

DIE LEBENSWEISE DER GRYPHÄEN.¹⁾

Von

FRIEDRICH ZEUNER

(Freiburg i. Br.).

Mit 4 Figuren auf Tafel XVIII.

Inhaltsverzeichnis.

- I. Die Lebensweise der *Gryphaea arcuata*. Nach anderen Autoren. Nach den Versuchen des Verfassers. Der Lebensraum der Gryphäen. Die Lage der Schalen im Sediment.
- II. Die Funktion der Schale in der Ontogenese. Das fest-sitzende Jugendstadium. Der Übergang zur normalen Lebensweise. Die Funktion der Schale als Folge der Wachstumsart.
- III. Die Entstehung des Gryphäenstammes. Auftreten gryphoiden Wuchses bei Austern. Vordringen derartiger Austern in Biotope mit sandig-schlammigem Untergrund.
- IV. Anknüpfende Fragen. Form der Oberschale. Der Lappen oder Wulst. Weiterentwicklung des Gryphäenstammes. Andere Mollusken und Brachiopoden mit ähnlichem Schalenbau und ähnlicher Lebensweise.
- V. Schlußfolgerungen. Primat der Form oder Funktionswechsel? Vergleich der Ergebnisse mit denen des ersten Teiles dieser Arbeit (Stammesgeschichte der Käfer).

I.

Vor nicht langer Zeit erschien eine sorgfältige Arbeit über die Organisation und Entwicklung der Gryphäen von M. PFANNENSTIEL (1928), die unsere Kenntnis von diesen eigentümlichen Austern beträchtlich erweitert. Bezüglich der Lebensweise von *Gryphaea arcuata* gelangt PFANNENSTIEL zu folgendem Ergebnis: „Die *Gryphaea arcuata* liegt auf dem linken seitlichen Lobus, der Furche und dem Hauptgewölbe. Ihr Deckel öffnet sich wie eine Türe, steht

¹⁾ Über die Beziehungen der Form der Organe zu ihrer Funktion II. (Teil I: Die Stammesgeschichte der Käfer. Palaeont. Z., 1933.)

also mehr oder minder senkrecht. Ist die Furche stark ausgeprägt, so wird die sehr labile Lage des Gryphitengehäuses etwas stabiler. Das Gewicht der Schale drückt sie etwas in das Sediment, und zwar das Hauptgewölbe tiefer als den seitlichen Lobus. Der Sinus bedingt ein haltbareres Ineinandergreifen von Sediment und Schale. Sehr stabil kann allerdings die Lage der Gryphäen vom *Arcuata*-Typus nicht sein, und jede stärkere Welle mußte das Tier rollen, das aber immer wieder infolge des Schwergewichtspunktes in die angeführte Lage zurückfiel.“ Ein wenig später behandelte L. SCHÄFLE die Lias- und Doggeraustern (1929). Er vertritt die Auffassung, daß die Gryphäen mit der gewölbten linken Klappe dem Boden auflagen und daß durch den hinteren Wulst und den eingekrümmten Wirbel der Schalenrand mehr senkrecht gehalten wurde. Beide Autoren, deren Arbeiten sich auf die Studien älterer Forscher stützen, halten demnach die außerordentlich labile Lage der *Gryphaea* auf dem Sediment für normal.

Da es mir wenig wahrscheinlich schien, daß die Gryphäen einen großen Teil ihres Lebens auf dem Meeresboden rollend zugebracht hätten, machte ich gelegentlich einer größeren Aufsammlung von *Gryphaea arcuata* Versuche, die zu einem sehr bemerkenswerten Ergebnis führten.

Die Versuche wurden in einer 1 m langen und 20 cm breiten Blechrinne ausgeführt, in der sich gleichmäßige Wasserströmungen in beiden Richtungen erzeugen ließen. Als Boden diente bei der Mehrzahl der Versuche Löß, da dieser dem Feinsand und Schlick des Wattenmeeres in Körnung und physikalischem Verhalten recht ähnlich ist. Daneben stellte ich auch Versuche mit anderen Sedimenten (Ton, Sand, Kies) an.

Es wurden Schalen von *Gryphaea arcuata*, *obliqua*, *dilatata* benutzt, und zwar sowohl solche mit Deckel, wie leere Unterschalen. Letztere konnten indes nur das Verhalten der Schale nach dem Tode des Tieres erläutern, weshalb ich auf sie hier nicht weiter eingehe. Geschlossene Schalenpaare enthalten an Stelle des Weichkörpers eine gewisse Menge Sediment, die den Schwerpunkt des ganzen Gebildes etwas nach oben verlegt. Sie sind also in statischer Hinsicht mit einem Nachteil gegenüber den lebenden Tieren behaftet. Um so mehr hat aber das Experiment mit fossilen Schalen Beweiskraft, da sein Gelingen von der tieferen Lage des Schwerpunktes begünstigt wird.

