

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Arch. Moll. | 93 | 3/4 | 71—126 | Frankfurt am Main, 20. 7. 1964

Das natürliche System der Najaden. 3.

Von

HANS MODELL,
Weiler i. Allgäu.

Mit 3 Abbildungen.

20 Jahre sind es, seit ich den ersten Versuch machte, ein natürliches System der Najaden aufzubauen (1942). 1949 versuchte ich dieses System auch anatomisch zu untermauern. Seither ist das der Najadenforschung zugängliche Material stark angewachsen. In aller Welt setzte die Jagd auf die natürlichen Bodenschätze ein und wurde mit staatlicher Unterstützung soweit vorwärtsgebracht, daß viele früher unerschlossene Gebiete heute direkt ins Blickfeld gerückt sind.

Was ich heute geben kann, ist namentlich die Auswertung des umfangreichen fossilen Materials, mit dessen Hilfe wir die rezenten Najaden stammbaummäßig einwandfrei bis in den oberen Jura, teilweise sogar bis in die obere Trias zurückführen können. Natürlich wirft jede neue Erkenntnis auch neue Fragen auf. Trotzdem kann ich meine damaligen Ergebnisse, im wesentlichen unverändert, aufrecht erhalten. Daß einige der damaligen Vermutungen durch neue Erkenntnisse überholt wurden, war vorauszusehen.

Ich war mir von vornherein darüber klar, daß mein System nicht allgemeinen Beifall finden konnte. Man wandte sich hauptsächlich gegen die zu große Zahl der von mir aufgestellten Unterfamilien, ohne zu bedenken, daß derartig alte Artgruppen in den Jahrillionen ihres Bestehens, eben zahlreiche Entwicklungsrichtungen einschlagen mußten, bedingt durch die biologischen Notwendigkeiten ihrer Zeitperioden. Auch die Vertreter der alten Richtung meldeten sich zu Wort, die im Interesse der Einführung des Nachwuchses die alten Bezeichnungen *Unio*, *Margaritifera* und *Anodonta* aufrecht erhalten sehen wollen. Ich habe

damals nachgewiesen, daß diese Namen bereits in der SIMPSON'schen Fassung heterogen waren. Ist das in irgendeinem anderen Gebiet der Zoologie oder Paläontologie anders? Und haben gerade die Vertreter dieser Richtung bei ihren Spezialgebieten sich eine Beschränkung auferlegt, wenn es sich darum handelte, die Entwicklung ihrer Spezialgruppen klarzulegen?

Klarheit besteht nunmehr, daß die Trigoniacea, ein mariner Parallelstamm der Najaden, nichts bei diesen zu suchen haben, sondern ein selbständiger mariner Stamm sind, der nur einmal in seiner Geschichte, in der unteren Kreide Japans und Indochinas in den lagunären Bereich eingedrungen ist — offenbar als Ausweichmaßnahme zu einer Verschlechterung der Lebensbedingungen im benachbarten marinen Bereich (wohl kalter Strömung). Im übrigen ist die Trigoniengruppe, wie DEECKE (1925) ausführt, in ihrer Anpassung an gewisse Meerestiefen (50-100 m), an mäßig kühles Wasser, in ihren nach rückwärts gewandten Wirbeln (opisthogyr), in ihrem vom Wirbel ausgehenden, zweizähligen und meist stark aufgesplitterten Schloß und weiter in ihrem biologischen Verhalten, das jeweils tropische Gruppen zur Hypertrophie, Riesenform und Artentod verdammt, der Najadenentwicklung ziemlich biologisch parallel.

Die Najaden selbst sind, genau wie die Trigonien der Meere, eine biologisch engbeschränkte Gruppe des Süßwassers. Von etwa 60° N bis 50° S geht ihr Lebensbereich und auch innerhalb dieser Zone gehen sie kaum über 20 m Wassertiefe. In der Höhenlage überschreiten sie normalerweise kaum 6-700 m, in extremen Fällen bis 1200 m, meist an isolierten Fundpunkten und durch Wassergeflügel verschleppt.

Fossile Najaden sind daher nur in ehemaligen Aufschüttungsgebieten zu erwarten.

Alle übrigen sachlichen Voraussetzungen habe ich in den beiden früheren Arbeiten besprochen.

Was diese Arbeit von den früheren unterscheidet, ist die Auswertung des fossilen Artbestandes. Und hier haben wir natürlich gewisse Regeln zu beachten. Anatomie, Embryologie (Glochidium) verlassen uns restlos. Übrig bleiben nur die Wirbelskulturen, die Schloßzähne und die Schalenform, oft nur Teile dieser Elemente. Trotzdem ist es möglich, auf Grund von Analogieschlüssen eine gewisse Aufgliederung zu erreichen.

I. Besprechung der neueren Untersuchungen.

Mit der Durcharbeitung der Literatur der fossilen Najaden kamen neben den neueren Arbeiten, die unsere Kenntnisse von den großen Zusammenhängen erweiterten, auch viele ältere Arbeiten wieder ins Blickfeld, namentlich aus den alten großen Beckengebieten und Delta-Ablagerungen in W-Europa, Japan, Sudan, N-Amerika und Indochina.

1. Europa.

Für Europa liegen nun — neben zahlreichen Einzelfunden — eine Reihe von fossilen Najadenfaunen vor: CHOFFAT (1880) über die Ober-Jura-Fauna Portugals, die altbekannten Funde aus den Wealden-Schichten der Unter-Kreide Sünglands, Hannovers, des Ebro-Gebietes, die ihre Fortsetzung in der W-Sa-

hara finden und dort an die Sudan-Fauna von Assuan und Ft. Flatters An-schluß finden (MONGIN 1954, 1963). FABRE-TAXY (1948, 1959) hat die oberen Kreide-Schichten der Bouches-du-Rhône einer neuen Durchsicht unterzogen und namentlich die stratigraphischen Fragen geklärt. Die Fauna des chattischen (oligozänen) Alpenrandes von Hausham, Oberbayern, habe ich 1943 zusam-mengestellt und 1958 eine Zusammenfassung der pontischen Najadenfauna Ungarns im Anschluß an die vorausgegangene Arbeit von WENZ (1943) über das rumänische Pont gegeben.

2. Nordasien.

Für Sibirien liegen nunmehr neben den Arbeiten von LINDHOLM (1932) neuere Feststellungen von MARTINSON (1953, 1956), EBERSIN (1951, 1960) und RAMMELMAYER (1931, 1940) vor, die es gestatten, in den wesentlichen Zügen die Entwicklung der Süßwassermuscheln seit dem Karbon zu verfolgen.

3. Ostasien.

Seit GRABAU haben namentlich KOBAYASHI & SUZUKI (1936/37) und SUZUKI (1941-49) die fossilen Najaden Koreas, Chinas und Japans bekannt gemacht. Auch hier beginnen die Feststellungen echter Najaden mit dem oberen Jura, und bereits in der unteren Kreide schließen sich lamprotuline Formen an. Aus den unter-pleistozänen San-Men-Schichten N-Chinas hat ODHNER (1925) die Naja-denfauna veröffentlicht.

Die Margaritiferiden Ostasiens befinden sich bereits in der unteren Kreide in einem Entwicklungszustand, den sie im europäischen Chatt wieder erreichen. Im benachbarten Hinterindien hat HOFFET (1937) solche *Margaritifera*-Formen veröffentlicht, die an *Cucumerunio* Australiens anzuschließen scheinen, dazu aber auch lamprotuline Formen, die nordamerikanischen Entwicklungen glei-chen. Wenn man daneben die Resultate GRABAU's und MARTINSON's hält, ergibt sich eine sehr große Wahrscheinlichkeit, daß die Parreysien und *Lamprotula*-ähnlichen Formen von Nordamerika gekommen sind und — nicht wie ich 1942 annahm — vom Süden her! Daneben bringt HOFFET noch *Cuneopsis*.

4. Vorderindien.

Hier hat eine alte Arbeit von HISLOP (1860) besondere Bedeutung erlangt. In den Intertrappean beds Zentral-Indiens finden sich auf der Schale radials-kulptierte Formen, die sich z. T. unmittelbar an die *Pseudohyria* aus dem U. Cenoman der Mongolei anschließen, daneben aber auch radials-kulptierte *Lamellidens*. Aus der Kreide-Zeit muß auch die austern-ähnliche *Eumulleria* stammen, die ihre nächsten Verwandten in den südamerikanischen Bartlettiinae hat und als Beweis dafür dienen kann, daß Indien und Südamerika um das afrikanische Südkap herum in Verbindung standen.

Große, ebenfalls stark radials-kulptierte *Margaritifera* in den Bergen von Bugti (*vicaryi* BLANFORD) sind wohl endsarmatisch. Seit dem O. Miozän geht eine südostasiatische Najadenfauna im Punjab durch, die sich im Diluv stark reduziert, vorher aber mehrere Überwanderer bis ins Mittelmeergebiet entsandt hatte.

5. Nordamerika.

Seit der Zusammenfassung von HENDERSON (1935) sind im Laufe der Durch-
arbeitung einzelner Schichten viele Einzelresultate erzielt worden. Für Canada
war es RUSSELL, der von 1931 bis 1937 die dortige Felsengebirgszone unter-
suchte, mit kleineren Arbeiten folgten ihm TOZER, BRANSON und andere
Autoren.

Sonst war es im wesentlichen YEN, der seit 1947 laufend Resultate aus Nord-
amerika bekannt gab und besonders unsere Kenntnisse der Morrison-Fauna des
oberen Jura bedeutend erweiterte. Ich bedauere nur, daß er noch zu sehr an
den alten Gattungsnamen festhält.

Auch zwei, allerdings nur auf Nordamerika eingerichtete, neue Najaden-
systeme wurden bekannt. MORRISON stellte 1955 eine Familie der Amblemidae
auf mit den Unterfamilien Ambleminae, zu der alle nordamerikanischen „*Unio*“
gehören, und Lampsilinae. Ich stellte mit Erstaunen fest, daß MORRISON offen-
bar übersehen hat, daß seine Amblemidae wie seine Ambleminae und Lamp-
silinae bereits benannt waren.

Auch CLARK & BERG (1959) gaben ein neues System: eine Familie Unionidae
mit einer Unterfamilie Unioninae (mit *Fusconaia*, *Crenodonta*, *Elliptio*), eine
Unterfamilie Anodontinae mit den Tribes Alasmidontini (nur echte Alasmidon-
tinae), Anodontini (ein Gemisch von Alasmidontinae, Rectidentinae und Ano-
dontinae) und einer Unterfamilie Lampsilinae. Hierzu ist nur zu sagen, daß
außer den Quadrulinae und den echten Anodontinae und Rectidentinae alles
nur Elliptionidae sind.

6. Südamerika.

Für Südamerika sind immer noch die wenigen Einzelbeschreibungen, meist
wenig gesicherter Stratigraphie älterer Autoren, das einzige, was wir an fossilem
Material kennen. Eine große Ausnahme macht die Zone, die sich von Pebas bis
nach Trinidad hinzieht und, vermutlich Pliozän, einen größeren Artbestand
aufweist. MARSHALL & BOWLES (1932) veröffentlichten einen Teil dieser Fauna,
OLIVEIRA-ROXO, MAURY und andere versuchten diese zu ordnen und zeitlich
einzureihen.

Wesentlicher und tiefer schürfend sind die Arbeiten, die BONETTO seit 1951
über die Anatomie und namentlich die Glochidien der Arten des La Plata-
Gebietes und weit darüber hinausgreifend geliefert hat. Sie bestätigen für die
südamerikanischen Muteliden das IHERING'sche Lasidium, also eine dreiteilige
Glochidienform, deren mittlerer Teil von der Schale umschlossen ist; nur für die
Prisodontinae hat er Unioniden-Verwandschaft mit Glochidien angegeben. Für
die Hyriinae hat BONETTO durch sorgfältige Skulpturstudien die endgültigen
Unterlagen für die Unterteilung in Formenreihen mit und ohne Schalenhaken
der Glochidien geschaffen. Die von SIMPSON und ORTMANN behauptete Zusam-
mengehörigkeit der südamerikanischen Hyriinae und Mutelidae ist somit im
Sinne von IHERING, HANNIBAL und meiner Auffassung von 1942 verneint.

Als einstweiliges Resultat ihrer Untersuchungen veröffentlichten PARODIZ
& BONETTO (1963) ein neues System für die südamerikanische Najaden. Es
unterscheidet richtig eine Superfamilie Unionacea mit einer Fam. Hyriidae
SWAINSON und 4 Unterfam. Hyriinae, Prisodontinae, Castaliinae und Diplo-

dontinae. Die Einstufung als Oberfam. erscheint mir zu hoch, die Prisodontinae sind meiner Auffassung nach Mutelidae in dem gleichen Zwischenstadium wie die australischen Velesunioninae, d. h. mit Glochidien und echten Zähnen und haben mit den echten *Hyria*, einer weitaus jüngeren Entwicklung nur die biologisch begründete Form gemeinsam.

Für die Mutelidae wurde ebenfalls eine Superfamilie Mutelacea vorgeschlagen und die neotropischen als Fam. Mutelidae mit den Unterfamilien Mycetopodinae, Microcondylaeinae, Anodontitinae und Leilinae MORRETES 1949 belassen. Die Leilinae sind aber zweifellos nur anatomisch spezialentwickelte *Glabarisa* und diese wieder dürfen nicht mit den Anodontitinae meiner Fassung zusammengeworfen werden. An letztere schließen unmittelbar die Bartlettiinae an.

7. Afrika.

Aus dem nubischen Sandstein nördlich Assuan war durch BULLEN (1909) eine kleine Najadenfauna bekannt geworden, die sich durch die französischen Untersuchungen um Ft. Flatters als weitverbreitet erwies und sich schließlich mit der Fauna des europäischen Wealden überkreuzte (MONGIN 1954, 1963). Die Fauna bezeugt die Existenz von echten *Margaritifera*, *Heudeana*, bezahnten *Aspatharia*, unbezahnten *Aspatharia* und Rectidentinae nebeneinander. Im Zusammenhang mit den Entwicklungsreihen, die bis in die Oberkreide der Bouches-du-Rhône gehen (cf. FABRE-TAXY) beweist diese Fauna aber, daß in dem Zeitraum zwischen Unter- und Ober-Kreide Aspatharien mit noch vollständig erhaltenem Schloß, aber der einfachen Doppelbogenskulptur in breiten Räumen und Zeiten allmählich zur Doppelhakenskulptur der Margaritiferidae übergingen und daß wahrscheinlich das Verschwinden der ursprünglichen Lasidium-Form und ihr Ersatz durch hakenlose Glochidien damit zusammenfiel.

Also ist nicht Australien und Ostasien, wie ich 1942 annahm, sondern Westafrika-Westeuropa das Entstehungszentrum der Margaritiferidae und das stimmt durchaus mit ihrem ersten Auftreten im Jura Portugals zusammen.

MONGIN hat es 1963 gewagt, die, ihr aus dem Continental Intercalaire des Hoggar-Gebietes zur Verfügung stehende, ziemlich umfangreiche Najaden-Fauna systematisch darzustellen. Neben verschiedenen Gleichsetzungen mit den oben erwähnten U. Kreideschichten von Assuan, fanden sich zahlreiche Belege für Verwandtschaften mit Formen des westeuropäischen Wealden. Die Margaritiferidae sind ausgiebig vertreten und zwar in der Unterfam. Margaritiferinae mit *M. humei* BULLEN und *flattersensis* MONGIN, die Heudeaninae (*valdensis*-Gruppe) mit *valdensis* MANTELL, *iguallalensis* MONGIN, *agadensis* MONGIN. Von den afrikanischen Aspathariinae tauchen *U. planus* RÖMER und *crostwaithei* BULLEN auf. Von den Unionidae die Gattung *Cuneopsis* SIMPSON mit mehreren Formen, Caelaturinae mit *C. jowikolensis* und die neue Gattung *Tamesnella* MONGIN mit 2 Arten, an heutige *Nyassunio* anschließend. Dazu noch eine längst beschriebene, aber nicht zu den Najaden gestellte Gruppe, die bisherige Familie Desertellidae DECHASEAUX 1946 von Ft. Flatters als Analogon der südamerikanischen Monocondylaeinae; auch *Filosina* ist verdächtig, neben *Diplodontites* zu gehören.

Leider ist MONGIN der Nachweis nordamerikanischer Arten im Hoggar nicht geglückt. Ihre *Lampsilis agadensis* gehört zu *Heudeana*, ihre Gattung *Tamesnella*

zu den Caelaturinae. Eine *Chamberlainia* möchte ich in *iguallalensis* nicht sehen, halte sie für die nächste Verwandte einer spanischen *Heudeana*-Form.

Die einzige *Saharella*-Art weist auf gleichzeitige europäische Lamprotulinae hin.

Eine kleine Fauna aus Tiefbohrungen von Gabon, noch nicht veröffentlicht, weist die Existenz der heutigen Caelaturinae bis etwa ins Apt nach.

Aus den Kaiso-Schichten des unteren Diluv vom Albert-See kennen wir durch DARTEVELLE einige quadrulin ausgebildete Caelaturen gleichzeitig mit Viviparen aus der *Bellamya*-Verwandtschaft. Und letztere reagieren genau so wie der *Viviparus* des slavonischen Pliozäns, aus dessen Stamm *dezmanianus* und *bifarcinatus* kamen. Wenn ich früher behauptete, daß Slavonien das Klima, vielleicht die Breitenlage des oberen Nils gehabt haben mußte, so gilt das gleiche hier: die Klima- oder Breitenlage mußte mindestens bis Assuan aufgestiegen sein.

Für die rezenten Untersuchungen, namentlich über die Lasidien afrikanischer Muteliden vergleiche FRYER (1959).

Die von BLOOMER (1931) behauptete Zugehörigkeit von *Brazzaea*, die bis dahin als Mutelide galt, zu den Unionidae habe ich lange bezweifelt, bis ich mich durch die Wirbelskulpturen BOURGUIGNAT'scher Stücke in Paris überzeugen konnte, daß es sich um Frühformen der Rectidentinae handelt — und *Moncetia* ebenfalls in die gleiche Gruppe gehört.

8. Australien.

McMICHAEL hat 1957 die fossilen australischen Najaden besprochen. Seit der Trias sind Süßwassermuscheln vorhanden, meist aber spärlich, so daß sich keine klaren Entwicklungsreihen herauschälen lassen. Dann haben McMICHAEL & HISCOCK (1958) eine Revision der rezenten Najaden Australiens veröffentlicht. Für die Mutelidae unterscheiden sie die Unterfamilien Velesunioninae, Lortielinae, Hyridellinae und Cucumerunioninae, stellen also die Hauptmasse der australischen Najaden hierher. Daneben treten die Unionidae nur mit den Rectidentinae (*Haasodonta*) in Neu-Guinea auf. Dazu wäre verschiedenes festzustellen. Die echten Mutelidae Australiens (Velesunioninae, Lortielinae) besitzen zwar keine Skulptur, haben aber muteliden Schalenbau und dazu komplette Schloßzähne. Ihr Glochidium mit Haken ist durchaus nicht mehr mutelid und von dem südamerikanischen und afrikanischen Lasidium unterschieden. Sie verkörpern also ein jüngerer Stadium, das sich seit der U. Kreide von Afrika und Europa anbahnt. Für solche Gruppen (bezahnte Mutelidae [Prisodontinae, Pseudaviculinae und Velesunioninae]) habe ich 1949 eine neue Familie Austromutelidae vorgeschlagen, also Zwischenformen zwischen echten Mutelidae und Umwandlungen in Richtung zu den Unionidae. Ich gebe diesen Namen noch nicht auf, in Hinsicht auf die Tatsache, daß mehr eindeutige Verbindungen zwischen den beiden Familien bestehen, die heute bereits gestatten, die Einreihung in fortlaufende Najadenstämme vorzunehmen und daß die von PARODIZ & BONETTO zu den Unionacea gestellten muteliden Gattungen mit Glochidien ein Zwischenstadium andeuten. Australien ist aber in seiner Najadenfauna ein weit zurückgebliebener Außenposten der unteren Kreidezeit mit vorwiegend aridem Klima, das nur im Diluv unterbrochen wurde. Die Velesunioninae und Lortielinae sind sicher noch Mutelidae im Schalen-Sinne

(ich trenne aber die *Balwantia* und *Solenaia* SO-Asiens ausdrücklich von den Lortelliinae ab). Für *Lortiella* haben uns die beiden Autoren weder Anatomie noch Wirbelskulptur erbracht. Genau so steht es für *Haasodonta*. Und letztere möchte ich wirklich nicht als Rectidentine ansehen. Sie erinnert in ihrem Schalenbau eher an Formen der Mutelidae wie *Chelidonopsis* und *Bartlettia*.

Für die beiden anderen australischen Unterfamilien muß ich es ablehnen, sie zu den Mutelidae zu rechnen. Nach Wirbelskulptur und Glochidium sind die Hyridellinae sicher echte Unionidae, nächstehend den Südamerikanern, aber, entgegen der Auffassung der Autoren, von Südamerika herübergekommen und dort an die echten Hyriinae anschließend. Die Cucumerunionidae endlich sind ebenso sicher Margaritiferidae. Ihre Wirbelskulptur und Glochidium ist immer noch nicht bekannt, ihre Einwanderung aus SO-Asien spätestens in der O. Kreide ist wahrscheinlich durch *Plicatounio* HOFFET aus Indochina.

II. System der palaeozoischen und früh-mesozoischen Najaden.

Bis heute können wir 3 zeitlich in weiten Abständen aufeinanderfolgende Gruppen von großen Süßwassermuscheln feststellen. Neben der Classis Trigonacea erscheint so eine Classis Najadacea und in dieser 3 Ordines:

Archanodontia-Devon

Anthracosia-Karbon bis Trias- und rezent

Najadea-Trias bis rezent

Die Einzelmerkmale der Najaden kommen bei allen 3 Ordines immer wieder zum Vorschein, man ist vielfach versucht direkte Zusammenhänge zu vermuten. Ihre wirklichen Zusammenhänge können wir noch nicht beweisen, nur vermuten.

Bei den Archanodontia erscheinen neben der einfachen *Nyassa* HALL weitgehend mutelid entwickelte Formen wie *Archanodon* und selbst mycetopodine Formen, also schon Endentwicklungen, die etwa heutigen *Iridina* oder *Solenaia* entsprechen. Daneben aber auch noch Formen mit 5-6 hinteren Cardinalzähnen, die vielleicht in den späteren „taxodonten“ Muteliden ihre letzten Nachfahren haben (*Taeniodon* usw.). Der Familienname, den ich von dem uns am besten bekannten *Archanodon* nahm, ist durch Nyassidae HALL 1885 zu ersetzen.

Dann erscheint nur eine riesengroße Lücke.

Mit den Anthracosiidae des Karbons treten vollständig neue Formen auf und diese lassen sich in den einzelnen Bergbaubezirken gut durch die Schichten verfolgen. Eine Wirbelskulptur ist überhaupt nicht vorhanden, die Schlösser sind primitiv. Im Westen des Entwicklungsgebietes, das im wesentlichen Nordamerika und Europa umfaßt, scheint die Entwicklung früher zum Abschluß gekommen zu sein. Es erscheinen dort Riesenformen (*Asthenodonta*), wieder vom *Solenaia*-Typ. Mit dem Ende des Karbons, ebenso abrupt wie der Anfang, verschwinden alle diese Gestalten aus unserem Gesichtskreis. Von den rezenten Najaden könnte lediglich die Gattung *Monocondylaea* in Südamerika darauf zurückgehen. Ein Teil der karbonischen Süßwassermuscheln konnte als Mytilidae ausgeschieden werden.

Dann folgt das Perm. Extreme Reduzierung der Formgröße in den bekannten Süßwasserbecken N-Rußlands mit unendlicher Variation nach allen Möglichkeiten des Zahnschemas, relativ wenige Überseefunde in O-Afrika und S-Ame-

rika und vor allem fehlende Wirbelskulptur und kleine Schalenform bezeichnen diese Entwicklung.

