-Kiemenbrütigkeit primär ist, wie ich annehme, oder wie bei den höheren Najaden eine spätere Erwerbung, läßt sich einstweilen nicht feststellen.

Damit scheint mir der Beweis erbracht, daß das von mir 1942 auf Grund der Wirbelskulpturen aufgestellte System ein natürliches ist. Die festgestellten anatomischen Abweichungen lassen sich aus der biologischen Vorgeschichte ohne Zwang erklären. ORTMANN's Zusammenfassungen betrafen biologisch konvergente Gruppen, keine genetisch zusammenhängenden.

Die Einzeichnung der festgestellten Unterschiede in der Verwendung der Kiemen als Brutraum und der Glochidien mit und ohne Schalenhaken in die 1942 von mir gegebene Verwandtschaftstafel wird den Leser von der Richtigkeit meiner damaligen Gruppierung überzeugen. Die Ausarbeitung dieser Verwandtschaftslinien zu einem Stammbaum bedarf jedoch noch eingehender Untersuchungen namentlich fossilen Materials.

In der nun folgenden Zusammenstellung der wesentlichen anatomischen Befunde für die einzelnen Gruppen der Najaden, als Ergänzung zu den Diagnosen, behandle ich auch einige Ergänzungen und Änderungen systematischer Art, die ich seit 1942 feststellen konnte

I. Fam. Mutelidae GRAY 1847.

Die Mutelidae sind, soweit bis jetzt bekannt, durchweg Innenkiemenbrüter, was für Tropenbewohner die Regel zu sein scheint. Nach der Analogie, die jüngere Najaden wie die Hyriinae zeigten, dürfte auch bei ihnen ein älteres Vierkiemenbrüterstadium vorausgegangen sein. Die Ableitung der einzelnen Unterfamilien, d. h. die Frage, ob sie ursprünglich eine genetische Einheit bildeten, läßt sich heute noch nicht sicher beantworten. Ihre südamerikanischen und afrikanischen Entwicklungsreihen, die anodontin-gewordenen Formengruppen mit der tiefen, hakenförmigen Ligamentalbucht, bilden sicher eine Einheit, eine zweite die Mycetopodinen, eine dritte die austern-ähnlich gewordenen, eine vierte die australischen und indischen Gruppen. Bei den letzteren scheint der Umstand, daß der Australkontinent nie sehr lange in der eigentlichen Tropenzone gelegen hat, die Reduzierung des Schlosses verzögert, aber auch eine moderne Gehäuseform und Skulptur begünstigt zu haben. Das Glochidium ist bis heute nicht nachgewiesen, das Lasidium IHERING's seit 1893 nicht wieder bestätigt.

Ich habe hier noch die 1942 gegebene Fassung der Mutelidae beibehalten. Inzwischen habe ich die mit echten Schlössern versehenen Unterfamilien der Prisodontinae, Pseudaviculinae, Diplasminae und Velesunioninae als Fam. *Australmutelidae* zusammengefaßt, die vorwiegend auf den östlichen Teilen des Gondwana-Gebietes erhalten geblieben sind.

1. Subfam. Prisodontinae MODELL 1942.

Anatomie unbekannt.

2. Subfam. Monocondylaeinae MODELL 1942.

Marsupium in der ganzen inneren Kieme; innere Lamelle der inneren Kieme ganz an den Bauchsack angeheftet; keine Syphonen; Branchialöffnung mit Papillen, Analöffnung glatt, gelegentlich Sypho; Mundsegel halbkreisförmig, hinten abgestutzt; Glochidium globular. (IHERING, ORTMANN).

Hierher: *Haasica* STRAND 1932.

3. Subfam. Glabarinae MODELL 1942.

Marsupium in der inneren Kieme (ohne Enden); innere Kieme ganz an den Bauchsack angeheftet; Branchialöffnung mit, Analöffnung ohne Papillen, letztere durch Mantelbrücke getrennt und durch eine weitere Brücke von der Supra-Analöffnung geschieden; Mundsegel halbkreisförmig; Embryo angeblich ein Lasidium. Bei *Leila* Branchial- und Analsyphonen entwickelt. (ORBIGNY, LEA, IHERING, ORTMANN.)

4. Subfam. Anodontitinae MODELL 1942.

Marsupium in den inneren Kiemen; innere Innenkiemenlamelle ganz an den Bauchsack angeheftet; Branchialöffnung mit kleinen Papillen, durch Mantelöffnung von der Analöffnung getrennt; letztere glatt oder seltener mit Papillen; Supraanalöffnung unten in die Analöffnung übergehend; Mundsegel halbkreisförmig; Embryo unbekannt.

Vermutlich an afrikanische Aspathariinae anschließend.

5. Subfam. Bartlettiinae MODELL 1942.

Anatomie unbekannt.

6. Subfam. Mycetopodinae MODELL 1942.

Marsupium in der inneren Kieme; innere Innenkiemenlamelle ganz an den

Bauchsack angeheftet; Branchialöffnung mit Papillen; Mantelbrücke zur Analöffnung breit, Öffnung etwas röhrenförmig; keine Supra-Analöffnung; Mundsegel rundlich; Glochidium unbekannt. (AGASSIZ, LEA, ORTMANN.)