Die geologisch jüngeren Gryphäenarten sind breit schüsselförmig gebaut, und über ihre Lage auf dem Boden hat daher niemals Zweifel geherrscht. Anders liegen aber die Dinge bei *Gryphaea arcuata*, die im Querschnitt im Verhältnis zur Breite sehr hoch ist. Mit ihr sind die im folgenden beschriebenen Versuche ausgeführt. Das Stück wurde jeweils vorsichtig in der Ausgangslage auf den Boden gelegt. Als Ausgangslage diente in den

hier besprochenen Versuchen die von PFANNENSTIEL beschriebene Seitenlage auf dem „Lobus“, in welche die Schalen meist fallen, wenn man sie ins Wasser wirft. Unter zahlreichen Exemplaren wurde eines mit besonders schwachem Lobus, also ein für die Versuche relativ ungünstiges ausgesucht. Mit Stücken, die einen großen Wulst und damit eine größere Breite besitzen, gelingen dieselben natürlich noch leichter.

Mit dieser Anordnung ergab sich zunächst, daß SCHÄFLE richtig beobachtet hatte. „Wirft man eine einzelne Unterklappe oder eine Doppelklappe ins Wasser, so kommt sie mit der Unterseite (Außenseite) der Unterklappe am Boden an. Man kann sie in allen Lagen ins Wasser bringen, meist nimmt sie diese Lage ein. Ähnlich ist ihr Verhalten auch in stark bewegtem Wasser. Allerdings muß der Untergrund eine bestimmte Festigkeit haben, sonst sinkt die Schale in dem weichen Boden ein. Die Versuche wurden besonders auf Sandboden angestellt. Diese Lage muß die *Gryphaea* einnehmen, weil ihr Schwerpunkt in die Unterklappe verlagert ist“²⁾.

Läßt man jedoch auf die in der beschriebenen Ausgangslage befindliche Schale längere Zeit eine einseitige Strömung wirken, so treten sehr interessante Erosionserscheinungen auf. Vor der seitlich liegenden Schale entsteht eine horizontale Wasserwalze, die allmählich vor der Schale (bei streifender Strömung neben der gewölbten Seite) eine Grube erodiert, in die das Tier nach einiger Zeit langsam hineinrutscht (Taf. XVIII, Fig. 1—3). Im weichen Sediment geht das natürlich rascher als im festen vor sich. Der Enderfolg ist, daß die *Gryphaea* fast horizontal in einer Mulde liegt und sich mit dem Mundrand nur noch wenig über das Bodenniveau erhebt.

Die Ausgangslage der Schale zur Strömung ist dabei ziemlich gleichgültig; nur wenn der Deckel der Strömung entgegengestellt ist, gelingt der Versuch kaum.

Eine zweite Versuchsreihe wurde mit hin- und hergehender Wasserbewegung, wie sie dem Wellengang entspricht, angestellt. War der Boden weich und etwas schlickig, so grub sich die seitlich liegende *Gryphaea* in den Boden ein und legte sich mit dem Deckel horizontal (Taf. XVIII, Fig. 1 und 4). In sehr weichem Boden ver-

²⁾ Die Begründung ist indessen irrig. Der Schwerpunkt ist bei Gryphäen nicht in die Unterklappe verlagert, sondern liegt im Wohnraum nahe unter der Deckelklappe, etwa in der Mitte der Längsachse der Schale. Dies ermittelte ich durch Bestimmungen an Gryphäen mit und ohne Deckel und Wohnraumfüllung. Letztere haben sehr wenig Einfluß auf die Lage des Schwerpunktes. Entscheidend für das statische Verhalten der Gryphäenschale ist nicht die Lage des Schwerpunktes, sondern ihre Form.

sank sie völlig, in festerem blieb sie stecken, so daß noch der Deckel über dem Boden lag. Auf festem Boden wurde eine offene Mulde erodiert (die sich aus zwei entgegengesetzt gelagerten vom Typ Taf. XVIII, Fig. 2, zusammensetzt), in deren Mitte die *Gryphaea* lag.

Ein Nachlassen der Strömung führt dazu, daß die neben der Schale erodierten Mulden und Lücken sich teilweise wieder mit Sediment füllen. So wird die Schale in ihrer Lage gehalten, aus der sie erst wieder eine besonders lebhaftere Strömung freispülen oder herausreißen kann. Eine einmal eingegrabene *Gryphaea* sitzt freilich sehr fest im Sediment, denn sie wird bei dem Unternehmen, sie aus ihrem Lager zu heben, durch den unter ihr auftretenden Sog festgehalten.

Da *Gryphaea arcuata* durch die Wasserbewegung unfreiwillig in das Sediment eingesenkt wird und das Tier im Leben nichts hiergegen unternehmen konnte, muß es normalerweise mit ziemlich horizontalem Deckel mehr oder weniger tief in den Boden eingesenkt gelebt haben. Sollte gelegentlich die Schale bis an den Mundrand eingegraben worden sein, so verschwand die Wasserwalze bis auf Reste, die der Wirbel hervorbringt, und ein Versenken unter das Niveau des Meeresbodens konnte nicht mehr stattfinden.