Für die Trias der Nordkontinente geht diese aber weiter. Sie wird mager, kleinwüchsig und trotzdem, denn sie sind rezenten halbbrakischen Küstenformen der Ostsee durchaus ähnlich, ergeben sie eher das Bild einer najaden-artigen Zwergfauna ohne Wirbelskulpturen, von der viele Arten als Vorläufer späterer echter Najaden gedeutet werden könnten, wenn die Zeitdifferenz nur nicht in den meisten Fällen zu groß wäre. McMICHAEL hat es gewagt, eine solche Anthracosien-Form der australischen Trias mit einer Kreide-Form in eine Gattung zusammenzufassen (*Protovirgus*). MARKTHALER hat es von einer deutschen Trias-Form angenommen. Ich selbst habe 1942 solche z. T. heute noch existierende Anthracosien-Verwandte als Vorläufer späterer Stämme aufgefaßt, z. B. Diplasminae, *Tamsiella* und auch Texas-Formen, die VAN DER SCHALIE als *Trigonodus* bezeichnet hatte.

Ich gebe hier eine kurze Zusammenstellung dieser palaeozoischen und mesozoischen Gruppen, wobei ich Anthracosien-Verwandte, die mit einiger Sicherheit den heutigen Najadenstämmen zugerechnet werden können, bei diesen aufführe.

1. Familie Nyassidae HALL 1885.
[Syn.: Archanodontidae MODELL 1942].

Najaden-ähnliche Muscheln des Devon.

Nyassa HALL 1870 [syn. *Modioconcha* HALL 1869]. Typus: *arguta* HALL 1870.

Marcellus-Basal-Hamilton, New York = M. Devon-Eiffel-Stufe, und Devon des Altai (*Amnigenia altaica* KHALFIN).

Archanodon HOWSE 1878. Typus: *Anodon jukesi* FORBES 1852.

Riesenform vom *Iridina-Solenaia*-Typ. O.Devon-Old Red von Irland, England.

Amigenia HALL 1885. Typus: *Cupricardites catskillensis* VANUXEM 1842.

Stark an *Mycetopoda* erinnernd. O.Devon von New York und Pennsylvanien. M.Devon im Rheinland.

Daneben noch eine Reihe isolierter Formen, die bald hier, bald da eingereiht wurden, aber mit *Nyassa* im Zusammenhang zu stehen scheinen. Dazu gehören *Taeniodon* DUNKER 1848 und *Mecynodon* KEFERSTEIN 1857. Formen mit 4-5 fast parallelen hinteren Schloßzähnen.

2. Familie Anthracosiidae AMALITZKY 1892.
[syn. Carbonicolidae WEIR 1938].

Zwerghafte bis mittelgroße Formen des Karbons bis in die obere Trias.

a) *Carbonicola* McCoy 1855.

Karbon von England, Belgien und Niederrhein-Westfalen, bis ins Perm Rußlands und O. Perm der Manchurei.

Asthenodonta WHITEAVES 1893. Typus: *A. westoni* WHITEAVES.

Karbon: South Joggins, Neu-Schottland.

Anthracomya SALTER 1862.
O. Karbon, England, Ruhrgebiet, Belgien.

Unionella ETHERIDGE jr. 1888.
O. Trias von Australien. Nach McMICHAEL hierher gehörig.

Wenn man die vorstehenden Gattungen enger zusammenfassen will, kann das nur in der Form einer Unterfamilie geschehen, die den Namen Carbonicolinae zu tragen hätte.

b) *Palaeanodonta* AMALITZKY 1895.

Schloßlose, kleine Formen des russischen Perm bis O. Perm von Sibirien, Burma und Kenya. Vielleicht eine eigene Unterfamilie Palaeanodontinae, Vorläuferin mutelider Gruppen.

c) *Anthracosia* KING 1856.

Links 1 Kardinalzahn, Lamellenplatte mit Höckerchen. Karbon von Kansas; Perm der Oka.

Palaeomutela AMALITZKY 1892. Typus: *P. verneuili* AMALITZKY.
Eine Ausbildung mit Iridinen-Zähnen, also pseudotaxodont.

Oligodon AMALITZKY 1892.
Perm. Ähnlich der vorigen nur mit stärkeren taxodonten Zähnen.

Die Gattungen *Anthrocoptera* SALTER 1863 und *Najadites* DAWSON 1868 gelten heute als Mytiliden und scheiden hier aus.

Für die Gruppe c dürfte sich der Name Anthracosiinae empfehlen. Die triadischen Anthracosiidae Mitteleuropas sind im wesentlichen als Süßwasserformen zweifelhaft, anders scheint es mit den Formen Sibiriens zu stehen, wo wir nach der Zusammenstellung bei EBERSIN 1960 noch folgende Gattungen finden:

Ferganoconcha TSCHERNYTSCHEW 1937. U. Jura ganz Sibiriens.

Tutuella RAGOZIN 1938. Jura, Kusnetz-Bassin.

Utschamiella RAGOZIN 1938. Trias, Tungusen-Bassin.

Ferner, zu den Anthracosiidae gestellt:

Mrassiella RAGOZIN 1935. O. Perm, Sibirien.

Anthraconauta PRUVOST 1930. Perm, Taimir, Tungusen-Gebiet.

Procopievskia RAGOZIN 1933. Perm, Kasansk. Jarus, Taimir.

Microdontella LEBEDJEV 1944. Eine Form, die auffallend an Pleiodon erinnert. Perm, Tatarsk. Jarus, Oka-Bassin.

Opokiella PLOTNIKOV 1949. Perm.

Die heute von EBERSIN als Cardiniidae ZITTEL 1881 zusammengefaßten Formengruppen der *Trigonodus* SANDBERGER 1864, *Anodontophora* COSSMANN 1897, *Anoplophora* SANDBERGER 1862 und *Cardinia* AGASSIZ 1838 sind wohl wirklich in das marine Milieu zurückgekehrte Najaden. Meine Gruppe Trigonodinae von 1942 verschwindet also aus dem Bild der rezenten Najadenstämme.

Eine Familie Ferganoconchidae MARTINSON 1956 wurde aufgestellt, mit den beiden Gattungen *Ferganoconcha* TSCHERNYTSCHEW und *Tutuella* RAGOZIN, beide aus dem unteren Jura; Zwerg- oder Jugend-Formen, die fast überall hinpassen könnten. Leider derzeit noch nach keiner Richtung anschließbar und eher als Schuttabladeplatz aufzufassen. Erst, wenn wir von oben nach unten vor-

dringend, die Wahrscheinlichkeit des Zusammenhanges mit jüngeren, sicheren Formen haben, kann hier weiter diskutiert werden.

Nun kommen wir zu den modernen Najaden und ihren nachweislichen Vorläufern.

III. Die Najaden der Gegenwart und ihre Vorläufer.

Im wesentlichen kann ich das von mir 1942 gegebene Bild aufrecht erhalten, wenn auch die Hereinnahme des fossilen Bestandes manche Ergänzung und Richtigstellung gebracht hat.

I. Fam. Mutelidae (GRAY) IHERING 1893.

Durch die Untersuchungen von BONETTO und FRYER ist nunmehr klargelegt, daß die südamerikanischen und afrikanischen Muteliden durchwegs ein Lasidium statt des Glochidiums haben. In Südamerika sind die Prisodontinae nunmehr als Glochidien-tragende, aber muteliden-schalige Najaden festgestellt, in Afrika die Pseudaviculinae. Für Australien haben McMICHAEL & HISCOCK festgestellt, daß ausschließlich Glochidien vorhanden sind. So scheint es beinahe, als ob die alte und den modernen Najadengruppen gegenüber ziemlich eindeutig zu definierende Familie der Mutelidae eigentlich eine systematische Zusammenstellung vielleicht vollständig heterogener Entwicklungsgruppen wäre. Und das sind sie auch. Nur in der rezenten Fauna nehmen sie die Sonderstellung ein, die sie als älteres Glied neben den anderen jüngeren Familien erscheinen läßt. In ihrer Stammesgeschichte, die noch weithin ungeklärt ist, entsprechen sie etwa den Theromorpha der Säugetierforscher, die auf reptilienhafter Grundlage ausgesprochene Säugetier-Eigenschaften entwickeln und neben denen — und vielleicht aus ihnen heraus — dann die ältesten primitiven Säugetiere entstanden. Es ist immer wieder das gleiche Bild, das sich abzeichnet. Uralte Najadenstämme, die schalenmäßig neuen Stämmen ganz analog sind und dann wieder ein Erscheinungsbild, das vermuten läßt, daß sich die Neuentwicklung wieder aus jüngeren Primitivformen herausentwickelt hat.

An der 1942 gegebenen Diagnose der Familie brauche ich wenig zu ändern: Jungtier (Protoconch) in Südamerika und Afrika ein Lasidium, in Australien ein Glochidium. Fossil von der U. Kreide Afrikas ab; z. T. vermutlich ein Glochidium.

Heutige Verbreitung: Südamerika bis südl. Mittelamerika, Afrika südl. der Sahara, Australien, Neuguinea, Neuseeland.

A. Südamerikanische Entwicklungsreihe.

1. Subfam. Prisodontinae MODELL 1942.

Letzter Rest ehemals vollbezahnter Muteliden Südamerikas. Lamellenschloß. Wirbelskulptur fehlt. Glochidium mit 2-3 geteilten Haken vorhanden.

Verbreitung: Hochland von Guayana bis zum Amazonas.

Fossil: Pliozän von Trinidad und Staat Monagas, Venezuela.

Prisodon SCHUMACHER 1817.

Callonaia SIMPSON 1900. Typus: *C. duprei* RECLUZ 1843.

Para, Brasilien; Trias: Texas.

2. Subfam. Monocondylaeinae MODELL 1942.

Wirbelskulptur fehlt. Schloß weitgehend reduziert in zwei Phasen. Die erste mit noch erhaltener Schloßplatte und aufgesetzten Zähnen, die zweite ohne Schloßplatte, die Zähne scheinbar aus dem Schalenrand hervorgehend. Seitenzähne völlig verschwunden, in beiden Schalen je ein Kardinalzahn erhalten. Jugendform ein Lasidium (BONETTO). Wenn nicht seit dem Karbon ein so riesiger Zeitraum verstrichen wäre, möchte ich die ganze Unterfamilie direkt den Anthracosien anschließen.

1. Phase: *Iheringella* PILSBRY 1893 [syn. *Plagiodon* LEA 1856]. Typus: *Plagiodon isocardiodides* LEA.

Rezent: La Plata-System, O-Peru.

Diplodontites MARSHALL 1922. Typus: *D. cookei* MARSHALL.

Ob. Amazonas in Peru; Ob. Magdalena in Columbia.

Tamsiella HAAS 1931. Typus: *Monocondylaea tamsiana* DUNKER 1858.

Orinoco. Eine der anthracosiiden Vorformen, mit glasartiger Schale.

2. Phase: *Monocondylaea* ORBIGNY 1835 [syn. *Aplodon* SPIX 1827 (non RAFINESQUE), *Spixococoncha* PILSBRY 1893]. Typus: *M. paraguayana* ORBIGNY.

Fossula LEA 1870 [syn. *Fossicula* MARSHALL 1925 err.]. Typus: *Monocondylaea fossiculifera* ORBIGNY.

Ob. Parana-Rio Tiété, Rio Paraguay; St. Bahia, Bras., Venezuela. Eine sinupalliate Entwicklung, aus *Monocondylaea* hervorgegangen und wahrscheinlich zu *Glabaris* bzw. *Leila* weiterführend. *M. costulata* hat für kurze Zeit die *Castalia*-Entwicklung der Hyriinae mitgemacht.

1. Phase den Carbonicolidae näherstehend, 2. Phase mehr mutelid.

Fossil ist die ganze Unterfamilie bisher nicht bekannt.

3. Subfam. Glabarinae MODELL 1942.

Anodontine Entwicklung ohne Schloßzähne, jedoch mit erhaltener Schloßplatte und dreieckiger bis hakenförmiger Ligamentalbucht. Perlmutter weiß, bläulich bis rot.

Glabaris GRAY 1847 [syn. *Patularia* SWAINSON 1840, *Craspedodonta* KÜSTER 1842, *Pseudoleila*, *Euryanodon*, *Mesanodon* CROSSE & FISCHER 1893]. Typus: *Anodonta exotica* LAMARCK 1819.

Leila GRAY 1840 [syn. *Columbia* LEA 1833 non LINNAEUS]. Typus: *Anodonta blainvilleana* LEA.

Südl. Mittelamerika und tropisches Südamerika.

Fossil spärlich seit dem Neogen von Iquitos, den Pebas-Schichten. Embryo ein Lasidium. Die sinupalliate Gattung *Leila* ist vielleicht ein unmittelbarer Abkömmling der *Fossula*.

4. Subfam. Anodontitinae MODELL 1942.

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

Anodontites BRUGUIÈRE 1792 [syn. *Styganodon* MARTENS 1900, *Ruganodontites* MARSHALL 1931]. Typus: *A. crispata* BRUGUIÈRE.

Lamproscapha SWAINSON 1840 [syn. *Virgula* SIMPSON 1900]. Typus: *Anodon ensiformis* SPIX 1827.

Verbreitung: von S-Mexico durch Guayana bis zu den Nordhängen des Amazonas-Tales über den oberen Paraguay an das La Plata-System anschließend und längs eines breiten Streifens der brasilischen Ostküste. Das innere Becken des Amazonas scheint ausgelassen zu sein.

Anodontites erscheint fossil in der O. Kreide der Whitemud Formation, S-Saskatchewan und im Neogen von Pebas (Oberer Maranon).

5. Subfam. Bartlettiinae MODELL 1942.

Austernartige Umbildung der Anodontitinae mit deren spitzen Ligamentalbuchtaken, breiter Schloßplatte und blaugrüner Perlmutter. Leben eingewachsen im Kalksinter von Fäulen (*Bartlettia*) oder angeheftet auf Sandgrund der Flüsse. Fossil nicht bekannt.

Bartlettia H. ADAMS 1870. Typus: *Etheria stefanensis* MORICAND 1856. Paraguay, Amazonas b. Huallaga.

Acostaea ORBIGNY 1835 [syn. *Mulleria* FÉRUSSAC 1823 non LEACH 1814; *Eumulleria* ANTHONY 1907]. Typus: *Mulleria lobata* FÉRUSSAC 1823.

Kistna River, Indien; Amazonas.

Wie PARODIZ & BONETTO (1963) annehmen wohl richtiger nur biologische Formen von *tenebricosus*.

6. Subfam. Mycetopodinae GRAY 1847 (emend. MODELL 1942).

[syn. Mycetopodidae GRAY 1847, Mycetopinae GRAY].

Wirbelskulptur fehlt, Schloßplatte völlig verschwunden, Ligamentalbucht lang und flach. Perlmutter bläulich. Stark ausgebildeter Saugfuß, daher Schalen am Hinterende stark klaffend.

Mycetopoda ORBIGNY 1835 [syn. *Mycetopus* ORBIGNY 1835].

Ganzes tropisches und subtropisches Südamerika östl. der Anden, südl. bis zur La Plata-Mündung.

Mycetopodella MARSHALL 1927. Typus: *Mycetopus falcatus* HIGGINS 1868. MARSHALL vermutet (1925) auf Grund der Feinschalenskulptur eine Stellung bei *tenebricosus* (Anodontitinae). Nur Ob. Amazonas.

Mycetopoda tritt fossil auf:

O. Trias (Rhät) des Newark Systems, Pennsylvania (*M. diliculi* PILSBRY).

Vermutlich gehören die als *Anthraconaia cuboides* LUTKEVICH 1951 und *Proco-pievskia gigantea* RAGOZIN bezeichneten Formen aus dem Perm von Sibirien ebenfalls hierher.

O. Kreide: Laramie und Lance Formation von Colorado, Whyoming und S-Saskatchewan (*M. parallela* WHITE).

Die Mycetopodinae sind auf jeden Fall eine Gruppe, der man auf Grund ihrer Sondermerkmale eine direkte Abstammung von den devonischen *Amni-*

genia zutrauen könnte. Leider hat Südamerika selbst keinerlei Fossile dieser Unterfamilie aufzuweisen.

So sind die rezenten südamerikanischen Muteliden ein Querschnitt aus alten Entwicklungsstämmen, die vom Devon (*Mycetopoda*), Karbon (*Monocondylaea*), Perm (*Diplodontites*) und Trias (*Tamsiella*) ihren Stammbaum herleiten können. Das vielfach parallele Verhalten zu Afrika läßt uns den Rest der südamerikanischen Muteliden als eine mesozoische Entwicklung aus ineinander übergehenden Formen erkennen.

B. Afrikanische Entwicklungsreihe.

Das Bild der afrikanischen Mutelidae, das noch 1942 afrikanisch dürr erschien, hat sich inzwischen grundlegend gewandelt. Endlich sind die afrikanischen bezahnten Vorläufer und Zeitgenossen auf dem Plan erschienen. Und das in einem Umfang und genetischer Bedeutung, die niemand erwarten konnte. Nordafrika und Westeuropa bildeten lange Zeit eine geographische Einheit.

Ich behalte die alte Nummerierung der Unterfamilien bei.

7. Subfam. Dentaspathariinae n. nom.

[syn. Pseudaviculinae MODELL 1942; Iridinae MODELL 1942, pars.].

Der Name Pseudaviculinae ist wegen Homonymie des Namens der Typusgattung ungültig geworden. Ich halte es aber für unzweckmäßig, einen neuen Subfam.-Namen auf den jetzt gültigen Namen der seitherigen Typusgattung zu gründen. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchung handelt es sich um eine Gruppe, als deren Typus die alte *Pseudavicula* durchaus nicht mehr zweckmäßig erscheinen kann, denn inzwischen hat es sich herausgestellt, daß ein beträchtlicher Teil der O. Kreide-Arten der Bouches-du-Rhône bezahnte, echte Aspatharien waren und daß deren Verwandte aus dem Nubischen Sandstein, der U. Kreide von Ft. Flatters neben ihrer vollen Bezahnung auch die typischen Aspatharienskulptur, die langgezogenen Doppelbogen aufweisen. In den weiterentwickelten Formen der heute südlichen Breite ist der hintere Teil der Skulptur über die hintere Schalenhälfte herabgezogen. (Wie später in Nordamerika bei *Amblema*!).

Prisodontopsis TOMLIN 1928 [syn. *Pseudavicula* SIMPSON 1900 non ETHERIDGE 1892]. Typus: *Unio johnstoni* E. A. SMITH 1893.

Mweru-See.

Dentaspatharia n. gen. Typus: *Unio galloprovincialis* MATHERON 1842.

Langoval bis zungenförmig, Arealkante — kielartig. Schloß links vollständig, 2 verkürzte Kardinalen, 2 Lamellen, die obere bogig. Wirbelskulptur aus den langen Doppelbogen der Aspatharien bestehend, bzw. nur dem Mittelteil dieser Skulptur.

O. Kreide: Garumnien: Unt. Campan der Bouches-du-Rhône (Lignite von Fuveau), O. Campan: La Fare und Valdonne, B. d. Rh.: Ebro-Tal b. Barcelona.

1-2 weitere Arten aus dem Sudan (U. Kreide) von Ft. Flatters zeigen bei starker Größenentwicklung eine über die hintere Schalenhälfte hinabreichende Schalenkulptur, die völlig dem hinteren Bogen der *Aspatharia*-Doppelbogenkulptur entspricht. Ihre Einreihung bei ostasiatischen *Plicatounio* der O. Kreide (wie MONGIN vorschlägt) ist nicht möglich.

Bezeichnend für die neue Gattung ist ihre Zwischenstellung. Von der beschriebenen einfachen Doppelbogenkulptur geht die Entwicklung weiter zu

einer etwas verkürzten, meist in Punktreihen aufgelösten Formen, die vorne und hinten etwas steiler ist (Heudeaninae), um endlich bei den Doppelhaken der Margaritiferinae zu enden. Alle diese Gruppen setzen fast gleichzeitig zwischen Wealden und dem Nubischen Sandstein also U. Kreide ein, gegen das Ende der O. Kreide ist *Dentaspitharia* wieder verschwunden.

Eigenartig ist, daß nordamerikanische Lampsilinae noch rezent den *Aspatharia*-Doppelbogen tragen.

8. (10.) Subfam. Aspathariinae MODELL 1942.

Kurzovale bis langgestreckte Arten mit dreieckiger Ligamentalbucht. Schloßplatte in der Regel ohne Zähne. Perlmutter weiß bis bläulich und rot. Wirbelskulptur Doppelbogen, die sich unterm Wirbel in flachem Winkel treffen.

3 Gruppen:

a) *Aspatharia* BOURGUIGNAT 1885. Typus: *Margaritana vignoniana* BERNARDI = *Anodonta rugifera* DUNKER 1858.

Skulptur aus der Asp.-Skulptur entwickelt. Zuerst einfache, in Punkte aufgelöste Bögen, dann nur deren hintere Enden auf der Area und daran anschließend — regelmäßige Schalenrippchen, nach Art der Margaritiferinae. Perlmutter grau. Rezent: von Kamerun bis zum unteren Kongo. Fossil: U. Kreide (Nub. Sandstein) nö. Assuan; Ft. Flatters, Sudan.

Parallelentwickklung zu südamerikanischen Anodontitinae.

b) *Arthropteron* ROCHEBRUNE 1904 [syn. *Mitriodon* ROCHEBRUNE 1904; *Spatha* SIMPSON 1914 non LEA 1838]. Typus: *A. ouassaloni* ROCHEBRUNE (*rubens*-Gruppe).

Kleine bis sehr große ovale Formen mit langer Doppelbogenskulptur, Hochlandsformen mit rötlicher, Tieflandsformen mit weißer Perlmutter. Durch das ganze tropische Afrika gehend, vom Senegal bis zum Nil und das Gebiet der Grabenseen. Nicht in Südafrika und in den ostafrikanischen Küstenflüssen.

A. rubens arcuata CAILLAUD, die Rasse des Nilgebietes, geht seit dem U. Pleistozän der Kaiso-Schichten vom Eduard-See und seit dem End-Pleistozän in Aegypten bis zur Gegenwart durch. Fossil ist nur *A. struckmanni* MODELL n. nom. für *Unio planus* STRUCKMANN 1880 (non *U. planus* CONRAD 1834 = *Mya plana* EATON 1826) aus dem mittleren WEALDEN von Hannover und dem Hoggar bekannt.

c) *Spathella* BOURGUIGNAT 1885 [syn. *Leptospatha* ROCHEBRUNE & GERMAIN 1914]. Typus: *Spatha petersi* MARTENS 1860.

Langgestreckte, flache Arten mit bläulicher Perlmutter. Wirbelskulptur 2 lange, flache Bogen. Ligamentalbucht flach dreieckig. Linke Schale unter dem Wirbel dentikelartig erweitert. Hierher die durch das ganze tropische Afrika gehenden Arten *senegalensis* und an der Ostküste von Transvaal bis zum Viktoria-See und weißen Nil (*petersi*). Fossil nicht bekannt.

Pleiodon CONRAD 1834. Typus: *P. macmurtrei* CONRAD (= *ovatus* SWAINSON).

Nur 1 Art. Elliptisch mit blaugrüner Epidermis und irisierender Perlmutter. Taxodonte Zähne als Neuentwicklung.

Vom Senegal zum Niger und in den westafrikanischen Küstenflüssen. Fossil: U. Kreide (Nub. Sandstein) 19 km ö. Assuan [*P. coxi* n. sp. für *Iridina (Pleiodon)* sp., Cox 1955, Geol. Surv. Egypt. 1955: 240, F. 1a, b].

Ich habe hier die Aspatharien-ähnlichen von den *Mutela*-ähnlichen schein-taxodonten Entwicklungen, die ich 1942 noch zusammengeworfen hatte, getrennt. Nach in Paris eingesehenen Stücken gehen die *Iridina* unmittelbar aus den großen Mutelen des Sudan-Gebietes hervor. *Pleiodon* ist aber, wie schon seine Perlmutterfarbe ausweist, ein Ergebnis des tropischen Tieflandes. PARODIZ & BONETTO haben IHERING's *Pleiodon priscus* als *Prisodon* ausgewiesen.

9. (8.) Subfam. Spathopsinae MODEL 1942.

Langovale bis langquadratische Arten mit Schloßplatte, aber ohne Zähne. Wirbelskulptur einzelne Punkte. Ligamentalbucht hakenförmig. Entwicklungsreihen vorwiegend der tropischen Hochländer. Lasidium. Perlmutter rötlich-orange.

Spathopsis SIMPSON 1900 [syn. *Spathella* BOURGUIGNAT 1855 pars; *Chambardia* SERVAIN 1890; *Leptospatha* GERMAIN & ROCHEBRUNE 1904]. Typus: *Anodonta guillaini* RECLUZ 1850.