Fossil seit dem Devon (Oneonta-Sandstein) von Nordamerika.

7. Subfam. Pseudaviculinae MODELL 1942.

Anatomie unbekannt. Fossil seit der deutschen Trias.

8. Subfam. Spathopsinae MODELL 1942.

Mantel unterhalb der Branchialöffnung kurz verwachsen. (ORTMANN)

Fossil seit der Ob. Kreide von Frankreich.

9. Subfam. Iridininae MODELL 1942.

Mantel am Unterrand zu $\frac{1}{4}$ verwachsen. (PELSENEER)

Nicht Weiterentwicklung der Spathopsinae, sondern der Mutelinae.

10. Subfam. Aspathariinae MODELL 1942.

Mantel entweder unter der Branchialöffnung kurz verwachsen oder ganz offen; innere Innenkiemenlamelle ganz mit dem Bauchsack verwachsen; Branchialöffnung als kurzer Syphon ohne Papillen ausgebildet. (RANG, TROSCHEL, ORTMANN, PILSBRY & BEQUAERT)

Fossil seit der Unt. Kreide Europas.

11. Subfam. Etheriinae MODELL 1942.

Anatomie durch die einseitige Anpassung soweit verändert, daß sie keinen systematischen Wert mehr hat. Marsupium und Glochidium unbekannt. Fuß fehlt; Kiemenstruktur unionid; Herz nicht durchbohrt. (RANG, CAILLAUD, ANTHONY, WOODWARD)

12. Subfam. Mutelinae GRAY 1847.

Mantel unten zu $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ verwachsen; Kiemen an den Bauchsack angeheftet; Branchial- und Analöffnung als Syphonen mit Warzen ausgebildet; Mundsegel lang. (DESHAYES, TROSCHEL, GERMAIN)

Innere Kieme marsupial; Supra-Analöffnung fehlt (BLOOMER).

Brazzaea anceyi BOURGUIGNAT hat das Marsupium in allen 4 Kiemen, offenbar eine Folge der Schalenverkürzung; Supra-analöffnung vorhanden. BLOOMER hält die Art für eine Unionide, ich kann sie nur als eine Form ansehen, die den Entwicklungsgang der Caelaturen aus äußeren Gründen zeitweise mitgemacht hat (Seeform).

Fossil seit dem Old Red (Ob. Devon) von England und Irland.

13. Subfam. Diplasminae MODELL 1942.

Anatomie unbekannt.

14. Subfam. Velesunioninae IREDALE 1934.

Marsupium im mittleren Drittel der inneren Kiemen; Branchien ganz an den Bauchsack angeheftet; Branchialöffnung mit Papillen; Mantelbrücke zur Analöffnung, diese glatt; keine Supra-Analöffnung; Mundsegel sichelförmig. (HAAS)

Hier ist *Hyridunio* IREDALE 1934 zu streichen, der nach der Skulptur zu den Propehyridellinae gehört.

15. Subfam. Lortieolinae IREDALE 1934.

Die anatomische Bearbeitung von PRASHAD war mir nicht zugänglich. Wird als „Tetragenaee“ bezeichnet, also 4-Kiemerbrüter. Fossil seit dem Pliozän von China bekannt.

II. Fam. Elliptionidae MODELL 1942.

Die Elliptioniden bieten ein ziemlich geschlossenes Bild. Ihre Grundformen sind Außenkiemerbrüter mit einem Glochidium ohne Schalenhaken. Die quadrulin umgewandelten Formengruppen sind großenteils 4-Kiemerbrüter geworden, die anodontin umgewandelten haben ein Glochidium mit Schalenhaken entwickelt. Eine Sondergruppe verwendet nur die hintere Hälfte der Außenkiemer zur Brut und kommt in einer Gattung (*Proptera*) zu einem beilförmigen Glochidium mit zwei Spitzen. Dieser einseitigen Sonderanpassung den Rang einer Unterfamilie zu geben und in ihr das Ziel der Elliptioniden-Entwicklung zu sehen, wie dies HANNIBAL 1912 getan hat, kann ich mich nicht entschließen (*Propterinae* HANNIBAL 1912).

16. Subfam. Trigonodinae MODELL 1942.

Nur fossil bekannt.

17. Subfam. Pleurobeminae HANNIBAL 1912.

Marsupium in der ganzen äußeren Kieme; innere Innenkiemerlamelle $\frac{1}{2}$ bis ganz frei vom Bauchsack; Branchial- und Analöffnung mit Papillen; Supra-Analöffnung unten in der Regel von der Analöffnung durch eine Mantelbrücke getrennt; Mundsegel oval bis fast dreieckig; Glochidien klein bis suboval, ohne Schalenhaken. Hierher *Pleurobema*, *Plethobasus*.

Die quadrulinen Formen (*Fusconaia*, *Obliquata*, *Pleuromia*) sind 4-Kiemerbrüter geworden. Die Mantelbrücke zwischen Supra-Anal- und Analöffnung ist manchmal sehr hinfällig. (LEA)

Fossil seit dem Ob. Jura von Nordamerika.

