

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom

Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie B (Geologie und Paläontologie), Nr. 1

Stuttgart 1972

Schalenbau und Stammesgeschichte von Austern

Von Wolf Siewert, Stuttgart

Mit 12 Abbildungen und 6 Tafeln

Zusammenfassung

Das Außenostracum aller Austerschalen ist prismatisch strukturiert. Dagegen ist das Innenostracum der Lophen, Pycnodonten, Ostreen, Crassostreen und der meisten großen Exogyren vorherrschend linsig-lamellär, das der Catinulen, Liostreen, der meisten kleinen Exogyren und der rechten Gryphaeen-Klappen überwiegend kompakt-lamellär. Das Innenostracum der linken Gryphaeen-Klappen ist in jedem Fall prismatisch und kompakt-lamellär aufgebaut.

Ökologie:

Die meisten morphologischen Merkmale der Ostreiden-Schalen sind variabel und können zu einem beträchtlichen Teil von Umweltbedingungen beeinflusst werden. Die Schalenstrukturen dagegen sind hauptsächlich von stammesgeschichtlicher Bedeutung.

Phylogenie:

Lophen, Liostreen, Gryphaeen, Exogyren, Ostreen (+ Crassostreen) und Pycnodonten bilden echte Stammlinien. Die Liostreen, Ostreen, Crassostreen und Pycnodonten haben sich wahrscheinlich aus einem Zweig der Lophen und die Gryphaeen und Exogyren aus den Liostreen entwickelt. Die Catinulen zeigen sich als Zwischenformen zwischen Liostreen und Exogyren und lassen keine deutliche eigene Entwicklung erkennen.

Summary

All oyster shells show a thin prismatic outer ostracum (= Außenostracum). The inner ostracum (= Innenostracum) of *Lopha*, *Pycnodonte*, *Ostrea*, *Crassostrea*, and most large specimens of *Exogyra*, however, consists of foliae forming lenticular chambers. Equivalent parts in the shells of *Catinula*, *Liostrea*, most small specimens of *Exogyra* and in the right valve of *Gryphaea* are composed of densely packed foliae, whilst the inner ostracum of the left valve of *Gryphaea* is built of both prismatic and foliated shell substance.

Ecology:

Most of the morphological features of oyster shells are variable and commonly influenced by ecological factors. The shell structures, however, are mainly of phylogenetic significance.

Phylogeny:

Lopha, *Liostrea*, *Gryphaea*, *Exogyra*, *Ostrea* (+ *Crassostrea*), and *Pycnodonte* represent genuine evolutionary lines. *Liostrea*, *Ostrea*, *Crassostrea* and *Pycnodonte* probably developed from *Lopha*, whilst *Gryphaea* and *Exogyra* originated from *Liostrea*. *Catinula* seems to represent a group of transitional forms between *Liostrea* and *Exogyra*. These forms show no distinct evolution of their own.

Inhalt

	Seite
Vorwort	3
I. Einleitung	3
II. Die Merkmale der Austernschalen:	
II. 1. Die Morphologie:	
II. 1.1. Die inneren Merkmale	5
a. Muskeleindrücke	5
b. Das Ligament und die Ligamentgrube	5
II. 1.2. Die Schalenform:	
a. Die Anheftungsfläche	6
b. Der Wirbel	6
c. Das Verhältnis zwischen den linken und den rechten Klappen der Austern	6
d. Die Abmessungen der Schalen	7
II. 1.3. Die Schalendicke	7
II. 1.4. Die Schalenplastik	7
II. 2. Die Gliederung der Schalen; Chemismus	7
II. 3. Die Schalenstruktur:	
II. 3.1. Die bei den Austern vertretenen Grundstrukturen	
a. Die kompakt-lamelläre Struktur	8
b. Die linsig-lamelläre Struktur	9
c. Die prismatische Struktur	10
II. 3.2. Die Entstehung der Strukturen:	
a. Die kompakt-lamelläre Struktur	12
b. Die linsig-lamelläre Struktur	13
c. Die prismatische Struktur	14
II. 4. Die systematische Erfassung der Strukturen	15
II. 4.1. Einzeldarstellungen:	
A. Die Struktur der Lophen	16
B. Die Struktur der Exogyren	18
C. Die Struktur der Pycnodonten	19
D. Die Struktur der Ostreen	20
E. Die Struktur der Catinulen	21
F. Die Struktur der Liostreen	21
G. Die Struktur der Gryphaeen	23
III. Die Wertung der Merkmale:	
A. Die Monomyarität	24
B. Der „Quenstedtsche Muskel“	24
C. Die Ligamentgrube	25
D. Die Anheftungsfläche	25
E. Der Wirbel	26
F. Der Vergleich zwischen den linken und den rechten Klappen der Austern	27
G. Die Abmessungen der Schalen	27
H. Die Plastik	28
I. Die Schalendicke	28
K. Die Schalenstruktur	29
III. 1. Zusammenfassung der Kapitel II und III	31
IV. Versuch einer phylogenetischen Beurteilung der Gattungen	
1. <i>Lopha</i>	32
2. <i>Liostrea</i>	33
3. <i>Gryphaea</i>	34
4. <i>Catinula</i> und <i>Exogyra</i>	35
5. <i>Ostrea</i> , <i>Crassostrea</i> und <i>Pycnodonte</i>	39

V. Der Ursprung der Ostreiden	41
VI. Systematisch-taxonomische Anmerkungen	42
VII. Ergebnisse	43
Literaturverzeichnis	44

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart. Das untersuchte Material entstammt eigenen Aufsammlungen, sowie Beständen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und des Paläontologischen Institutes der Universität Zürich. Technische Hilfe erhielt ich am Institut für Geologie und Paläontologie und am Institut für Biologie und Anthropologie der Technischen Universität Berlin. Mein Dank gilt allen Vorständen und Mitarbeitern der genannten Institute, besonders jedoch den Herren Prof. Dr. B. Ziegler und Dr. M. Urlichs vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, sowie Herrn Prof. Dr. H. Kallenbach vom Institut für Geologie und Paläontologie der Technischen Universität Berlin.

I. Einleitung

Das Studium fossiler Muscheln stützte sich lange Zeit nur auf die Morphologie der Schalen. Seit etwa der Jahrhundertwende traten in immer stärkerem Maße auch die Schalenstrukturen hinzu. Hiervon zeugt eine Reihe von Veröffentlichungen aus dem ersten Drittel unseres Jahrhunderts. Besonders zu erwähnen sind die Arbeiten von W. J. SCHMIDT (1922) und O. B. BØGGILD (1930). Vor allem der Aufsatz BØGGILDS: „The shell structure of the mollusks“ (1930) ist weitgehend zur Grundlage der späteren Forschung auf diesem Gebiet geworden.

In den letzten Jahren ist zu der lichtmikroskopischen Untersuchung die elektronenmikroskopische Methode hinzugekommen (vgl. u. a. C. GREGOIRE und K. WADA). Eine umfassende Übersicht über Schalenstrukturen von Pelecypoden geben TAYLOR, KENNEDY und HALL (1969).

Die bisherige Forschung verfolgte hauptsächlich zwei Ziele: Einmal wurden einzelne Muschelgattungen und -arten auf ihre Schalenstruktur untersucht. Das Schwergewicht lag dabei auf einem bestimmten Strukturelement, z. B. der Perlmutterstruktur. Zweitens wurde angestrebt, einen Überblick über die gesamten Pelecypoden, oft sogar über die Gesamtheit der Mollusken zu geben. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, eine größere Anzahl von Formen einer begrenzten systematischen Gruppe, nämlich der Ostreiden, auf ihre Struktur zu untersuchen. Die Wahl fiel aus folgenden Gründen auf die Ostreiden:

1. Die Schalenstrukturen ihrer Arten und Gattungen sind bisher nicht zusammenhängend untersucht worden.
2. Die Austern treten von den Trias bis zur Gegenwart und meistens in größeren Mengen auf. Deshalb kann man sie eingehend bearbeiten und dabei rezentes und fossiles Material vergleichen.
3. Die Ökologie der Ostreiden ist relativ gut erfaßbar. Es erscheint daher möglich, festzustellen, inwieweit Umweltbedingungen die Strukturen der Schalen beeinflussen.
4. Die Systematik und die Phylogenie der Ostreiden birgt viele ungelöste Probleme. Es war interessant, zu prüfen, ob die Schalenstrukturen über diese Fragen Aufschluß geben.

Im Einzelnen soll nun ergründet werden,

1. welche Strukturelemente bei den Austern auftreten;
2. wie weit die Schalenstrukturen innerhalb der Ostreiden übereinstimmen, oder welche Unterschiede zwischen morphologisch verschiedenen Gruppen auftreten;
3. ob verschiedene Formen gleiche Schalenstruktur besitzen können, oder ob bei ein und derselben Form verschiedene Struktur auftreten kann;
4. inwieweit der Schalenbau der Austern von der Ökologie abhängig ist und welche stammesgeschichtlichen Aussagen die Strukturen ermöglichen.

Außerdem soll auf die Bildungsweise der Austerschalen eingegangen werden. Dadurch kann die zusammenfassende Darstellung H. B. STENZELS (1971), die erst nach Abschluß dieser Arbeit erschien, in einigen Punkten ergänzt werden.

Die in dieser Arbeit behandelten Ostreiden sind *Lopha* (incl. *Arctostrea*), *Liostrea*, *Gryphaea*, *Catinula*, *Exogyra*, *Ostrea*, *Crassostrea* und *Pycnodonte* (zur Benennung vgl. S. 42). — Das Hauptgewicht wird auf die jurassischen Formen gelegt.

Dabei wurden etwa 3000 Austern aus dem Zeitraum von der Trias bis zur Gegenwart auf ihre Schalenmorphologie und davon über 200 auf ihre Struktur untersucht. Für diesen Zweck fertigte ich neben Anschliffen, Anschnitten und Acetatfolien-Abzügen 167 Dünnschliffe an. Weiterhin standen 9 Dünnschliffe zur Studienarbeit D. BASOL (TU Berlin, 1966) zur Verfügung. Außerdem habe ich 12 Schalenbruchstücke und geätzte Anschliffe elektronenraster-mikroskopisch bearbeitet.