Rezent: vom Senegal entlang der Guinea-Küste südl. bis Mittel-Angola und Ovambo-Land; östl. Südafrika, Zambesi; Ostafrikanische Grabenseen, nordostafrikanische Küste von Witu-Land bis Hawash und Rudolfsee. 1 Art im Oberen Amazonas und Rio Magdalena. Tropische Sumpfländer und Wüsten (wie Kongo, Kalahari) werden umgangen.

Fossil erst in jüngster Zeit nachweisbar. Gamblien von Kenya, Mesolithicum und Neolithicum vom Sudan und Fayum. Anschluß an Lamellidens wahrscheinlich!

10. (12.) Subfam. Mutelinae ORTMANN 1911.

[syn. Iridininae MODEL 1942, pars.].

Langgestreckte, dünnschalige Formen mit breitem, flachen Schnabel. Schalen an beiden Enden leicht klaffend. Keine Wirbelskulptur. Siphonentwicklung, teilweise Verwachsung der unteren Mantelränder. Vermutlich Haftfuß. Lasidium. Wahrscheinlich nahe Verwandtschaft zu den Mycetopodinen.

Mutela SCOPOLI 1777 [syn. *Iridina* LAMARCK 1819 pars; *Spatha* LEA 1838; *Callioscapha* SWAINSON 1840; *Pseudomutela* SIMPSON 1900]. Typus: *Mutela dubia* GMELIN.

Langgestreckte, flache und messerförmige Schalen, Palliallinie am Hinterende etwas eingebogen, was auf Siphonen deutet. Perlmutter rötlich in der Steppenregion, bläulich in den Tropenflüssen. Scheintaxodonte Formen im Tschad und Tanganyika. Vom Senegal durch ganz Guinea, Tschad, Kongo, Grabenseen, Nil. Fossil: O. Jura der Gristhorp Plant beds, England.

Dogger von Nattheim, Württemberg.

U. Kreide: Wealden von Hannover und des Nub. Sandsteins von Assuan und Ft. Flatters.

Eozän: Sparnacien von Cuis und Meudon, Frankreich.

Pseudospatha SIMPSON 1900 [syn. *Burtonia* BOURGUIGNAT 1883 non BONAPARTE 1850]. Typus: *Spatha tanganyicensis* SMITH.

Tanganyika-See.

Chelidonopsis ANCEY 1897 [syn. *Chelidonura* ROCHEBRUNE 1886 non ADAMS 1850; *Chelidoneura* GERMAIN 1908]. Typus: *Spatha hirundo* MARTENS.

Unt. und Mittl. Kongo; Niger.

Iridina LAMARCK 1819 [syn. *Platiris* LEA 1838; *Platyiris* AGASSIZ 1846; *Eufira* GISTEL 1848; *Cameronia* BOURGUIGNAT 1879]. Typus: *Iridina exotica* LAMARCK.

Im Gebiet des Tschad und des Tanganyika; Subfam. Iridininae MODELL 1942 pars. Fossil: U. Kreide, Nub. Sandstein von Assuan.

Die beiden rezenten Arten haben den leicht sinupalliaten Pallialumriß, was sie von *Pleidon* unterscheidet. Ihre Verknüpfung mit *Mutela* ist auch durch Formen gegeben, die statt der taxodonten Zähne erst schwache Tuberkeln auf der Schloßleiste tragen.

Die früher von mir aufgestellte Unterfamilie Iridininae war somit aufzulösen.

Die Gattungen *Brazzaea* BOURGUIGNAT und *Moncetia* BOURGUIGNAT 1885 gehören zu den Rectidentinae, wie ich an Stücken des Pariser Museums feststellen konnte. BLOOMER hatte somit mit seiner auf die Anatomie gegründeten Zuteilung von *Brazzaea* zu den Unioniden Recht!

11. Subfam. Etheriinae MODELL 1942.

[syn. Aetheriidae BOURGUIGNAT 1877].

Austern-ähnliche Entwicklung mit Schloßplatte und Ligamentalbucht.

Etheria LAMARCK 1807 [syn. *Aetheria* BERCHTHOLD 1827; *Aetheria*, groupe *Caillaudiana*, *Niloticiana*, *Chambardiana*, *Letourneuxiana* BOURGUIGNAT 1881]. Typus: *E. elliptica* LAMARCK.

Tropenzone Afrikas, an der Westküste vom Senegal bis zum Okavango, an der Ostküste nur in Kenya. Ganzes Kongo-Gebiet. Nicht im Nyassa; tropisches und subtropisches Nilgebiet; NW-Madagaskar.

12. (13.) Subfam. Diplasminae MODELL 1942.

Kleine Formen mit glasartiger Schalenstruktur, ohne Skulptur und mit schwachen unioniden bis lamellidentinen Zähnen. Sicher ein Überrest einer sehr alten Entwicklungsstufe. Wo sie sicher anzuschließen sind, ist unklar. Anthracosiidae, Vorläufer der Rectidentinae? Zweifellos ist, daß sie einstweilen nicht über das O. Miozän Indiens zurückgehen und sich im Paleozän Indiens bisher nicht gefunden haben.

Diplasma RAFINESQUE 1831.

Von Chaudri, Sindh über das Ganges-Gebiet bis Assam und Siam.

Nach H. B. BAKER (1964) ist *Diplasma* nicht mehr verwendbar, an seine Stelle muß *Hemisolasma* RAFINESQUE 1831 (:7) treten. Damit ist aber auch der Unterfamilienname erledigt. Einen neuen möchte ich nicht aufstellen, die Gattung vielmehr als anthracosiide Vorläufer echter Unioniden auffassen, wo sie am ehesten sich Nannonaiinae nähert.

C. Australische Entwicklungsreihe.

Durch IREDALE, McMICHAEL und McMICHAEL & HISCOCK sind wir nun im wesentlichen über die australischen Najaden, rezent und fossil, im Bilde. Leider muß ich feststellen, daß sich bei den English Colonials die Neigung bemerkbar macht, alte europäische Beschreibungen nach Möglichkeit als nicht genau erkennbar auszuscheiden. Das begann in Australien schon mit IREDALE, ist aber

genauso in U.S.A. erkennbar, trotzdem muß ich mich in dieser Darstellung an McMICHAEL & HISCOCK anschließen. Irgendwelches Material war nicht zu erhalten.

Das wesentliche Prinzip der australischen Najaden ist nach den genannten Autoren eine völlig gleichartige Anatomie. Ferner ein echtes Glochidium, das die australischen Formen ohnehin in ein höheres Stockwerk der Najadenentwicklung befördert. Leider sind gerade die für mich wünschenswertesten Ergebnisse, die Jugendskulptur der Cucumerunioninae, die Anatomie und das Glochidium der Lortiellinae nicht gelöst worden. So vermag ich auch der Auffassung der genannten Autoren, daß auch die skulptierten Najaden Australiens direkt aus dem Muteliden-Stock kämen, nicht zu folgen. Ich stehe immer noch auf dem Standpunkt: zeitlich und biologisch bedingte Konvergenzen in einem Trockenkontinent, dessen Trockenheit nur im Diluvium zeitweise unterbrochen wurde.

Meine ehemals vorausgesetzten Hypothesen sind nicht bestätigt worden. Australien ist wirklich der Kontinent der Relikte.

13. (14.) Subfam. Velesunioninae IREDALE 1934.
[syn. Velesunionae IREDALE 1934].

Schale im wesentlichen anodontin, Wirbelskulptur fehlt. Schloß lamellar, zum Teil unionid weiterentwickelt. Vord. Retraktor und Adduktor verschmolzen; Jugendform: Glochidium.

Australien-O, NW, SW; Neuguinea.

Fossil in Neu-Seeland, Südisel.

Velesunio IREDALE 1934 [syn. *Centralhyria* IREDALE 1934; *Aparcthyria* IREDALE 1934; *Hyridella* SWAINSON der älteren Autoren]. Typus: *Unio balonensis* CONRAD.

Rezent: Tamar River, Tasmanien. Ganz Australien mit Ausnahme des Westens, aber einschl. des Lake Eyre-Systems; Neu-Guinea.

O. Kreide: N. S. Wales.

U. Oligozän: Neu-Seeland.

Microdontia TAPPERONE CANEFRI 1883. Typus: *M. anodontaeformis* TAPPERONE CANEFRI. Hierzu wohl auch *ovata* HAAS, *albertisi* CLENCH.

Rezent: Neu-Guinea.

Westralunio IREDALE 1934. Typus: *W. ambiguus carteri* IREDALE 1934.

Rezent: SW-Australien und südl. Neu Guinea.

Alathyria IREDALE 1934 [syn. *Quaesithyria* IREDALE 1934]. Typus: *A. jacksoni* IREDALE.

Rezent: Murray River System, durch Victoria an die SO-Küste gehend. Küstenflüsse vom Richmond River bis zur SO-Ecke des Carpentaria-Golfes; Lake Eyre System; W-Neu-Guinea.

Fossil: Eozän von Tasmanien.

Prohyria McMICHAEL 1957. Typus: *Unio johnstoni* ETHERIDGE jr. 1881.

Oberste Trias: S-Australien.

U. Jura: Queensland.

Oligozän: Tasmanien.

Scheint mir einstweilen ein Arten-Konglomerat, aber keine Gattung zu sein.

14. (15.) Subfam. Lortiellinae IREDALE 1934.

McMICHAEL & HISCOCK konnten keinerlei neue Beiträge zu dieser Artengruppe liefern. Der Versuch, sie mit den südostasiatischen *Solenaia* zu verknüpfen, muß also als gescheitert betrachtet werden. Der Habitus der australischen Arten bleibt also ein aus dem velesunioninen Grundtypus hervorgegangener Seitenzweig in Richtung auf eine mycetopodine Ausbildung. Als Unterfamilie einzuziehen zu Velesunioninae!

Lortiella IREDALE 1934. Typus: *Mycetopus rugatus* SOWERBY 1868.

Rezent: Einige Flüsse in N-Australien.

Haasodonta McMICHAEL 1956. Typus: *Hyridella fannyae* JOHNSON 1948..
Holländ. Neu Guinea.

Von McMICHAEL erst zu Rectidentinae gestellt, dann nach der Struktur der zweiten Art, *vanheurni* McMICHAEL & HISCOCK 1958, mit *Alathyria* in Verbindung gebracht. Die Formen sind ihrer Struktur nach entschieden mutelid, gehören aber nach der Schalenstruktur eher einer muteliden Vorläufergruppe (ähnlich Bartlettiinae) an als den Velesunioninae.

II. Familie Elliptionidae MODELL 1942.

Die 1942 gegebene Familiendiagnose kann ich vollständig aufrecht erhalten. Die Stellung der damals als amerikanische Vorläufer der Trigonodinae angesehenen Texas-Formen (auf Grund der Ansicht VAN DER SCHALIE'S) ist dagegen nicht haltbar. Vergleiche mit den echten Trigonodinae der Dolomiten sprachen dagegen. So müssen wir die europäischen Trigonodinae aus unserem Problem ausscheiden und die damals dafür beanspruchten scheinbar noch unskulptierten Formen von Texas als eine noch triadisch-anthracosiid erscheinende Vorform der echten nordamerikanischen Pleurobeminae betrachten.

Die zweite Streitfrage betraf die Najaden aus dem Bergwerk Hausham in Oberbayern. Schichtstellung: Chatt. Trotz vieler Angriffe muß ich feststellen: nachdem das Haushamer Chatt biologisch dem heutigen Gulf-Coast-Gürtel sehr nahesteht, was sich durch *Polymesoda* (Cyr.), *Margaritifera* (Naj.) und *Anthracotherium* (Mamm.) schließlich beweisen läßt, hat sich endlich in *Elliptio maywebbae* B. H. WRIGHT 1934 die Form gefunden, deren Wirbelskulptur genau Ausgangspunkt der chattischen Nordamerikaner in Europa sein könnte. Daß sich diese auf dem neugewonnenen Boden in kurzer Zeit ausbreiten konnten, ist wenig verwunderlich; daß sie sich dementsprechend in alle verfügbaren biologischen Räume einnisteten, ebensowenig und schließlich ging der verbleibende Rest donau-abwärts, nach Ungarn. In der kurzen Zeit ihrer Existenz in Mitteleuropa haben sie auf jeden Fall alle für sie zugänglichen biologischen Möglichkeiten ausgenutzt und vielleicht, wie oft in Nordamerika, dadurch die Grenzen ihrer Gattungsformen gesprengt. Wahrscheinlich waren sie biologisch mit Fischen verknüpft.

1. Subfam. Pleurobeminae MODELL 1942.

Meist kurzquadratische Arten Nordamerikas, Skulptur: erst fehlend, dann typisch, kurz-doppelquadratisch. Südl. Nordamerika *Meekiella* n. gen. *Pleuro-*

bema-Arten der Trias von Texas, kurzquadratisch bis trapezisch. Typus: *Unio cristonensis* MEEK.

Trias von Texas.

Pleurobema RAFINESQUE 1820 [syn. *Scalenaria* RAFINESQUE 1820; *Unioopsis* SWAINSON 1840]. Typus: *Unio mytiloides* RAFINESQUE 1820.

Rezent: Fast ganzes Mississippi-Gebiet.

Fossil: Seit Lance Formation (O. Kreide) Montana usw.; Pliozän von Alexandria, Louisiana.

subgen. *Pleuonaia* FRIERSON 1927. Typus: *Unio barnesianus* LEA 1838.

Tennessee-Gebiet; Arkansas und Missouri.

Fossil: O. Kreide: Fruitland Form, New Mexico.

Fusconaia SIMPSON 1900. Typus: *U. trigonus* LEA.

Mississippi-Gebiet bis O-Texas, St. Lawrence und Nelson River.

Fossil: O. Kreide: Black Buttes Form., Wyoming; Ceratops beds, Wyoming, SW-Colorado, N-Mexico; O. Mesaverde Form., Montana; Judith River Form., Montana, Wyoming, Alberta; Lance Form., S-Alberta; Edmonton & Paskapoo series, Alberta.

M. Paleozän: O. Ravenscrag Form. (= Ft. Union), Saskatchewan.

subgen. *Lexingtonia* ORTMANN 1914. Typus: *U. dolabelloides* LEA 1840.

Tennessee, Cumberland River; Virginia, N-Carolina.

Fossil: O. Kreide: Lance Form., Hell Creek beds, Montana.

Obliquata FRIERSON 1927. Typus: *Obliquata obliquata* RAFINESQUE 1820 (*cordatum*-Gruppe).

Mississippi-Gebiet; St. Lawrence, hier auch im Toronto-Interglazial.

Fossil: O. Jura; Morrison Form.: Green River, Flaming Gorge River, S-Wyoming; Montana; Utah.

O. Kreide: Dunvegan Form., Alberta; Black Buttes Form., Wyoming; Judith River beds, Montana, Alberta.

Plethobasus SIMPSON 1900. Typus: *Unio aesopus* GREEN 1826.

Mississippi-Gebiet.

Fossil: O. Kreide: Lance Form., Montana.

Vetulonaia C. C. BRANSON 1935 [syn. err. typ.: *Vetulonala*, *Vetulonaea* HOLT 1942]. Typus: *V. whitei* BRANSON 1935.

O. Jura: Morrison beds, Colorado, Wyoming.

Vielleicht aus *Vetulonaia nucalis* hervorgegangen, die wahrscheinlich eine alte *Glebula* ist. Wieder ein Beispiel dafür, daß nordamerikanische Elliptionen ihre Anatomie schneller wechseln als in anderen Najadengruppen.

2. Subfam. Elliptioninae MODEL 1942.

Elliptio RAFINESQUE 1820. Typus: *U. nigra* RAFINESQUE 1820 = *crassidens* LEA.

Ganzes Mississippi-Gebiet, Alabama und Tombigbee River; Georgia, Florida, O-Küste und St. Lawrence River.

Fossil: Trias: Arizona, New Mexico.

Kreide: Colorado Form.

O. Kreide: Mesaverde group, Colorado.

U. Eozän: Wassatch group, Wyoming; Kishinew Form., Brit. Columbia.

M. Eozän: Gray Bull und Green River group, Wyoming, NW-Colorado.

Oligozän: Chatt von Oberbayern, SW-Frankreich.

U. Miozän: Catahoula sandstone von Louisiana und Texas.

subgen. *Eurynia* RAFINESQUE 1820. Typus: *Unio dilatata* RAFINESQUE (sel. HERMANNSEN 1847).

Mississippi-Gebiet.

Rezent und im Interglazial im St. Lawrence. Südl. bis NW-Florida und SW-Virginia.

Fossil: O. Jura: Morrison Form., Atlantosaurus Beds, Colorado; O. Paleozän: Montana.

Nephronaias CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Coenonaias* CROSSE & FISCHER 1893; *Leptonaias* CROSSE & FISCHER 1893; *Simononaias* CROSSE & FISCHER 1893; *Graphonaias* CROSSE & FISCHER 1893]. Typus: *Unio plicatulus* KÜSTER.

W-Cuba; Mittel-Texas bis südl. Mittelamerika.

Fossil: Oligozän, Chatt von Hausham, Ob. Bayern.

Uniomerus CONRAD 1853. Typus: *U. tetralasmus* SAY 1830.

Von Chihuahua über Texas ins Mississippi-Gebiet, nö. bis zum Ohio, SO-Staaten von Carolina nach Süden. Nicht im Tennessee und Cumberland.

Fossil nicht bekannt.

Plesielliptio RUSSELL 1934. Typus: *Unio priscus* MEEK & HAYDEN 1856.

O. Kreide, Judith River Form., Assiniboia; Mesaverde Group, Utah und Colorado.

Paleozän: U. Ft. Union Form., Wyoming, Montana, N-Dakota, Saskatchewan.

Protelliptio RUSSELL 1934. Typus: *Unio biornatus* RUSSELL 1932.

U. Kreide: Blairmoe Form., Lakota sandstone McMurray Form., Kootenai und Cloverly Form. von Alberta, Montana und Wyoming.

Barynaias CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Sphenonaias* CROSSE & FISCHER 1893]. Typus: *Unio liebmanni* PHILIPPI.

Bisher wurden 3 verschiedene Arten hierher gestellt. Davon gehörten *sallei* CROSSE & FISCHER nach VAN DER SCHALIE zu *Pachynaias*, *plexus* CONRAD eher zu *Lemiox* (Lampsilinae).

Canthyria SWAINSON 1840. Typus: *Unio spinosus* LEA.

Altamaha River, Georgia.

3. Subfam. Ambleminae MODELL 1942.

Aus *Plesielliptio* hervorgegangene Weiterentwicklung in der unteren Kreide zu skulptierten, quadrulinen Formen unter Ausdehnung, Vergrößerung und Herabziehen des hinteren Bogens der normalen Elliptionen-Skulptur über die ganze Schale.

Seit der Unt. Kreide der Rocky Mountains.

Protamblema MODELL 1957 [syn. *Loxopleurus* MEEK 1871 non SUFFRIEN 1859]. Typus: *U. (Loxopleurus) belliplicatus* MEEK 1871.

Oberste U. Kreide, Bear River Form., bis Eozän von Wyoming.

Amblema RAFINESQUE 1819 [syn. *Crenodonta* SCHLÜTER 1836; *Megalonoida* McNEIL 1935]. Typus: *Amblema costata* RAFINESQUE 1820.

Ganzes Mississippi-Gebiet; St. Lawrence; Red River of the North; Saskatchewan River; Texas, Alabama, Florida, Georgia; Guatemala bis Rio Usumacinta und Petén.

O. Kreide: Dakota Group, Kirtland und Fruitland Form., Black Buttes Form.: Nebraska, New-Mexico, Colorado, Wyoming, Utah.

Oligozän: Grand Gulf beds, Rosefield, Louisiana.

Unt. Miozän: (subgen. *Costanaia* McNEIL 1935) Catahoula Sandstein, Texas.

Pliozän: (subgen. *Pliconaias* MARSHALL 1929) Reynosa-Form., Texas.

4. Subfam. Alasmidontinae FRIERSON 1927 (SWAINSON 1840).

Die Unterfamilie umfaßt eine Reihe von Arten, die das gemeinsame Merkmal einer \pm weit fortgeschrittenen Schloßreduktion haben. Zunächst fiel die untere Lamelle weg und an ihre Stelle trat eine Verstärkung des hinteren Cardinalzahnes durch Interdentalzahn, der seinerseits mit den Resten der unteren Lamelle zusammenhängt. Die obere Lamelle verschwand völlig. Die weitere Entwicklung führte zum Alleinverbleib des hinteren Cardinals oder völligem Verlust des Schlosses. Genetisch scheint es nicht ausgeschlossen, daß einzelne Artgruppen der Elliptionen und Lampsilinen direkt mit Teilen ihrer Stämme aus biologischen Gründen in die alasmidontine Entwicklung eingeschwenkt sind. Weiter ist es wahrscheinlich, daß sich unter den vielen, nicht exakt beschriebenen Anodonten, wie sie HENDERSON zusammenstellt, noch manche Alasmidontine befindet.

? *Murraia* RUSSELL 1932. Typus: *M. naiadiformis* RUSSELL 1932.

U. Kreide von N-Alberta. Ich neige zu der Ansicht, daß es sich eher um eine Sphaeriide handelt.

Alasmidonta SAY 1818 [syn. *Monodonta* SAY 1817 non LAMARCK 1799; *Uniopsis* SWAINSON 1840; *Alasmodon* SWAINSON 1840]. Typus: *Unio undulata* SAY.

Unt. St. Lawrence bis S-Carolina.

Prolasmidonta ORTMANN 1914. Typus: *Unio heterodon* LEA 1830.

Piedmont-Plateau von New-Brunswick bis Virginia.

Decurambis RAFINESQUE 1831 [syn. *Rugifera* SIMPSON 1900]. Typus: *A. scriptum* RAFINESQUE 1831.

Ob. Mississippi, südl. bis Tennessee, Iowa und N-Arkansas; St. Lawrence; im Atlant. Gebiet südl. bis S-Carolina.

Fossil im Post-Wisconsin der Niagara-Falls.

Strophitus RAFINESQUE 1820 [syn. *Hemiodon* SWAINSON 1840; *Uniopsis* AGASSIZ 1852; *Pseudodontoides* FRIERSON 1927]. Typus: *Anodonta undulata* SAY 1817.

Ganz Mississippi, St. Lawrence, Red. River of the North, Lake Winnipeg; Maine bis N-Carolina; O-Texas, Arkansas, Louisiana.

O. Kreide: Judith River Form., bis Lance, Montana, S-Saskatchewan, Wyoming, Assiniboia, Alberta (einschl. Belly River Form.).

Iugosus SIMPSON 1900. Typus: *Strophitus wrightianus* WALKER 1901 von Florida ist nur eine südliche, stärker beschalte Lokalform.

Platynaias WALKER 1918 (syn. *Symphynota* LEA 1829). Typus: *Alasmidonta viridis* RAFINESQUE.

Ohio, Ob. Tennessee, von New York bis S-Carolina.

Vanderschaliea MODELL 1943. Typus: *U. kolasi* MODELL 1931.

Chatt der Oberbayrischen Cyrenenschichten, bis Egeres, Siebenbürgen gehend.

Die bisher aufgeführten Formen sind zu einem guten Teil Formen der atlantischen Region, ihnen schließen sich die z. T. wesentlich älteren und aus anderen Formengruppen hervorgegangenen Gruppen der Interior Region an.

Hemistena RAFINESQUE 1820 [syn. *Lastena* RAFINESQUE 1820; *Odatelia* RAFINESQUE 1832; *Sayunio* GREGORIO 1914]. Typus: *A. (Hemistena) lata* RAFINESQUE 1820.

Cumberland, Kentucky und Tennessee Rivers. Nach ORTMANN's anatomischen Befund wohl ein alter Elliptionen-Abkömmling.

Sulcularia RAFINESQUE 1831 [syn. *Sulcutaria* SIMPSON 1900 err. typ.; *Alasminota* ORTMANN 1914]. Typus: *A. badium* RAFINESQUE.

Tennessee, Ob. Coosa, Cahaba Rivers.

Simpsoniconcha FRIERSON 1917 [syn. *Hemilastena* SIMPSON 1900 non AGASSIZ 1852]. Typus: *A. ambigua* SAY.