18. Subfam. Alasmidontinae FRIERSON 1927.

Marsupium in der ganzen äußeren Kieme oder nur den vorderen $\frac{2}{3}$ der äußeren Kieme, innere Innenkiemerlamellen ganz mit dem Bauchsack verwachsen oder zu $\frac{2}{3}$ frei; Branchialöffnung mit Papillen; Analöffnung selten ohne Papillen, dann meist krenuliert; Supra-Analöffnung unten durch Mantelbrücke geschlossen; Mundsegel suboval bis sichelförmig; Glochidium fast dreieckig mit mehreren gutentwickelten Höckerchen an der Spitze bzw. mit spitzem Haken, der mit Höckerreihen besetzt ist. Sekundäre Wassertuben zur Brutzeit.

Die starke Schwankung bei der Anheftung der inneren Kiemerlamelle an den Bauchsack beweist, daß auch dieses Kennzeichen mit der biologischen Entwicklungsgeschichte verknüpft ist.

Fossil seit der Unt. Kreide von Nordamerika, im Oligozän mit einer Art auch in Europa. Zu ergänzen: *Murraia* RUSSELL 1932, *Vanderschaliea* MODELL 1943.

19. Subfam. Elliptioninae MODELL 1942.

Marsupium in den ganzen äußeren Kiemen; innere Innenkiemerlamellen $\frac{1}{2}$ bis ganz an den Bauchsack angeheftet; Branchial- und Analöffnung mit Pa-

pillen; Supra-Analöffnung unten durch Mantelbrücke geschlossen (kann auch fehlen); Mundsegel fast dreieckig; Glochidium hirtentäschelförmig (pouch-shaped), ohne Schalenhaken. (LEA, REARDON, ORTMANN)

Fossil seit der Trias Nordamerikas. Zu streichen ist die Gattung *Elliptoides* FRIERSON, die mit *Plectomerus* zu den Quadrulinae gehört, desgl. *Psoroniaias* GROSSE & FISCHER 1893. Im Oligozän West- und Mitteleuropas mit 1—2 Arten vertreten.

20. Subfam. Ambleminae MODELL 1942.

Marsupium in allen 4 Kiemen; Kiemen $\frac{2}{3}$ bis fast ganz frei vom Bauchsack; Branchial- und Analöffnung mit Papillen; Supra-Analöffnung sehr lang, unten schwach durch Mantelbrücke geschlossen; Mundsegel suboval; Glochidium klein, suboval, ohne Schalenhaken. (LEA, ORTMANN)

Zu ergänzen: *Pliconiaias* MARSHALL 1929, zu streichen: *Plectomerus* CONRAD 1831, die zu den Quadrulinae gehört.

21. Subfam. Lampsilinae ORTMANN 1912.

Die von ORTMANN 1912 gegebene Ausscheidung von primitiven Stadien dieser Gruppe ist stammesgeschichtlich wichtig. Es sind

a) *Ptychobranchnus* mit dem Marsupium in der ganzen äußeren Kieme, diese selbst jedoch in Falten gelegt. Diese steht gehäusemäßig anderen Gattungen wie *Lasmigona*, *Medionidus* so nahe, daß der anatomische Befund nur eine Weiterentwicklung aus dem Grundtypus dieser Stämme bedeuten kann.

b) *Obliquaria* und *Cyprogenia*. Zahl der Eiersäcke reduziert, aber diese selbst verlängert und im Endstadium (*Cyprogenia*) zur Spirale aufgerollt. Anschluß gehäusemäßig vermutlich an ältere Vorläufer der Gattung *Truncilla*.

c) *Dromus* (*Conchodromus*) Glochidien in Plazenten längs der Kiemenecken verteilt. Einstweilen ohne bekannte Verwandtschaftsformen.

d) Die übrige Hauptmasse der Lampsilinae hat das Marsupium in getrennten Eiersäcken, die weit über den Unterrand der Kiemen vorragen, aber nur im hinteren Teil der äußeren Kieme. Supra-Analöffnung unten durch Mantelbrücke getrennt. Häufig sind Spezialstrukturen der Papillen, die meist bis auf den Mantel herabgehen, außerdem kommen verzweigte Papillen und Carunculinae, kleine wurstförmige Papillen, vor. Glochidien stark verschieden, ohne Schalenhaken, bei Proptera beilförmig mit 2 Eckdornen am Gehäuse. Bei einigen Arten befindet sich an der Mantelecke ein heller Punkt, dem Lichtwahrnehmungen zugeschrieben werden. (LEA, ORTMANN, REARDON)

Die Unterfamilie tritt seit dem Ob. Jura auf. Wenn natürlich auch die anatomische Struktur nicht nachweisbar ist, so ist gehäusemäßig der Anschluß an die rezenten Lampsilinen sehr ausgeprägt.