Arbeitsmethoden

Um Schalenstrukturen von Muscheln untersuchen zu können, ist es notwendig, Dünnschliffe anzufertigen. Sie haben gegenüber Anschliffen und Acetatfolien-Abzügen zwei Vorteile: Organische Pigmentierungen, also zum Beispiel feine Anwachsstreifen, bleiben gut sichtbar. Schliffe, die nicht zu dünn sind, vermitteln ein stärker räumliches Bild als Folienabzüge, so daß eine mehr dreidimensionale Betrachtung möglich ist. Bei der Herstellung der Dünnschliffe verwendet man nach meiner Erfahrung am besten folgendes Verfahren:

1. Schneiden der Schale mit einer dünnen Diamant-Trennscheibe.
2. Eingießen des Objektes in Kunstharz (am besten AKEMI).
3. Anschleifen der eingegossenen Schale mit Pulver der Körnung 150—250. Anschließend Feinschleifen auf der Glasplatte mit 400er Pulver. Nach dem Anschleifen sollte man die Stücke etwa einen Tag trocknen lassen.
4. Aufkitten der Muschel auf einen Objektträger aus Plexiglas (bessere Haftung als auf SiO₂-Glas). Das Plexiglas sollte etwa 4 mm stark sein, weil es sich dann kaum noch verbiegen läßt und während des Schleifens mit den Fingern ohne Hilfswerkzeuge gehalten werden kann. Nach dem Aufkitten sollte man möglichst einen Tag mit der weiteren Bearbeitung warten.
5. Absägen auf Schleifdicke.
6. Dünnschleifen auf dem Schleifbock mit Pulver der Körnung 150—250. Sollten sich dabei Blasen zwischen den Objektträger und das aufgeklebte Schalenstück ziehen, so sollte man sofort zum nächsten Arbeitsgang übergehen:
7. Feinschleifen mit 400er Pulver auf der Glasplatte.
8. Ätzen des Schliffes mit verdünnter Salzsäure. Da die Ätzdauer von Schliff zu Schliff verschieden lang ist, ist es ratsam, zuerst höchstens 5 Sekunden anzuätzen

und dann unter dem Mikroskop zu prüfen, wie lang man noch weiterätzen muß. Ist der Schliff zufriedenstellend transparent, so wird er abgespült und mit Preßluft getrocknet (die Salzsäure muß ausgeblasen werden!).

9. Am nächsten Tag kann man den Schliff abdecken. Ich habe es vorgezogen, die Schriffe mit Klarlack aus der Sprühdose zu fixieren. Das Abdecken mit Lack geht schneller als mit einem Glasplättchen, und außerdem kann der Lackfilm leicht mit Aceton entfernt werden, so daß die Schriffe zu einer eventuellen Weiterbearbeitung geeignet sind. Das beim Trocknen der Lacke entstehende Relief wirkt sich nur wenig störend aus.

Das Verfahren, die letzten Millimeter-Bruchteile herunterzuätzen, hat sich ausgezeichnet bewährt. Die Ausschußrate sank praktisch auf Null und die Qualität der Schriffe hat sich in der Regel wesentlich verbessert. Das beim Ätzen entstandene Relief wirkte sich nicht störend aus; im Gegenteil: Es verstärkte das Muster, das durch die Struktur vorgegeben war und erleichterte die Diagnostizierung der Schalenstrukturen. Bei nicht geätzten, sondern ausschließlich geschliffenen Präparaten ist die Struktur sehr oft dadurch weitgehend unkenntlich geworden, daß die Calcit-Bausteine der Schale stark zerbrochen sind. Ein weiterer Vorteil des Ätzens ist, daß es auch punktförmig vorgenommen werden kann. Daher ist es möglich, sehr dichte Strukturen transparent oder wenigstens durchscheinend zu machen, ohne umliegende, bereits genügend dünne Schalenpartien zu gefährden: Man betupft die dichte Partien gesondert mit Säure, während der übrige Schliff trocken gehalten wird.

Stark verkieselte Muscheln sollte man nicht ätzen, sondern nach der herkömmlichen Methode dünn schleifen.

II. Die Merkmale der Austernschalen

II. 1. Die Morphologie

II. 1.1. Die inneren Merkmale

a. Muskeleindrücke

Alle Austern besitzen nur noch den hinteren Schließmuskel; sie sind monomyar.

Zusätzlich zum Abdruck des Schließers kommt bei den Ostreiden ein im allgemeinen sehr kleiner Abdruck vor, der dem sogenannten „Quenstedtschen Muskel“ zugeschrieben wird. Diese Muskelhaftstelle liegt dicht unterhalb des Ligamentrandes und soll nach STENZEL (1963) der Abdruck eines modifizierten Fußmuskels sein, der heute dazu dient, die Lage der Kiemen zu kontrollieren und die Mundlappen zu bewegen.

b. Das Ligament und die Ligamentgrube

Das Ligament der Austern ist dreiteilig und meistens groß und langgestreckt. Es besteht aus einem mittleren Teil (CaCO_3 + Conchyolin; Struktur: faserig) und wird an beiden Seiten flankiert von zwei kleineren, lamellären Partien (nur Conchyolin). — Nur bei einem Teil der Exogyren, deren Ligament entsprechend der spiraligen Windung des Wirbels stark gestreckt und eingedreht wird, können sich die beiden Breitenzonen zurückbilden. Dementsprechend besteht die Ligamentgrube, die sonst ebenfalls dreiteilig ist, in diesem Fall nur noch aus einer einheitlichen, schmalen Rinne für das elastische Ligament (vgl. BEURLIN 1958).

II. 1.2. Die Schalenform

a. Die Anheftungsfläche

Die Haftfläche der Austern befindet sich am Wirbel der linken Klappe. Ihre Form ist abhängig von der Gestalt des Untergrundes, auf dem sie festgewachsen ist. Ihre Größe schwankt von Gattung zu Gattung, meistens auch von Art zu Art und ist häufig sogar innerhalb ein und derselben Art merklich verschieden. Die Form der Anheftungsfläche kann sich auf die Deckelklappe (rechte Klappe) „durchpausen“.

b. Der Wirbel

Seine Form ist bei den Ostreiden sehr unterschiedlich. Der Wirbel der meisten Lophen, Liostreen, Ostreen und Crassostreen liegt flach. Bei den Liostreen ist er dabei im allgemeinen recht kurz, bei den Lophen und Ostreen mäßig lang, und Crassostreen haben oft einen sehr langgestreckten Wirbel. Die Umbonalpartie der Gryphaeen und Pycnodonten ist etwa in der Medianebene eingerollt (also ungefähr planspiral) oder wenigstens stark eingekrümmt. Die Wirbelregion der Exogyren ist dagegen \pm flach trochospiral gewunden. Der Drehsinn des Umbo der Exogyren ist dabei immer opisthogyr, während der Wirbel der anderen Ostreiden sich in dieser Beziehung sehr variabel verhält: Er kann opisthogyr, gerade, oder, wenn auch seltener, prosogyr sein. Besonders uneinheitlich gibt sich die Gruppe der Catinulae: Neben flachen, liostriden Vertretern mit ebenen, kurzem oder mäßig gestrecktem Wirbel treten gryphaeide Formen mit in der Medianebene eingekrümmtem und exogyroide Exemplare mit trochospiral-opisthogyr gewundenem Wirbel auf.

c. Das Verhältnis zwischen den linken und rechten Klappen der Austern

Die linke Klappe der Ostreiden ist in der Regel größer oder voluminöser als die rechte Klappe. Bei einem Teil der Muscheln wölbt sich die linke Klappe (zumindest deren Rand) auf, vom Meeresboden weg, und wird damit größer als die flachere Deckelklappe. Andere Austern zeigen verstärktes Dickenwachstum der linken Klappe, so daß diese hierdurch der voluminösere Teil der Schale wird. — *Lopha marshi* nimmt

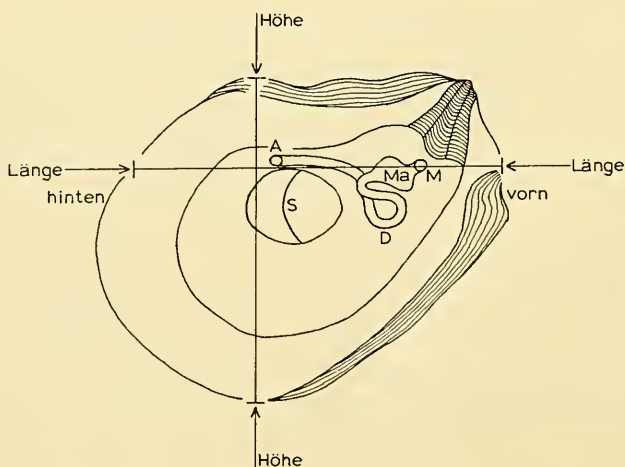


Abb. 1. Länge und Höhe bei einer rezenten Ostrea. Blick in die linke Klappe. A = After, D = Darm, M = Mundöffnung, Ma = Magen, S = Schließmuskelabdruck (schematisch).

eine gewisse Sonderstellung ein. Ihre linke Klappe kann sowohl stärker gewölbt als auch dicker sein als die rechte; daneben treten aber auch Formen auf, deren beide Klappen sich in dieser Beziehung praktisch nicht voneinander unterscheiden. — Ein weiterer Sonderfall ist die dünnchalige *Liostrea roemeri*, bei der die Unterklappe flach und die rechte kräftig gewölbt ist.

d. Die Abmessungen der Schalen

Während die Tiefe der Austernschalen („inflation“) in Abhängigkeit von der Wölbung der Klappen ziemlich unterschiedlich ist, bleibt der Umriß in der Ebene der Schalenkommissur bei allen Ostreiden ähnlich: Alle sind ziemlich hoch und nach hinten in die Länge gestreckt. Dabei wird unter der Länge die Linie verstanden, welche die vordere Ecke der Ligamentgrube und den Dorsalrand des Schließmuskelabdruckes berührt. Diese Linie entspricht ziemlich genau der geraden Verbindung von Mund und After bei rezenten Austern. Die Höhe ist dann die größte Ausdehnung der Schale senkrecht zur Länge (s. Abb. 1).

II. 1.3. Die Schalendicke

Die Ostreiden sind im Regelfall relativ dickschalig. Jedoch bestehen zwischen den einzelnen Gattungen und Arten ganz beträchtliche, innerhalb der Arten immerhin noch beachtenswerte Unterschiede (s. S. 28). Ausgesprochen dünnchalig im Verhältnis zu den anderen Austern ist nur *Liostrea roemeri*.

II. 1.4. Die Schalenkultur

Die Schalen der Ostreiden sind teils radial berippt, teils gewellt oder glatt, beziehungsweise mit konzentrischen Wülsten versehen. — Rippen tragen die kräftig skulptierten Lophen, sowie ein Teil der Exogyren, Ostreen und Catinulen. Gewellt sind viele Ostreen und einige Liostreen. Eine \pm glatte Schale haben die meisten Exogyren, ein Teil der Pycnodonten, die meisten Liostreen und viele Catinulae, sowie die Gryphaeen. — Bei den Lophen ist die Skulptur so ausgeprägt, daß sich der Schalenrand verfaltet. Feinberippt sind dagegen *Exogyra virgula* und *Ex. columba* (letztere jedoch nur auf den älteren Partien des Wirbels), einige Catinulae und manchmal *Liostrea acuminata*. — Außerdem findet man auf den rechten Klappen vieler Ostreiden Radialstreifen.