Sehr sporadisch verbreitet. Ob. Mississippi, nördl. bis Michigan, östl. bis Tennessee, westl. bis Iowa.

Anadontoides SIMPSON 1898 [syn. *Anodontopsis* SIMPSON 1898 non MCCOY 1851]. Typus: *Anodonta ferussaciana* LEA 1834.

St. Lawrence vom Lake Michigan bis Champlain und Ottawa River; durch den Erie-Kanal; Red River of the North; Saskatchewan River.

Pressodonta SIMPSON 1900 [syn. *Calceola* SWAINSON 1840 non LAMARCK 1799]. Typus: *U. calceolus* LEA 1827.

Ohio und Tennessee River; St. Lawrence von L. Huron bis Ottawa River.

Lasmigona RAFINESQUE 1831. Typus: *Alasmidonta costata* RAFINESQUE 1820.

Ob. Mississippi-Gebiet: Ohio, Tennessee, O-Kansas, Iowa, N-Louisiana.

Eine alasmidontine Entwicklung aus dem gleichen Najadenstamm zu dem *Subtentus* und *Medionidus* gehören.

Pterosyna RAFINESQUE 1831 [syn. *Complanaria* SWAINSON 1840; *Pterosygna* SIMPSON 1900; *Megadomus* SWAINSON 1840]. Typus: *Alasm. complanata* BARNES 1823.

Ob. St. Lawrence bis Mackenzie River; Ob. Mississippi, Zentrum in Iowa, südl. bis Arkansas und Alabama.

Bullella SIMPSON 1900. Typus: *Marg. arcula* LEA 1836.

Altamaha River, Georgia.

ORTMANN 1914 glaubte, sie über *Alasm. triangulata* LEA an die anderen Arten anschließen zu können, ich halte sie für eine alasmidontine Weiterentwicklung der *Proptera capax* (Lampsil.).

Pegias SIMPSON 1900. Typus: *Marg. fabula* LEA.

Cumberland und Tennessee River.

Eine sehr alte Entwicklung, einstweilen ohne Anschluß.

Arkansia ORTMANN & WALKER 1912. Typus: *A. wheeleri* ORTMANN & WALKER.

Arkansas River, Ouachita River, Arkadelphia. Die scheinbar quadruline Skulptur der Art zeigt in ihrer Jugendform entschieden elliptionide Merkmale, die sie näher an *Obliquaria reflexa* RAFINESQUE anschließen.

Eine von McNEIL 1935 aus dem U. Miozän des Catahoula Sandsteins von Fayette Co., Texas, abgebildete Jugendform, gehört zu dieser Gattung.

Arcidens SIMPSON 1900. Typus: *Alasm. confragosa* SAY.

Mississippi River Ohio südwestl. bis Colorado River, Texas; Indiana; SO-Alabama; Louisiana, Bayou Teche.

Sieht sehr nach einer Amblemine aus. Die Amerikaner nehmen z. T. Kreuzung mit *Quadrula* an, was unwahrscheinlich ist.

5. Subfam. Lampsilinae IHERING 1901.

Schalenmäßig z. T. an verschiedene Gruppen der Elliptionidae anschließend. Die Hauptmasse ist einheitlich und durch ihre leichte, oft fast anodontine Schale mit vollständigen Zähnen, zahlreiche grüne Radialstreifen auf der Schale, leichten, eleganten Schloßbau mit abgerundetem Interdentum und teilweise auch in der Schale ausgeprägtem Geschlechtsdimorphismus ausgezeichnet, eine Folge der Beschränkung des Marsupiums auf den hinteren Teil der äußeren Kieme und der weitgehenden Umgestaltung des Marsupiums, das aufgerollt oder in Einzelpakete zerlegt wird. Die Skulptur schließt sich bei den wichtigsten Gruppen an die einfachen, flachen Doppelbögen der Aspatharien an.

ORTMANN hat die Haupt-Formen der Marsupialentwicklung unterschieden nach 4 Typen:

Ptychobanchus SIMPSON 1900. Typus: *U. phaseolus* HILDRETH 1828.

Marsupium in der ganzen äußeren Kieme, diese jedoch in Falten; genetisch mit *Medionidus* und *Lasmigona* verbunden, alle aus dem *dilatata*-Stamm kommend.

Mississippi-Gebiet: Ohio, Tennessee, Cumberland; Unt. Michigan, Erie; S-Illinois, fehlt im Mississippi oberh. Kairo; Missouri, Kansas, Arkansas, Oklahoma; Alabama River, Coosa, Black Warrior und Cahawba River.

subgen. *Subtentus* FRIERSON 1927 Typus: *U. subtentus* SAY.

Ob. Tennessee, Duck River.

O. Kreide: Belly und Judith River beds: Montana, Wyoming, Assiniboia. Als Vorläufer des *Ptych. fasciolare*.

Oligozän: Chatt von Oberbayern, Hausham, als Vorläufer des *P. greeni*.

Obliquaria RAFINESQUE 1820. Typus: *O. reflexa* RAFINESQUE 1820.

Eiersäcke in der äußeren Kieme, aber nicht verlängert. Im Endstadium zu einer Spirale aufgerollt (*Cyprogenia*). Wohl Weiterentwicklung einer Pleurobemie vom *Plethobasus*-Typ.

Ob. Mississippi-Gebiet, südl. bis Central-Texas und Alabama River, Tennessee; Maumee River (zum Erie).

Post-Winconsin von Chicago.

Cyprogenia AGASSIZ 1852. Typus: *U. irroratus* LEA 1830.

Ohio, Cumberland, Tennessee, White und Wabash Rivers; fehlt im Mississippi ob. Cairo; aber Kansas, Arkansas, Indian Terr., O-Iowa (Ozark Reg. = Arkansas und Red River Bassin).

Conchodromus HAAS 1930 [syn. *Dromus* SIMPSON 1900 non SELBY 1840]. Typus: *U. dromas* LEA 1834.

Glochidien in Plazenten längs der äußeren Kiemen verteilt. Tennessee und Cumberland River.

Lampsilis RAFINESQUE 1820 [syn. *Aeglia* SWAINSON 1840]. Typus: *U. ovatus* SAY 1817.

Marsupium in getrennten Eiersäcken, die über den hinteren Teil der äußeren Kieme vorragen.

Ganzes Mississippi-Gebiet, bis Sabine River, Texas, über Alabama und Georgia nördl. bis Maine und den St. Lawrence gehend; Hudson Bay-Gebiet; Nelson River und Red River of the North.

Fossil:

O. Jura: Morrison Form., *Atlantosaurus* beds, Colorado.

O. Kreide: Fruitland und Lance Form., N-Mexico, O-Wyoming.

Mesaverde Group: Utah, Colorado.

U. Eozän: Washakie Group, Wyoming.

M. Eozän: Bridger Group, Brit. Columbia.

U. Oligozän: Chadron Form., Nebraska.

U. Miozän: Catahoula Sandstein, Texas.

Pleistozän: Yarmouth oder Sangamon Interglazial von Toronto; Post-Wisconsin von Chicago.

subgen. *Ligumia* SWAINSON 1840 [syn. *Eurynia* AGASSIZ 1852 non RAFINESQUE 1819]. Typus: *U. rectus* LAMARCK 1819.

Ganzes St. Lawrence Gebiet; Red River of the North ganzes Mississippi-Gebiet; Golf-Küstenflüsse von Mier, Mexico, über Rio Grande bis Central-Florida und nördl. bis Maine.

Fossil:

U. Kreide: Bear River Form. Wyoming, Utah; Dakota Form., Nebraska; Kootenai Form., Montana; Lakota Sandstein, Wyoming.

O. Kreide: Lance Form., Wyoming, Montana (*cylindricoides* WHITFIELD); St. Mary River Form., Alberta.

Paleozän: Ft. Union Form., Montana.

Eozän: Wasatch Group, Utah; Torrejon Group, N. Mexico.

U. Miozän: Catahoula Sandstein, Texas.

Pliozän: Louisiana.

Interglazial: Yarmouth oder Sangamon, Toronto.

Post-Wisconsin: Niagara Falls, Chicago.

Villosa FRIERSON 1927 [syn. *Micromya* AGASSIZ 1852 non RONDANI 1840]. Typus: *U. villosus* B. H. WRIGHT.

Kleine Arten, an *Ligumia* anschließend.

Ganzer St. Lawrence River; ganzer Mississippi River, von N-Carolina bis Florida; Nicaragua (*granadensis* LEA).

Fossil: O. Kreide: Nanaimo Group, Brit. Columbia.

Eozän: Wyoming.

Oligozän: Chat: von Oberbayern.

Pliozän: Louisiana.

Post-Wisconsin: Chicago.

Venustaconcha FRIERSON 1927 [syn. *Venusta* FRIERSON 1927]. Typus: *Unio venustus* LEA 1838.

Vermutlich ist aber *Micronaias* SIMPSON 1900 (Typus: *U. aratus* LEA) ältester Gattungsname.

Vorläufergruppe der *Actinonaias*-Gruppe.

Ziemlich sporadisch im ganzen Mississippi-Gebiet, bes. Tennessee, S-Canada, S-Michigan, Red River of the North: Atlantic Gebiet von Alabama bis Virginia; See von Nicaragua und Managua (*aratus*).

Fossil: O. Jura, Morrison Form., Colorado, Wyoming.

Pleistozän: Reynosa-Form., Texas.

Actinonaias CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Ortmanniana* FRIERSON 1927]. Typus (FRIERSON 1917): *U. sapotalensis* LEA.

Im weiteren Sinne gehören *Villosa*, *Venustaconcha*, *Disconaias* und *Cyrtonaias* in diese Verwandtschaft. Im Norden mit schwerschalenigen Formen vertreten.

St. Lawrence mit Manitoba, Ontario und Erie; Mississippi südl. bis Arkansas; Vera Cruz, Mexico; Rio Coco, Nicaragua; W-Cuba.

Eozän: Green River und Wasatch Group, Utah, Colorado, Wyoming.

Leptodea RAFINESQUE 1820 [syn. *Lasmonos* RAFINESQUE 1831; *Paraptera* ORTMANN 1911]. Typus: *U. (Leptodea) leptodon* RAFINESQUE.

Lawrence-System vom Lake St. Clair bis Quebec; Red River of the North; Winnebago; Mississippi-Gebiet, nur im Norden, südl. bis Tennessee; Atlant. Gebiet: Hudson River.

Fossil: O. Kreide: Judith River Form.: Assiniboia, Montana.

Paleozän: M. Ft. Union Form., Wyoming.

Eozän: Wasatch Group, Wyoming.

subgen. *Delphinonaias* CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Phyllonaias* CROSSE & FISCHER 1894]. Typus: *U. delphinulus* MORELET 1849.

Usumacinta-Gebiet in S-Mexico bis Tabasco, Yucatan, Honduras und N-Guatemala.

Disconaias CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Martensnaias* FRIERSON 1927]. Typus: *U. discus* LEA 1838.

Ebenfalls an *Actinonaias* anschließend.

Rio Panuco, Salinas und Valles River, Mexico; S. Luis Potosi; Laguna de Chapala, Central-Mexico; Coban, N-Guatemala.

Friersonia ORTMANN 1912. Typus: *Lampsilis iridella* PILSBRY & FRIERSON 1907.

Atlant. Mexico.

Cyrtonaias CROSSE & FISCHER 1893. Typus: *U. berlandieri* LEA 1887.

Atlantische Region von M-Texas bis Honduras.

Proptera RAFINESQUE 1819 [syn. *Megaptera* RAFINESQUE 1820; *Lymnadea* SWAINSON 1840; *Symphynota* LEA 1829]. Typus: *Proptera megaptera* RAFINESQUE 1820.

Red River of the North; Hudson Bay drainage; St. Lawrence östl. bis Champlain See und Ottawa River; ganzes Mississippi-Gebiet; O-Texas, NO-Mexico; Alabama.

Post-Winconsin von Chicago.

Carunculina SIMPSON 1898 [syn. *Toxolasma* RAFINESQUE 1831]. Typus: *U. texasensis* LEA 1857.

Lawrence-Gebiet: Lower Erie und S-Canada; ganzes Mississippi-Gebiet; von Alabama bis N-Carolina.

Kreide von N-Alberta.

Truncilla RAFINESQUE 1819 [syn. *Amygdaloniaias* CROSSE & FISCHER 1893]. Typus: *T. truncata* RAFINESQUE 1819.

St. Lawrence: S-Michigan und Lake Michigan; ganzes Mississippi-Gebiet, durch Texas bis NO-Mexico; Alabama.

Post-Wisconsin von Chicago.

Ellipsaria RAFINESQUE 1819. Typus: *Obliquaria ellipsaria* RAFINESQUE [nicht wie bisher von mir verwendet: *Plagiola* RAFINESQUE 1819 nom. dub. (BAKER 1964: 141)].

Ganzes Mississippi-Gebiet; Alabama und Tombigbee Rivers.

subgen. *Pachynaias* CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Arotonaias* MARTENS 1900; *Ptychoderma* SIMPSON 1900]. Typus: *U. spheniopsis* MORELET 1849. Guatemala, Nicaragua, Honduras.

Obovaria RAFINESQUE 1819. Typus: *O. torsa* RAFINESQUE.
St. Lawrence: Michigan; ganzes Mississippi-Gebiet, linksseitige Zuflüsse.
O. Kreide: Lance Form., Montana.

subgen. *Pseudoon* SIMPSON 1900. Typus: *U. ellipsis* LEA 1828.
St. Lawrence: Huro, Erie, Ontario, Ottawa und St. Francis River, Quebec; ganzes Mississippi-Gebiet; west. bis Alabama und Tombigbee River und Natchez, Texas.

Glebula CONRAD 1853. Typus: *U. rotundatus* LAMARCK.
Küstenflüsse des Gulf-Gebietes vom Rio Grande bis Florida; unterer Mississippi bis Arkansas (?).
O. Jura: Morrison Form., S-Dakota, Wyoming.

Medionidus SIMPSON 1900. Typus: *M. conradicus* LEA.
Tennessee, Duck und Cumberland River, durch Alabama bis Florida.
O. Jura: Morrison Form., Colorado, Wyoming.

Lemiox RAFINESQUE 1831 [syn. *Micromya* AGASSIZ 1852; *Conradilla* ORTMANN 1921]. Typus: *L. rimosus* RAFINESQUE.
Ohio und Tennessee-Gebiet.
O. Kreide: Edmonton Form., Alberta.

Dysnomia AGASSIZ 1852 [syn. *Epiloblasma* RAFINESQUE 1831; *Truncilla* RAFINESQUE 1820]. Typus: *U. foliatus* HILDRETH.
Unt. Ohio, Wabash und Tennessee Rivers.

subgen. *Penita* FRIERSON 1927. Typus: *U. penitus* CONRAD.
Ob. Tennessee und Cumberland; U. Alabama bis Etowah River (Alabama bis Georgia).
O. Jura: Morrison Form., Colorado.
O. Kreide: Edmonton Form., Sanders Form., Alberta.

subgen. *Torulosa* FRIERSON 1927. Typus: *Amblema torulosa* RAFINESQUE.
S-Michigan, Ohio, über Maumee z. Erie; Ozark Region; Florence und Tuscumbia River, Alabama.

subgen. *Capsaeformis* FRIERSON 1927. Typus: *U. capsaeformis* LEA.
Tennessee, Cumberland und Duck River, Ozark Region.

subgen. *Pilea* SIMPSON 1900 [syn. *Scalenilla* ORTMANN & WALKER 1922]. Typus: *U. personatus* SAY.
Ohio River, bis Maumee.
O. Kreide: Lance und Black Buttes Form., Wyoming.
Paleozän: Paskapoo und St. Mary River Form., W-Alberta.

subgen. *Truncillopsis* ORTMANN & WALKER 1922. Typus: *Truncilla triquetra* RAFINESQUE.
Nördl. Mississippi-Gebiet, südl. bis Tennessee und Indiana.

Die Dysnomien sind, wie die Schalenähnlichkeiten mit verschiedenen anderen Gruppen aus dem Gesamtgebiet der Elliptioniden beweisen, sehr heterogener Herkunft. Ihre heutige Anatomie kann also kaum als ausschlaggebendes Moment

für die genetische Stellung, sondern nur für die rezente systematische Position angesehen werden. Ihre anatomische Entwicklung aus anderen Grundstämmen und zu verschiedenen Zeiten erscheint nunmehr z. T. gesichert. Die jüngste Zerlegung in Regionalformen ist sicher erst postglazial wie die der Pleuroceriden.

III. Fam. Margaritiferidae ORTMANN 1910 (emend.)

[syn. Margaritanidae ORTMANN 1910, Margaritiferidae HENDERSON 1929
(HAAS 1940)].

An der 1942 gegebenen systematischen Einteilung der Margaritiferiden hat sich nichts geändert. Wesentlich waren die Änderungen meiner Auffassungen über die regionale und genetische Ableitung der Familie. Wie ich oben ausführte, ist der australische Stammbaum hinfällig geworden. Die fortschreitende Kenntnis der fossilen Najaden hat ihn anderweitig ersetzt. An seine Stelle ist ein afrikanisch-europäischer Stammbaum getreten, der auch durch die anderen Unterfamilien paleontologisch unterstützt wird. Die alte Familiendiagnose gilt also noch. Lortiellinae scheiden aus, soweit es Australier sind, Cucumerunioninae bleiben bei den Margaritiferidae als Abkömmlinge eines alten ostasiatischen Seitenzweiges. *Solenaia* und *Balwantia* schließen sich an zahnlose Pseudodontinae an.

1. Subfam. Margaritiferinae MODELL 1942.

Große Ströme Westeuropas (Quadalquivir, Tajo, Ebro, Garonne, Loire, Doubs, Saone, Rhône). Diluvial auch Themse, Rhein, Mittl. Elbe, Tiber, Po.

Die rezente Unterscheidung von Kalkflüchtern und Kalkfreunden hat nur biologischen Wert. Die Jugendformen sämtlicher Urgebirgs-Margaritiferidae wie auch die irische *durrovensis* beweisen, daß sie zum normalen *Margaritifera*-Stamm Europas gehören und vermutlich erst in den letzten Eiszeiten ihre Schlösser reduziert bzw. überbaut haben. Der „*Unio*“ *homsensis* LEA des Orontes-Gebietes ist eine echte *Margaritifera* vom *auricularia*-Typus (Mus. Paris), wie schon PALLARY 1929 feststellte.

Margaritifera SCHUMACHER 1816 [syn. *Margaritana* SCHUMACHER 1817; *Baphiae* MEUSCHEN 1787; *Baphia* H. & A. ADAMS 1858; *Unio* PHILIPSSON 1788 pars; *Damalis* (LEACH) GRAY 1847; *Migranaja* HANNIBAL 1912]. Typus: *M. margaritifera* SCHUMACHER 1816.

Die einzelnen regionalen Entwicklungen kann ich leider nicht nach ihrer geschichtlichen Reihenfolge behandeln, ich ziehe eine regionale nach Kontinenten vor.

1. Nordamerika.

O. Kreide, Lance Form., Black Buttes, Mesaverde Form von Wyoming und N-Colorado 2 Arten, die vielleicht hierher gehören. Keinerlei Skulpturnachweis vorhanden! Vielleicht zu Heudeaninae der U. Kreide.

Erst im Eozän der Wasatch group von Wyoming (*sinopae* COCKERELL) und der Tejou beds von California setzen sichere *Margaritifera* ein.

Im Miozän der John Day beds setzt sich diese Entwicklung weiter fort (*Migranaja* HANNIBAL).

Rezent sind in Nordamerika 3 Linien ausgeprägt:

1. Subgen. *Cumberlandia* ORTMANN 1911. Typus: *U. monodonta* SAY. Ob. Mississippi-Gebiet (Ozark Region).

Fast artidentisch mit der europäischen *M. geyeri* MODEL 1931 aus dem Chatt Oberbayerns.

2. *Margaritifera* SCHUMACHER, kaum unterscheidbar von gleichartigen Formen des nordalpinen Chatt und Aquitan, entweder glattschalig, entsprechend der *M. schneideri* MODEL oder mit Schalenskulptur, entsprechend der *M. inaequiradiata* GÜMBEL. Beide werden heute nur noch im Alabama-Gebiet gefunden und unter dem Artnamen *hembeli* CONRAD zusammengefaßt. Es darf wohl der Schluß berechtigt sein, daß mit den chattischen Elliptioniden Oberbayerns auch die Margaritiferiden gleichzeitig übergewandert sind.

3. Neuere, wohl endpliozäne bis diluviale Gruppe der Kalkflüchter. Von NO-Asien her und an ostasiatische und japanische Formen anschließend, die *M. falcata* von NW-Nordamerika und mehr nach Europäern aussehend, aber wohl nur biologische Konvergenz, die *arcuata* BARNES des Ostens.

2. Afrika.

Durch BULLEN und MONGIN sind 2 einwandfreie Margaritiferinae aus der unteren Kreide Afrikas bekannt geworden. Es ist eine *Margaritanopsis humei*, kaum unterschieden von *laosensis* und eine auf der hinteren Schalenhälfte skulpturierte, im übrigen absolut an gleichartige Stücke des europäischen Chatt erinnernde Form, die MONGIN als *Plicatunio flattersensis* beschrieben hat, die aber zu *Margaritifera* s. str. gehört.

Rezent sind die *Margaritifera* durch die westeuropäische Art *auricularia* SPENGLER im marokkanischen Atlas vertreten, nachdem sie seit dem Miozän aus Algier bekannt sind. Sie schließen sich eng an die gleichzeitigen westeuropäischen Vorkommen an.

3. Nordasien.

Aus dem M.-O. Miozän O-Baikaliens im Tanchoj-Gebiet, kenne ich die von MARTINSON 1956 (Akad. Nauk SSSR, Baikalsk. Limnolog. Abt., S. 45, F. 60; T. 66 F. 58) beschriebenen Form, die sich kaum von der rezenten japanischen Form unterscheiden läßt. Ich benenne sie neu als *Margaritifera martinsoni* n. sp.

4. Ostasien.

In Ostasien, namentlich Japan, haben wir zwei durchaus voneinander zu unterscheidende Entwicklungen des gleichen Stammes vor uns.

Zunächst eine glattschalige Entwicklung, die erst in später Zeit die Lamellen etwas reduziert. Sie beginnt mit der *M. perdahurica* YOKOYAMA 1932 des Oligozäns der Isikari-Series N-Japans, und geht vielleicht bis ins U. Miozän weiter. Ihr Anschluß zu den nordsibirischen und japanischen *Margaritifera* erscheint gesichert.

Die rezenten Margaritiferinae NO-Asiens gehören alle den Kalkflüchtern an und haben ihr Schloß nach Art der *M. margaritifera* reduziert.

Von älteren Nebenentwicklungen ist noch *M. laosensis* LEA im Bergland von Laos erhalten (subgen. *Margaritanopsis* HAAS 1913).

Die zweite Gruppe der ostasiatischen Margaritiferinae entspricht in ihren Anfängen durchaus dem, was europäische Angehörige der gleichen Gruppe im Chatt/Aquitain der Nordalpen darboten. Nur — ihre Glieder beginnen viel früher und enden später als die vergleichbaren Europäer:

subgen. *Plicatounio* KOBAYASHI & SUZUKI 1936. Typus: *P. nactongensis* KOBAYASHI & SUZUKI.

O. Jura, Wakino series von Kyusyu.

U. Kreide: Korea und Kyusyu.

Auf der gleichen Basis sich weiterentwickelnd gelangten diese Formen (genau der Entwicklungslinie des nordalpinen *inaequiradiatus* entsprechend) zu Endformen im Senon Indochinas (Bas-Laos), die ihrerseits eine Anknüpfung an die Cucumerunioninae Australiens bieten. Es mag daher sehr fraglich erscheinen, ob diese überhaupt noch den Rang einer eigenen Unterfamilie beanspruchen können. *Plicatounio maximus* HOFFET ist jedenfalls eine Form, die kaum von *Cucumerunio* gattungsmäßig getrennt werden kann.

5. Australien.

Da McMICHAEL & HISCOCK weder Jugendskulptur noch Glochidium für *Lortiella* und *Cucumerunio* nachweisen konnten, erscheinen auch ihre Zuteilungen zu den Velesunioninae sehr fraglich. Für *Lortiella* nehme ich heute Velesunioninae an, für *Cucumerunio* behalte ich die Stellung bei den Margaritiferidae bei, möchte sie aber unmittelbar an Kreide (Senon)-Formen Indochinas anschließen. Damit erübrigt sich aber eine eigene Unterfamilie Cucumerunioniae IREDALE, die wir zu den Margaritiferinae einziehen können.