Die Unterteilungen der Elliptioniden sind bei der auffallenden Einheitlichkeit der ganzen Familie nur vorläufig und nicht unbedingt genetischer Natur. Ich habe den Eindruck, daß erst einmal eine Zerlegung der ganzen Familie in natürliche Artstämme erfolgen muß, von denen ausgehend sich im Laufe der Entwicklung jeweils anodontine und lampsiline Formenreihen entwickelt haben.

III. Fam. Margaritiferidae ORTMANN 1911 (emend.).

In anatomischer Hinsicht sind die Margaritiferidae auch in der von mir 1942 gegebenen Fassung sehr einheitlich. Sie sind zwar 4-Kiemenbrüter, befolgen aber durchaus nicht die sonst von den jüngeren nordweltlichen Najaden eingehaltenen Regeln und bleiben am nördlichen Polarkreis wie in den Tropen bei der 4-Kiemenbrut. Diese muß also eine alte, längst bewährte Anpassung sein. Und sie scheint auch so alt zu sein, wie die Gruppe selbst. Das Glochidium ist einfach, am Unterrande ohne oder mit Reihen feiner Zähnchen, Kiemen selbst von ganz primitiver Struktur, Septen fehlend oder durchbrochen. Auch im Gehäuse macht sich ein gewisser Gegensatz zu den nordweltlichen Najaden bemerkbar: die geologischen Zeiten und Klimazonen, in denen die Skulptur am stärksten wird, sind eher tropisch als subtropisch zu nennen. Der älteste bis heute bekannte Ausgangspunkt ist Hinterindien, die Unterfamilie der Cucumerunioninae weist aber darauf hin, daß möglicherweise Australien dafür in Betracht käme und analog zu den etwas jüngeren australischen Muteliden ein Zusammenhang mit anderen, in der Zwischenzeit schloßlos gewordenen Mute-liden anzunehmen ist.

22. Subfam. Cucumerunioninae IREDALE 1934.

Anatomie unbekannt.

23. Subfam. Heudeaninae MODELL 1942.

Marsupium wahrscheinlich in allen vier Kiemen; innere Innenkiemenlamellen ganz (*Ctenodesma*) an den Bauchsack angeheftet; Kiemendiaphragma vollkommen; Branchialöffnung mit, Analöffnung ohne Papillen; Supra-Analöffnung lang, Septen durchbrochen; Glochidium unbekannt. (HAAS 1922)

Fossil seit der Unt. Kreide von Europa. Hierher: *Ptychorhynchoideus* MODELL 1931.

24. Subfam. Margaritiferinae MODELL 1942.

Marsupium in allen vier Kiemen; Kiemen ohne Wassertuben, unregelmäßig verteilte Zwischenlamellarverbindungen, oder diese in unregelmäßigen schiefen Reihen angeordnet oder unvollständige Septen; innere Innenkiemenlamelle zu $\frac{2}{3}$ frei vom Bauchsack; keine Supra-Analöffnung; Branchialpapillen stark verlängert und verästelt; Glochidium einfach, am Unterrand mit feinen Zähnchen. (LEA, ORTMANN, BLOOMER, HAAS).

Seit der Ob. Kreide von Nordamerika bekannt.

25. Subfam. Pseudodontinae FRIERSON 1927.

Marsupium in allen vier Kiemen; innere Innenkiemenlamelle ganz frei oder nur im vorderen Drittel an den Bauchsack angeheftet; Kiemendiaphragma vollkommen; Branchialöffnung mit, Analöffnung selten mit Papillen; Supra-Analöffnung unten mit oder ohne Mantelbrücke; Mundsegel lang lichelförmig; Embryo rundlich, Schalenhaken nicht beobachtet. (LEA, HAAS, PRASHAD).

Die Gattung *Gonidea* ist seit dem Miozän, *Leguminaia* und *Monodontina* seit dem Pliozän bekannt.

IV. Fam. Unionidae (FLEMING 1828) IHERING 1893.

Die Familie der Unioniden in der von mir 1942 gegebenen Fassung umfaßt die modern ausgebildeten Najaden der alten Welt. Sie sind in ihren unioniden und anodontinen Formengruppen Außenkiemenbrüter mit gut entwickelten Schalenhaken, während ihre quadrulinen Gruppen 4-Kiemenbrüter ohne Schalenhaken sind und z. T. in tropischer Umwelt diese zur Innenkiemenbrut reduziert haben. Der dabei neu geschaffene Schalenhaken, z. B. der Hyriinae, ist, wie ORTMANN betont, zu dem ursprünglichen nur analog, nicht homolog. Auch bei den unionin-entwickelten haben einige wenige Gruppen Indiens und Hinterindiens, die Nannonaiinae, *Rectidens* und *Ensidents* (Rectidentinae) und *Oxynaia* (Unioninae) 4-Kiemenbrütigkeit entwickelt. An und für sich stehen sich diese Gruppen malakologisch sehr nahe und würden vielleicht den Schluß zulassen, daß 4-Kiemenbrut bei den Unioniden das primäre war. Da es sich aber bei den heute lebenden Formen um Endformen langer Entwicklungsreihen handelt, ist der Zweifel berechtigt, ob sie anatomisch noch den ursprünglichen Zustand zeigen oder ob es sich bei ihnen nicht um entwicklungsgeschichtliche Reste aus einer Zeit handelt, in der ihre heutigen Wohnsitze dem subtropischen Gebiet angehörten, wie es sonst für 4-Kiemenbrüter wahrscheinlich geworden ist, und wofür auch die regelwidrige Verbreitung einiger anderer Guppen (Anodontinae, Lamprotulinae) spricht. Im übrigen läßt sich für die Stämme der Unioniden die Reihenfolge der Skulpturen so festlegen, daß zeitlich aufeinander erst skulpturlose Formen, dann einfache V-Skulptur, Doppel-V-Skulptur, Doppelbogen-skulptur folgen, die vielfach Schlüsse auf die Entstehungszeit gestatten.