II. 2. Die Gliederung der Schalen; Chemismus

Muschelschalen besitzen einen organischen und einen anorganischen Anteil. Organisch sind das Periostracum, das fossil kaum erhaltungsfähig ist, sowie Anteile des Ligamentes. Die übrige Schale ist aus CaCO_3 aufgebaut. — Bei den Ostreiden sind nur die Schicht unter dem Ligament und die karbonatischen Anteile seines mittleren Abschnittes, sowie die Haftschrift des Schließmuskels und (vermutlich) die des sogenannten „Quenstedtschen Muskels“ aragonitisch. Die gesamte übrige Kalkschale ist calcitisch.

Die Kalkschale der Austern ist in Schichten gegliedert. Ihre Abfolge kann wie nachstehend bezeichnet werden:

1. Die äußere Kalkschicht heißt *Außenostracum*. Diese wird aus einem Flüssigkeitsfilm (sogenannte extrapalliale Lösung) abgeschieden, der sich in einem Hohlraum (sogenannter extrapallialer Hohlraum) über dem Mantelrand befindet.

2. Die innere Schicht, das *Innenostracum*, wird aus der Flüssigkeit des extrapallialen Hohlraumes über der gesamten übrigen Manteloberfläche gebildet. — Das *Innenostracum* wird in Schnitten, die den Abdruck des Schließmuskels durchtrennen, durch die Muskelschicht (*Myostracum*) in einen äußeren und einen inneren Teil aufgespalten. Wird in dem Schnitt außerdem die Anheftungsstelle des „Quenstedtschen Muskels“ getroffen, so ist der innere Teil des *Innenostracums* seinerseits dicht unter dem Wirbel von einer feinen Linie, der Spur des „Quenstedtschen Muskels“, unterbrochen.

3. Die *Myostraca* sind die Schalenteile, an denen der Schließmuskel und der „Quenstedtsche Muskel“ befestigt sind. Die *Myostraca* werden von einer unter dem Muskel befindlichen Epithellage direkt, also ohne ein Zwischenschalten der extrapallialen Flüssigkeit, abgeschieden und zeichnen den Weg der Wanderung nach, den die Muskeln im Lauf der Ontogenie genommen haben.

STENZEL (1971) gliedert die Austernschalen in ein *Innenostracum* (= „inner ostracum“), das *Hypostracum* (das er selbst lieber als „adductor myostracum“ = Schließer-*Myostracum* bezeichnet wüßte) und ein *Außenostracum* (= „outer ostracum“). Außen- und *Innenostracum* sind nach seiner Darstellung durch das *Hypostracum* voneinander getrennt. — Diese Gliederung erscheint mir insofern nicht ganz zweckmäßig, als nach STENZELS Einteilung das *Außenostracum* der Austernschalen immer aus mindestens zwei Schichten mit verschiedener Struktur aufgebaut wäre, sofern die prismatische äußerste Schalenschicht erhalten ist. Der innere Teil des STENZELSchen *Außenostracums* hätte dazu in allen Austernschalen dieselbe Grundstruktur wie das *Innenostracum*.

II. 3. Die Schalenstruktur

II. 3.1. Die beiden Austern vertretenen Grundstrukturen

a. Die kompakt-lamelläre Struktur

Schalenschichten, die kompakt-lamelläre Struktur besitzen, bestehen aus einer Vielzahl von dünnen Lamellen, die untereinander und zur Innenfläche der betreffenden Schalenschicht \pm parallel angeordnet sind. Zwischen zwei Anwachslinien (genauer: Anwachflächen) liegen in der Regel mehrere Lamellen, so daß man den Schalenabschnitt zwischen zwei solchen Flächen als lamelläre Lage bezeichnen kann. Die Lamellen sind ihrerseits aus vielen, sich dachziegelartig überlappenden Feinlamellen (sheets) zusammengesetzt, die dadurch entstehen, daß sich feinste längliche Täfelchen (laths) seitlich aneinanderlagern. Die Täfelchen sind einige Zehntel micron dick und höchstens wenige micron breit, ihre beobachtete Länge liegt maximal bei ca. 10–15 micron. Die tatsächliche Länge der laths ist, da sich die Feinlamellen überlappen, noch nicht gemessen worden. Die Grenzflächen der Täfelchen sind mehr oder minder regelmäßig mit organischem Material besetzt. Zum Teil tritt außerdem auch innerhalb der laths organische Substanz auf (zum Feinbau lamellärer Strukturanteile vgl. auch TAYLOR et al. 1969).

Wie die Abbildungen 2 und 3 verdeutlichen, zeigen die Täfelchen einer Feinlamelle eine auffällige Parallelorientierung ihrer langen Achsen. Die Richtung der Längsachsen der laths in aufeinanderfolgenden Feinlamellen kann jedoch abweichend sein (vgl. TAYLOR et al. 1969, S. 31 ff. und Tafel 6, Fig. 1).

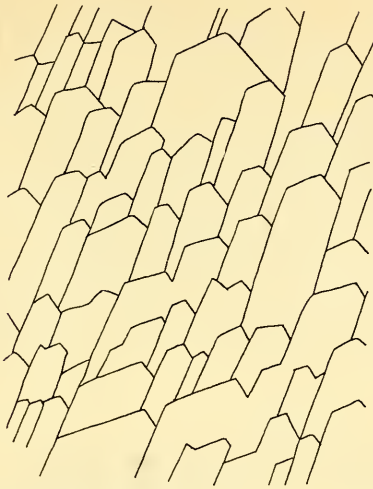


Abb. 2. Die Innenflächen der lamellären Schicht bei *Hyotissa* ($\times 4900$). Die Calcittäfelchen sind seitlich aneinander gelagert und überlappen sich in der Richtung zum oberen Rand der Skizze. Die Laths wachsen etwa in dieselbe Richtung (nach TAYLOR et al. 1969).

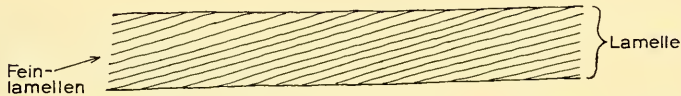


Abb. 3. Schematischer Radialschnitt durch eine Lamelle (Winkel zwischen Lamellengrenzen und Feinlamellen überhöht).

b. Die linsig-lamelläre Struktur

Das linsig-lamelläre Bauprinzip ist eine zusammengesetzte Struktur. Sie unterscheidet sich von kompakt-lamellären Schalen dadurch, daß die Lamellen, bzw. die lamellären Lagen, nicht mehr überall untereinander parallel verlaufen, sondern sich streckenweise voneinander abheben, so daß zwischen ihnen linsige Hohlräume entstehen. Diese Hohlräume sind aber in der Regel nicht wirklich leer, sondern gefüllt mit einer leichten und pulverigen Substanz („chalky layer“; „couche crayeuse“). Die Substanz ist weiß oder gelblich und zeigt unter dem Mikroskop in Dünnschliffen eine Struktur, die etwa quer zur Längsachse (bzw. den beiden langen Achsen) des linsigen Hohlraumes verläuft (Tafel 4, Fig. 1 u. 2). Bei der Betrachtung unter dem Elektronenraster-Mikroskop stellte ich fest, daß die „kreidige“ Substanz dieser Linsen aus einem engmaschigen dreidimensionalen Netzwerk von feinen Calcit-Plättchen und Stäbchen besteht, die so angeordnet sind, daß die Richtung senkrecht zu der Längen- und Breitenstreckung der Linsen besonders betont wird. Eine Längsgliederung der „kreidigen“ Linsen wird erreicht durch Flächen höheren organischen Gehalts, die im Dünnschliff als Pigmentlinien (Wachstumslinien) zum Ausdruck kommen (siehe auch Abb. 4–6).

Gesonderte Betrachtung verdienen die Pycnodonten, deren „chalky layers“ im Dünnschliff nicht querstrukturiert, sondern mit einem wabenförmigen Muster erscheinen. Dieses Wabenmuster wird als Sonderfall, als Abwandlung der bei *Ostrea*,

Lopha und anderen Austern auftretenden Struktur der „kreidigen Linsen aufgefaßt und im Kapitel II. 3.2. b) eingehender behandelt.

c. Die prismatische Struktur

Wie ich feststellen konnte, ist bei einigen Ostreiden nur der äußere Abschnitt des Innenostracums der Schale lamellär aufgebaut, während der umfangreichere innere Teil überwiegend aus Prismenlagen zusammengesetzt ist (und nicht, wie zum Beispiel MAJEWSKE (1969) angibt, aus kreuzlamellärer Substanz). Die Mächtigkeit der Lagen beträgt je nach Größe und Dicke der Schalen zwischen 1 und 3 mm, manchmal auch bis etwa 5 mm. Die Prismen stehen in dicken Lagen quer zu deren Begrenzungsflächen, in dünnen Schichten und in Wirbelnähe häufig schräg. Im Tangentialschnitt schwankt ihr Durchmesser in zentralen Schalenpartien von *Gryphaea arcuata*

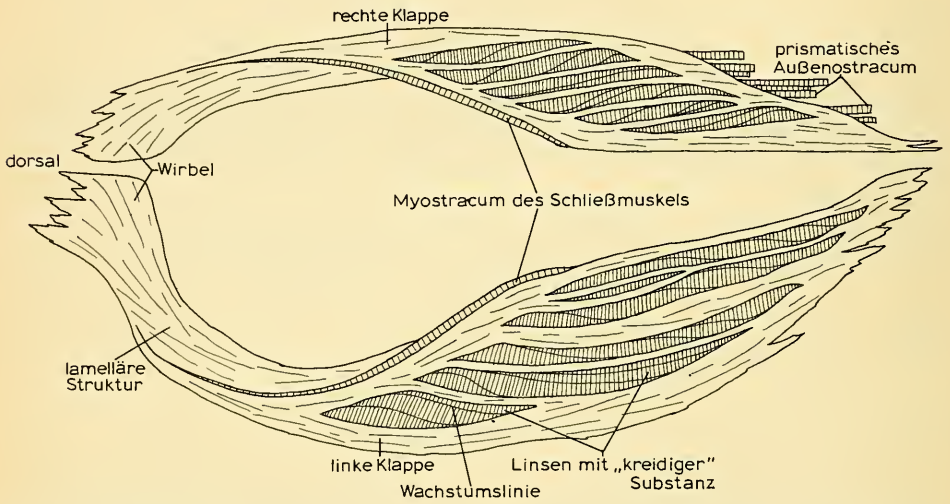


Abb. 4. Radialschnitt durch *Ostrea edulis*, mit lamellärer Struktur, „kreidigen“ Linsen und den Myostraca des Schließmuskels (verändert nach TAYLOR et al. 1969).