Virgus SIMPSON 1900. Typus: *V. beccarianus* TAPPARONE CANEFRI.
S-Neu Guinea.

subgen. *Cucumerunio* IREDALE 1934. Typus: *C. novaehollandiae* GRAY.

Ostküste von Australien, Neu Seeland.

Keine Fossile bekannt.

Die von mir 1942 versuchsweise an die Lortiellinae angeschlossenen südostasiatischen *Solenaia* CONRAD sind damit systematisch obdachlos geworden. Ich kann sie einstweilen nur als eine frühzeitig anodontin gewordene Neben-Gruppe der Margaritiferinae oder, wenn man will, der Pseudodontinae ein-stufen. Letzteres dürfte wahrscheinlicher sein (siehe unten).

6. Indien.

Die 3 von BLANFORD 1883 beschriebenen Arten sind nur Individualformen einer einzigen, der *M. vicaryi* BLANFORD. Ihre stratigraphische Stellung ist kaum Nimradic, wie VOKES 1936 annahm, sondern entschieden höher, nach meiner Auffassung oberstes Sarmat und sicher nicht mit dem Säugetierhorizont der Bugti Hills (Burdigal) identisch. Ein Vergleich läßt sich nur mit den Münchener O. Sarmat-Formen anstellen. Die Herkunft aus dem europäischen *Margaritifera*-Stamm ist nicht zu bezweifeln. Einstweilen kennen wir aber keine Verbindungsglieder von der Donau nach Indien.

7. Europa.

Was uns an echten *Margaritifera* im nordalpinen Raum entgegentritt ist zunächst ein Gemisch von starkskulptierten Formen, die zu 3 Reihen gehören. Die eine, *inaequiradiata* GÜMBEL, beginnt mit der *M. gerberi* MODELL der Mittelschweiz und führt weiter zur großen *inaequiradiata* von Hausham, mit guter und feinziselierter Schalskulptur (Chatt).

Eine zweite Reihe, *M. schneideri* MODELL, mit einer glatten Schale, der rezenten Form Louisiana's gleichend, geht von Haushamer Chatt bis ins Aquitan von Vorarlberg und ist auch aus den Braunkohlen von Thüringen (Regis b. Altenburg) nachgewiesen.

Die dritte Reihe, *M. geyeri* MODELL, beginnt mit skulptierten Formen der Schweiz und endet im bayerischen Chatt mit Formen, deren Jugendstücke absolut mit solchen von *Cumberlandia* aus den Ozarks indentisch sind.

Im Aquitan der Nordalpen werden die Formen eintöniger, sie sind kleiner und variieren stark zwischen fast glatten und stark gefalteten Stücken und das alles nebeneinander und am gleichen Fundort.

Erst im Burdigal beginnt sich ein neuer Sammeltypus zu prägen, *M. flabellata* GOLDFUSS, der dann bis ins Ende des Tertiärs und bis in die Neuzeit das Miozän und Pliozän West- und Mitteleuropas beherrscht und als sicheres Leitfossil angesprochen werden kann. Stark verkürzte Formen, Formen mit wechselnder Schalskulptur sind darin enthalten, als Nachkomme ist die rezente *M. auricularia* SPENGLER festzustellen, die einst (Posener Flammenton) weit nach Osten ging, noch im Mittelalter bis zur Elbe, ihre nachdiluvialen Positionen im Po, Arno, Tiber, Maas, Themse verloren hat, in Frankreich, Spanien und den Atlas-Tälern Marocco's noch ausdauert.

Was die namengebende Art *M. margaritifera* SCHUMACHER betrifft, so ist sie heute von N-Portugal durch die Urgebirgsgesteinsböden in Frankreich, England und Irland, Skandinavien, Finnland und Nordrußland verbreitet. Auf Buntsandsteinböden findet sich eine kleinere Form (*parvula* HAAS), in Irland, Cork Co auf „lime-stone“ die *M. durrowensis* PHILLIPS, die eine erweiterte Skulptur zeigt.

Es scheint, daß zu verschiedenen Zeiten durch Reduktion oder Überbauung der Lamellenzähne diese Formen entstanden sind. Ihre zirkumporale Verbreitung ist wohl zum guten Teil auf konvergente Entwicklung zurückzuführen.

Von den verschiedenen Gattungsnamen, die bei den Margaritiferinae zur Anwendung kamen, wissen wir noch nicht, ob sie wirkliche genetische Reihen bezeichnen oder parallele Reihen gleicher Ausprägungsform innerhalb einer Gattung. Die ersten *Margaritifera* kehren in ihrer Form immer wieder, was auf biologische Ausprägung schließen läßt. Der Zusammenhang der rezenten nordamerikanischen, vollbezahnten *Margaritifera* mit den anschließenden Entwicklungen Europas empfiehlt die Aufnahme des Namens *Pseudunio* HAAS 1913 für diese Reihen.

Margaritanopsis HAAS 1913 (Typus: *U. laosensis* HAAS 1912) gehört aber dem älteren Artenbestand an.

Während die echten Margaritiferinae um wenige, biologische Pole pendeln und im wesentlichen eine einheitliche Masse bilden, erscheint die nächste Gruppe, genau wie die heutigen Unionidae mehr differenziert. Biologisch sind sie auch Vorläufer der rezenten Unionidae auf einer etwas älteren Stufe.

2. Subfam. Heudeaninae MODELL 1942.

Ein Konglomerat von unioniden Formen mit *Margaritifera*-Skulpturen und — soweit bis jetzt bekannt — auch *Margaritifera*-Anatomie.

Heudeana FRIERSON 1922. Typus: *U. murinus* HEUDE 1883.

S-China.

O. Jura: Ostasien; Korea, Manchuria.

U. Kreide: Shantung; NW-Deutschland (menkei DUNKER); Wealden von S-England; Santander, Span. Ebro-Tal, Hoggar; O. Neocom: Wassy, Hte. Marne.

O. Kreide: W-Europa, O-Asien, Franz. Sudan. — Cenoman: Gard; O. Campan der Bouches-du-Rhône; N-Tirol (Gosau). Suesson oder Dan: Lignite von Fuveau.

Die Gattung umfaßt anfangs schwerschalige kurzovale Formen mit sehr starken Kardinalzähnen und breiter, ungegliederter Schloßplatte, geht dann zu länger-ovalen Formen über, die an *Monodontina* erinnern. Einzelne Seitenzweige bekommen etwas tumidoiden Umriß. Eine Form des Sudan hat starke Radialskulptur (*radieri* GOUARD 1956). Die Wirbelskulptur ist, wenn erfaßbar, ein einfacher etwas verkürzter Doppelbogen, der häufig in sich noch fein gewellt ist.

Scjepmania HAAS 1913. Typus: *U. nieuwenhuisi* SCHEPMAN.

Nächste Verwandte der *Heudeana murinum*. Borneo: Guleh-Fluß; Bloe-Oe.

Ptychorhynchus SIMPSON 1900. Typus: *U. pfisteri* HEUDE 1874.

China.

O. Jura: Cap Mondego, Portugal (*U. heberti* CHOFFAT 1888).

Nach Form und Skulptur könnte es ein *Ptychorhynchus* aus der *modestum*-Gruppe sein. Die Skulptur deutet aber auf Verwandtschaft mit den von mir als Lampsilinae behandelten Formen von Hausham.

U. Kreide: Wealden von Szechwan und Shantung; O. Neocom von Wassy, Frankreich.

Ptychorhynchoideus MODELL 1931. Typus: *U. gümbeli* MODELL.

Oligozän: Chatt, U. und M. Cyrenenschichten von Hausham, Oberbayern.

Ctenodesma SIMPSON 1900 [syn. *Cristadens* SIMPSON 1914; *Christadens* SIMPSON 1914 err. typ.]. Typus: *U. borneensis* ISSEL 1874.

Borneo.

Rhabdotophorus RUSSELL 1935. Typus: *R. gracilis* RUSSELL 1935.

Von RUSSELL mit *Medionidus*, *Lasmigona* und *Ptychobranchnus* verglichen. Von mir erst als engere Margaritiferae betrachtet heute als Heudeaninae. Manche Merkmale zeigen eine gewisse Verwandtschaft mit den Lamellidentinae (siehe HISLOP, Indien).

O. Kreide der Rocky Mountains. Von Saskatchewan, Wyoming, Montana, Alberta; Black Buttes Form., Milk River Form., Judith River beds, Belly River beds.

Paleozän: Paskopoo Form., Post-Torrejon, Ob. Ravenscrag beds, Montana, S-Saskatchewan.

Alles in allem eine im wesentlichen unionide Entwicklungsphase der Margaritiferae, die ihre nahe Verwandtschaft und Parallelentwicklung zu den Elliptionidae betont.

3. Subfam. Pseudodontinae FRIERSON 1927.

Schale kurzrhombsch, oval bis langelliptisch und mycetopoid. Skulptur: schwache Doppelbogen oder 2 getrennte Winkelhaken. Schloß: 1 Kardinalzahn in jeder Schale oder gänzlich fehlend. Gelegentlich Schalenskulptur aus Areal- und Schalenfalten.

Marsupium in allen 4 Kiemen. Glochidium rundlich, ohne Schalenhaken.

Pseudodon GOULD 1844 [syn. *Trigonodon* CONRAD 1865; *Diplopsseudodon* HAAS 1920; *Indopseudodon* PRASHAD 1922]. Typus: *Anodon inoscularis* GOULD. Burma, Pegu, Malakka, Siam, Cambodja, Annam; Borneo. O. Pliozän: Asti, Piemont.

subgen. *Pseudodopsis* KOBELT 1913. Typus: *Unio euphraticus* BOURGUIGNAT 1852.

Mesopotamien: pliozäner Überwanderer von Indien.

Monodontina CONRAD 1853 [syn. *Monocondylus* MORELET 1866; *Pseudodus* MORGAN 1885; *Suborbiculus* SIMPSON 1900; *Bineurus* SIMPSON 1900]. Typus: *Marg. vondembuschiana* LEA 1840.

Burma, Mandalay, Pegu; Siam, Cambodja, Annam, Hunan; W-Java, S-Sumatra. O. Jura: Cap Mondego, Portugal.

Pliozän: Asti ?, K. Glagah, Java.

U. Pleistozän: Pithekanthropus-Schicht, Trinil, Java.

Obovalis SIMPSON 1900. Typus: *O. loomisi* SIMPSON 1900.

Mittel-Japan.

O. Jura: Pombal, Portugal (*mayeri* CHOFFAT).

Oligozän: Isikari series, Prov. Isikari, Japan.

Cosmopseudodon HAAS 1920. Typus: *Pseud. resupinatus* MARTENS.

Tonkin.

Leguminaia CONRAD 1865 [syn. *Unioopsis* SWAINSON 1840; *Microcondylaea* VEST 1866; *Microcondylus* DROUET 1879]. Typus: *Monoc. mardinensis* LEA 1864.

Pliozäner Überwanderer von Indien.

Po-Gebiet bis zum Isonzo; Drina (N-Albanien), Vrachori-See, M-Griechenland; Orontes und Küste bis Jaffa; Ob. Euphrat. In den Bergen N-Mesopotamiens weit nach Osten gehend.

Ob. Jura: Portugal (*U. vezieni* CHOFFAT).

Pleistozän: Antakije und Kara-Su, Syrien.

Leptanodonta WENZ 1927. Typus: [„? *Dreissenomya unioides* TH. FUCHS“ WENZ 1927: 420 =] *L. rumana* WENZ 1942.

O. Maeot von W-Rumänien. Vielleicht halbbrakische Zwerg-Reaktionsform der *Microcondylaea* des Adria-Gebietes.

Paranodonta KOBAYASHI & SUZUKI 1936. Typus: *P. ôtai* KOBAYASHI & SUZUKI.

O. Jura von Japan.

Nasus SIMPSON 1900. Typus: *Monoc. nankingensis* HEUDE.

Prov. Nanking, China.

Gonidea CONRAD 1857 [syn. *Limnobasilissa* HANNIBAL 1912]. Typus: *An. randalli* TRASK 1855.

Von S-California bis Brit. Columbia.

Miozän: Contra Costa beds, California.

Pliozän: Tulare, Sta. Clara und Cache lake beds, California.

Solenia CONRAD 1869 [syn. *Balwantia* PRASHAD 1919]. Typus: *Mycetopus emarginatus* LEA.

Assam, Ganges-Delta; Siam; S-China, Hunan und Szetchwan.

O. Jura: Kweichow Form., Szetchwan; Mengyin group, Prov. Jehol, Manchuria; Japan.

Wir haben hier eine anodontine Entwicklung der Margaritiferidae vor uns, die in manchen Punkten an die Alasmidontinae Nordamerikas anklängt. Ihr auffällig frühes Auftreten im O. Jura Portugals schließt sie an die gleichzeitige Entwicklung aus Aspathariinae zu Margaritiferidae an, ihr Auftreten in Ostasien ist wohl wenig später. Erst sehr spät — Miozän für die nordamerikanische Westküste, Pliozän für Europa — gehen neue Wanderungswellen von dem inzwischen konsolidierten, heutigen SO-asiatischen Zentrum aus.

IV. Familie Unionidae FLEMING 1828.

Bereits 1942 habe ich die unionen-ähnlichen Margaritiferiden *Margaritifera*, *Heudeana* und *Pseudodon* ausgeschieden. Heute stellt die Familie der Unionidae den größten Teil der Najaden der Alten Welt. Über die Schwierigkeit ihrer Ableitung aus älteren Entwicklungen habe ich bereits oben gesprochen. Sie stellen uns vor die Frage, ob die Unioniden in vielen getrennten Stämmen direkt aus ihren Vorläufern, den Anthracosiiden, entsprungen sind oder ob es sich um eine Entwicklung handelt, die spontan aus einigen wenigen Stämmen hervorgegangen ist, die, neuen Lebensumständen durch Mutationen beugend, eine neue Parallelentwicklung im Sinne der THIELE'schen Archaeo-, Meso- und Neogastropoda herausgebildet haben. Es scheint beinahe so, denn an der Wende O. Jura treten, voll ausgebildet, die meisten rezenten Unionacea auf. Leider ist uns für die Zwischenzeiten der Formationen wenig oder gar nichts erhalten. Die Frage muß also noch lange offen bleiben. Wir können nicht ohne weiteres die Explosionstheorie SCHINDEWOLF's auf die Najaden anwenden, auch wenn wir sie für einzelne Najadengruppen akzeptieren müssen.

A. Parreysien.

Die ältere, meist quadruline Entwicklungsrichtung der Parreysien hat ursprünglich eine kurzovale Form.

1. Subfam. Hyriinae SWAINSON 1840, emend. ORTMANN 1911.

Najaden Amerikas mit ausgesprochener V-Skulptur, unionidem Bau des Schlosses mit Neigung zur Aufsplitterung in Teilzähne im hochtropischen Gebiet. Umrise von kurz-dreieckig bis langoval.

Ganz Südamerika östl. der Anden; Chile.

Fossil seit der Oberen Trias von Nordamerika bekannt.

Antediplodon MARSHALL 1929. Typus: *U. dumblei* SIMPSON 1896.

O. Trias von Pennsylvanien, Texas, SW-Colorado, NO-Utah. (Rhät) Newark system und Dockum beds.

Jura?: Dolores Form., SW-Colorado.

Diplodon SPIX 1827. Typus: *D. ellypticum* SPIX.

Die umfangreichste Gattung der Unterfamilie. Z. Z. ist BONETTO darüber, ihre Verwandtschaftsbeziehungen, die Anatomie und Glochidien, auszuarbeiten. Soweit es sich übersehen läßt, sind 2 Glochidien-Typen vorhanden, mit und ohne Schalenhaken,

d. h. solche mit Entwicklung über Parasitismus an Fischen und solche mit direkter Entwicklung, also die gleiche Unterteilung, die ich bereits 1949 gegenüber ORTMANN als biologische Ausprägung der Entwicklung in stagnierenden Gewässern gegenüber den strömenden Gewässern feststellte. Bei BONETTO finden wir etwa 4 verschiedene Glochidien-Formen mit Schalenhaken, die durch ihre bekanntesten Namensvertreter als *fontaineanus* ORBIGNY, *rotundus* WAGNER, *delodontus* LAMARCK (mit *parallelepipedon* LEA) charakterisiert werden können, während die hakenlosen nur 2 Hauptgruppen aufweisen, eine mit höherer Schale, etwa auf der Seite der hakenbewehrten Glochidien dem *solidulus* PHILIPPI entsprechend mit *suavidicus* LEA, *charruanus* ORBIGNY, *burroughianus* LEA, *paranensis* LEA, *variabilis* MATON und eine niedere mit den seither zu *Ecuadorea* gezogenen Formen *asuncionis* MARSHALL, *hylaens* ORBIGNY, aber auch *basemani* ORTMANN, etwa dem *fontaineanus* ORBIGNY der Haken-Glochidien gleichend. Da die Untersuchungen noch keineswegs beendet sind, gebe ich hier nur eine kurze Zusammenstellung der bekannten Untergattungen mit ihren wichtigsten Fossildaten.

subgen. *Diplodon* s. str.

O. Kreide: Salamanca-Stufe (nach PAPP 1959 Oligozän), Rio Grande do Sul, Colhue-Huapi. Rezent wie Gattung, aber nur östl. der Cordilleren.

U. Eozän: Paucunto, Arg. Cordillere. Vielleicht *delodontus*-Gruppe.

subgen. *Cyclomya* SIMPSON 1900 [syn. *Schleschiella* MODELL 1950]. Typus: *U. funebris* LEA 1860.

Trias: Texas.

Rezent. nur östl. der Cordilleren.

subgen. *Ecuadorea* MARSHALL & BOWLES 1932. Typus: *E. bibliana* MARSHALL & BOWLES 1932.

Von Guayana durch das obere Amazonas-Gebiet zum Parana.

Pliozän: Pebas-Schichten von Ecuador.

Nächstverwandte, vielleicht identisch:

subgen. *Castalioides* MARSHALL 1934. Typus: *C. laddi* MARSHALL 1934.

Pliozän: Sacaoual Group von Monagas, Venezuela.

subgen. *Castalina* IHERING 1891. Typus: *C. martensi* IHERING.

Ob. Parana und Ob. Amazonas.

Die beiden folgenden Gattungen sind eigentlich nur Reaktionsformen anderer Gattungen unter den besonderen Voraussetzungen der Pebas-Schichten.

Prodiplodon MARSHALL 1928. Typus: *P. singewaldi* MARSHALL.

Pliozän: Pebas-Schichten des Ob. Maranon; Staat Monagas, Venezuela.

Vermutlich an *delodontus* anschließend.

Eodiplodon MARSHALL 1928. Typus: *E. gardnerae* MARSHALL.

Pliozän: Pebas, Peru.

An *parallelepipedon* anschließend.

Castalia LAMARCK 1819 [syn. *Tetraplodon* SPIX 1827]. Typus: *C. ambigua* LAMARCK.

[*Callonaia* SIMPSON 1900. Typus: *C. duprei* RECLUZ. Unt. Amazonas. Inzwischen von mir nach Senckenberg-Material untersucht und als mutelide Form, nächststehend zu *Prisodon*, festgestellt.

Ob. Kreide; Lance, Montana (*C. subtrigonalis* WHITFIELD).]

subgen. *Castalia* s. str.

Nur zwei Arten, von Guayana bis zum La Plata gehend.

subgen. *Castaliella* SIMPSON 1900. Typus: *C. sulcata* KRAUSS.
Guayana.

Hyria LAMARCK 1819 [syn. *Triplodon* SPIX 1827; *Naia* SWAINSON 1840;
Harmandia ROCHEBRUNE 1882]. Typus: *H. corrugata* LAMARCK 1819.

Guayana, Amazonas-Gebiet.

Pliozän: Sacacual group, Staat Monagas, Venezuela. (*H. weisbordi* PALMER 1945).

2. Subfam. Hyridellinae IREDALE 1934.

[syn. Propehyridellinae IREDALE 1934].

Schale unionid mit vollständigem Unionenschloß. Wirbelskulptur: Verstärkung der Diplodon-Skulptur bis zum Doppel-V; Glochidium mit Schalenhaken.

Auf die Unmöglichkeit, diese Gruppe von Muteliden direkt abzuleiten, habe ich bereits oben hingewiesen. Ihre heutige Verbreitung mit Neu-Guinea, den Salomonen, O-Australien und Neu-Seeland läßt auf eine ältere Kontinentalgruppierung schließen, als diese Gebiete noch dicht nebeneinander lagen. Die Unterfamilie selbst dürfte direkt von Südamerikanern der Gattung *Diplodon* abstammen. Als Überwanderungsgebiet käme die Antarktis in Frage.

Hyridella SWAINSON 1840 [syn. *Leiovirgus* HAAS 1912; *Nesonaia* HAAS 1912; *Propehyridella* COTTON & GABRIEL 1932; *Protohyridella* COTTON & GABRIEL 1932]. Typus: *U. australis* LAMARCK 1819.

Hyridunio IREDALE 1934 [syn. *Rugoshyria* IREDALE 1934]. Typus: *H. australis drapeta* IREDALE.

Neuguinea (Süd), Salomonen, O-Australien, Tasmanien; N- und S-Neuseeland (auklandicus GRAY).

Unt. O. Kreide: Opal beds, White Cliffs, N. S. Wales (mit *jaqueti* BULLEN).

Oligozän oder Pliozän: N. S. Wales.

Pliozän oder Pleistozän Victoria.

subgen. *Protohyridella* COTTON & GABRIEL 1932. Typus: *U. glenelgensis* DENNANT 1898.

Westl. Küstenflüsse von Victoria, Australien.

subgen. *Nesonaia* HAAS 1913. Typus: *U. guppyi* SMITH.

O-Neu-Guinea und Salomonen bis Queensland.

Protovirgus McMICHAEL 1957. Typus: *U. dunstani* ETHERIDGE jr. 1888.

O. Trias, Hawkesbury Sandstein und Wianamatta Group, N. S. Wales.

O. Kreide: U. Senon, Paparoa Group, Neuseeland.

Vielleicht gehört auch eine Jura-Form von Victoria hierher.

Der weite Sprung von O. Trias bis zur O. Kreide, bei gänzlich unbekanntem Skulpturen und Zähnen, ist zwar durchaus wahrscheinlich, bedeutet aber hier, daß sich McMICHAEL bereits in der Alternative zwischen Neo-Najadacea und direkter Ableitung von anthracosiiden Vorläufern für das letzte entschieden hat.

Mesohyridella McMICHAEL 1957. Typus: *U. ipsviciensis* ETHERIDGE jr. 1892.

O. Trias: Ob. Ipswich-Serie, S-Australien.

U. Jura: Gippsland, Victoria.

Eine noch sehr anthracosiide Form, von McMICHAEL hierher gestellt. Vielleicht als australische Gruppe alter *Monocondylaea*-ähnlicher Formen anzusehen.

3. Subfam. Quadrulinae IHERING.

Die nun folgenden Unterfamilien der Parreysien haben sich nach der Abzweigung der Hyriinae und Hyridellinae auf ihre eigene Weise entwickelt.

Archiparreysia n. gen. Typus: *Unio (Diplodon) haroldi* REESIDE 1927 (J. Wash. Acad. Sci., 17: 477, Fig. 1).

Klein, kurzoval, Wirbel wenig vorragend, fast mittelständig. Wirbelskulptur auf das obere Schalendrittel beschränkt: feine V-Streifen, in der Schalenmitte sich kreuzend und der vordere V-Abstrich hinten auf der Area wieder als lange Striche erscheinend. Schloß unbekannt. L = 40, H = 30 mm. — Von den *Diplodon*-ähnlichen Formen der gleichen Schichten abweichend und in die quadruline und parreysiine Richtung deutend.

Trias: Dockum Group, Texas.

Die erste Form, die in ihrer wenig starren Form der Wirbelskulptur auf die Quadrulinen deutet.

Proparreysia PILSBRY 1921. Typus: *U. browni* WHIRFIELD 1903.