A. Parreysien.

Quadrulin umgewandelte Unionidae mit 4-Kiemenbrut (selten Außenkiemenbrut), Glochidium ohne Schalenhaken. In tropischen Gebieten Reduzierung der 4-Kiemenbrut zur Innenkiemenbrut und Wiedereinführung des Schalenhakens beim Glochidium.

26. Subfam. Hyriinae ORTMANN 1911.

Marsupium im mittleren Teil der inneren Kieme; innere Lamellen der Innenkiemen ganz mit dem Bauchsack verwachsen; Septen unterbrochen; Branchialöffnung mit Papillen, Analöffnung glatt; keine Supra-Analöffnung; Mundsegel fast dreieckig; Glochidium dreieckig, ohne Haken, mit Haken oder mit Randverstärkung. (LEA, ORTMANN, IHERING, BARTSCH)

Das Bild des Gehäuses wie der Anatomie ist das gleiche. Eine ursprünglich quadruline Gruppe erfährt unter tropischen Umweltsbedingungen starke Reduzierungen, die den Brutraum, den Bau der Septen, aber auch die Reduzierung des Schlosses betreffen.

27. Subfam. Prophegyridellinae IREDALE 1934.

Anatomie mir nicht bekannt. (ORTMANN)

Hierher auch *Hyridunio* IREDALE 1934 = *Hyridella* SWAINSON 1840.

28. Subfam. Parreysiinae MODELL 1942.

Die südliche Gruppe *Parreysia* s. str. mit Marsupium in allen 4 Kiemen; innere Innenkiemenlamelle $\frac{3}{4}$ bis ganz mit dem Bauchsack verwachsen; Bran-

chial- und Analöffnung durch Kiemendiaphragma getrennt; Branchialöffnung mit Papillen; Supra-Analöffnung durch lange Mantelbrücke getrennt; Mundsegel dreieckig; Glochidium halbkreisförmig, ohne Schalenhaken. (FRIERSON, PRASHAD).

Die nördliche Gruppe (*Acuticosta*, *Schistodesmus*) mit Marsupium in den äußeren Kiemen; diese nur am Vorderende oder fast ganz an den Bauchsack angeheftet; Kiemendiaphragma vollkommen; Branchial- und Analöffnung mit kleinen Papillen oder Fältchen; Mantelbrücke zur Supra-Analöffnung lang; Mundsegel dreieckig; Glochidium rundlich, ohne Larvenfaden. Statt Schalenhaken eine Platte mit 2 Reihen spitzer Tuberkeln. (ORTMANN, HAAS, PRASHAD).

Hierher: *Tuberunio* LINDHOLM, *Sculptunio* LINDHOLM 1932, beide zur *Acuticosta*-Reihe gehörig, aus dem Levantin von Sibirien. Weiter *Pseudohyria* McNEIL, oberste Kreide der Mongolei.

29. Subfam. Lamprotulinae MODELL 1942.

Marsupium in allen vier Kiemen; Analöffnung mit kleinen Papillen; bei manchen Arten zwischen Branchial- und Analöffnung eine Art Mantelbrücke durch Einwärtsbiegen der Mantelränder gebildet; Supra-Analöffnung unten durch kurze Mantelbrücke abgeschlossen; Glochidium rundlich mit verstärktem Rand, der mit feilenartigen Kántchen besetzt ist; Larvenfaden vorhanden oder fehlend. (PRASHAD, HAAS, ODHNER).

30. Subfam. Quadrulinae HANNIBAL 1912, emend.

Marsupium in allen 4 Kiemen; innere Innenkiemenlamellen $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ frei vom Bauchsack; Branchialöffnung mit, Analöffnung ohne Papillen; Supra-Analöffnung unten mit kurzer Mantelbrücke; Mundsegel dreieck-sichelförmig; Glochidium rundlich, ohne Schalenhaken.

Bei *Rotundaria tuberculata* RAFINESQUE ist das Marsupium in den äußeren Kiemen, die Supra-Analöffnung nicht durch eine Mantelbrücke von der Analöffnung getrennt. Die Art stellt wie *Luteacarneae striata* (= *Plethobasus cooperianus* bei ORTMANN 1912) ein älteres Stadium dar.

Zu ergänzen: *Plectomerus* CONRAD 1831 = *Elliptoides* FRIERSON 1927, *Psoronaias* CROSSE & FISCHER 1893.