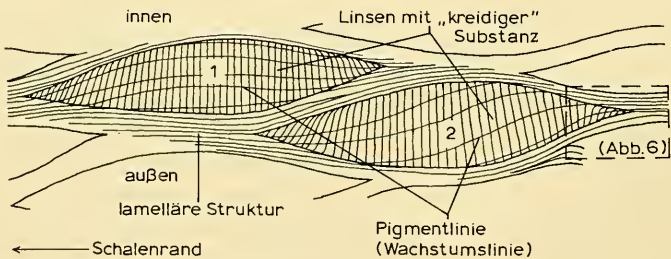


Abb. 5. Schematische Skizze der linsig-lamellären Struktur bei *Lopha marshi*. Man beachte den Verlauf der Wachstumslinien, die in den lamellären Schalenteil gedrängt nebeneinander liegen, in den Linsen jedoch größere Abstände zwischen sich haben. — Linse 1 und Linse 2 verdanken ihre unterschiedlichen Strukturen verschiedenen Bewegungen des schalenabscheidenden Mantelepithels: Bei Linse 1 hat sich das Mantelepithel etwa zentral von der äußeren Lamelle abgehoben; bei Linse 2 hat es sich bei der Bildung der „kreidigen“ Substanz in Richtung Schalenrand verschoben.

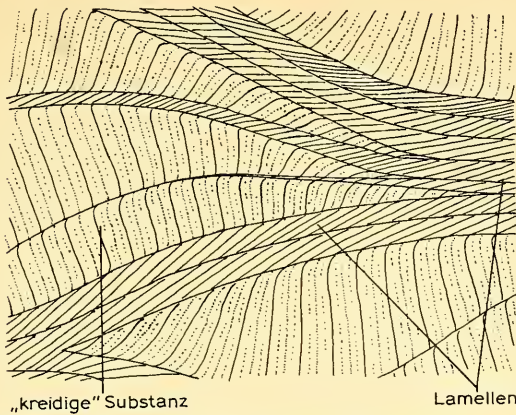


Abb. 6. Ausschnittvergrößerung aus Abb. 5. Die schematische Skizze zeigt Lamellen mit angedeuteter Feinlamellierung („Schrägschraffur“), die Linsen mit „kreibiger“ Substanz einschließen. Zu beachten ist, wie in den Zwickeln der Linsen die Strukturrichtung der „kreibigen“ Substanz in die der Feinlamellierung umbiegt.

zwischen 0,2 und 0,7 mm, wobei die Mehrzahl der Prismen einen mittleren Querschnitt von etwa 0,3 mm aufweist; ihr Umriss ist unregelmäßig polygonal, einspringende Winkel sind häufig zu beobachten. Die Länge der Prismen entspricht oft etwa der Dicke der prismatischen Lagen. Bei der Betrachtung der Dünnschliffe hat man aber, abgesehen von Schnitteffekten, den Eindruck, daß ihre Wände nicht immer zueinander parallel sind, sondern häufig in einem spitzen Winkel aufeinander zulaufen und manche Prismen scheinen sogar innerhalb ihrer Lage auszuweichen.

Verwirrend ist, daß die genannten prismatischen Lagen häufig sperrig überprägt sind und streckenweise Erscheinungen zeigen, die tatsächlich an kreuzlamelläre oder lamelläre Strukturen erinnern. Daß diese Schalenpartien jedoch ursprünglich prismatisch waren, bezeugen Anzeichen, die im Abschnitt II. 4.1. G) besprochen werden sollen.

Zusätzlich zu dem oben Gesagten lassen die Ostreiden oft einen weiteren prismatischen Schalenanteil beobachten: das Außenostracum. Diese Schicht war in den untersuchten Dünnschliffen fast immer bräunlich pigmentiert und meistens durch eine dünne, dunkle Lage von der übrigen Schale getrennt. — Das Außenostracum scheint fossil nicht gut erhaltungsfähig zu sein; wo es noch zu finden ist, da beschränkt sich sein Vorkommen meistens auf den Schalenrand der rechten Klappe, den es in sich dachziegelartig überlappenden, dünnen und schlanken konzentrischen Streifen bedeckt. Nur selten überzieht es die ganze Außenseite der rechten Klappe. —

Das Außenostracum ist allerdings nicht auf die rechte Klappe beschränkt, wie MAJEWSKE (1969), TAYLOR et al. (1969) und andere Autoren angeben. Mindestens bei *Gryphaea „lituola-dilatata“* (s. Kap. VI) habe ich es auf beiden Klappen beobachtet. Darüber hinaus sind auch zum Beispiel auf manchen Klappen von Liostreen Strukturen zu erkennen, die möglicherweise Reste einer solchen Schicht darstellen. —

Prismatische Struktur hat ferner das Myostracum des Schließmuskels. Diese Schalenschicht, die in der Regel ebenfalls bräunlich pigmentiert vorliegt, ist im Gegensatz zum calcitischen Außenostracum jedoch aus Aragonit-Prismen zusammengefügt.

II. 3.2. Die Entstehung der Strukturen

a. Die kompakt-lamelläre Struktur

Wie schon im Abschnitt II. 3.1. a) beschrieben wurde, formt sich eine lamelläre Schalenschicht aus feinsten Täfelchen (laths), die durch ihre zeitliche Aneinanderreihung Feinlamellen (sheets) bilden; die sheets bauen zusammen eine Lamelle auf, diese wiederum durch Gruppierung mit anderen Lamellen eine lamelläre Schalenschicht.

Eine Schicht, die ausschließlich aus Lamellen zusammengesetzt ist und keine linsigen Hohlräume aufweist, verdankt ihre Entstehung nach meinen Beobachtungen einem \pm gleichmäßigen, flächigen und relativ langsamen Wachstum der Schale. Dies heißt aber nicht, daß die Intensität der Schalenabscheidung zu jeder Zeit an allen Orten des extrapallialen Hohlraums gleich stark gewesen sein muß, sondern nur, daß sie nicht über längere Zeiträume hinweg stark unterschiedlich war. — Wie die Dünnschliffe zeigen, deckt sich die Ausdehnung der Lamellen im allgemeinen nicht mit der Größe der Schaleninnenfläche, die sie ja einmal bildeten; d. h. die jüngste Lamelle ist flächenmäßig nicht mit der jüngsten Innenfläche der Schale (bzw. Klappe) identisch, sondern sie ist kleiner. Im Schliffbild kommt das dadurch zum Ausdruck, daß die Lamellen linsig auskeilen. — Auf die Substanz-Abscheidung bezogen heißt das, daß zur selben Zeit einige Stellen des Mantelepithels mehr CaCO_3 zur Absonderung brachten als andere Stellen, so daß die Lamellen in ihrer Dicke schwanken, oder sogar nach einer Seite auskeilen können. Im Extremfall findet also in einem Teil der Schale eine Wachstumsunterbrechung statt, während in anderen Partien das Mantelepithel in Bezug auf die Karbonatproduktion aktiv bleibt oder diese nach kürzerer Abscheidungsunterbrechung reaktiviert. Klingt in letzterem Fall dann diese Aktivität schon wieder aus, während in der übrigen Schale die Wachstumsunterbrechung noch anhält, so beobachtet man im Schliff ein Aufspalten einer Anwachsline in zwei Äste, die eine Zeitlang nebeneinander herlaufen, um schließlich wieder zu verschmelzen. In die linke obere Ecke der Abb. 7 ist eine Wachstumsline eingezeichnet, die „blind“ endet, sich also nicht in den rechten Teil der Skizze fortsetzt, wie man vermuten sollte. Sie repräsentiert im Grunde nichts anderes, als die oben beschriebene Erscheinung; während nämlich im rechten Teil der skizzierten Lamelle die Abscheidung von CaCO_3 \pm gleichmäßig den Absatz von organischem Material überwog und sich daher keine oder nur sehr schwache Pigmentlinien abzeichnen, fand in ihrem linken Abschnitt kurzfristig eine Wachstumsunterbrechung statt. Die Abscheidung von Calcit blieb also zeitweilig hinter der des organischen Materials zurück, so daß sich eine gut sichtbare Pigmentlinie bildete. Später setzte dann wieder „normales“ Schalenwachstum ein. — Solche Wachstumsunregelmäßigkeiten scheinen sich jedoch nur in der

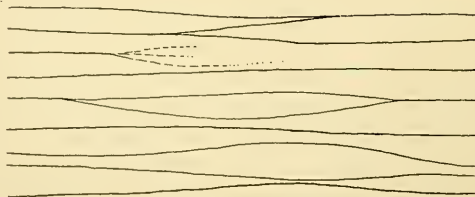


Abb. 7. Schematische Skizze von linsig auskeilenden Lamellen (Schnittbild)

Bildung von feineren Pigmentlinien niederzuschlagen. Die Spuren größerer Wachstumsunterbrechungen, das heißt kräftige Anwachsflächen, die auf der Schalenaußenseite mit bloßem Auge sichtbar sind, enden, soweit ich beobachten konnte, nie blind.

b. Die linsig-lamelläre Struktur

Ostreiden, die diese Struktur haben, wachsen nicht kontinuierlich, sondern ungleichmäßig schnell: Der lamelläre Strukturanteil wächst langsam und gemäß den Mechanismen, die im vorigen Abschnitt besprochen wurden. Entsprechend seinem langsamen Wachstum liegen in ihm die Anwachsflächen dicht beieinander. Die lockere „kreibige“ Substanz in den Linsen wächst erheblich schneller, wie ihre weit auseinanderliegenden Pigmentflächen beweisen. — Austern also, deren Schale linsig-lamellär aufgebaut ist, konnten mindestens zeitweilig sehr rasch in die Dicke wachsen. Diese Fähigkeit machte es ihnen möglich, schnell Wachstumsunregelmäßigkeiten und -behinderungen auszugleichen, die die Umwelt ihnen aufzwang.