O. Kreide von Wyoming, New-Mexico, Montana, Colorado; Lance und Fruitland Form.

Sulcatapex YEN 1946. Typus: *S. cretaceus* YEN 1946.

U. Kreide: Cloverly Form., Montana, Wyoming.

Vermutlich Vorläufer der *Proparreysia*.

Yeniella n. gen. Typus: *U. paraholmesianus* YEN 1954.

Kleine Arten mit kurzovalem und kurzquadratischem Umriß. Schalen- und Wirbelskulptur z. T. weit über die Schale hinabreichend. Skulptur vom V bis Doppel-V gehend.

U. Kreide: U. Apt = Kootenai Group, Colorado (*asiniana* REESIDE jr. 1957).

O. Kreide: Mesaverde Group, Colorado, Utah; Foremost beds, Alberta; Fruitland Form., New Mexico; Lance Form., Wyoming, Montana.

In dieser Gruppe verbergen sich neben den Vorfahren der echten asiatischen *Parreysia* mit *amarillensis* wahrscheinlich auch die Vorläufer von *Quincuncina*.

Hadrodon YEN 1952. Typus: *H. jurassicus* YEN.

Wohl erste Entwicklungsform der rezenten *Orthonymus lachrymosus* LEA.

3 Arten aus der Morrison Form., Ob. Jura.

Orthonymus FRIERSON 1927 [syn. *Theliderma* SWAINSON 1840]. Typus: *U. cylindricus* SAY 1817.

O. Kreide: Foremost beds, Alberta; Judith River und Belly River Form., Montana, Wyoming, Canada.

Fruitland Form., New Mexico, Vorläufer des rezenten *cylindricus* (*U. holmesianus* WHITE). Ob. Kreide, Vorläufer des rezenten *stapes* LEA.

Tritogonia AGASSIZ 1852. Typus: *Obliquaria verrucosa* RAFINESQUE 1820.

Mississippi; Gulf drainage von Alabama bis M-Texas.

U. Kreide: Kootenai Form. und Cloverly Form., S-Alberta und W-Montana.

T. natosini McLEARN. Offenbar ein Ausschnitt aus einer noch nicht starr gewordenen Entwicklungsreihe.

U. Miozän: Catahoula Sandstein, Fayette Co, Texas (*Tritogonia* sp., MODELL 1957).

Quincuncina ORTMANN 1922. Typus: *Q. burkei* WALKER 1922.

Georgia, N-Florida, Alabama.

Megaloniaias UTTERBACK 1918. Typus: *U. crassus* var. *giganteus* BARNES 1823.

Ganzes Mississippi-Gebiet; Tombigbee und Coosa River, Alabama; Chattahoochee River, Georgia; Mexikanische Golfküste bis Guatemala.

Die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse kann diese riesige und schwerschalige Gattung am besten beweisen: bis heute ist kein fossiler Vertreter bekannt.

Plectomerus CONRAD 1831 [syn. *Elliptoideus* FRIERSON 1927]. Typus: *U. trapezoides* LEA 1831.

Südl. Mississippi-Gebiet bis NW-Tennessee und Arkansas; O-Texas bis Alabama River; Chattahoochee und Flint Rivers, Georgia.

Luteacarnea FRIERSON 1927. Typus: *Obovaria striata* RAFINESQUE 1820. Ohio, Cumberland und Tennessee River.

Fossil nicht bekannt, aber zweifellos geologisch sehr alt.

Cycloniaias PILSBRY 1922. Typus: *Obl. (Rotundaria) tuberculata* RAFINESQUE 1820.

Ganzes Mississippi-Gebiet; Erie- und Michigan-Zuflüsse; Central-Texas.

O. Kreide: Lance Form., Montana, Wyoming (*U. verrucosiformis* und *letsoni* WHITFIELD).

Eoniaias MARSHALL 1929. Typus: *E. reynosenica* MARSHALL 1929.

Cycloniaias nahestehend. Pliozän: Reynosa Form., Texas.

Quadrula RAFINESQUE 1820. Typus: *Obl. (Quadrula) quadrula* RAFINESQUE 1820.

Ganzes Mississippi-Gebiet; Red River of the North; Michigan und Erie-Zuflüsse; Georgia bis Texas.

Pustulosa FRIERSON 1927 [syn. ? *Amphinaias* CROSSE & FISCHER 1893; *Bullata* FRIERSON 1927]. Typus: *U. pustulosa* LEA 1829.

Ganzes Mississippi-Gebiet; Michigan, Erie; Texas, Alabama und Coosa River, bis Rio Salado, Mexico.

O. Kreide: Ob. Fruitland Form., Colorado. *U. gardneri* STANTON 1916 verknüpft *Yeniella* mit *Pustulosa*.

Psoroniaias CROSSE & FISCHER 1893 [syn. *Psorula* HAAS 1930]. Typus: *U. psoricus* MORELET 1851.

Tropische Gebiete SO-Mexicos: Staaten Chiapas und Peten bis Veracruz und Guatemala; Tampico und St. Tamaulipas.

Die Meinungen sind hier noch sehr geteilt. Wahrscheinlich handelt es sich um hochtropische Formen verschiedener nördl. Gruppen. Material habe ich nie gesehen. HAAS stellt *usumacintae* und *ostreatus* als südl. Nebenart zu *Cycloniaias*, VAN DER SCHALIE rechnet *usumacintae* zu *Pachynaias*.

Für *Pachynaias* CROSSE & FISCHER 1893 wird *Reticulatus* FRIERSON 1927, Typus: *Nephr. reticulatus* SIMPSON, als Synonym angegeben.

4. Subfam. Parreysiinae HENDERSON 1935. [syn. Parreysiinae MODELL 1942].

Die Herkunft dieser Unterfamilie ist schwer festzulegen. 1942 glaubte ich noch sie als primitivere Vorläufer meiner Parreysien einstufen zu können. Die geologischen Befunde machen es aber wahrscheinlich, daß sie — vielleicht in

mehreren Wellen — von Nordamerika herübergekommen sind, und daß die Caelaturinae erst ihre Abkömmlinge sind. Einige andere Merkmale deuten auf eine Entwicklung aus dem *Lamellidens*-Stamm, sie können aber auch nur Konvergenz bedeuten.

Nakamuranaia SUZUKI 1943. Typus: *Leptesthes chinshanense* GRABAU 1923. O. Jura oder U. Kreide von Shantung, S-Korea, S-Mandshurei.

Parreysia CONRAD 1853 [syn. *Naia* SWAINSON 1840]. Typus: *Mya corrugata* CONRAD 1853.

Kurz-ovale bis kurzdreieckige Formen.

Vorderindien, Burma, Pegu, Tenasserim.

Paleozän: Thanet: Ob. Ranicot series (Intertrappean), Prov. Nagpur.

Miozän-Pliozän: Irawaddian Form., Burma.

Radiatula SIMPSON 1900. Typus: *U. crispisculcatus* BENSON 1862.

Formen mit feinsten stichförmiger Schalenskulptur, die in fossilem Zustande kaum erhaltungsfähig ist.

Burma, Pegu, Tenasserim.

O. Kreide: O. Campan: Bouches-du Rhône, S-Frankreich (*subrugosa* MATHERON).

Pseudohyria MCNEIL 1936 [syn. *Protounio* MARTINSON 1953]. Typus: *P. gobensis* MCNEIL.

U. Cenoman: S-Ferghana, Mongolei.

In isolierten Becken. Zeitlich Aequivalent der Belly & Judith River beds Nordamerikas und Vorläufer der paleozänen Intertrappean-Formen Mittel-Indiens.

Acuticosta SIMPSON 1900. Typus: *U. chinensis* LEA.

China: Nanking, Honan, Shantung.

M.-O. Miozän: O-Baikalien, Rajon Tanchoj.

Sculptunio LINDHOLM 1932. Typus: *U. bituberculosis* MARTENS 1874.

M. Pliozän: Irtysh, Sibirien.

Pseudobaphia SIMPSON 1900. Typus: *U. biesianus* HEUDE 1877.

China, Prov. Nanking.

? Kreide der Krim (*U. nordmanni* EICHWALD 1868). Noch fraglich.

Protunio HAAS 1913. Typus: *U. messengeri* BAVAY & DAUTZENBERG 1901.

Tonkin.

Chrysoseudodon HAAS 1920. Typus: *Pseudodon aureus* HEUDE 1885.

Distr. Kiente, China.

Trotz des Verlustes der Lamellenzähne, gehört diese Art nicht zu den Pseudodontinae!

Unionetta HAAS 1955 [syn. *Unionella* HAAS 1913 non ETHERIDGE 1888]. Typus: *U. fabagina* HAAS 1913.

Laos, Siam.

Schistodesmus SIMPSON 1900. Typus: *U. lampreyanus* BAIRD & ADAMS 1867.

China: Shantung, Nanking, Shanghai; Ningpo.

U. Kreide: Rakuto-series, Korea (*antiquus* SUZUKI 1943).

Paleozän: Thanet: Ob. Ranicot series, Nagpur, Zentralindien.

Noch nicht einreihbar ist eine *Parreysia nipponensis* SUZUKI (nom. mscr.) aus N-Kyushyu, Japan.

Einige Anzeichen deuten daraufhin, daß auch die Parreysiinae mit einigen Arten an der späteren *Lamprotula*-Entwicklung Ostasiens teilgenommen haben.

5. Subfam. Lamprotulinae MODEL 1942.

Umfaßt quadrule Ausbildung mit \pm kräftiger Schale, massiven Zähnen und einer Wirbelskulptur, die vom Doppel-V der Parreysiinae, Caelaturinae und Contradantinae ausgehend in eckige Doppelbogen einmündet. Glochidium rund, mit feilenartigen Kántchen am Rand besetzt. Durchwegs Formen leichter oder stärkerer Wellenbewegung.

Verbreitung rezent und fossil vom Atlantik bis zum Pazifik quer durch Sibirien bis China und Borneo.

Propotomida n. gen. Typus: *Unio michaudi* DESHAYES 1860.

Altterümliche *Potomida*-Formen des europäischen O. Jura bis Eozän. Kurzquadrate bis rund, meist bauchig. Zähne komplett, kräftig. Geht nach Ende des Eozäns in die rezente europäische Gattung *Potomida* über.

O. Jura: Cap Mondego, Batalha usw. Portugal; Deutschland. Purbeck von S-England und NW-Deutschland.

U. Kreide: Wealden: S-England.

O. Kreide: Gosau: Ajka im Bakony-Wald, Ungarn; Suesson oder Dan: Lignit von Fuveau, S-Frankreich.

Paleozän: Mont, Belgien.

Eozän: Sparnac, Frankreich; ? Belgien.

Sabarella MONGIN 1963. Typus: *S. tedreftensis* MONGIN.

Möchte ich einstweilen an *Propotomida* anschließen, doch besteht auch die Möglichkeit einer Zuteilung zu Caelaturinae.

Potomida SWAINSON 1840 [syn. *Potamida* AGASSIZ 1846, HERMANNSEN 1847, CHENU 1862; *Psilunio* STEFANESCU 1896; *Rytia* STEFANESCU 1896; *Sababai* COSSMANN 1897; *Rhombunio* GERMAIN 1911; *Migranaja* HANNIBAL 1912; *Heterunio* LINDHOLM 1932; non *Potomida* SIMPSON 1900, PRASHAD 1936 = *Parreysia*]. Typus: *P. corrugata* SWAINSON = *U. semirugata* LAMARCK.

Diese Gattung, deren bekanntester Vertreter *P. littoralis* LAMARCK ist, hat heute eine mediterrane Verbreitung: Marokko, Algerien, Tunesien; ganze Iberische Halbinsel, ganz Frankreich, aber ohne Maas; S-Griechenland; Kilikien, Küste Syrien bis zum Nahr-el-Audje; Jordan, Orontes und Leontes; in Syrien; nördl. Randberge Mesopotamiens (*komarowi* BOETTGER).

O. Oligozän: Cyrenenschichten von Oberbayern; Kt. Waadt, Schweiz.

Miozän: Burdigal/Helvet-Grenze: Osseg, N-Böhmen; Helvet: Mähren; Torton: Le Locle, Schweiz.

Im Pliozän des Rhône-Gebietes und der Saône, aber auch der Provence, Gard, Pyr. Orientales treten weitere Formen auf, die zeitweise bis ins Mainzer Becken reichen.

Noch im U. Pleistozän des Rhein-Gebietes, bei Mainz-Mosbach bis zur Wetterau, in der Tegelenstufe des Brachter Waldes bei Venlo und in der Themse treten *littoralis*-Formen auf, die eben ein mediterranes Klima beweisen.

Im Donau-Gebiet haben wir dagegen im Pliozän, beginnend mit *P. neumayri* PENECKE eine selbständig durchlaufende Beckenentwicklung, die beste uns bisher bekannte, vor uns. Sie führt zunächst zu schwerschalenigen, quadruinen Formen der *zeleboricus*-Gruppe, um dann in ausgesprochen lamprotulinen Formen der *slavonicus*-Reihe zu enden. Für Rumänien gilt das gleiche. Für Südrußland haben wir nur Teile dieser Entwicklung, sie verlief nach demselben Schema. Besonders bemerkenswert neben

der Ausbildung von lamprotulinen Formen ist die *P. sturi*, eine unskulptierte, flache, aber äußerst dickschalige Reihe, die biologisch nur ein Analogon bei den Najaden hat, die Gattung *Plagiola* der Lamprosilinae.

Auch in W-Sibirien, am Ishim und Betekei sind noch, etwas abgeändert, die Analoga der ungarischen *zelebori*-Reihe in *P. pallasi* zu sehen (auch *exquisitus* LINDHOLM gehört dazu). Selbst in O-Sibirien, in der Tanshoj-Region O-Baikaliens haben wir noch *littoralis*-Formen vor uns, die etwa die Stufenhöhe des slawonischen *vucasovicianus* oder *zelebori* erreicht haben (*baicalensis* RAMMELMEYER).

Nun kommen wir zu den asiatischen Reihen der Lamprotulinae.

Inversidens HAAS 1911. Typus: *U. brandti* KOBELT 1879.

Ostasiatische Parallelgruppe zu europäischen *Potomida*.

M-Japan; Yünnan, Hunan; Seyfun Bassin.

U. Kreide: W-Transbaikalien: Bez. Tamscha, bei Gusino-See. Einzelfund, vielleicht an *Nakamuranaia* anschließend (*grabaui* MARTINSON).

Oligozän: Mittel-Japan, Prov. Isikari.

U. Miozän: Simane-Halbinsel, SW-Honsyu, Japan.

Pliozän: Oiwake series, Prov. Isikari, Hokkaido, Japan.

Diaurora COCKERELL 1903. Typus: *U. auroreus* HEUDE 1883.

Prov. Hunan, China.

Von ZILCH in die Nähe von *Acusticosta* gestellt. Zweifellos eine Bachform einer alten *Inversidens*-Gruppe.

Lamprotula SIMPSON 1900. Typus: *Chama plumbea* CHEMNITZ 1795.

Große, quadrule, schwerschalige Endform verschiedener, sicher vorpliozäner Entwicklungsreihen Ostasiens. Wahrscheinlich aus verschiedener Artstämmen hervorgegangen.

subgen. *Richthofenia* n. subgen. Typus: *Unio leai* GRAY 1836.

Jugendumriß ungefähr einer *Inversidens* entsprechend, in der Skulptur an *I. japonensis* anschließend. Im Alter entwickelt diese Gruppe schräg-eiförmige Formen mit breiten Schildflügeln, also Sumpfformen.

Von Korea, durch die Reis-Ebenen Chinas bis Tonkin.

Oligozän: Prov. Kusiro, Hokkaido, M-Japan.

subgen. *Gibbosula* SIMPSON 1900. Typus: *Mya crassa* WOOD 1815.

Große, plumpe Formen, oval. Starke Schalenskulptur, vermutlich Nachkommen der O. Kreide-Parreysien der *Protounio*-Gruppe.

Cao-Bang, Indochina; N-China.

subgen. *Lamprotula* s. str.

M-China bis Annam (*plumbea* CHEMNITZ, *nodulosa* WOOD).

subgen. *Scriptolamprotula* n. subgen. Typus: *U. scriptus* HEUDE 1875.

Mit weit vorgeschobenen Wirbeln. Ziemlich bauchig und mit ziemlich ausgeprägten Arealkanten. Kardinale unter die Lamellen eingebogen. Hierher: *blaisei* DAUTZENBERG & FISCHER, *tortuosa* LEA, *tientsinensis* CROSSE & DEBEAUX, *polysticta* HEUDE, *triclava* HEUDE.

U. bazini HEUDE 1877 gehört einer Gruppe an, die wahrscheinlich aus einem *Cuneopsis*-Stamm hervorgegangen ist.

O. Jura: Mengyin-group, Jehol.

U. Kreide: Kweichow Form.: Prov. Szetchwan, China.

Pliozän oder U. Pleistozän: S-Shansi (San Men series), Kiangsi, China (*spinifer* ODHNER 1930).

U. Pleistozän: San Men Series, S-Shansi, China (*antiqua* ODHNER 1925).

subgen. *Odhnerella* n. subgen. Typus: *U. rochechouarti* HEUDE 1875.

Dem europäischen *littoralis* im Umriß ähnlich, kräftige Arealrippen, auf der Schale entweder V-Knotenreihen oder nur der in Knotenreihen aufgelöste hintere V-Aufstrich oder unregelmäßige, vom V ausgehende und über die ganze Schale erstreckte Knotenskulptur.

Nanking; Korea.

subgen. *Discomya* SIMPSON 1900. Typus: *U. radulosus* DROUET & CHAPER 1892.

Eng an *Odhnerella* anschließend, aber tropische schwachschalige Anpassung. Borneo.

Noch 2-3 *Lamprotula*-Gruppen scheinen sich abzuzeichnen. Die eine um *U. nagnomensis* HOFFET 1937 aus dem Senon von Indochina, von HOFFET mit nordamerikanischen *Proparveysia* verglichen, eine zweite aus dem Pliozän von Nanning, Prov. Kiangsi mit *elliptica* und *ventricosa* ODHNER 1930. Dann gibt es noch 2 Arten, von SUZUKI benannt, aber nicht beschrieben aus dem U. Miozän von Japan und eine Art, von UEJI 1934 beschrieben, aber mir nicht bekannt, aus dem U. Miozän von N-Kyusyu, Japan.

Lamprotula-Entwicklungen gehören also seit dem O. Jura, dann wieder in der oberen Kreide, im Oligozän und im O. Pliozän-U. Pleistozän zu den immer wiederkehrenden Extremformen.

B. Unioninen.

Diese zweite, modernere Hauptgruppe der Unionidae beginnt mit einer V-Skulptur mit Anlaufbogen und Arealalten bei ihren ersten Vertretern. Sie macht jedoch bald einer Doppel-V bzw. Doppelbogenskulptur Platz. Dementsprechend wirken die älteren Skulpturen etwas eckig, werden aber bald zu Doppelbogen abgeschliffen, die sich bis auf Doppelpunkte reduzieren können.

Die Bezahnung ist im allgemeinen unionid, geht aber in einzelnen Gruppen bis zur Aufgabe des Schlosses und in einer Unterfamilie bis zur Aufgabe der Kardinalzähne unter Beibehaltung der Lamellenzähne. Nach der ganzen Sachlage habe ich der Verdacht, daß die Parveysien mehr den ältesten hyriiden Stämmen nahestehen, die Unioninen mehr der Margaritifерinen-Reihe (Heudeaninae).

1. Subfam. Lamellidentinae MODEL 1942.

Schale langgestreckt, Schloß unionid mit Lamellen-Zähnen, aber mit Neigung zur Verkürzung der Kardinalzähne. Wirbelskulptur sehr schwach, V-förmig. Scheint an *Rhabdotophorus* (Kreide, USA) anzuschließen, wie man aus den doppelten Radialleisten, die sich an den Wirbel als Arealabgrenzungen anreihen, schließen kann.

Lamellidens SIMPSON 1900. Typus: *U. marginalis* LAMARCK 1819.

Vorderindien, Ceylon, Burma, Pegu, Tennasserim.

Jura: Lias?: Tervenca, Portugal (*U. alcobacensis* CHOFFAT 1880).

Paleozän: Thanet: Ob. Ranicot series, Distr. Nagpur, Zentral-Dekkan, Intertrappean beds. Mit Schalenskulptur, die auf eine ältere-mongolische Entwicklung der Gruppe zu deuten scheint.

Miozän-Pliozän: Irawaddian group: Upper Chindwin, Burma.
Pliozän: Ob. Sivalik series: near Nagrota, b. Jammu, Punjab.
U. Pleistozän: Tatrot und Pimjor-Stufe: Tatrot, Punjab; Asnot.

2. Subfam. Hyriopsinae MODELL 1942.

Vermutlich an ältere Contradentinae anschließend, aber durch eigene Entwicklungsrichtung unterschieden. Und diese geht nach anfänglicher vollständig mit Rectidentinen gleichlaufender Richtung, auf den Verlust der Kardinalzähne aus, was sonst die Najaden niemals versucht haben.

Hyriopsis CONRAD 1853. Typus: *U. delphinus* GRUNER 1841.

Hier sind 2 Untergattungen zu konstatieren, die z. T. durch die Schichten durchgehen.

subgen. *Hyriopsis* s. str. [syn. *Prohyriopsis* HAAS 1914].

Tonkin bis Siam, Malakka, Sumatra, Borneo.

U. Pleistozän: Venlo, Rheinland.

subgen. *Limnoscapha* LINDHOLM 1932. Typus: *L. sulcata* LINDHOLM.

Hochquadratisch mit lang-zungenförmigen Nebenformen der Seen.

Hinterindien bis Hunan; M-Japan.

Weitverbreitet im SO-europäischem Pliozän.

Miozän: Helvet von Kirchberg b. Ulm; Garonne-Gebiet.

Miozän-U. Pliozän: O-Baikalien, Reg. Tanchoj.

Pliozän: Ungarisches Becken von den untersten Paludinen-Schichten ab. S-Rußland, Rumänien, Don, Irtysh; San men series.

U. Pleistozän: Tegelen: Brachter Wald b. Venlo. — S-Shansi, Kwangsi.

Arconaia CONRAD 1865. Typus: *Triquetra lanceolata* LEA 1856.

An *Hyr. delaportei* anschließend.

Yangtse-Gebiet; Hunan, China.

Miozän: Mie-Ken, Japan.

Chamberlainia SIMPSON 1900. Typus: *U. hainesianus* LEA 1856.

Siam, Laos, Tonkin.

Cristaria SCHUMACHER 1817 [syn. *Dipsas* LEACH 1815; *Appius* MENKE 1828; *Symphynota* LEA 1829 (pars); *Diamisotis* RAFINESQUE 1830; *Dipsax* VOIGT 1834; *Barbata* SOWERBY 1842; *Chione* GISTEL 1848]. Typus: *Dipsas plicatus* LEA 1815.

Vom Amur bis Tonkin; Japan und Formosa.

Oligozän bis Früh-Miozän: Japan.

M. Miozän: S-Karahuto, Japan.

Miozän bis U. Pliozän: O-Baikal, Gebiet Tanchoj.

U. Pleistozän: San Men-Schichten, N-China.

Lepidodesma SIMPSON 1900. Typus: *U. languilati* HEUDE 1874.

S-China.

Oligozän: Isikari series, Hokkaido, Japan.

U. Miozän: Sasebo group, N-Kyusyu.

M. Miozän-U. Pliozän: O-Baikalien, Gebiet Tanchoj.

U. Pleistozän: San Men series, S-Shansi, China.

Die Unterfamilie stellt nicht nur die größte Najade der Gegenwart, sie ist auch durch die Reduzierung der Kardinalzähne und durch ihre Wanderung nach Europa seit dem Miozän auffallend.

3. Subfam. Rectidentinae MODELL 1942.

a) mit unioniden Schloßzähnen.

Cafferia SIMPSON 1900. Typus: *U. caffer* KRAUSS 1848.

Von mir 1942 noch als eigene Unterfamilie behandelt. Inzwischen hat sich durch die Feststellung der Zugehörigkeit von *Moncetia* zu den Rectidentinae ihr Zusammenhang mit diesen herausgestellt.

Südafrika.

O-Kreide: Uitenhage series, Transvaal.

Eozän: Lignite von Soissons, Vauxbuin, Frankreich (*wateleti* DESHAYES 1860).

Moncetia BOURGUIGNAT 1885. Typus: *M. anceyi* BOURGUIGNAT 1885.