Die hin- und hergehende Wellenbewegung führt dagegen leicht dazu, daß die Tiere verrollt oder aber gänzlich eingegraben werden. Es ist daher unwahrscheinlich, daß die Gryphäen diejenige Zone des Schelfs bewohnten, in der sich gewöhnlich noch die Brandungswelle bemerkbar macht. Andererseits aber wirkt sich der Wechsel der Strömung auch günstig aus, indem die Lage der erodierenden Wasserwalze geändert und so ein leichteres, gleichmäßigeres Eingraben bewirkt wird. Danach scheinen die Gryphäen den Bereich bewohnt zu haben, in dem sich noch die *G e z e i t e n s t r ö m u n g e n* am Boden auswirken. Die Brandungszone sagte ihnen ebensowenig zu wie das tiefere, ruhige Wasser, denn in diesen beiden Biotopen hätten sich die Tiere kaum lange lebend halten können. Die Tiefe, in welcher die Wasserbewegung das schlickige Sediment gerade noch umlagern kann, war für sie am geeignetsten. Hier führte die Strömung dazu, daß auf die Dauer keine *Gryphaea* in einer ungünstigen Lage verblieb, alle wurden mehr oder weniger tief in den Boden eingesenkt und so „verankert“. Gelegentliche starke Wasserbewegung konnte die Tiere freispülen, doch wurden sie dann bald an anderen Orten wieder abgesetzt und von neuem in den Boden

eingesenkt. Gefahr drohte ihnen im allgemeinen nur bei starker Sedimentation. Dann erstickten gelegentlich ganze Bänke im Schlamm.

Auch die Art des Sediments war für die Tiere nicht gleichgültig. Sehen wir zunächst von den Beobachtungen über das fossile Vorkommen der Gryphäen ab und beschränken uns auf das Verhalten der Schalen bei Versuchen. Hier ergab sich folgendes:

Die Versuche wurden auf festem Lehm, aufgeschwemmtem, lockeren Feinstsand (mittlere Korngröße 0,01—0,05 mm, Löß), fest sedimentiertem Feinstsand, Sand (mittlere Korngröße 0,2—0,1), eckigem Kies (2—0,5) und gerundetem Flußkies (5—2 mm) wiederholt.

Eine stabile Lage auf dem, bzw. eingesenkt im Sediment stellte sich nur im Feinstsand und im Sand (hier viel langsamer) sowie im halbfesten Schlick her. Vom Gesichtspunkt der Schalenstatik aus betrachtet sind also die schlickigen und feinstsandigen Sedimente für die Gryphäen am geeignetsten³⁾.

Die Ergebnisse werden durch die unter abweichenden Gesichtspunkten erfolgten Untersuchungen anderer Autoren bestätigt. „Sandige Gründe, Eisenoolithe, Grünsande der Kreide und Mergel sind vorteilhafte Lebensplätze“ (PFANNENSTIEL, 1928). DOUVILLÉ (1910) nimmt weichen Untergrund mit Schalenentrümmern zum Anheften der Jugendformen an und SCHÄFLE hält dabei eine dauernde lebhaft Wasserbewegung für eine Lebensnotwendigkeit sowohl der Gryphäen wie anderer Austern. Nach ihm konnten sie „sogar einen Ortswechsel durch die Strömungen vertragen“ Über die den Gryphäen im Schalenbau und Vorkommen ähnlichen Exogyren sagt JOURDY (1924): „Cette concordance universelle entre la présence des colonies d'Exogyres et le régime des courants de leurs habitats, qui est ainsi un des caractères dominants de leur histoire, entraîne fatalement des conséquences au point de vue de la forme de leur charnière et de leur coquille.“ Die früheren Autoren gelangten also, und zwar unter Betonung der Ernährungsmöglichkeiten, mithin unter einem von dem unsrigen abweichenden Gesichtswinkel, zu Schlüssen, die in jeder Beziehung mit den Ergebnissen meiner Versuche

³⁾ Herr Dr. PFANNENSTIEL machte mich in einer mündlichen Unterhaltung darauf aufmerksam, daß *Gr. dilatata* im Callov auch die Tonböden besiedelte, was ihr ihre sehr breite Form ermöglichte, und daß hierin ein Argument zugunsten meiner Deutung erblickt werden kann.

zusammenstimmen. Die bisher bestehende Schwierigkeit, daß die *Gryphaea arcuata* eine sehr labile Lage auf dem Meeresboden einnehmen sollte, wird durch die Versuche gelöst.