Die Entstehung der Linsen und ihrer Füllung kann folgendermaßen erklärt werden: Wenn das Mantelepithel bislang die Abscheidung lamellärer Schalensubstanz veranlaßt hatte, indem es die chemischen Bausteine in der extrapallialen Flüssigkeit (Ca^{2+} , CO_3^{2-} , H_2O , organische Substanzen) in dem dazu notwendigen Konzentrationsverhältnis erhielt, so konnte ein Funktionswechsel eines Epithelabschnittes relativ unvermittelt in einem Teil der extrapallialen Lösung andere Konzentrationsbedingungen herbeiführen. In welche Richtung diese Veränderung der extrapallialen Flüssigkeit ging, läßt sich einem Aufsatz von RANSON (1941) entnehmen. RANSON schreibt, daß die „kreibige“ Substanz aus einem Schleim (mucus) entsteht, indem durch Wasserentzug aus diesem Mucus Calcit auskristallisiert, während TAYLOR, KENNEDY & HALL (1969) im Zusammenhang mit der Bildung von kompakteren Schalenteilen, wie zum Beispiel lamellären und prismatischen Schichten, von einer extrapallialen Flüssigkeit sprechen. Der Vergleich dieser beiden Arbeiten scheint mir darauf zu deuten, daß die „kreibige“ Substanz aus einem Schleim auskristallisierte, in dem die kalkigen Bestandteile in einer geringeren Konzentration vorlagen als in der extrapallialen Lösung, aus der die Täfelchen der Lamellen abgeschieden wurden. Während die Iaths der Lamellen sich praktisch ohne Zwischenraum dicht aneinander lagerten, blieben zwischen den kalkigen Bausteinen der „kreibigen Schichten“ mit organischem Schleim gefüllte Räume, so daß nach der Entwässerung des Mucus ein lockeres, unregelmäßiges, dreidimensionales Netzwerk („Gitter“) von Calcit-Kristallen und organische Reste übrigblieben. RANSON (1941) sieht zwischen der ostreiden Linsenfüllung und der, die in Pycnodonten-Schalen gefunden wird, keinen prinzipiellen Unterschied, obwohl sie im Schliff verschiedene Struktur zeigen: Wie schon erwähnt, erscheint die „kreibige“ Substanz der Ostreen. Lophen u. a. im Dünnschliff querstrukturiert, während die der Pycnodonten wabenförmiges Muster hat. Nach RANSON ist die chemische Zusammensetzung des Mucus für diese strukturellen Unterschiede verantwortlich. — Elektronenraster-mikroskopische Untersuchungen unterstützen die Auffassung von der grundsätzlichen Gleichheit dieser beiden Strukturen: Beide besitzen gitterähnlichen Aufbau; nur ist bei den Pycnodonten die Maschenweite des „Gitters“ größer als bei *Ostrea*, *Lopha* usw. und bei den letzteren die Komponente in Richtung der Schalendicke (Querstruktur) stärker betont.

Die Form der Linsen ist bei den verschiedenen Austerngruppen etwas unterschiedlich; sie kann zudem auch innerhalb ein und derselben Schale variieren: Die Linsen

können ihre größte Dicke entweder zentral oder exzentrisch haben (vgl. Abb. 5). Dies hängt davon ab, ob sich das Mantelepithel bei der Bildung der Linse zentral von der bereits bestehenden Lamelle abhebt oder sich währenddessen seitlich (meistens in Richtung Schalenrand) verschiebt.

c. Die prismatische Struktur

Nach TAYLOR et al. (1969), entstehen Schalenschichten mit prismatischem Aufbau, indem aus der extrapallialen Lösung (bzw. bei den Myostraca: vom Mantelepithel) flache Karbonatplättchen abgeschieden werden, die sich mit ihren Ober- und Unterflächen („Basisflächen“) aneinanderlegen und damit nach und nach zum Entstehen säulenförmiger Prismen führen. Wie ich bei den untersuchten Austern beobachten konnte, sind diese säulenförmigen Strukturelemente im Dünnschliff hauptsächlich dadurch zu erkennen, daß jedes Prisma von einer dunklen, dünnen organischen Membran umgeben ist. Die Zusammensetzung der Prismen aus vielen einzelnen Plättchen wird durch querlaufende Pigmentlinien (Wachstumslinien) angedeutet. Da die Basisflächen dieser Täfelchen Wachstumsflächen sind, also parallel der jeweiligen Schaleninnenfläche verlaufen, erstrecken sich die Längsachsen der Prismen in der Regel senkrecht zur Innenfläche des Gehäuses (s. Abb. 8).

Meine Untersuchungen zeigen ferner, daß die Prismen des Außenostracums und der Muskelschicht der Austern im allgemeinen gerade sind; das heißt: zwar können die hohen Wände, die sozusagen den Schaft der Prismen bilden, unter einem spitzen Winkel aufeinander zulaufen, ihre Längsachse weist jedoch nur sehr selten Krümmungen auf. Die säuligen Strukturelemente dagegen, welche ich in inneren Schalenschichten von *Exogyra columba* und bei Gryphaeen beobachtet habe, sind in der Nähe der Grenze zu einer lamellären Schalenschicht meistens deutlich gekrümmt. Ihre Längsachsen biegen dort allmählich in die Richtung um, die der Feinlamellierung der foliösen Schicht entspricht: Die Prismen gehen in die Feinlamellen über, was auf

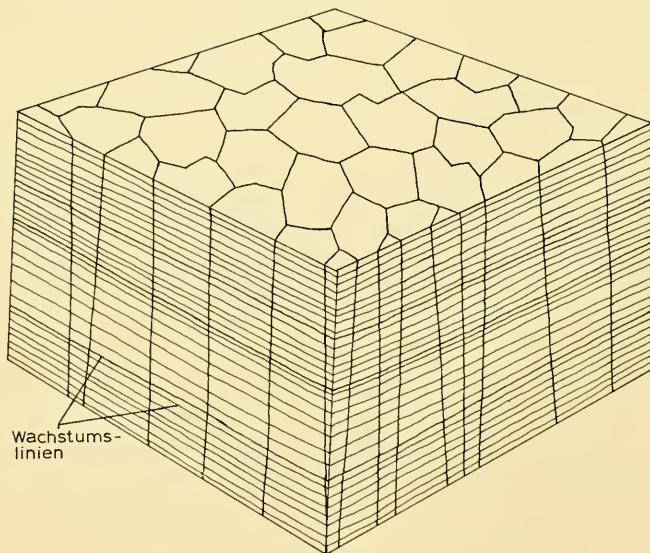


Abb. 8. Schematisches Blockbild einer prismatischen Schalenschicht. Etwa $\times 30$. (Verändert nach TAYLOR et al. 1969).

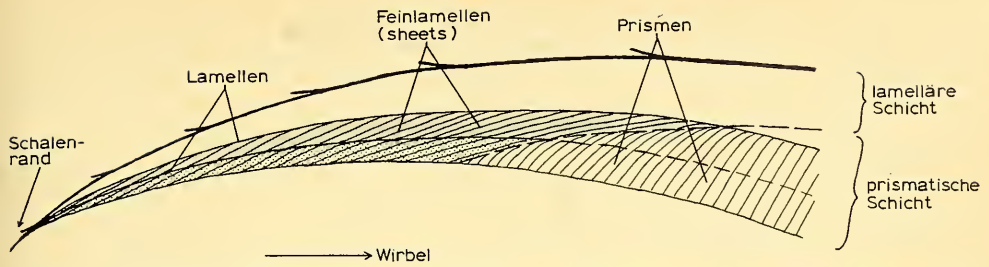


Abb. 9. Die Grenze zwischen einer lamellaren und einer prismatischen Schalenschicht (schematisch; Winkel überhöht).

die Vergleichbarkeit der Täfelchen (laths) der Feinlamellen und der Plättchen hinweist, welche die Prismen zusammensetzen. Wie sich aus den sheets Lamellen bilden, so fügen sich die Prismen zu Lagen zueinander. Die Unterschiede bestehen darin, daß die sheets zu den Lamellengrenzen nur in einem sehr spitzen Winkel stehen, während der Winkel zwischen den Prismen und den dazugehörigen Wachstumsflächen im allgemeinen gegen 90° beträgt und darin, daß die prismatischen Lagen dicker sind als die Lamellen (s. Abb. 9).

Wie der Vergleich zwischen rechten und linken Klappen von *Gryphaea* (bzw. *Exogyra columba*) zeigt, wachsen die prismatischen Schalteile schneller in die Dicke als die lamellären. Die linke, zum größten Teil prismatische Klappe von *Gryphaea arcuata* zum Beispiel ist in der Regel etwa dreimal so dick wie die rechte, lamelläre Klappe desselben Exemplars. Da beide Klappen aber in gleicher Zeit gebildet werden, muß die linke Klappe also dreimal so schnell gewachsen sein wie die rechte.

Über die Wachstumsgeschwindigkeit des Außenostracums läßt sich nichts aussagen. Diejenige der Myostraca dürfte der der benachbarten Schalenschicht etwa entsprechen.

II. 4. Die systematische Erfassung der Strukturen

Untersucht man die Schalenstrukturen von Austern, so sieht man zunächst, daß einige Gruppen linsigen und andere einen relativ kompakten Bau haben. Man wird sie daher erst einmal in zwei Struktureinheiten einordnen, deren eine durch einen deutlich linsigen Bau und deren zweite durch eine \pm kompakte Schale ausgezeichnet ist. Bei Betrachtung einer größeren Anzahl von Schalen bemerkt man jedoch, daß diese Unterteilung in zwei Einheiten der Wirklichkeit nicht gerecht wird, insofern nämlich, als es offensichtlich keine Austerngruppe gibt, bei der nicht auch einzelne Exemplare mit einem oder wenigen linsigen Hohlräumen in den Schalen vorkommen können. Man wird deshalb eine differenzierte Gliederung vornehmen müssen, etwa eine, die sich aus 5 Strukturkreisen zusammensetzt (s. Tab. 1). Im Laufe der weiteren Untersuchungen schälen sich darüber hinaus noch zusätzliche Strukturunterschiede heraus, nämlich:

1. Die (strukturellen) Schalenhohlräume können ostreid oder pycnodontid verfüllt sein. Ostreide Füllung, also Linsen mit querstrukturierter „kreidiger“ Substanz, ist die Regel. Sie wird bei Lophen, Exogyren, Ostreen und Crassostreen beobachtet. Nur die Pycnodonten haben wabenförmig gemusterte Linsensubstanz, sowie einige Kreide- und Tertiär-Austern, die nach ihrer Schalenmorphologie bislang als „*Ostrea*“

Gruppe 1 vorherrschend linsige Struktur	Gruppe 2 linsig zu kompakt ca. 1:1	Gruppe 3 mehrere strukturelle Hohlräume	Gruppe 4 einen oder wenige linsige Hohlräume	Gruppe 5 keine strukturellen Hohlräume
<i>Lopha marshi</i> u. a. Lophen	Lophen	<i>Lopha gre-</i> <i>garea</i> u. a. Lophen		
Exogyren	Exogyren	<i>Exogyra-</i> <i>couloni</i> u. a. Exogyren	Exogyren	Exogyren
Pycnodonten	Pycnodonten	Pycnodonten		
Ostreen	Ostreen	Ostreen		
			Catinulen	Catinulen
			Liostreen	Liostreen
			Gryphaeen	Gryphaeen

Tab. 1. Die Verteilung der Ostreiden auf 5 Strukturgruppen (Hauptvorkommen gesperrt). Ausgewertet wurden alle auf die Schalenstruktur untersuchten Exemplare.

bestimmt wurden. Daneben kommen bei den Ostreiden leere Linsen vor, die nie mit Schalensubstanz versehen waren, sondern ursprünglich wahrscheinlich Flüssigkeit enthielten.

Wie die seltenen strukturellen Hohlräume der Liostreen, Gryphaeen und Catinulen aufgebaut waren, läßt sich nicht eindeutig bestimmen. Sie sind heute zumeist drusig mit Pflastercalcit zugewachsen und geben keine Auskunft darüber, ob sie überhaupt jemals Schalensubstanz beherbergten oder nicht. Nur bei manchen Liostreen und Catinulen scheint es wahrscheinlich, daß die Linsen ursprünglich ostreid gefüllt vorlagen.