Schloßlos; rechts eine Tuberkel auf der Schloßleiste. Alte tropische Nebenreihe. Tanganyika-See.

Elongaria HAAS 1913. Typus: *U. orientalis* LEA 1840.

Java.

Pliozän: Java.

U. Pleistozän: Trinil, Java.

Tuberunio LINDHOLM 1932. Typus: *T. uniserialis* LINDHOLM 1932.

M.-O. Miozän: O-Baikalien, Region Tanchoj.

Pliozän: am Fluß Betekei, Sibirien.

Caudiculatus SIMPSON 1900. Typus: *U. caudiculatus* MARTENS 1866.

Die Zuteilung der *Brazzaea* zu den Rectidentinen brachte auch hier neue Beurteilungsmöglichkeit.

Borneo.

Brazzaea BOURGUIGNAT 1885. Typus: *B. anceyi* BOURGUIGNAT 1885.

Nachdem BLOOMER bereits 1931 und später die unionide Anatomie dieser Gattung festgestellt hatte, gelang es mir bei einem Stück des Pariser Museums eine dem *Caudiculatus* ähnliche Wirbelskulptur nachzuweisen. Sie verweist *Brazzaea* in die Anfangsstadien der Rectidentinae. Ihre reduzierten Zähne scheinen jüngeren Datums zu sein.

Tanganyika-See.

U. Kreide: Nubischer Sandstein nö. Assuan (*U. attiai* COX 1935).

subgen. *Pseudodiplodon* ADAM 1957. Typus: *P. sengae* ADAM 1957.

U. Pleistozän: der Gegend am Lake Eduard, Brit. Ostafrika.

Zähne etwas lamellar.

b) mit Lamellen-Zähnen.

Rectidens SIMPSON 1900. Typus: *U. prolongatus* SIMPSON 1900.

Malakka, Sumatra, Borneo, W-Java.

Eozän: Meudon; Sparnacien von Cuis, Frankreich.

Ensidents FRIERSON 1911. Typus: *U. ingallsianus* LEA 1852.

Siam, Mekong, Laos, Cochinchina, O-Malakka.

Physunio SIMPSON 1900 [syn. *Lens* SIMPSON 1900; *Velunio* HAAS 1920].
Typus: *U. gravidus* LEA 1856.

Hinterindien bis Assam, aber ohne Tonkin; Sumatra, Celebes, W-Java.

c) zahnlose Formen.

Pilsbryoconcha SIMPSON 1900. Typus: *Anodonta exilis* LEA 1839.

Siam, Cambodja, Sumatra, Java, SO-Borneo.

(*Haasodonta* McMICHAEL & HISCOCK 1958, ist, wie bereits oben dargelegt, nach ihrer Schale keinesfalls eine Rectidentine.)

Pseudanodonta BOURGUIGNAT 1876. Typus: *P. complanata* ROSSMÄSSLER.

N-Europa, ohne das Mittelmeer-Gebiet (aber Ob. Rhône); Donau, europ. Rußland bis zum Ural.

U. Kreide: O. Neocom: Wassy, Hte Marne, Frankreich.

Oligozän: Hampstead, S-England.

Miozän: Břeštany, Böhmen.

Arnoldina HANNIBAL 1912. Typus: *Anodonta dejecta* LEWIS 1875.

Colorado River.

Pleistozän: Le Conte Lake beds, California.

Immer noch umstritten. Die Californier lehnen die Gattung ab und fügen sie in ihre Anodonten ein. Ich selbst konnte noch kein Stück erhalten.

Utterbackia F. C. BAKER 1927. Typus: *Anodonta imbecillis* SAY 1829.

Mississippi-Gebiet, Red River of the North, Mackenzie River; Große Seen von Wisconsin bis Central New-York; von S-Carolina, Georgia, Florida, Alabama bis Texas und NO-Mexico.

subgen. *Utterbackiana* FRIERSON 1927. Typus: *Anodonta suborbiculata* SAY 1831.

Mississippi-Gebiet, immer sporadisch.

Pyganodon CROSSE & FISCHER 1893. Typus: *Anodonta grandis* SAY 1829.

Ganzes Mississippi-Gebiet; Atlant. Küste von St. Lawrence bis Guatemala.

Fossil bisher nur bis ins Sangamon-Interglazial mit Sicherheit nachgewiesen. Alle übrigen Fossilfeststellungen bedürfen eingehender Nachprüfung.

4. Subfam. Anodontinae SWAINSON 1840.

[syn. Contradentinae MODELL 1942, Anodontinae ORTMANN 1910].

a) bezahnte Formen (Contradentinae MODELL 1942).

Heute auf die Gebiet um das südchinesische Meer beschränkt. Der Stamm schließt an ältere, bezahnte Rectidentinae an und hat eckigere Wirbelskulptur als die späteren Anodontinae s. str.

Contradens HAAS 1913 [syn. *Uniandra* HAAS 1913]. Typus: *U. contradens* LEA 1838.

Hunan, Mittelchina; Annam, Cochinchina, Cambodja, Siam; Malakka; Sumatra; Java (erst U. Pleistozän eingewandert).

subgen. *Sprickia* MODELL 1942. Typus: *U. verbeeki* MARTENS 1897.

Starkskulptierte Seeformen. Singkarak-See, Sumatra; Unt. Mekong, Siam, Cambodja.

Pressidens HAAS 1910. Typus: *U. exanthematicus* KÜSTER 1861.

Nord-Borneo; Insel Palawan.

Simpsonella COCKERELL 1903 [syn. *Dalliella* SIMPSON 1900 non COSSMANN 1895]. Typus: *A. purpurea* VALENCIENNES 1821.

Völlig anodontin gewordene Entwicklung.

b) zahnlose Formen.

In eine asiatische Reihe, beginnend mit *Pletholophus*, und eine europäische Reihe bei den rezenten Arten geschieden. Vor dem Oligozän sind beide Stämme nicht zu unterscheiden. Ihre Vorläufer (*Haasiella*) schließen sich noch eng an *Pletholophus* an.

Pletholophus SIMPSON 1900 [syn. *Crassitesta* SIMPSON 1900]. Typus: *Symbynota discoidea* LEA 1834.

N-China bis Cambodja und Hainan; Formosa; M-Japan; isoliert im Serafchan, Buchara.

Oligozän: M-Japan (*A. subjapanensis yokoyamai* SUZUKI 1941).

Haasiella MODEL 1944. Typus: *A. arcaeformis* HEUDE 1877.

Hat ursprünglich noch manche lamellidentine Eigenschaften (doppelte Arealkante. Skulptur: einfache Doppelecken, usw.).

Vom Amur, N- und M-Japan, Manchukuo, Kurilen und S-Sachalin bis S-China.

Kreide: Cenoman: Unt. Quadersandstein, Peručer Kohlschichten: Kounič b. Böhmisch-Brod (*U. peruciensis* FRIČ 1868).

Eozän: Suesson: argile plastique von Meudon; Sparnac: Cuis, Frankreich. — Near Vadar, Washington, USA.

Oligozän: Tongrien: Beaulieu, Dept. Bouches-du Rhône.

U. Oligozän: Lattorf: Pechelbronn, Elsaß.

O. Oligozän: Cyrenenschichten, O. Chatt: Oberbayern, Miesbach, Hausham, Peisenberg, Achselchwang; Possession, Kt. Waadt, Schweiz; Isikari Series, Hokkaido, Japan.

M. Miozän-U. Pliozän: O-Baikalien: Gebiet Tanchoj.

Sinanodonta MODEL 1944 [syn. *Pteranodon* FISCHER 1887 non MARSHALL 1876]. Typus: *Symphynota woodiana* LEA 1834.

O-Asien von Amur bis Cambodja; Japan; Serafchan, Buchara.

Miozän: Kamtschatka. Pliozän: O. Maeot, Rumänien; Pont: Ungarn, Wien (Pannon).

U. Pleistozän: Venlo und Harz, Deutschland.

Euphrata PALLARY 1933. Typus: *A. bahlikiana* PALLARY 1933.

In der Form an *woodiana* anschließend, in der Wirbelskulptur an die *anatina*-Gruppe.

Mesopotamien.

Pliozän: Maeot: Rumänien; O. Daz: Rumänien. — O. Pont: Ungarn, Slavonien.

Anodonta LAMARCK 1799 [syn. *Linnaea* POLI 1791; *Anodon* OKEN 1815; *Anodontes* CUVIER 1817; *Colletopterum* BOURGUIGNAT 1881; *Euanodonta* WESTERLUND 1886; *Gabillotia* SERVAIN 1890; *Brachyanodon* CROSSE & FISCHER 1893; *Mesnodonta* CROSSE & FISCHER 1893; *Nayadina* GREGORIO 1914; *Liouvillea* BEDE 1932]. Typus: *Mya cygnea* LINNAEUS 1758.

Hiervon sind *Colletopterum* und *Gabillotia* rein biologische Entwicklungsformen in Seen und Strömen, ausgehend von ungarischen Donauförmern. Daß der gegenwärtige See von Antiochia erst durch Aufstauung des Orontes als Folge eines Erdbebens im 6. Jahrhundert n. Chr. entstanden ist, läßt die *Gabillotia* als Folgeerscheinung eines flachen versumpfenden Gewässers erklären.

Die heutigen *Anodonta* lassen sich in wenige Gruppen zergliedern:

1. Im engeren Mediterran-Gebiet die *A. palustris* FÉRUSAC mit großen, flachbauchigen Sumpf- und Altwasserformen, *cygnea*-Formen fehlen.

2. Im atlantischen und pontischen Nordeuropa *anatina* LINNAEUS und die Nebenart *cygnea* = *cellensis*, letztere offenbar in der Eiszeit entstanden. Das ganze aber ohne *cygnea* auch in einzelnen Fundpunkten durch Sibirien gehend.

3. Eine Entwicklungsreihe des pazifischen Abhanges Nordamerikas, in Mexico mit *Haasiella*-gleichen Formen beginnend und nach Norden sich bis zu *piscinalis*-Formen entwickelnd. Spärlich dann längs der Canada-Grenze nach Osten bis an den Atlantik gehend (*A. marginata* SAY).

1,2. Ganz Europa, Marokko bis Tunis; Kleinasien, Syrien, Kaukasus, vereinzelt in Sibirien bis zur Lena.

Miozän: Torton von S-Deutschland, Helvet, Sarmat, unmittelbar an rezente Formen anschließend.

Pliozän: Pont: Rhön; Ungarn, Altserbien; Slavonien; S-Rußland; O. Maeot, Rumänien; M. Rhône; Gard; Toscana, Venetien.

Pleistozän: Allgemein durchgehend, nur *cygnea* kann noch nicht erfaßt werden.

3. *marginata*-Gruppe:

Vom Hochtal von Mexico bis Alaska. Sporadisch bis an den Atlantik.

U. Miozän: Brock River, Arkt. Canada (*A. athlios* MAYER 1869).

Pliozän: California.

5. Subfam. Caelaturinae MODELL 1942.

Eine Gruppe, die sehr einheitlich ist, durchwegs kleine subtrapezische bis ovale und subquadratische Formen. Jedenfalls haben sie eine lange Entwicklung hinter sich.

Tropisches Afrika zwischen Sudan und Congo. Nicht bis zur Ostküste gehend, aber Nil-Gebiet und Grabenseen einschließend.

Für die ganze Gattung sind wenige fossile Nachweise erhalten, die ich vorher zusammenfassen möchte.

Caelatura CONRAD 1853 [syn. *Pharaonia* BOURGUIGNAT 1880; *Reneus* JOUSSEAUME 1886; *Renatus* ROCHEBRUNE 1904; *Horusia* PALLARY 1924; *Iaronia* PALLARY 1924; *Parreysia* auct.]. Typus: *U. aegyptiacus* CAILLAUD.

Ganzes tropisches Afrika zwischen Sudan und Kongo. Gebiet der Graben-Seen; heutiges Nil-Gebiet bis zur Mündung.

O. Jura: Cap Mondego, Portugal.

U. Kreide: Nub. Sandstein: östl. Assuan und Hoggar.

O. Kreide: Tiefbohrung in Gabon, ca. 2700-2800 m. Vom Typus heutiger Tschad-See-Formen.

Die vorgenannten Fossilien gehören alle *Caelatura* s. str. an.

Die meisten der beschriebenen Gattungen können nur als Untergattungen gewertet werden.

subgen. *Laevirostris* SIMPSON 1900. Typus: *U. stagnorum* DAUTZENBERG.

U. und M. Congo.

subgen. *Zairia* ROCHEBRUNE 1886. Typus: *Z. elegans* ROCHEBRUNE 1886.

U. Congo; Gabon; Elfenbeinküste.

subgen. *Zairiella* HAAS 1963. Typus: *Caelatura* (*Zairia* ?) *cridlandi* MANDAHL-BARTH 1954.

Nordteil des Victoria-Sees. Nach der Beschreibung eine echte *Parreysia* vom *tchadiensis*-Seetyp.

subgen. *Mweruella* HAAS 1936. Typus: *U. mweruensis* E. A. SMITH 1908.
Mweru-See.

subgen. *Kistinaia* HAAS 1936. Typus: *C. schoutedeni* HAAS 1936.
Mweru-See, Luapula.

subgen. *Rhytidonaia* HAAS 1936. Typus: *U. leopoldvillensis* PUTZEYS 1898.
Kongo und Aruwimi, Ituri.

subgen. *Mesafra* HAAS 1936. Typus: *C. mesafricana* PILSBRY & BEQUAERT
1927.

Vielleicht zu *Nitia*, wie HAAS 1936 meint.
Garamba-Fluß, Medje, Luapula, O. Congo.

subgen. *Afroparreysia* HAAS 1936. Typus: *Parreysia lobensis* FRIERSON 1913.
Lobo- und Nyang-Fluß, S-Cameroun.

Nyassunio HAAS 1936. Typus: *U. nyassensis* LEA 1864.
Nyassa- und Tanganyika-See.

Tamesnella MONGIN 1963. Typus: *T. amatouensis* MONGIN 1963.
U. Kreide: Hoggar.

Kalliphenga HAAS 1936. Typus: *U. ruellani* BOURGUIGNAT 1883.
Viktoria-See.

Grandidieria BOURGUIGNAT 1885 [syn. *Ruellania* BOURGUIGNAT 1885]. Typus: *U. burtoni* WOODWARD 1859.

Kleine Formen mit irisierender Perlmutter und Oberhaut als Folge einer periodisch immer wieder einsetzenden Abflußlosigkeit und infolgedessen erhöhter Salinarität der Gewässer.

Tanganyika.

Im Pleistozän auch im Albert-See.

Pseudobovaria ADAM 1957. Typus: *U. mwayanus* FUCHS 1936.

Kleine, quadruline, schrägdreieckige Formen, vermutlich von einer der verkürzten Grabensee-Arten ausgehend (*Kalliphenga*, *Nyassunio*).

U. Pleistozän: Kairo-Serie um den Edward-See, Uganda.

Da die Gattung mit äußerlich ganz slawonisch wirkenden *Viviparus*-Arten (um *bifarcinatus*), aber aus afrikanischen Stämmen hervorgegangen, zusammen auftritt, wird ihre slawonisch-pliozäne Formengebung verständlich. Ihr „Zeitmilieu“ muß sich ungefähr der Breite genähert haben, in der die slawonischen Arten auch entstanden waren.

6. Subfam. Nannonaiinae MODEL 1942.

Schließt wahrscheinlich direkt an bezahnte Rectidentinae mit unionidem Schloß (wie etwa *Elongaria*) an. Meist mit ausgesprochener und vollständiger Schalenskulptur. An Caelaturinae schalenmäßig z. T. anschließend, aber durch eine Entwicklungstendenz auf langgestreckte Formen unterschieden.

Palindonaia MODEL 1950. Typus: *U. solandri* J. DE SOWERBY 1826.

Eine direkte Vorläufer-Reihe der rezenten *Nannonaiia* SO-Asiens.

O. Jura: Serra de San Luiz, Cap Mondego, Batalha, Portugal (*setubalensis*, cf. *mayeri* CHOFFAT 1888).

U. Kreide: S-England, Hannover; Verrucano, Mte Pisano, Italien; Prov. Logrono, Spanien. — O. Neocom: Wassy, Dept. Hte-Marne, Frankreich. — Valanginien: O-Transbaikalien, Bez. Tamtscha.

O. Kreide: Gosau der NO-Alpen in Österreich; Ajka, Bakony-Wald, Ungarn.

Paleozän: U. Ravicot: Hyderabad, Zentral-Indien.

U. Eozän: S-England.

M. Eozän: S-England; Aude, Frankreich.

London-Series: S-England, Ungarn.

Nannonaia HAAS 1913 [syn. *Indonaia* PRASHAD 1918]. Typus: *U. trompi* DROUET & CHAPER 1892.

Unmittelbare Nachfolger der *Indonaia* im SO-afrikanischen und SO-asiatischen Faunenbereich.

Vorder- und Hinterindien, Borneo.

Miozän: Burma (*glyptica* VREDENBURG & PRASHAD 1921).

Pliozän: Dhok Pathan Zone, Hasnot village; Chinji, Punshab.

Möglicherweise gehört *Nippononaia* SUZUKI 1941 (Typus: *ryosekiana*) hierher. Vielleicht an einen unteren Abzweigungspunkt, sicher nicht in die eigentliche Stamm-
linie. U. Kreide: Japan.

Afronaia HAAS 1963. Typus: *Indonaia framesi* CONNOLLY 1925.

Umfaßt die früher zu *Indonaia* gestellten Formen der ostafrikanischen Küstenflüsse von Kenya bis zum Sambesi, Limpopo zum Kunene und Okavango.

Pleistozän: Gegend des Rudolf- und Edward-Sees.

Nitia PALLARY 1924. Typus: *U. teretiusculus* PHILIPPI 1847.

Langgestreckte, unionide Formen.

Nil, Ob. Nil bis zum Viktoria- und Rudolf-See; Tschad, vielleicht auch Congo (*Mesafra* HAAS 1936).

Scabies HAAS 1911. Typus: *U. scobinatus* LEA 1856.

Cambodja, Siam, Hunan.

Trapezoideus SIMPSON 1900 [syn. *Arcidopsis* SIMPSON 1900]. Typus: *U. foliaceus* GOULD 1843.

Tonkin, Cambodja, Pegu, Burma, Dekkan.

7. Subfam. Unioninae SWAINSON 1840 (emend. ORTMANN 1910).

Die Unterfamilie stellt heute in Europa, N-Afrika und O-Asien den größten Teil der unionid entwickelten Najaden. Von vorneherein sind zwei Gruppen zu unterscheiden, die im wesentlichen ovale Gruppe der crassoiden Unionen, Strömungsformen mit kurzer Doppelbogenskulptur seit der U. Kreide unverändert durchgehend, und eine zweite mit Doppelwinkelskulptur, die vielfach bis zur Doppelpunktskulptur reduziert wird, in der Schalenform von langgezogenen, zungenförmigen bis zu langdreieckigen und auch ovalen Formen schwankt.

Es ist merkwürdig, daß zwar die zweite Gruppe zahlreiche Benennungen gefunden hat, die ihr gegenüberstehende und ständig begleitende Gruppe des *U. crassus* aber keinen Namen erhalten hat.

Ich benenne daher diese Gruppe neu als:

Crassunio n. gen. Typus: *U. crassus* PHILIPSSON 1788.

Selbständige und unabhängige Entwicklungslinie der Unioninae, heute durch

den rezenten *U. crassus* repräsentiert, im wesentlichen dem europäischen Teil der Paläarktis zugehörend. Die heutige Verbreitung ist N-Europa, ohne Spanien, Italien und die westmediterranen Inseln, dagegen Ob. Rhône, ganzes Donau-Gebiet und rings um das Schwarze Meer und den Nordteil der Ägäis; Mesopotamien. In S-Rußland bis zum Ural-Fluß.

O. Jura: Cap Mondego, Portugal.

U. Kreide: Wealden von Hannover; Surrey, England. — O. Neocom: Wassy, Dept. Hte-Marne, Frankreich.

O. Kreide: Senon: Hts-Alpes; O. Campan: Bouches-du-Rhône. — U. Campan: Bouches-du-Rhône. — Maestricht und Dan: Unt. Arc, Frankreich.

O. Eozän: Landonien: Headon und Hampstead Series, England und Csolnok, Kom. Eszttérégóm, Ungarn.

Oligozän: Chatt: Cyrenenschichten von Oberbayern; Chatt bis Aquitan der W-Schweiz.

Miozän: Burdigal/Helvet-Grenze von Ossegg, N-Böhmen. — Torton: Le Locle; Pfänder b. Bregenz; Reisenburg b. Ulm. — Sarmat: Lavant-Tal, Kärnten.

Pliozän: Frankreich; Ob. Rhein; Belica, Bulgarien; W-Rumänien; Kroatien und Slavonien; Rumänien; Don-Gebiet, S-Rußland; W-Sibirien: am Irtysh.

Pleistozän: Von der Themse bis zur Rhône, vom Mainzer Becken (Mosbach) und Neckar findet sich die Artgruppe durch das ganze Diluvium bis zur Gegenwart.

Gegenüber der starren Artgruppe des *U. crassus* steht eine zweite zunächst ebenfalls starre Formengruppe, als deren rezenten Rest wir die Gattung *Cuneopsis* in S-China und Tonkin betrachten müssen.

Cuneopsis SIMPSON 1900. Typus: *U. celtiformis* HEUDE 1874.

a) Lang-messerförmig (*C. celtiformis* HEUDE 1874).

S-China.

U. Kreide: S-England; Hannover; Hoggar.

O. Kreide: Laos; Manchuria.

M.-O. Miozän: O-Baikalien, Rajon Tanchoj.

Pliozän: Levantin von W-Sibirien; Omsk; Rumänien (Pont-O. Daz).

b) Lang-zungenförmig mit breitem Schnabel (*C. pisciculus* HEUDE 1874).

O. Jura: Szetchwan.

U. Kreide: Wealden, NW-Deutschland; S-England; Hoggar.

M.-O. Miozän: O-Baikalien: Reg. Tanchoj.

U. Pleistozän: San Men Series, S-Shansi, China.

c) Keilförmig (*C. heudei* HEUDE 1874).

S-China; Tonkin.

U. Kreide: Hierher vielleicht *vectensis*, *numantinae* usw.

O. Kreide: Laos, Manchuria.

M.-O. Miozän: O-Baikalien.

Pliozän: U. Levantin: W-Sibirien; Pont-Daz: Rumänien, S-Rußland.

U. Pleistozän: San Men Series, N-China.

Diese alte, starre Formengruppe setzt sich in der ursprünglichen Formgebung in Ostasien fort. In Europa weitet sich plötzlich ihr Formenbestand. Mit dem Eozän und noch intensiver mit dem Chatt (O. Oligozän) treten fast unvermittelt alle neuen europäischen Arten auf, und jede kann nur von der *Cuneopsis*-Gruppe abgeleitet werden.

Am nächsten steht noch die Gruppe des *U. tigridis* BOURGUIGNAT.

Unio LINNAEUS 1758. Typus: *U. tumidus* PHILIPSSON 1788.

Zahlreiche Synonyme, die bei den einzelnen Artgruppen aufgeführt werden.

a) Gruppe des *Unio tigridis* BOURGUIGNAT 1852 [syn. *Eolymnium* PRASHAD 1919].

Mesopotamien bis N-Syrien (Antiochia), östlich bis zur Persepolis.

Oligozän: Chatt von Oberbayern (*U. haessleini* MODELL).

Miozän: O. Helvet von Ulm und Niederbayern (*U. eseri* KRAUSS).

Pliozän: Slavonien, Rumänien, S-Rußland; Sibirien: Irtysh.

subgen. *Cuneopsidea* WENZ 1928. Typus: *U. sculptus* BRUSINA 1874.

Lamprotuline Ausbildungsform Slavoniens und W-Rumäniens.

b) Gruppe des *Unio pictorum* LINNAEUS 1758 [syn. *Unio* PHILIPSSON 1788; *Lymnium* OKEN 1815; *Limnaea* POLI 1791].

Von Marokko bis Tunis, ganz Europa ohne Irland; bis zum Ural-Fluß. Gebiet des Dardanellenstromes des Diluviums, also N-Ägäis, NW-Anatolien bis zum See Soglu, südl. Konia; spärlich in Kilikien und im Orontes bei Antiochia. Hoch-Aethiopien; Tsana-, Aussa-See, usw.