Gryphaea arcuata lag im Leben normalerweise nicht labil auf dem Sediment, sondern in dasselbe soweit eingesenkt, daß sie festen Halt hatte. Nicht selten allerdings wurde sie freigespült und umgelagert. Mäßige Strömungen waren für sie ein unbedingtes Erfordernis. Die abgestorbenen Schalen erlitten freilich nach dem Verlust des Deckels leichter Umlagerungen, welche infolge der geänderten statischen Bedingungen nicht selten zur Bildung von Gryphäenkonglomeraten und allgemein zu regelloser Lagerung der Schalen führten. Im Schlamm erstickte Bänke dagegen zeigen auch fossil die Lebensstellung. Da hierauf PFANNENSTIEL in einer besonderen Studie eingegangen ist (1930), kann ich mich auf den Hinweis beschränken.

II.

Die im vorstehenden erörterte Funktion der Schale von *Gryphaea arcuata* ist dem einzelnen Individuum nicht von frühester Jugend an zueigen. Bezüglich der Ontogenese der Gryphäen sei wieder auf die PFANNENSTIEL'sche Arbeit verwiesen, die auch weitere Literaturangaben enthält. Uns interessiert vor allem, daß sich die junge *Gryphaea* auf Schalenbruchstücken, kleinen Steinchen, Schalen älterer Artgenossen festsetzt und zunächst flach schüsselartige Gestalt hat. Bei vorherrschendem Längenwachstum wird aber allmählich der äußere Teil des Mundsaums stärker aufgehöhht, so daß jede jüngere Mundsaumbene einen spitzen Winkel zu den älteren bildet. Hierdurch entsteht die Einkrümmung der Schale.

Dienen als Unterlage kleine Schalenbruchstücke u. dgl., so muß der Augenblick kommen, wo die junge *Gryphaea* ihren Schwerpunkt über die Unterlage hinauschiebt, mit derselben umkippt und zum freilebenden Tier wird. Inzwischen hat ihre Schale die normale Hornform angenommen und das Tier kann nun das Leben seiner Eltern führen. In einzelnen Fällen, wenn größere Gegenstände zur Festheftung gedient haben (oder das organische Zement sich nicht löst), bleiben die Tiere viel länger in ihrer Jugendposition und nehmen dann die bekannten abweichenden Gestalten an. Oft dürften auch die Klappen älterer Artgenossen als Unterlage gedient haben. Dann hängt das baldige Freiwerden der Gryphäen offensichtlich

mit ihrer Wachstumsart zusammen, da die gekrümmte, nur an einem kleinen Fleck festsetzende junge Schale von der alten Schale bei passiven Bewegungen im Wasser sehr leicht abbrechen muß.

So stellt sich heraus, daß die Funktion der Gryphäenschale als sich selbst ins Sediment einsenkender Napf einzig durch ihre Form bedingt ist. Austern mit gryphoidem Wuchs müssen in einem sandig-schlammigen Sediment die Lebensweise der Gryphäen führen.

III.

Wenn die soeben aufgestellte Behauptung richtig ist, so ist die Schalenform der Gryphäen diesen nicht ausschließlich eigen und muß sich auch bei anderen Austern finden; nur daß diese sie vielleicht nicht in so reiner Form entwickelt haben und in anderen Biotopen als die Gryphäen leben. Das ist in der Tat der Fall.

Die Austern vom Typ der *Ostrea edulis* vergrößern ihre Unterschale so, daß sie stets flach bleibt. Sehr viele andere aber setzen am äußeren Mundsaum mehr Kalk ab und werden dadurch flach schüsselförmig, z. B. *O. crassissima* LAM., *O. sportella* DUM., *O. irregularis* MST. Häufig ist diese Eigenschaft nur individuell, bei anderen Arten hingegen die Regel. Hierzu tritt oft eine Tendenz zum Längenwachstum, wie sie auch *Gryphaea arcuata* hat.

Dieses Wachstumsprinzip allein ist es, was den Gryphäen ihre von den gewöhnlichen Austern abweichende Gestalt gibt. Wir sahen, daß es auch bei echten Austern beobachtet werden kann, wenn gleich nicht in dem Maße wie bei Gryphäen, die schon in früherer Jugend von ihm beherrscht werden und sich bald hornförmig von der Unterlage wegkrümmen. Alle weiteren Eigentümlichkeiten, wie kleine Anwachsfläche, späteres Freileben, Deckelform usw., erscheinen nur als einfache Folgen dieses Gesetzes, sie sind korrelativ an die Hornform gebunden.

Austern, die dieses Wachstumsgesetz befolgen, sind häufig an steileren Felsen, stehenden Hölzern u. dgl. befestigt. Da das Jungtier sich flach anheftet, drückt sich vielleicht ursprünglich in dieser Wachstumsart die Tendenz aus, den Mundsaum in die Horizontale zu bringen. Derartige Austern sind in die sandig-schlammigen Biotope des Liasmeeres eingewandert. Dort fanden sie als Jungtiere noch Befestigungsmöglichkeit an Tang (? DEECKE), Schalentrümmern, Schalen älterer Genossen. In dem Bereich des bewegteren Wassers und des weichen Sediments mußten, wie oben geschildert,

zwangsläufig aus derartigen Austern Gryphäen werden. Es kann damit kein Zweifel mehr bestehen, daß die Gryphäen als Austern mit bestimmtem Wachstumsprinzip in die sandig-schlammigen Biotope des Liasmeeres eindringen, wo sich ihre Form als besonders günstig für die gebotenen Verhältnisse erwies und Funktionen übernahm, die sie früher nicht ausübte. Die Form ging hier also sichtlich der Funktion voran.