B. U n i o n e n .

Mit Ausnahme weniger Artgruppen (siehe oben) sind alle hierher gehörigen Arten Außenkiemenbrüter und haben ein Glochidium mit Schalenhaken. Diese Schalenhaken lassen nur bei einer Unterfamilie, den Anodontinae, auf eine etwas abweichende genetische Stellung schließen.

31. Subfam. Lamellidentinae MODELL 1942.

Marsupium in den äußeren Kiemen; innere Innenkiemenlamelle ganz mit dem Bauchsack verwachsen, sonst anatomisch „den Quadrulinen nahestehend“ Mantelbrücke zur Supra-Analöffnung breit. (ORTMANN).

32. Subfam. Hyriopsinae MODELL 1942.

Marsupium in den ganzen äußeren Kiemen; innere Innenkiemenlamelle \pm frei vom Bauchsack; Kiemendiaphragma vollkommen; Branchialöffnung mit Papillen;

Analöffnung glatt oder leicht gefältelt; Supra-Analöffnung unten durch lange Mantelbrücke abgeschlossen; Mundsegel sichelförmig; Glochidium gerundet dreieckig mit Schalenhaken und Larvenfaden. (ORTMANN, HAAS, MODELL).

Zu berichtigen *Limnoscapha* LINDHOLM 1932 (nicht *Lamproscapha* wie es bei MODELL 1942 heißt).

33. Subfam. Cafferiiinae MODELL 1942.

Marsupium in den ganzen äußeren Kiemen; innere Innenkiemenlamelle nur am Vorderende mit dem Bauchsack verwachsen; Branchialöffnung mit Papillen, durch Kiemendiaphragma von der Analöffnung getrennt; Analöffnung meist glatt; Supra-Analöffnung unten durch Mantelbrücke abgeschlossen; Mundsegel sichelförmig; Embryo fast dreieckig, ohne Haken (vielleicht, weil keine ausgewachsenen zur Beobachtung kamen!). (ORTMANN).

Fossil seit dem Eozän von Frankreich.

34. Subfam. Rectidentinae MODELL 1942.

2 Haupttypen: 1. Marsupium in allen 4 Kiemen; innere Innenkiemenlamellen ganz frei oder nur am Vorderende angeheftet; Branchialöffnung mit Papillen; Kiemendiaphragma vollkommen; Analöffnung glatt; Supra-Analöffnung durch Mantelbrücke getrennt; Mundsegel wenig nach unten gebogen; Glochidium etwas rechteckig, unten mit einer Reihe von spitzen Höckern, Larvenfaden vorhanden. Unioniner Typus: *Rectidens*, *Ensidents*.

2. Marsupium in den äußeren Kiemen; innere Innenkiemenlamelle ganz frei oder nur am Vorderende angeheftet; Kiemendiaphragma vollkommen; Branchialöffnung mit Papillen, Analöffnung ohne Papillen; Supra-Analöffnung unten durch Mantelbrücke geschlossen; Mundsegel suboval; Glochidium fast dreieckig, mit Schalenhaken. Anodontiner Typus: *Physunio*, *Pyganodon*, *Pseudanodonta*. Seitliche Wassertuben bei den anodontinen Formen ohne Schloßzähne entwickelt. (LEA, HAAS, GHOSH, ORTMANN).

Zu 1. vermutlich *Elongaria* HAAS 1911, zu 2. *Arnoldina* HANNIBAL 1912.

Fossil seit dem Miozän von Böhmen (*Pseudanodonta*) und seit dem Pliozän bekannt *Elongaria*, *Rectidens* von Java).

35. Subfam. Contradentinae MODELL 1942.

Marsupium in den ganzen äußeren Kiemen; innere Innenkiemenlamellen $\frac{1}{2}$ bis fast ganz mit dem Bauchsack verwachsen; Branchialöffnung mit Papillen, von der Analöffnung durch Kiemendiaphragma getrennt: Analöffnung glatt oder leicht gefaltet; Supra-Analöffnung unten durch Mantelbrücke geschlossen; Mundsegel etwas nach unten gebogen; Glochidium kurz elliptisch mit Larvenfaden und kleinen Höckerchen oder (*Simpsonella*) einem Schalenhaken, der wieder feilenartig mit Dornen besetzt ist. (HAAS).

36. Subfam. Anodontinae SWAINSON 1840, emend.

Marsupium in den ganzen äußeren Kiemen; diese wenn mit Brut gefüllt, mit geteilten Wassertuben, die beiderseits den Eiersack einschließen; innere Innenkiemenlamelle frei vom Bauchsack; Mantelbrücke zwischen Anal- und Supra-Analöffnung sehr lang; Glochidium mit Schalenhaken. (ORTMANN, LINDHOLM)

Zu ergänzen: *Gabillotia* SERVAIN 1890. Der Gattungsname *Pteranodon* FISCHER 1895 (für die *woodiana*-Gruppe) ist durch *Pteranodon* MARSH, Flugsaurier der Kreide, praekokkupiert und wurde durch *Sinanodonta* MODELL 1945 ersetzt.