2. Kompakte Schalenteile können lamelläre oder prismatische Struktur besitzen. Lamelläre Schichten und das prismatische Außenostreum sind allen Ostreiden gemeinsam; prismatische Anteile am Innenostreum treten jedoch, wie schon erwähnt, nur bei Gryphaeen und *Exogyra columba* auf.

II. 4.1. Einzeldarstellungen

A. Die Struktur der Lophen (s. Tab. 2)

Die Lophen haben linsig-lamelläre Struktur, wobei die Hohlräume ostreid mit „kreidiger“ Substanz gefüllt und nur selten möglicherweise unverfüllt waren. Der Querschnitt der Linsen ist meistens etwa symmetrisch (in der Mitte am höchsten). Sie werden von lamellären Lagen eingefast. Ebenso sind alle nichtlinsigen Schalenteile mit Ausnahme des prismatischen Außenostreums lamellär aufgebaut.

Die nachstehend angegebenen Strukturgruppen beziehen sich auf Tab. 1.

Systematische Einheit	Strukturgruppe 1	Strukturgruppe 2	Strukturgruppe 3	Strukturgruppe 4	Strukturgruppe 5
<i>Lopha marshi</i>	13	2	1	—	—
Formenkreis <i>Lopha</i> „gregarea“	11	4	8	—	—
<i>Lopha cristagalli</i>	—	1	1	—	—
„ <i>Ostrea</i> “ <i>haidingeriana</i>	—	—	1	—	1

Tab. 2. Die Verteilung der untersuchten Lophen auf die 5 Strukturgruppen (Anzahl der geschliffenen Exemplare).

1. *Lopha marshi*

Herkunft: überwiegend mittlerer Jura von SW-Deutschland, sowie mittlerer und oberer Jura von N-Frankreich. —

13 von insgesamt 16 geschliffenen Exemplaren dieser Art gehören der Gruppe 1 zu: Vorherrschend linsige Struktur; 2 gehören in die zweite Gruppe und nur 1 Exemplar ist überwiegend lamellär aufgebaut.

2. Der Formenkreis *Lopha* „gregarea“

Herkunft: Überwiegend oberer Jura von N-Frankreich und SW-Deutschland, sowie Kreide von N-Deutschland, S-Schweden und Frankreich.

Strukturgruppe 1: 11 geschliffene Stücke. In dieser Gruppe, bei der linsiger Bau überwiegt, sind in der Hauptsache gemäßigt sichelförmige Schalen zu finden (*Lopha gregarea*).

Strukturgruppe 2: 4 geschliffene Exemplare. Hierher gehören ebenfalls gemäßigt gestreckte und gemäßigt sichelförmige Stücke (*Lopha gregarea*)

Strukturgruppe 3: 8 geschliffene Stücke. Hier sind hauptsächlich breite (*Lopha solitaria*) und sehr langgestreckt sichelförmige Lophen (*L. rastellaris* u. a.) zu finden.

3. *Lopha cristagalli*

Herkunft unbekannt, rezent.

Eine Sonderstellung unter den Lophen nimmt die rezente *Lopha cristagalli* ein. Sie hat zwar *Lopha marshi*-ähnliche Skulptur (wenn auch oft Hohlstacheln, die bei *L. marshi* nicht beobachtet wurden) und linsig-lamelläre Struktur, jedoch sind die strukturellen Hohlräume ungefüllt. *Lopha cristagalli* scheidet also keine „kreidige“ Substanz ab, während das die übrigen Lophen regelmäßig tun.

4. Die triadischen Austern

Herkunft: Überwiegend obere Trias, Alpen.

Die von mir geschliffenen triadischen Austern sind morphologisch den Lophen ähnlich. — Von der Struktur sind bei vieren von insgesamt 6 geschliffenen Schalen nur lamelläre Reste erkennbar. Die Schalen der restlichen beiden Stücke, die aus den Kössener Schichten stammen, sind wesentlich besser erhalten: Bei der einen „*Ostrea*“ *haidingeriana* sind keine strukturellen Hohlräume angeschnitten; sie ähnelt struktur-

mäßig den Liostreen des Jura. Die andere „O.“ *haidingeriana* ist zum überwiegenden Teil sehr schön regelmäßig lamellär, jedoch befinden sich in ihren Rippen fast immer linsenähnliche Hohlräume, die zum Teil heute noch mit einer Substanz gefüllt sind, welche die Struktur der ostreiden „kreidigen“ Linsen aufweist. Vergleichbare Strukturen in den Rippen zeigen viele Lophen; die „O.“ *haidingeriana* läßt sich also sowohl morphologisch als auch im Schalenbau gut mit den Lophen vergleichen.

B. Die Struktur der Exogyren (s. Tab. 3)

Die Exogyren haben zum überwiegenden Teil linsig-lamellären Schalenbau. Allerdings ist der Anteil der Linsen an der Schale im Durchschnitt geringer als bei den Lophen. Es gibt aber auch Formen, die wenige oder sogar keine strukturellen Hohlräume aufweisen. — Die Linsen der Exogyren sind allen Anzeichen nach zum großen Teil ursprünglich mit ostreider „kreidiger“ Substanz verfüllt gewesen. Nur in einige Hohlräume (vor allem der kleinen Exogyren) ist offensichtlich nie Schalensubstanz abgeschieden worden. — Die Wände der Linsen bestehen wie bei den Lophen aus lamellären Lagen. Ebenso sind die kompakten Schalentile (außer dem Außenstracum) lamellär aufgebaut. Die Ausnahme ist *Exogyra columba*; ihr Innenstracum ist zum überwiegenden Teil prismatisch.

Systematische Einheit	Strukturgruppe 1	Strukturgruppe 2	Strukturgruppe 3	Strukturgruppe 4	Strukturgruppe 5
<i>Exogyra nana</i>	1	—	1	5	1
<i>Exogyra virgula</i>	—	—	—	2	2
<i>Exogyra arietina</i>	—	1	—	—	1
<i>Exogyra conica</i>	—	—	—	—	1
<i>Exogyra couloni</i>	—	2	6	—	—
<i>Exogyra aquila</i>	1	—	1	—	1
<i>Exogyra flabellata</i>	—	2	1	—	—
<i>Exogyra digitata</i>	—	1	—	—	—
<i>Exogyra intricata</i>	—	—	1	—	—
<i>Exogyra laciniata</i>	—	—	1	—	—
<i>Exogyra columba</i>	—	—	—	1	3

Tab. 3. Die Verteilung der untersuchten Exogyren auf die 5 Strukturgruppen (Anzahl der geschliffenen Exemplare).

Es zeigen sich folgende Gruppierungen:

1. Die kleinen Exogyren (*Ex. nana* und *Ex. virgula*, überwiegend oberer Jura, Frankreich; *Ex. arietina*, Kreide, Nordamerika; und andere):

Sie bilden im allgemeinen wenige Schalenhohlräume. Nur *Ex. nana* weist relativ häufig Linsen auf. Diese sind hauptsächlich im Wirbel und am Schalenrand zu finden.

2. Die großen Exogyren (*Ex. couloni*, Unterkreide, N-Deutschland, Lothringen, Alpen und S-Afrika; *Ex. flabellata*, Oberkreide, Frankreich und Algerien; u. a.):

Die größeren Exogyren der Kreide zeigen in der Regel wesentlich mehr strukturelle Hohlräume als die kleinen Exogyren: 1 geschliffenes Exemplar besteht zum überwiegenden Teil aus linsiger Struktur, 6 etwa zur Hälfte und 8 große Exogyren sind hauptsächlich lamellär, besitzen jedoch mehrere strukturelle Hohlräume. — Besonders durch solche Hohlräume ausgezeichnet ist die dorsale Hälfte der linken Klappe von *Ex. couloni*; doch weisen von 8 geschliffenen Stücken nur 2 eine Struktur auf, bei der linsige und lamelläre Schale sich insgesamt etwa die Waage halten. Die anderen 6 sind vorherrschend lamellär, aber die Linsen machen noch einen beträchtlichen Prozentanteil der Schale aus (ca. 25—35 % in der linken Klappe; in der rechten Klappe etwas weniger).

3. *Exogyra columba* nimmt eine Sonderstellung ein (Herkunft: überwiegend Cenoman, N-Deutschland):

Ihre Schale besteht zum volumenmäßig größten Teil aus prismatischer Substanz, die an vergleichbare Lagen bei Gryphaea erinnert. Nur die äußere Schicht des Innenostracums der linken Klappe, die sehr dünn ist und das Innenostracum der rechten Klappe sind lamellär aufgebaut. — Drei von vier geschliffenen Schalen sind ohne strukturelle Hohlräume. Das vierte Exemplar besitzt in der äußeren dorsalen Hälfte der linken Klappe eine große, langgestreckte Linse, die ostreid mit „kreidiger“ Substanz gefüllt ist.

C. Die Struktur der Pycnodonten (s. Tab. 4)

Herkunft: Überwiegend Oberkreide, N-Deutschland.

Die Struktur der Pycnodonten ist ausnahmslos linsig-lamellär; jedoch zeigt, wie schon mehrfach erwähnt, die Substanz, welche die strukturellen Hohlräume füllt, wabenförmiges Muster. Aber auch die lamellären Schalenteile sind zum Teil etwas anders aufgebaut als die der Liostreen, Lophen usw.: Die Lamellen sind häufig etwas

Systematische Einheit	Strukturgruppe 1	Strukturgruppe 2	Strukturgruppe 3	Strukturgruppe 4	Strukturgruppe 5
<i>Ostrea</i>	1	2	2	—	—
„ <i>Ostrea</i> “ mit pycnodontider Struktur	2	2	—	—	—
<i>Pycnodonte</i>	2	1	2	—	—

Tab. 4. Die Verteilung der echten Ostreen, pycnodontid strukturierten „Ostreen“ und Pycnodonten auf die 5 Strukturgruppen (Anzahl der geschliffenen Exemplare).

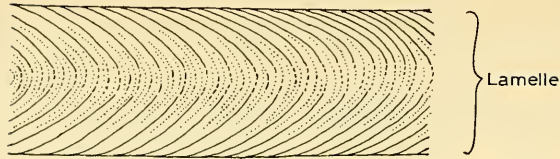


Abb. 10. Das Umbiegen der Feinlamellen in einigen Schalenpartien der Pycnodonten (schematisch).

dicker und die Feinlamellierung scheint bei einem Teil der Pycnodonten an einigen Stellen innerhalb der Lamellen umzubiegen (Abb. 10, vgl. Abb. 3).

Dabei ist zu bedenken, daß alle untersuchten Pycnodonten-Schalen verkieselt waren, und nicht als selbstverständlich angenommen werden kann, daß die heute sichtbare Art der Feinstruktur der ursprünglichen Feinlamellierung entspricht. —

5 Exemplare dieser Gattung sind geschliffen worden. Zwei davon haben mehrere strukturelle Hohlräume, sind jedoch überwiegend lamellär, ein Stück besteht etwa zu einer Hälfte aus linsiger, zur anderen Hälfte aus lamellärer Schalensubstanz und zwei Schalen zeigen hauptsächlich linsige Struktur.