IV

An dieses Ergebnis knüpft sich eine Anzahl Fragen, auf die hier kurz eingegangen werden muß.

Der Deckel. Bei normalen Austern und solchen mit mäßig gewölbter Unterschale ist die obere Klappe flach. Der Gryphäendeckel nimmt häufig infolge der starken Krümmung der Unterschale konkave Gestalt an. Auch diese ist aber ohne Zweifel korrelativ an das Wachstum der Unterschale gebunden (DACQUÉ, 1921). Dennoch erfüllt sie eine nützliche Funktion. Da die Gryphäen im Sediment teilweise vergraben lagen, bestand oft die Gefahr, daß etwas Schlamm auf die Tiere sedimentiert wurde. Beim Öffnen der Schale konnte dieser leicht in das Innere zwischen die Mantellappen gelangen und die Atmung beeinträchtigen. Die konkave Oberschale verhinderte jedoch das Abrutschen des Schlammes bei der Öffnungsbewegung, so daß nur eine kleine Menge, nämlich die, die unmittelbar auf dem Mundsaum lag, in das Schaleninnere gelangen konnte. Wahrscheinlich war das Tier imstande, durch eine kurze Schnappbewegung diese Schlammspuren zu entfernen. Auch die Oberschale ist also dem Leben im schlammigen Sediment der Schelfregion auf das beste angepaßt. Indessen ist ihre Form nicht unter dem Einfluß der Funktion, sondern lediglich unter dem Einfluß eines besonderen, „mitgebrachten“ Wachstumsgesetzes entstanden. Auch diese Form geht also der Funktion voraus.

Der Lappen. Die bisher besprochenen Vorgänge spielten sich bei der Entstehung unserer ältesten Gryphäa, der *arcuata*, ab. Da eigentliche Anpassungen nicht erfolgten, sondern die gegebene Form neue Funktionen übernahm, waren die Tiere den Verhältnissen nicht vollkommen gewachsen. Betrachtet man eine Population von *Gr. arcuata*, so sieht man nur wenige Exemplare, die beträchtlich breiter als hoch sind. Durch Strömungen umgelagerte Exemplare kommen zwar meist wieder in eine Lage, aus der sie in der oben geschilderten Weise in das Sediment eingesenkt werden können,

ein gewisser Prozentsatz kommt aber auch seitlich auf den Wirbel gestützt zu liegen und wird dann in einer für das Weiterleben sehr ungünstigen Position in das Sediment versenkt. Es mangelt also, wie es scheint, eine Vorrichtung, die von vornherein verhindert, daß derartig ungünstige Lagen eingenommen werden. Die Versuche ergaben weiter, daß die kleineren Exemplare vom Wellengang sehr rasch unter die Sedimentdecke gebracht werden und dort der Erstickungsgefahr ausgesetzt sind, während große viel standfester sind. Endlich leistet eine Gestalt, die im Querschnitt breiter als hoch ist, viel mehr die Gewähr einer lebensgünstigen Lage auf bzw. im Boden als die hornförmige der *Gr. arcuata*.

Es ist nun höchst bemerkenswert, daß in der weiteren Entwicklung der Gryphäen die Form in diesen wünschenswerten Richtungen tatsächlich abgeändert wird, daß also nunmehr eine „Anpassung“ an die Umgebung erfolgt.

Der sehr labilen Schalenform der *Gr. arcuata* wirkt die Ausbildung des „hinteren Lappens“ oder „Schalenwulstes“ (Lobus) entgegen, auf den schon DACQUÉ, PFANNENSTIEL und SCHÄFLE ausführlich eingegangen sind. Er verschiebt den Schwerpunkt der Schale auf die Hinterseite, von der Längsachse (Wirbel nach oben) betrachtet, also auf die linke Seite des Tieres und wirkt als Ausleger, so daß es fast immer auf dem Meeresboden mehr horizontal zu liegen kommt. Die allerältesten Gryphäen haben den Wulst noch nicht, er tritt erst im Laufe der Artentwicklung der *Gr. arcuata* auf und erscheint bei den jüngeren Formen nach TRUEMAN (1922) ontogenetisch früher. Spätere Gryphäenarten haben ihn zum Teil stark verbreitert. Es ist bislang nicht möglich gewesen, zu entscheiden, ob der Wulst ausschließlich mit dieser Auslegerfunktion in Beziehung zu bringen ist oder ob er unter dem Einfluß einer anderen Funktion entstand. Sein Nutzen als Lagestabilisator ist jedenfalls eine Tatsache, wie die Versuche beweisen.