37. Subsam. Caelaturinae MODELL 1942.

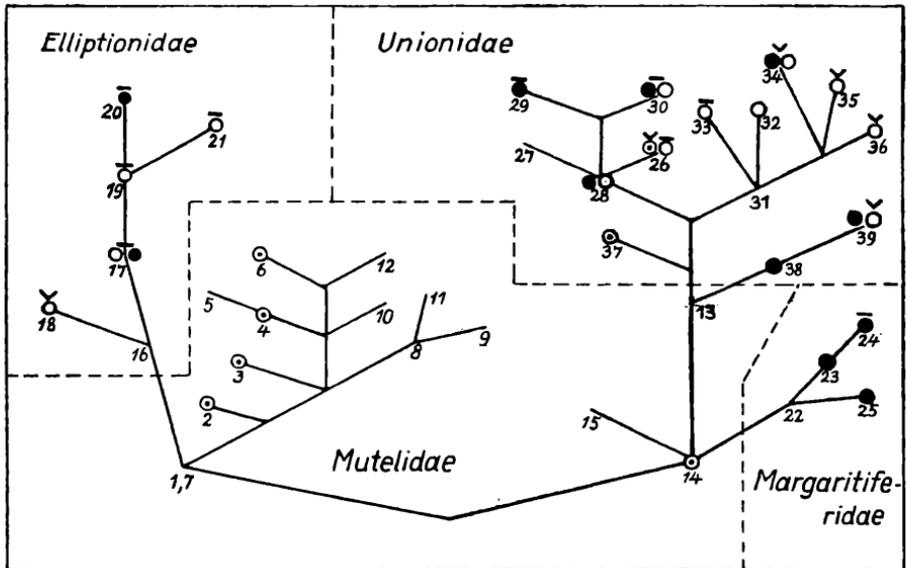
Entweder alle 4 Kiemen marsupial (*ruellani*, *stuhlmani*, *aegyptica*) oder nur innere Kieme marsupial (*bakeri*). Die unteren Teile und die Spitzen häufig nicht-marsupial (BLOOMER). Also die gleiche Subtropenanpassung mit 4-Kiemenbrut, die zur Tropenanpassung mit Innenkiemenbrut überleitet, wie bei anderen, ganz heterogenen Gruppen.

38. Subfam. Nannonaiinae MODELL 1942.

Nitia acuminata hat 4-Kiemenarsupien (BLOOMER). Auch hier scheint die subtropische 4-Kiemenbrut gegen Norden in die Außenkiemenbrut der Unioninen überzugehen.

39. Subfam. Unioninae SWAINSON 1840, emend.

Marsupium in den äußeren Kiemen; innere Innenkiemenlamelle bis auf das Vorderende frei vom Baucksack; Branchialöffnung durch Kiemendiaphragma von der Analöffnung getrennt, mit Papillen; Analöffnung glatt oder mit feinen Krenulierungen; Supra-Analöffnung durch eine Mantelbrücke getrennt; Mundsegel etwas sichelförmig; Glochidium fast dreieckig, mit Schalenhaken. (ORTMANN, HAAS)



● = Vierkiemenbrut ○ = Außenkiemenbrut ⊙ = Innenkiemenbrut

✓ = Glochidium mit Schalenhaken — = Glochidium ohne Schalenhaken.

Nummern wie in der Liste der Subfamilien.

Die Gattung *Oxyntia* HAAS (*pugio* BENSON) ist nach PRASHAD 4-Kiemerbrüter, was anatomisch den Anschluß an die Nannonaiinae einerseits herstellen würde, andererseits vermittelt sie zu *Cuneopsis*.

Damit hoffe ich nun die Überschätzung der Anatomie für die Najadensystematik auf ihre natürliche Beschränkung zurückgeführt zu haben. Nur etwa feinere strukturelle Untersuchungen, als bisher im allgemeinen vorliegen, könnten vielleicht eine Änderung bringen. Weder die Verwendung der verschiedenen Kiemer als Brutraum noch das Glochidium mit oder ohne Schalenhaken haben sich als systematisch durchgehend brauchbare Faktoren erwiesen. Zwar sind überall analoge Umbildungen, namentlich bei den jüngeren Familien der Elliptioniden und Unioniden, erkennbar, während die älteren Muteliden und Margaritiferiden ihre eigenen, nur zum Teil parallelen Gesetze haben. Als weitaus wichtiger hat sich dagegen die Biologie erwiesen. In ihrer Ausprägung am Gehäuse erlaubt sie sogar, weitgehende Schlüsse aus dem vorhandenen fossilen Material für bestimmte vorweltliche und rezente Klimazonen abzuleiten. Daß die von mir 1942 gegebene Auflösung in Unterfamilien notwendig war und sich durch die lange geologische Entwicklungsgeschichte der einzelnen rechtfertigt, dürfte nun auch den alten Anhängern der Sammelgattungen klar geworden sein.