Eine *Pycnodonte* ist aus extrem gestreckten Hohlräumen aufgebaut. Diese sind so lang, daß man sie schon fast als Schichten oder Lagen auffassen möchte. Wirbel und Schalenrand sind wie die Einfassung der Linsen jedoch auch bei diesem Stück lamellär.

D. Die Struktur der Ostreen (s. Tab. 4)

In der Literatur wird die stratigraphische Reichweite der Gattung *Ostrea* vielfach mit Kreide bis rezent angesehen. Ich will deshalb in diesem Abschnitt auf die Schalenstrukturen aller Formen eingehen, die aus diesem Zeitraum stammen und als *Ostrea* etikettiert in meine Hände gelangten: 12 (geschliffene) Exemplare, von denen 9 aus der Kreide kommen und eins aus dem Oligozän. Zwei weitere Stücke sind rezent oder subrezent.

1. „Ostreae“ mit pycnodontider Struktur

Herkunft: Überwiegend Oberkreide, N-Deutschland und S-Schweden.

Die Vertreter dieser Gruppe besitzen zwar \pm die Morphologie einer echten *Ostrea*, aber die Schalenstruktur der Pycnodonten: Sie sind linsig-lamellär, wobei die Hohlräume wabenförmig gemusterte Substanz enthalten. Die Lamellen entsprechen aber eher denen der Liostreen, Lophen usw.: Ein Umbiegen der Feinlamellierung wie an einigen Stellen bei den echten (schüsselförmigen) Pycnodonten wurde hier nicht beobachtet. Allerdings ist auch die Verkieselung dieser Gruppe in der Regel nicht so stark. —

Zwei der geschliffenen Schalen haben wesentlich mehr linsigen als lamellären Aufbau; bei weiteren 2 Stücken halten sich linsige und lamelläre Anteile die Waage. — Besonders interessant ist ein weiteres Stück, das *Lopha marshi*-ähnlichen äußeren Gehäusehabitus zeigt und pycnodontide Struktur hat („*Lopha*“ *flabelliformis*, unteres Senon, Ystad/Schonen).

2. Die echten Ostreen

Herkunft: Kreide und Tertiär, Frankreich und Algerien, sowie rezent, französische Atlantikküste, Nordsee und Mittelmeer.

Diese zweite Gruppe ist durch 5 geschliffene Exemplare vertreten, von denen zwei aus der Kreide stammen, eines aus dem Oligozän; 2 weitere sind rezent. Diese 5 Austern besitzen sowohl die Schalenstruktur als auch \pm die Gehäusemorphologie der rezenten, echten *Ostrea*.

Die Struktur ist linsig-lamellär; die Linsen sind ostreid mit „kreidiger“ Schalen-substanz gefüllt. Die Lamellen entsprechen denen der Lophen, Liostreen usw. — Unterschiede zu den Lophen und *Exogyra couloni* zeigen die echten Ostreen in der Form der strukturellen Hohlräume: Während die der Lophen und von *Exogyra couloni* häufig im Querschnitt symmetrisch sind, also ihre größte Dicke etwa in ihrer Mitte haben, sind die der Ostreen meistens asymmetrisch.

Weitaus mehr linsige als lamelläre Struktur besitzt eine *Ostrea* (Kreide, El Kantara/Algerien), eine weitere von demselben Fundpunkt besteht aus etwa zur Hälfte linsiger Schale, ebenso wie eine *Ostrea* aus dem Oligozän von Dives (Frankreich). Die beiden rezenten Formen zeigen zwar eine größere Anzahl von strukturellen Hohlräumen, sind aber überwiegend lamellär aufgebaut.

E. Die Struktur der Catinulen (s. Tab. 5)

Herkunft: Überwiegend mittlerer Jura, SW-Deutschland.

Obwohl die Morphologie der Catinulae sehr unterschiedlich ist (sie sind *Liostrea eduliformis*-ähnlich flach bis *Exogyra*-ähnlich gewunden, berippt oder unberippt), treten sie mit \pm einheitlicher Schalenstruktur auf: Ihre Schale ist lamellär und überwiegend ohne linsige Hohlräume, wobei die lamellären Lagen im Wirbel oft etwas dicker sind als in der übrigen Schale. Die meisten Catinulen erinnern in ihrer Struktur an Liostreen, bei manchen ist der Schalenbau eher dem der kleinen Exogyren ähnlich.

Bei dreien von 9 geschliffenen Exemplaren wurden Hohlräume angeschnitten. Die anderen Stücke sind kompakt-lamellär. Prismatische Anteile des Innenostracums sind nicht beobachtet worden.

Systematische Einheit	Strukturgruppe 1	Strukturgruppe 2	Strukturgruppe 3	Strukturgruppe 4	Strukturgruppe 5
<i>Catinula</i>	—	—	—	3	6

Tab. 5. Die Verteilung der Catinulen auf die 5 Strukturgruppen (Anzahl der geschliffenen Exemplare).

F. Die Struktur des Liostreen (s. Tab. 6)

Herkunft: Überwiegend mittlerer Jura, SW-Deutschland und Schweiz; oberer Jura, NW-Frankreich und S-Deutschland.

Die Liostreen sind in der Regel rein kompakt-lamellär gebaut. Ihre Schalen bestehen aus lamellären Lagen und zeigen nur selten strukturelle Hohlräume. Wenn solche Hohlräume auftreten, dann meistens in Schalenknicken oder in der Nähe des Wirbels. Die Linsen der untersuchten Liostreen sind heute mit Pflastercalcit zugewachsen. Es ist daher nicht eindeutig zu entscheiden, ob sie ursprünglich leer oder mit Schalensubstanz gefüllt waren. Randliche Partien mancher Hohlräume deuten jedoch darauf hin, daß sich zumindest in einigen Linsen früher einmal ostreide „kreidige“ Substanz befand. — So wie bei den Catinulen sind die lamellären Lagen der Liostreen

im Wirbel, vor allem direkt unter der Ligamentgrube, in der Regel etwas dicker als in der übrigen Schale; und zwar sind sie bei gleichbleibender Anzahl von Anwachs-
linien um so dicker, je länger die Ligamentgrube ist. — Das Verdicken der lamellären
Lagen unter dem Ligamentfeld kann man auch bei anderen Ostreiden finden (Pycno-
donten, Ostreen, Exogyren und Lophen), nur fällt es dort nicht auf, weil ja mit den
strukturellen Hohlräumen sowieso Mächtigkeitsschwankungen der lamellären Lagen
verbunden sind.

Zwischen den gewölbten und flachen Liostreen treten verständlicherweise gering-
fügige Unterschiede in der Form und Anordnung der Strukturelemente auf. Die
Liostrea eduliformis des mittleren und die *Liostrea delta* des oberen Jura dagegen, die
morphologisch einander sehr gleichen, besitzen auch sehr ähnlichen Schalenbau. Den-
noch gibt es geringe Differenzen, die bei der Bestimmung von Liostreen-Schalen dien-
lich sein können:

Liostrea eduliformis wächst in ihrer späten Ontogenie häufig fast nur noch in die
Dicke. Demgemäß ist bei einer ausgewachsenen *L. eduliformis* das Myostracum des
Schließmuskels an seinem „Ausbiß“ oft besonders dick.

Liostrea delta zeigt in ihrem Alter kein ausgesprochen vorherrschendes Dicken-
wachstum der Schale; die Mächtigkeit ihres Schließer-Myostracums nimmt etwa kon-
tinuierlich zu. *Liostrea delta* weist aber oft eine andere Besonderheit auf, die sie von
L. eduliformis unterscheidet: Sie verdickt die lamellären Lagen unter dem „Ausbiß“
des Myostracums und stellt sie steiler. Diese dickeren Lagen sind heute nicht selten
etwas sperrig überprägt. — Das Verdicken der genannten Schalenteile geschieht nach
meinen Beobachtungen teils durch die Abscheidung einer größeren Anzahl von La-
mellen und Feinlamellen, zum Teil möglicherweise auch dadurch, daß die Fein-
lamellen einfach dicker werden. —

Bei *Liostrea delta* sind 7 von 8 Exemplaren rein kompakt-lamellär. Ähnlich bei
Liostrea eduliformis: 9 von 10 Stücken sind ohne einen linsigen Hohlraum. Alle 6
geschliffenen Exemplare von *Liostrea sandalina* sind ungestört kompakt-lamellär.
Unter 3 geschliffenen Stücken von *L. acuminata* hat eines wenige Linsen, dagegen
besitzen bei *Liostrea roemeri* 2 von 3 Exemplaren strukturelle Hohlräume.

Systematische Einheit	Struktur- gruppe 1	Struktur- gruppe 2	Struktur- gruppe 3	Struktur- gruppe 4	Struktur- gruppe 5
<i>Liostrea delta</i>	—	—	—	1	7
<i>Liostrea eduliformis</i>	—	—	—	1	9
<i>Liostrea sandalina</i>	—	—	—	—	6
<i>Liostrea acuminata</i>	—	—	—	1	2
<i>Liostrea roemeri</i>	—	—	—	2	1

Tab. 6. Die Verteilung der untersuchten Liostreen auf die 5 Strukturgruppen (Anzahl der geschlif-
fenen Exemplare).

G. Die Struktur der Gryphaeen (s. Tab. 7)

Herkunft: Überwiegend unterer Jura, SW-Deutschland und Elsaß-Lothringen; mittlerer Jura, S- und N-Deutschland; oberer Jura, Normandie und S-England.

Das Außenostracum der Gryphaeen liegt, wenn es fossil erhalten ist, wie bei den anderen Ostreiden mit prismatischer Struktur vor. — Das Innenostracum ist in den rechten Klappen im allgemeinen einschichtig und lamellär (nur bei *Gr. cymbium* kann die rechte Klappe der linken ähnlich sein); in den linken Gryphaeen-Klappen ist es jedoch zweischichtig wie bei *Exogyra columba*: Die äußere, dünne Schicht des Innenostracums ist lamellär, die innere, dicke aber zeigt, wenn sie nicht sperrig überprägt ist, prismatische Struktur. — Strukturelle Hohlräume treten bei den Gryphaeen nur sehr selten auf.

Die ursprüngliche prismatische Struktur habe ich bei einer ziemlich dickschaligen *Gr. cymbium* und bei den meist sehr dicken linken Klappen von *Gr. arcuata* gut beobachten können. Gryphaeen, deren linke Klappe relativ dünn ist (einige Exemplare von *Gr. „lituola-dilatata“*, *Gr. ferruginea* und *Gr. cymbium*), haben in dieser Klappe zwar ebenfalls einen lagigen Aufbau, jedoch sind die Lagen wesentlich weniger mächtig. Wahrscheinlich im Zusammenhang damit ist ihre Feinstruktur oft nicht mehr querprismatisch; stattdessen stehen die Prismen schräg wie am Übergang des prismatischen Innenostracums zur lamellären Schalenschicht bei *Gr. arcuata* (vgl. Abb. 9).