Schalengröße und Schalenquerschnitt in der Stammesentwicklung. Oben erwähnte ich schon, daß die Größe und Schwere der Schale von wesentlichem Vorteil ist. In Übereinstimmung damit sind die ältesten Vorläufer der *arcuata* noch klein, die typische Lias- α -Gryphäa gegen sie beträchtlich größer. *Gr. obliqua* übertrifft wieder die *arcuata*, *cymbium* und *dilatata* die *obliqua*; und die massigsten Gehäuse entwickeln die Gryphäen der Kreide.

Endlich können wir beobachten, daß die allgemeine Form des Schalenquerschnitts bei den jüngeren Arten flacher wird. Besonders zeigt das die Reihe *arcuata* — *obliqua* — *cymbium*. Auch hierdurch wird die Stabilität der Lage am Meeresboden so begünstigt, daß z. B. bei *Gr. dilatata* eine andere Lage als die mit fast horizontalem Deckel kaum mehr vorkommen kann. Da sie so der Strömung einen relativ kleineren Widerstand entgegensetzt als seitlich liegende Arcuaten, wird sie auch nicht mehr in dem Maße wie diese in das Sediment eingesenkt. Sie liegt vermöge ihres Gewichtes fest, ungefähr zur Hälfte eingesenkt auf dem Boden. Bei anderen Gryphäen tritt bisweilen noch eine „Verankerung“ durch Rauigkeiten der Unterschale hinzu.

An den jüngeren Gryphäen können wir mithin die Nachteile, die der arcuaten Schale zukamen, nicht mehr beobachten. Sie sind durch Formverbesserungen beseitigt und dem „idealen Anpassungstyp“ angenähert.

Die Gryphäen des Jura und der Kreide ordnen sich so zu einer Stufenreihe, die DACQUÉ durch folgende Arten charakterisierte: *arcuata*, *obliqua*, *cymbium*, *dilatata*, *proboscidea*, *vesicularis*.

Die Ableitung der Gryphäen. Aber auch die Entstehung der Gryphäen aus den Austern liegt keineswegs mehr ganz im Dunkeln. TRUEMAN (1922) zeigte, wie im Lias Englands aus der *Ostrea irregularis* mit ihrem gryphoiden Wuchs die echten Liasgryphäen gleitend hervorgehen, indem sich die Einkrümmung steigert und ontogenetisch immer früher einsetzt. Unsere abnormen, mit breiter Basis aufsitzenden Arcuaten des unteren Lias sind tatsächlich von manchen *O. irregularis*-Individuen nicht zu unterscheiden. Ferner erwähnt schon QUENSTEDT (1858) aus den schwäbischen Pylonotenschichten *O. irregularis* und fährt dann fort: „Zu Hüttlingen am Kocher unterhalb Aalen und an anderen Punkten kommt zwischen Malmstein und Arcuatenkalken eine dicke Bank ganz erfüllt mit dünnschaligen runzeligen Austern vor, die ihrem Habitus nach schon sehr an *Gryphaea arcuata* erinnern, eine ächte dickschalige ist jedoch noch nicht dabei.“ QUENSTEDT nennt diese Form *Ostrea rugata*. Auf die von ihm betonte Dünnschaligkeit möchte ich wenig Gewicht legen, da man auch unter *arcuata*-Populationen nicht selten abnorm dünnschalige Exemplare antrifft. Nach diesen Befunden ist es durchaus möglich, daß sich auch im deut-

schen Lias eine der englischen ähnliche Reihe für die Entstehung der Gryphäen aus Austern aufstellen läßt.

Für die Gryphäen des Juras (bis zur *dilatata*) scheint mir die Entwicklung soweit geklärt, daß wir die Formenreihe *Ostrea irregularis* — *Gryphaea arcuata* — *Gr. obliqua* — *Gr. cymbium* — *Gr. dilatata* praktisch als Ahnenreihe ansehen dürfen (nur *cymbium* fällt vielleicht etwas heraus). Fraglich bleibt, ob auch die Kreidegryphäen Nachkommen dieses Stammes sind. DACQUÉ befürwortet es, TRUEMAN äußert Zweifel; immerhin fällt auf, daß die Kreidegryphäen durchaus dem idealen Anpassungsbild der Gryphäen nahe stehen und in der Schalenorganisation die Spitze der oben behandelten Stufenreihe einnehmen würden.

Konvergenzen zum Gryphäentyp. Die Gryphäenform als die eines im weichen Sediment halb eingesenkt lebenden Zweischalers tritt auch in anderen Stämmen auf. So bilden die Exogyren eine ähnliche Reihe, deren Mitglieder dieselben Biotope wie die Gryphäen bewohnten (JOURDY). Auch die Brachiopoden haben ähnliche und offenbar auch unter ähnlichen Verhältnissen lebende Formen hervorgebracht, z. B. Strophomeniden und besonders *Productus*, der mit seinen Stacheln überdies einen vorzüglichen Wurzelapparat besaß. Stets finden wir bei diesen Formen, daß die obere Schale abgeplattet, oft sogar konkav ist, was sich auch in diesen Fällen aus der Wachstumsart der Schale zwangsläufig ergibt und sekundär die wichtige Funktion der Freihaltung des Mundsaumes von Schlamm ermöglicht.