Die 1942 gegebene Verwandtschaftstafel ist, wie ich damals betonte, noch keineswegs ein Stammbaum im Sinne der Deszendenzlehre, sondern ein Bild der Skulptur- und Gehäusebeziehungen bei den rezenten Gruppen. Um einen wirklichen Stammbaum zu erhalten, ist es zunächst notwendig, durch eingehende Berücksichtigung der vorweltlichen Land- und Klimazonen und des Auftretens der Najaden-Unterfamilien deren wirkliche genetische Stellung zu ermitteln, wofür der hier eingeschlagene Weg am aussichtsreichsten erscheint.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Das Najadensystem A. E. ORTMANN's von 1912, auf IHERING 1893 und SIMPSON 1900 aufbauend, war, wie sich aus den anatomischen Befunden unter Berücksichtigung der phylogenetisch wichtigen Skulpturmerkmale ergibt, zum guten Teil auf konvergente Entwicklungsreihen heterogener Stämme aufgebaut und täuschte so verwandtschaftliche Beziehungen vor, wo nur biologische Analogien vorlagen. HANNIBAL's System von 1912, auf ORTMANN's Arbeiten aufgebaut, betrachtete die angebliche Höherentwicklung des Glochidiums zu komplizierteren Formen als Leitgedanken der Najadenentwicklung, übersah dabei aber das Vorkommen von Rückbildungserscheinungen und gelangte so zu falscher Einstufung z. B. der Quadrolinen. Demgegenüber hat sich allein die Klassifizierung nach den *Wirbelskulpturen* als phylogenetisch brauchbar erwiesen. Auch die anatomischen Befunde konnten zwar die Auffassung über die gegenseitigen Beziehungen einiger Unterfamilien zueinander etwas abändern, das System aber als solches durch die Erkenntnis der Zusammenhänge zwischen Gehäuseform, Anatomie und alten oder rezenten Klimazonen nur vervollkommen.

Die weitere Arbeit an der Najadensystematik wird vorwiegend in dieser Richtung gehen müssen. Da aber fossile Najaden meist Streufunde sind und ihre Beschreibungen häufig in schwer zugänglichen Publikationen versteckt sind, bitte

ich mir solche zugänglich zu machen, damit auch die Najaden an dem Aufbau unseres vorzeitlichen Weltbildes in stärkerem Maße teilnehmen können, nachdem nun die Grundlagen für ihren Einsatz geschaffen sind.

Schriften.

- BLOOMER, H. H.: On the anatomy of *Brazzaea anceyi*, BOURGUIGNAT. — Proc. Malac. Soc. **19**, S. 228—233. London 1931.
- — —: Notes on the anatomy of some African Naiades. I—III. — Proc. Malac. Soc. (Part. I) **20**, S. 166—173. London 1932; (Part. II) **20**, S. 237—241. London 1933; (Part. III) **27**, S. 68—72. London 1946; (Part. IV) **27**, S. 241—246. London 1949.
- HAAS, F.: Die Unioniden, in MARTINI-CHEMNITZ, Conch.-Cab., IX, 2, II. Nürnberg 1910—1920.
- — —: Beiträge zu einer Monographie der asiatischen Unioniden. — Abh. senckenberg. naturf. Ges. **38**, S. 129—202. Frankfurt a. M. 1923.
- — —: Anatomische Untersuchungen an europäischen Najaden. I. — Arch. Moll. **55**, S. 66—82. Frankfurt a. M. 1924.
- — —: Binnen-Mollusken aus Inner-Afrika, hauptsächlich gesammelt von Dr. F. HAAS während der SCHOMBURGK-Expedition in den Jahren 1931/32. — Abh. senckenberg. naturf. Ges. **431**, S. 1—156. Frankfurt a. M. 1936.
- — —: One the life habits of some tropical fresh-water mussels. — Nautilus **53**, S. 53—56. Philadelphia 1939.
- HANNIBAL, H.: A Synopsis of the recent and tertiary freshwater Mollusca of the Californian Province, based upon an ontogenetic classification. — Proc. Malac. Soc. **10**, S. 112—165. London 1912.
- IHERING, H. v.: Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasser-Faunen von Südamerika. — Arch. Naturgesch. **59**, S. 45—140. Berlin 1893.
- LEA, I.: Descriptions of the embryonic forms of 38 species of Unionidae. — J. Acad. Nat. Sci. Philad. **4** (n. s.), S. 43—50 (Obs. 6). Philadelphia 1858.
- — —: Descriptions of the soft parts of 143 species and some embryonic forms of Unionidae of the United States. — J. Acad. Nat. Sci. Philad. **5** (n. s.), S. 401—456 (Obs. 10). Philadelphia 1863.
- ORTMANN, A. E.: Notes upon the Families and Genera of the Najades. — Ann. Carnegie Mus. **8** (2), S. 222—365. Pittsburgh 1912.
- — —: South American Najades; a contribution to the knowledge of the freshwater mussels of South America. — Mem. Carnegie Mus. **8**, S. 451—670. Pittsburgh 1921.
- PRASHAD, B.: On the generic position of some Asiatic Unionidae. — Rec. Ind. Mus. **16**. S. 403—411. Calcutta 1919.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [78](#)

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

Artikel/Article: [Das natürliche System der Najaden. 2.*\) 29-48](#)