Oligozän: NW-Schweiz, Kt. Bern; Oberbayern.

Miozän: von der Burdigal/Helvet-Grenze in N-Böhmen durch das Helvet und U. Torton Südbayerns bis zum Sarmat von Kärnten gehend.

Pliozän: Frankreich: O. Rhône; Rheintal b. Pfungstadt; M. Paludinenschichten Slavoniens und W-Rumäniens; U. Levantin: Fluß Sal (z. Don); W-Sibirien: Omsk; Italien; Griechenland; Jordan.

c) Gruppe des *Unio tumidus* PHILIPSSON 1788.

Nordeuropäische Zurflüsse des Atlantik, von den Pyrenäen ab, geht dann unter Umgehung des oberen Donau-Gebietes — in der O. Rhône noch gut verbreitet — durch Böhmen wieder in das mittlere und untere Donau-Gebiet, ganz S-Rußland, aber nicht mehr Kaukasus, jedoch bis zur Wolga und Ural.

Oligozän: Chatt: Oberbayern (*U. schleschi* MODELL 1935). — Aquitan: W-Schweiz; Kom. Nograd, Ungarn.

Pliozän: Wetterau, Hessen; W-Rumänien.

U. Pleistozän: Tegelen-Stufe: Brachter Wald b. Venlo; S-England.

d) Gruppe des *Unio terminalis* BOURGUIGNAT 1852.

Jordan-Gebiet; Kison-Bach; Orontes-Gebiet.

U. Oligozän: Sparnac: b. Arras. — Aquitan: S-Frankreich.

Pliozän: O. Rhône, Rheintal-Graben b. Pfungstadt; Villefranchiano, S. Paolo.

Pleistozän: England usw.

subgen. *Wenziella* MODELL 1958. Typus: *U. vukotinovici* HOERNES 1865.

Lamprotuline Entwicklung des slavonischen Pliozäns; W-Rumänien; Ungarn.

e) Gruppe des *Unio douglasiae* GRIFFITH & PIDGEON 1834.

Amur, Küstenprovinz, Korea, Mittel-S-Japan, ganz China, Formosa, südl. bis Siam.

Oligozän: Japan.

M.-O. Miozän: O-Baikalien: Rajon Tanchoj.

subgen. *Rhombuniopsis* FULTON 1906. Typus: *R. tauriformis* FULTON 1906.

Vermutlich, wie schon HAAS annahm, eine Jugendform einer lamprotulinen Form vom *bazini*-Typ.

Yünnan, S-China.

Oxy-naia HAAS 1912. Typus: *U. jourdyi* MORLET 1886.

Skulptur: Doppel-V, in Höckerreihen aufgelöst. Wohl Nebenformen der *Cuneopsis*.
Burma; Pegu; Tonkin.

O. Sarmat: Bugti Hills, NO-Baluchistan.

Lanceolaria CONRAD 1853 [syn. *Cylindrus* SIMPSON 1900]. Typus: *U. grayanus* LEA 1834.

Vom Amur und Ussuri bis N-Tonkin; M-Japan; Korea; Annam.

Jura: Tatori-Series, W-Küste von M-Japan; Wakino Series.

Oligozän: Prov. Isikari, M-Japan.

U. Miozän: Pt. Graham, Cooks Inlet, Alaska.

Fassen wir das Bild der Najaden mit ihren rezenten und fossilen Vertretern nochmals kurz zusammen, so ergibt sich im Vergleich mit meiner Darstellung ihres Stammbaumes von 1942, daß

1. die damals von mir als zirkum-atlantischer Stamm bezeichneten süd-amerikanisch-afrikanischen Mutelidae zweifellos ein Lasidium statt des Glochidiums entwickelt haben, ob als Weiterentwicklung oder Beibehaltung einer älteren Entwicklung ist noch nicht erkennbar;

2. die australischen Mutelidae bereits zum echten Glochidium fortgeschritten sind, mindestens seit der U. Kreide, der Isolierung Australiens, ebenso *Prisodon* und *Prisodontopsis*;

3. Teile der afrikanischen Mutelidae, Aspathariinae und Spathopsinae ebenfalls spätestens im Jura zu Glochidien-Stadien gekommen sind, da ihre Nachkommen heute einheitlich Glochidien aufweisen;

4. die Aspathariinae nach den fossilen Ausweisen als Vorläufer der Elliptionidae (ohne jeden verbindenden Nachweis, außer der Art ihrer Skulpturen) und der Margaritiferidae (hier mit direktem Nachweis in W-Europa) gelten müssen. Für die Margaritiferidae ist die Zeit ihres ersten Auftretens der U. Jura;

5. die Spathopsinae den Ansatzpunkt für die Lamellidentinae und die parallelen Parreysiinae lieferten, was schon SIMPSON erkannt zu haben scheint, als er nordostafrikanische *Spathopsis* mit Lamelliden in Zusammenhang brachte.

Im allgemeinen haben sich die Elemente der Wirbelskulptur und der Schale als wichtiger erwiesen, als die Anatomie und die Larval- bzw. Glochidienform.

Die ursprünglich von mir aufgestellten bzw. übernommenen 39 Untergattungen konnten um 7 reduziert werden. Ein richtiger Stammbaum der lebenden und fossilen Najadengruppen auf Grund ihrer Verwandtschaft nach Skulpturen, Schalen- und Zahnbau wird gegeben, der etwas mehr der Wirklichkeit nahekommen dürfte, als der gleiche von 1942.

Ich gebe weiter eine Tabelle der Unterfamilien und ihrer fossilen Vorkommen bis zurück zur Trias. Auffällig erscheint, daß fast alle Gruppen mit dem O. Jura einsetzen, nur 2 die weite Spanne von M. und U. Jura überbrücken bis endlich in der Trias scheinbare Vorläufer von 7 Unterfamilien wieder auftauchen.

Nur eine exakte Durcharbeitung des gesamten Najaden-ähnlichen Materials seit dem Karbon könnte den Nachweis erbringen, ob es sich hier bei unseren rezenten Najaden um eine Neuentwicklung aus wenigen überlebenden Stämmen handelt, analog zu THIELE's Neo-Gastropoda, oder ob sich nicht mindestens die Mutelidae in ungebrochener Reihe, nur mit Schalenvergrößerung, direkt weiterentwickelt haben. Jedenfalls sind die schwächlichen Triasformen der Nord-

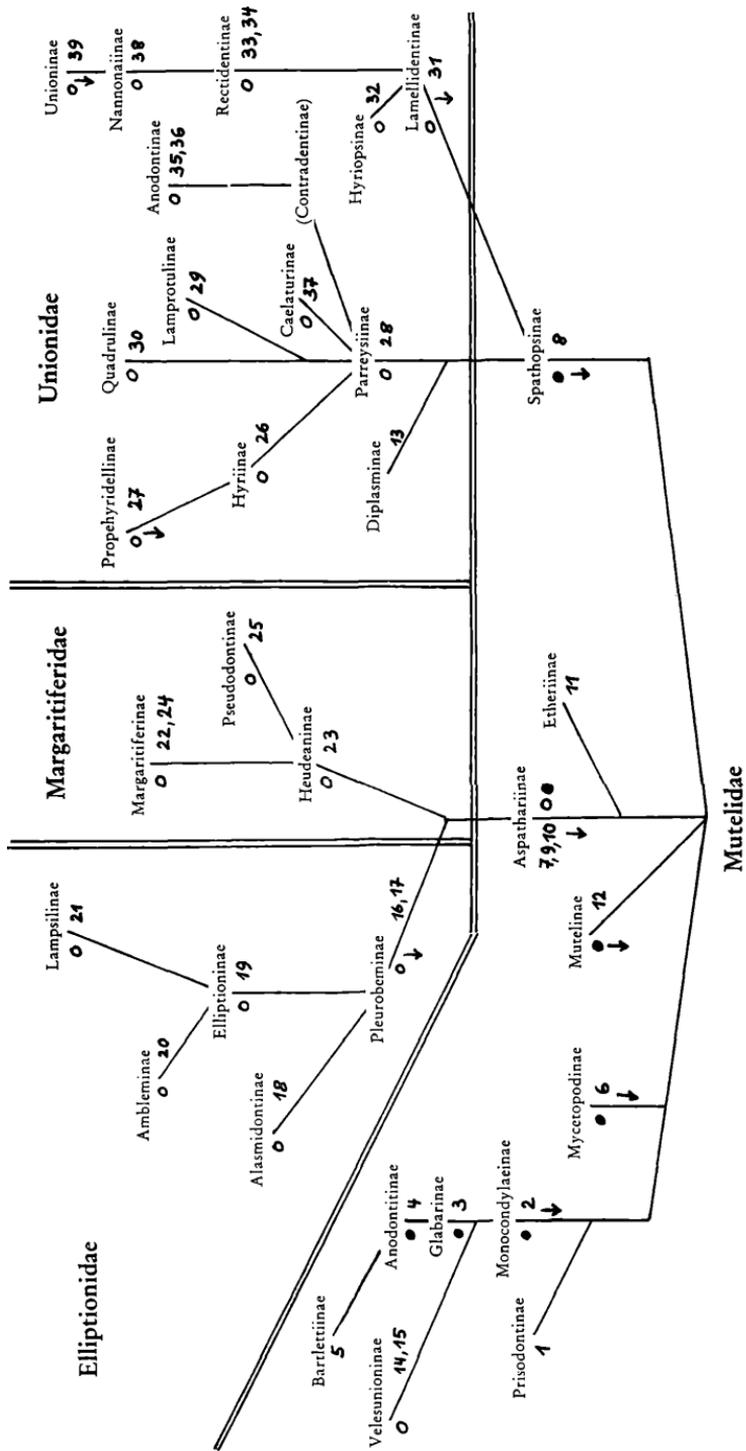


Abb. 1. Stammbaum der rezenten Najaden. ● Lasidium; ○ Glochidium; ↓ mögliche direkte Abstammung von karbonischen oder devonischen Najaden. Nummern nach MODELL 1942.

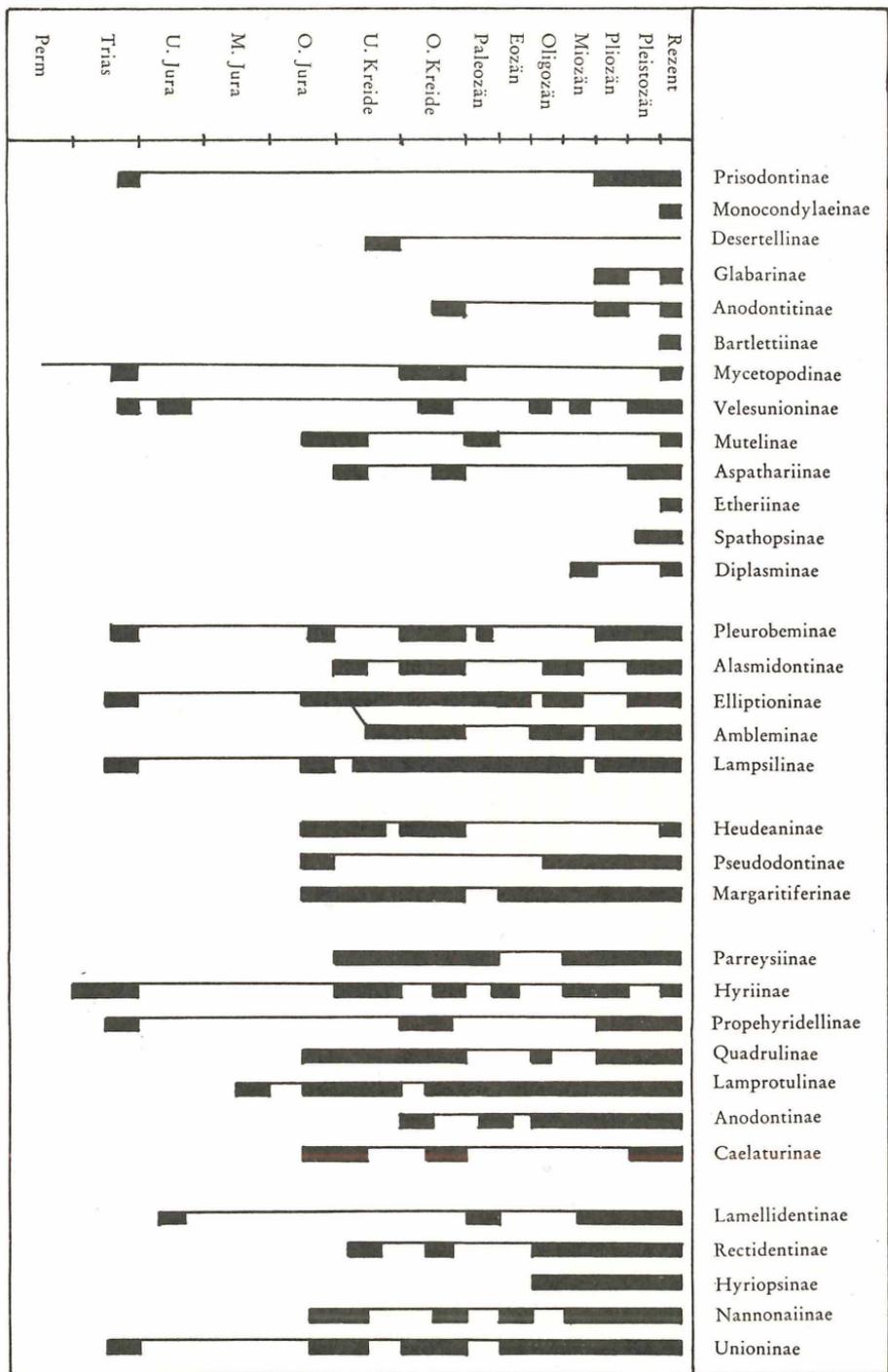


Abb. 2. Die Unterfamilien der rezenten Najaden und deren Fossilnachweise seit dem Mesozoikum.

kontinente und Australiens nicht gut geeignet, solche Untersuchungen zu begünstigen.

Natürlich habe ich für die gesamten Najaden zurück bis zum Jura für die Gattungen und z. T. Arten gleichartige Tabellen aufgestellt. Eine Veröffentlichung in diesem Rahmen würde zuviel Platz erfordern und zu wenig bieten, als daß sie notwendig wäre. Ich begnüge mich damit, für die stammbaummäßig jüngste Najaden-Unterfamilie den fossilen Stammbaum nach Gattungen und Untergattungen zu geben. Er bot eine gewisse Überraschung: Neben der einheitlich durchlaufenden, kaum variablen *crassus*-Gruppe geht eine *tigridis*-ähnliche Gruppe seit dem O. Jura durch, wenig variabel, nur in 3 Stammlinien aufgeteilt. Aber aus ihr entstehen vom Eozän bis zum O. Oligozän alle paläarktischen Najaden vom weiteren *pictorum*-Typus, z. T. mit einer pliozänen bis unter-pleistozänen quadrulinen Entwicklungsform. Es ist eine unzweifelhafte Explosionsentwicklung im Sinne von SCHINDEWOLF und läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß auch das oberjurassische Auftreten der neueren Najaden mit ihrem auffallenden Ersterscheinungsdaten das gleiche Erscheinungsbild und vielleicht die gleiche Ursache hatte.

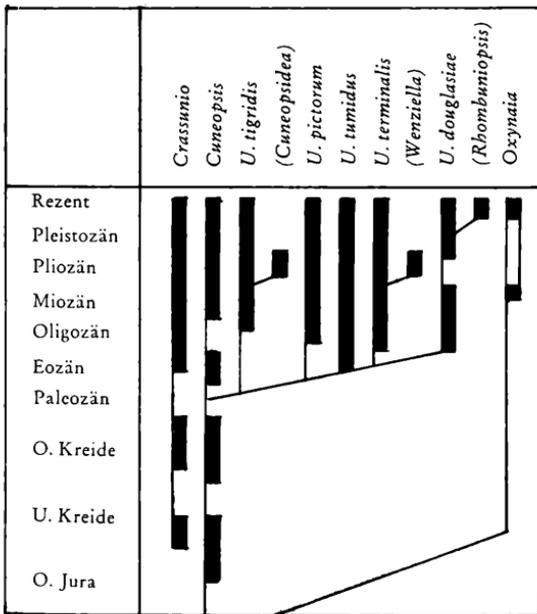


Abb. 3. Stammbaum der fossilen Unioninae.

Die im Unioninen-Stammbaum einsam stehende Gattung *Oxynaia* reicht einstweilen fossil bis ins obere Sarmat Indiens zurück. Ihrer Schalentextur nach hat sie Beziehung zu *Cuneopsis*, ihrer doppelten Arealkante nach, sogar zu *Lamellidens*. Ihre eigentliche Stellung dürfte demnach sehr tief sein, irgendwo im O. Jura. Beweise fehlen natürlich.

Mir wurde vorgeworfen, daß mein Stammbaum von 1942 naheverwandte Gruppen zu weit auseinander reiße. Ja, das ist leider nicht meine Schuld, sondern eine rein typographische Angelegenheit. Man kann einen MEISENHEI-

MER'schen Stammbaum, also einen „Stammbusch“, eben nicht in einer Ebene darstellen — höchstens im zeitlichen Querschnitt — sonst, also wenn er aufgerollt wird, kommen eben nächststehende Formen weit auseinander.

Die Auswertung des voraufgeführten Materials in zoogeographischer Hinsicht, die ich hier nur gelegentlich andeuten konnte, ist meiner Ansicht nach berufen, wesentliche Nachweise in paläogeographischer und paläobiologischer Hinsicht für geophysische Fragen zu liefern. Die Geophysiker bemühen sich das Problem von der anderen Seite her zu meistern. Kristallstrukturen und ihre Ausrichtung nach den magnetischen Polen geben ihnen die Unterlagen für mögliche Kontinentalverschiebungen. Die Naiaden können ihnen dabei wesentliche Beweise liefern.

Gegenüber meinen Ausführungen von 1942 glaube ich ein gutes Stück weitergekommen zu sein. Ich hoffe noch die Auswertung des zoologischen und palaeontologischen Materials, das uns die Naiaden namentlich für die Beweisführung zu WEGENER's Kontinentalverschiebungstheorie geben, veröffentlichen zu können.

Schriften.

- BAKER, H. B. (1964): Some of RAFINESQUE's unionid names. — *Nautilus*, 77 (4): 140-142.
- BLOOMER, H. H. (1932-1949): Notes on the Anatomy of some African Naiades. Part I-IV. — *Proc. malac. Soc. London*, (I) 20 (3): 166-173 (1932); (II) 20 (5): 237-241 (1933); (III) 27 (2): 68-72 (1946); (IV) 27 (6): 241-246 (1949).
- BONETTO, A. A. (1951): Acerca de las formas larvales de Mutelidae ORTMANN. — *Jornadas Icticas (Sta. Fé.)*, 1951: 1-8.
- — — (1961): Investigaciones acerca de las formas larvales en el género „*Diplodon*“ y su aplicación a los estudios sistemáticos. — *Publ. Tecn. Direccion general de Recurs. Nat. (Sta. Fé.)*, 4: 1-48.
- — — (1961): Nuevas notes sobre formas larvales de Nayades Sud y Centro-americanas. — *Physis*, 21 (62): 332-335.
- CHOFFAT, P. (1888): Description de la faune jurassique de Portugal. *Moll., Lamellibr.* — *Comm. trav. Géol. Port.*, 1 livr.
- DEEKE, W. (1925): Über die Trigonien. — *Palaeont. Z.*, 7: 65-101.
- FABRE-TAXY, S. (1948): Faunes lagunaires et continentales du Crétacé supérieur de Provence. I. Le Turonien. — *Ann. de Pal.*, 34: 63 ff.; II. Campanien fluvio-lacustre: 83 ff.
- — — (1959): Faunes lagunaires et continentales du Crétacé supérieur de Provence. III. Le Maestrichtien et le Danien. — *Ann. de Pal.*, 45: 1-72.
- FRYER, G. (1959): Development in a mutelid lamellibranch. — *Nature, London*, 183: 1342-1343.
- HENDERSON, J. (1939): Fossil non-marine Mollusca of North-America. — *Geol. Soc. Amer., Spec. Paper Nr. 3*.
- HISLOP, (1860): On the tertiary deposits, associated with Trap-Rock in the East Indies. With descriptions of the fossil shells. — *Quart. J. geol. Soc. London*, 16: 155-182.
- HOFFET, J. H. (1932): Les Lamellibranches saumâtres du Senonien de Muong-Phalane Bas-Laos). — *Bull. Serv. Géol. Indochine*, 24 (1): 1-25.
- KOBAYASHI, T. & SUZUKI, K. (1936): Non-marine shells of the Naktong-Wakino-series. — *Jap. J. Geol. Geogr.*, 13: 250-253.
- McMICHAEL, D. F. (1957): A review of the fossil freshwater Mussels of Australasia. — *Proc. linn. Soc. N. S. Wales*, 81 (3): 222-244.

- McMICHAEL, D. F. & HISCOCK, J. D. (1958): A monograph of the freshwater mussels of the Australian region. — *Austral. J. marine and freshwater research*, 9: 372-508.
- MARTINSON, G. G. (1953): (Neue Unionidae aus oberkretazischen Ablagerungen der Mongolei). — *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 89: 167-170.
- — — (1956): Opređelitel mesozoiskich i kainozoiskich presnowodnich molluskow wostotschnoj Sibiry. — *Akad. Nauk SSSR, Baikalsk. Limnolog. Abt.*
- MODELL, H. (1942): Das natürliche System der Najaden. — *Arch. Moll.*, 74: 161-191.
- — — (1945): Die Anodontinae ORTMANN emend. (Naj., Moll.). Eine Studie über die Zusammenhänge von Klimazonen und Entwicklungsgeschichte (Klimazonentheorie). — *Jena. Z. Med. u. Naturw.*, 78: 58-100.
- — — (1948): Das natürliche System der Najaden II. — *Arch. Moll.*, 78: 29-48.
- — — (1950): Tertiäre Najaden V. Nordamerikanische Najaden in Haushamer Cyrenenschichten. — *Arch. Moll.*, 79: 37-44.
- — — (1957): Die fossilen Najaden Nordamerikas. — *Arch. Moll.*, 86: 183-200.
- — — (1958): Die tertiären Najaden des ungarischen Beckens. — *Geol. Jb.*, 75: 197-250.
- MONGIN, D. (1963): Les Mollusques du Continental Intercalaire (Mésozoïque) du Sahara Central. Lamellibranches. — *Mém. Soc. géol. France, (N. S.)* 42 (96): 1-40.
- ODHNER, N. H. (1922): Lacustrine Mollusca from Eocene deposits in China. — *Bull. geol. Surv. China*, 4: 119-139.
- — — (1925): Shells from the San Men series. — *Palaeont. Sinica (D)* 1 (2): 1-20.
- OLIVEIRA-ROXO, M. G. DE (1924): Contribuciao a paleontologia do valle do Amazonas. — *Serv. Geol. Min. Brasil, Bol.* 11: 1-52.
- — — (1938): Fosséis Pliocenicos do Rio Jurua, Estado do Amazonas. Notas Preliminares e Estudos. — *Serv. Geol. Min.*, 9: 4-10.
- PARODIZ, J. J. & BONETTO A. A. (1963): Taxonomy and zoogeographic relationship of the South-American Naiades (Pelec.: Unionacea and Mutelacea). — *Malacologia*, 1: 179-209.
- RUSSELL, L. S. (1934): Reclassification of the fossil Unionidae (Fresh-water-mussels) of Western Canada. — *Canadian Field Naturalist*, 48 (1): 1-4. (und zahlreiche Arbeiten von 1931-37).
- SCHINDEWOLF, O. H. (1950): *Der Zeitfaktor in der Geologie und Palaeontologie*. Stuttgart.
- SUZUKI, K. (1949): Development of the fossil non-marine molluscan Faunas in Eastern Asia. — *Jap. J. Geol. Geogr.*, 21: 91-138.
- YEN, T.-C. (1949): Review of the Lower Cretaceous molluscan faunas of North-America. — *J. Paleont.*, 23: 465-470. (und zahlreiche Arbeiten seit 1947).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1964

Band/Volume: [93](#)

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

Artikel/Article: [Das natürliche System der Najaden. 3. 71-126](#)