V

R. RICHTER (1929) erbrachte den Nachweis, daß die Pantoffelform der *Calceola sandalina* älter ist als ihre Funktion (Lage auf der abgeplatteten Seite). Die im vorstehenden behandelten Gryphäen bieten offenbar eine vollkommene Parallele hierzu, wie solche sich auch in der Stammesgeschichte der Käfer nachweisen ließen. Zweifellos kann die Form des Organs älter als seine Funktion sein. Diese auch sonst zu machende Beobachtung führte BEURLEN (1930) zu dem Schlusse, daß „die Typenneubildung nicht Folge einer bestimmten Anpassung, nicht Folge der Funktion ist, sondern daß die Form die gegebene und primäre Grundlage weiterer Entwicklung und Anpassung darstellt.“ Allerdings beschränkt er dieses Gesetz auf die von ihm beobachteten „Phasen der explosiven Entwicklung“

Eine Beschränkung dürfte tatsächlich am Platze sein, wenn auch, wie mir scheint, in etwas anderem Sinne.

Die vorhandene Form (gryphoider Wuchs von Ostreen) hat nämlich nicht allein die Funktion (passives Einsenken ins Sediment) erzwungen, denn die Tiere mußten in die geeigneten Biotope einwandern, damit der Form die Möglichkeit gegeben war, die Funktion zu übernehmen. Man sollte, wie ABEL (1929) sich ausdrückt, scharf zwischen „ermöglichen“ und „bedingen“ unterscheiden. Bei den Gryphäen ermöglichte die Form die Funktion, sie bedingte sie aber nicht notwendig. Denn niemals wären die fraglichen Ostreen zu Gryphäen geworden, wenn nicht eine Änderung des Biotops hinzugekommen wäre. Wenn also der sachliche Befund ergab, daß die Form fertig war, bevor sie die Funktion übernahm, so war sie doch nicht mit dem zwangsläufigen Ziel der Übernahme dieser Funktion „auf Vorschuß geliefert“ worden. Ähnliche Befunde ergaben sich an der Stammesgeschichte der Käfer (Teil I. siehe Anm. 1). Immer wieder beobachtet man, daß beim Auftreten einer neuartigen Funktion das Organ bereits vorhanden ist. In diesem Sinne darf man zweifellos von einem Primat der Form vor der Funktion sprechen.

Man muß sich aber weiter die Frage vorlegen, ob überhaupt die Form des Organs sozusagen „zielstrebig“ vorausgebildet werden kann. Für die Gryphäen ist diese Frage unbedingt zu verneinen, denn niemand wird behaupten wollen, daß alle Austern mit gryphoidem Wuchs werdende Gryphäen gewesen seien. Zu derselben negativen Entscheidung führte die Untersuchung des Käferstammes und schon ein oberflächliches Studium anderer Gruppen macht das gleiche Ergebnis auch für sie wahrscheinlich.

Wenn also das Organ nicht in Hinblick auf die spätere Funktion entstanden ist, so muß es anderen Faktoren seine Formung verdanken. Bei den Käfern stellte sich heraus, daß Organe, die früher eine bestimmte Funktion ausübten, sich gelegentlich auch als nutzbar für andere Funktionen erwiesen. Sie übernahmen diese passiv und zunächst zusätzlich, später dann oft ausschließlich. ABEL (1929) hat darauf hingewiesen, daß diese von ihm „Funktionswechsel“ genannte Erscheinung auch den Fall der *Calceola* von RICHTER erklärt und berichtete über, den besonders drastischen Funktionswechsel der Flugfischgattung *Dactylopterus*, deren benthonisch lebende Vorfahren schon vergrößerte Flossen besaßen.

Unter demselben Gesichtspunkt hat ferner EHRENBERG die Nebenformen der Crinoiden behandelt, deren Formgestaltung ebenfalls schon im wesentlichen beendet war, bevor der Wechsel in der Lebensweise erfolgte. Der Funktionswechsel spielt bei der Typenneubildung allgemein eine ganz außerordentliche Rolle.

Das Studium der ältesten Käfer führte zu dem Ergebnis, daß sich die Zahl der Beispiele für Funktionswechsel am Anfang von Entwicklungsreihen sehr vermehren lassen dürfte. Wie steht es nun bei den Gryphäen? Der gryphoide Wuchs gewisser Austern hängt vielleicht mit der Tendenz zusammen, den Mundsaum in die Horizontale zu bringen (vgl. S. 313), doch ist das nicht nachweisbar. Obwohl der gryphoide Wuchs festsitzender Ostreen möglicherweise eine Funktion hat, kennen wir doch keine mit Sicherheit. Ein Funktionswechsel läßt sich also an der Wurzel des Gryphäenstammes nicht beobachten. Man fühlt sich in solchen Fällen veranlaßt, an die Entstehung der Form auf rein physiologischem Wege zu denken.

Somit schiene die Annahme des Primats der Form recht wohl begründet, wenn nicht eine zeitliche Beschränkung seiner Gültigkeit auf die Phase der Übernahme einer neuen Funktion bestünde. Am weiteren Verlauf der Organentwicklung beobachtet man nämlich, daß ein Organ, solange es funktioniert, seine Form verbessert, bis die unter den gegebenen Verhältnissen vollkommenste Anpassung erreicht ist. Die Gryphäen bieten mit ihrer Entwicklung von der *arcuata* zur *dilatata* ein gutes Beispiel hierfür. Zweifellos geschieht diese Formänderung unter einem Einfluß der Funktion, nur gilt es noch im einzelnen zu klären, auf welchem Wege die Beeinflussung stattgefunden hat.

Danach geht aus der Untersuchung der Stammesgeschichte der Käfer wie der Gryphäen, die beide prinzipielle Parallelen zeigen, folgendes mit Sicherheit hervor:

1. Am Anfang der Stammreihe steht die passive Übernahme einer neuen Funktion durch eine vorhandene Organform.

Hier ist die Form älter als die betreffende Funktion. Es bleibt jedoch die Frage offen, wie die Form entstanden ist. BEURLÉN'S Phase explosiver Typenneubildung fällt zeitlich mit dem Moment der Funktionsübernahme zusammen.

2. Im Verlauf der weiteren Entwicklung des Stammes herrscht eine Wechselbeziehung zwischen der Form des Organs und seiner

Funktion derart, daß die Organform immer mehr zugunsten einer besseren Ausübung der Funktion verändert wird, bis der „ideale Anpassungstyp“ erreicht ist.

Ein Einfluß der Funktion auf die Form in der zweiten Phase kann gar nicht geleugnet werden. Es fragt sich nur, wie er zustandekommt. Hierauf denke ich in einem späteren Aufsatz über die Variation des Hinterhauptes der Nashörner noch einmal zurückzukommen.

Literatur.

- ABEL, O., Paläobiologie und Stammesgeschichte. — Jena 1929.
- BEURLEN, K., Vergleichende Stammesgeschichte. — Fortschr. d. Geol. u. Paläont., H. 26, Berlin 1930.
- DACQUÉ, E., Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. — Berlin 1921.
- DOUVILLE, H., Observations sur les Ostréidés, origine et classification. — Bulletin de la Société géologique de France (4), 10, S. 634, Paris 1910.
- EHRENBERG, K., Form und Funktion bei den „Nebenformen“ der Crinoiden. — Palaeont. Zeitschr. 12, 170—177, Berlin 1930.
- JOURDY, E., Histoire naturelle des Exogyres. — Annales de Paléontologie, 13, Paris 1924.
- PFANNENSTIEL, M., Organisation und Entwicklung der Gryphäen. — Palaeobiologica, 1, S. 381, Wien 1928.
- Über die Einbettungslage der Gryphaea dilatata im Callov der Normandie und im heutigen Strandsediment. — Senckenbergiana. 12, S. 126, Frankfurt a. Main 1930.
- QUENSTEDT, Fr. A., Der Jura. — Tübingen 1858.
- RICHTER, R., Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen. — Senckenbergiana, 11, S. 57, Frankfurt a. Main 1929.
- SCHÄFLE, L., Über Lias- und Doggeraustern. — Geol. und Paläontol. Abhandlung, N. F., 17, H. 2, Jena 1929.
- TRUEMAN, A. E., The Use of Gryphaea in the Correlation of the Lower Lias. — Geological Magazine, 59, S. 256, London 1922.
- ZEUNER, F., Über die Beziehungen der Form der Organe zu ihrer Funktion, I: Die Stammesgeschichte der Käfer. — Palaeontol. Zeitschr., 15, Berlin 1933.
-



Fig. 1—4. Versuche mit *Gryphaea arcuata* in bewegtem Wasser. 1. Ausgangsstellung in Seitenlage auf dem Sediment. 2. Eine gleichmäßige Strömung von links nach rechts hat eingesetzt und erodiert vor der Schale eine mondformige Grube. 3. Nach längerer Dauer des Versuches ist die Grube so groß geworden, daß die Gryphaea hineingerutscht ist. 4. Auf leicht schlickigem Boden hat eine hin- und hergehende Wellenbewegung die Gryphaea aus der Ausgangsstellung Fig. 1 unmittelbar in horizontale Lage gebracht und in das Sediment eingesenkt. Alle Abbildungen etwa $\frac{1}{2}$ natürliche Größe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Zeuner Frederick Everard [Friedrich Eberhardt]

Artikel/Article: [Die Lebensweise der Gryphäen. 307-320](#)