Bei den Gryphaeen irritiert oft die sperrige Überprägung des Innenostracums der linken Klappen und besonders der prismatischen Lagen. Dabei scheinen dünne, schrägprismatische Schichten (in äußeren Schalenpartien vorherrschend) zu einer feinen, unregelmäßig-sperrigen oder „pseudo-lamellären“ Rekrystallisation zu neigen

Systematische Einheit	Strukturgruppe 1	Strukturgruppe 2	Strukturgruppe 3	Strukturgruppe 4	Strukturgruppe 5
<i>Gryphaea arcuata</i>	—	—	—	—	8
<i>Gryphaea obliqua</i>	—	—	—	—	3
<i>Gryphaea cymbium</i>	—	—	—	—	3
<i>Gryphaea ferruginea</i>	—	—	—	—	2
<i>Gryphaea calceola</i>	—	—	—	—	1
<i>Gryphaea calceolaeformis</i>	—	—	—	—	1
<i>Gryphaea sublobata</i>	—	—	—	—	1
<i>Gryphaea „lituola-dilatata“</i>	—	—	—	—	6

Tab. 7. Die Verteilung der untersuchten Gryphaeen auf die 5 Strukturgruppen (Anzahl der geschliffenen Exemplare).

(keine echten Lamellen: zu unregelmäßig; keine durchziehenden Wachstumsflächen; in der Regel seitlicher Übergang in sperriges Muster). Dicke, querprismatische Lagen (hauptsächlich in zentralen Schalenpartien zu finden) zeigen dagegen Erscheinungen, die an Kreuzlamelläre Strukturen erinnern. Daß die Gryphaeen ursprünglich aber kein Kreuzlamelläres, sondern ein überwiegend prismatisches Innenostracum besaßen, geht aus folgenden Beobachtungen hervor:

1. Die „Kreuzlamellierung“ geht häufig seitlich, das heißt, innerhalb derselben Lage, in eine unzweifelhaft sperrige „Struktur“ über. Zwischen ausgeprägt sperrigem Muster und der „Kreuzlamellierung“ gibt es alle Übergänge.

2. In Schichtpartien, welche die prismatische Struktur erhalten haben, laufen \pm senkrecht zu den Längsachsen der Prismen viele feine Pigmentlinien, die kleinere Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit repräsentieren. Diese Pigmentlinien hören dort auf, wo die prismatische Struktur seitlich durch ein sperriges Muster oder „Kreuzlamellierung“ verdrängt wird. In der sogenannten „kreuzlamellären Struktur“ gibt es keine oder höchstens undeutliche Reste von Anwachsflächen. Das organische Pigment ist hier \pm statistisch auf das gesamte Muster, die ganze Fläche verteilt.

3. Zuweilen kommt es vor, daß eine Grenze, die bislang zwei Lagen mit verschiedener Orientierung der „Kreuzlamellierung“ voneinander getrennt hatte, plötzlich von einem Block dieses Musters durchsetzt wird, der beiden benachbarten Lagen gemeinsam angehört. In einem solchen Fall wird zudem die Grenzfläche zwischen beiden Lagen (Wachstumsfläche) in der Regel undeutlich (Knicke; Abbau des ursprünglich vorhandenen Pigmentgehaltes), so daß ohne Zweifel der „kreuzlamelläre“ Block als jünger angesehen werden muß als die Schichtung der Schale.

Ich halte daher die „kreuzlamelläre Struktur“ der Gryphaeen für eine sekundäre, spätere Bildung, die vielleicht mit einer diagenetischen Rekristallisation zusammenhängt, jedoch nicht die ursprüngliche Struktur darstellt. — In der normalerweise lamellären äußeren Schicht des Innenostracums treten zum Teil ebenfalls „kreuzlamelläre“ Schalenteile auf. Auch hier habe ich Zweifel an der Originalität dieser „Struktur“. —

„Kreuzlamelläre Strukturen“ bei den Liostreen und anderen Ostreiden sind mit Sicherheit auch sperrige Umbildungen oder Ausdruck täuschender Schnitteffekte.

III. Die Wertung der Merkmale

A. Die Monomyarität

Die Reduktion des vorderen Schließers ist keine Erscheinung, die bei den Austern neu auftritt, sondern ein Merkmal, welches sie von ihren Vorfahren, den Pteriomorphen, übernommen haben dürften.

B. Der „Quenstedtsche Muskel“

Der Abdruck dieses Muskels ist nach meinen Beobachtungen bei allen Austern zu finden, während er bei anderen Muscheln nicht auftritt. Er wird als ein für die Ostreiden typisches Merkmal angesehen. — Seine Größe scheint nicht nur zwischen den verschiedenen Arten und Gattungen zu schwanken, sondern auch innerhalb dieser systematischen Gruppen. Welche Gegebenheiten auf seine Gestaltung Einfluß nehmen, ist nicht bekannt.

C. Die Ligamentgrube

Die Dreiteilung des Ligaments ist eine bei den Muscheln häufig auftretende Erscheinung. Die besondere Art der Dreiteilung aber, bei der erstens alle drei Abschnitte in der Ebene der Schalenkommissur liegen und dazu zweitens der mittlere Teil, das Resilium, den breitesten Abschnitt in der ebenfalls ausgeprägt dreiteiligen Ligamentgrube einnimmt, ist eine charakteristische Ausbildung der Ostreiden: Sie ist mit Ausnahme einiger Exogyren, die nur noch die zentrale Grube besitzen (vgl. II. 1.1.b), bei allen Austern vertreten. Eine vergleichbare Anordnung kommt zwar auch bei der Unioniden-Gattung *Etheria* vor, ist dort allerdings durch ein äußeres Ligament ergänzt.

Gestalt und Größe des Austernligamentes sind grundsätzlich artspezifisch: Sie korrespondieren mit der Form, Größe und Dicke der Schalen der einzelnen Arten. Besonderen Einfluß auf seine Gestalt hat verständlicherweise die Form des Wirbels: Ist er flach und gestreckt, so ist auch die Ligamentgrube flach; ist er eingerollt, so ist auch die Ligamentgrube gebogen, etc. — Innerhalb des artlich festgelegten Rahmens kann jedoch die Umwelt auf die Form und Größe des Ligamentfeldes einwirken. So bildet es zum Beispiel mit dem Abdruck des Schließmuskels und der Schalendicke einen Merkmalskomplex, der in einem gewissen Ausmaß von den Gegebenheiten des Lebensortes geprägt wird. Denn in ähnlichem Maße, wie die Umweltsbedingungen die Dicke der Schalen beeinflussen (vgl. S. 28) ist auch das Ligament und der Schließmuskel betroffen. Reagiert die Auster zum Beispiel wegen häufiger und durchgreifender Wachstumsbehinderungen mit der Abscheidung einer dickeren Schale, als ihrer Art im Durchschnitt zukommt, so muß, um die nun schwerere Schale öffnen zu können, auch das Ligament größer und kräftiger sein und ebenso dessen Gegenspieler, der Schließmuskel.

D. Die Anheftungsfläche

Alle Austern (mit wenigen angeblichen Ausnahmen, s. STENZEL 1971) sind zumindest in ihrer Frühontogenie mit der linken Klappe am Substrat festgewachsen. Hierdurch heben sie sich von anderen dysodonten Muscheln ab, die sich zum Teil ebenfalls, aber mit der rechten Klappe, auf dem Untergrund ankleben.

Nur mit einer kleinen Fläche festgewachsen sind die meisten Exogyren, Gryphaea und Pycnodonten. Die beiden letztgenannten Gattungen, sowie die großen Exogyren, lösen sich im Laufe des Heranwachsens in der Regel sogar ganz vom Haftgrund ab. Sie bauen schüsselförmige Schalen und rollen ihren Wirbel planspiral ein, bzw. winden ihn trochospiral auf, so daß sie schon früh mit einem Wachstum beginnen können, das sich nicht den Formen des Substrats anpassen muß. — Die übrigen Austern haben (relativ) größere Anheftungsflächen. Jedoch gilt dies nur cum grano salis; gibt es doch innerhalb jeder Austerngattung Arten, deren Verhalten von dieser Regel abweicht. So zum Beispiel ist *Exogyra nana* im Gegensatz zum Gros der Exogyren mit einer großen Fläche festgewachsen, während *Liostrea acuminata* mit ihrer kleinen Haftfläche vom generellen Verhalten der Liostreen abweicht. — Man kann also die Größe dieser Fläche als \pm artspezifisch ansehen, wenn auch innerhalb der einzelnen Arten erhebliche ökologisch bedingte Unterschiede auftreten können.

Eine Ausnahme scheinen die Austern des Formenkreises *Lopha „gregarea“* darzustellen: Bei ihnen ist entweder die Dauer des Anklebens der Schale nicht festgelegt, oder sie ist ursprünglich lang, wird aber durch die tatsächlich vorhandenen Umwelt-

verhältnisse in vielen Fällen verkürzt. Sind diese Lophen mit einem großen Teil ihrer Schale und auf einem flachgewölbten Haftobjekt festgewachsen, so besitzen sie eine flache, ovale oder zungenförmige Gestalt. Da dann auch ihre Rippen nicht mehr von einem zentralen Kamm aus divergieren, sondern von einer ausgedehnten Zone in der weiteren Umgebung des Wirbels, hat man diese Formen zu einer eigenen Art „aufgewertet“, der „Art“ *Lopha solitaria*, obwohl es zwischen ihr und *L. gregarea* innerhalb einer Population alle Übergänge gibt (siehe S. 42). — Das Gegenstück zu *L. „solitaria“* stellen ausgesprochen langgestreckte sichelförmige Lophen mit kleiner Anheftungsfläche dar, die teilweise ebenfalls mit eigenen Artnamen belegt wurden. Auch zwischen ihnen und *L. gregarea* bestehen Zwischenformen. —

Die Skulptur der Haftfläche ist verständlicherweise meistens ein getreues Negativ der Gestalt des Substrats. So zeigt zum Beispiel *Liostrea roemeri* oft die Skulptur des Ammoniten-Gehäuses, auf dem sie sich angesiedelt hatte. —

Dies ist ein weiterer Hinweis dafür, daß *Liostrea roemeri* unter den Austern eine Ausnahme darstellt: Sie wird häufig auf einer Ammoniten-Schale festgewachsen (postmortal besiedelt) in ungestörten Bankkalken gefunden (zum Beispiel im Weißjura Württembergs); ein Anzeichen dafür, daß sie unterhalb des Einflußbereiches von Stürmen und Gezeiten, also auch in tieferen Meeresteilen leben konnte. — Daß sie gleichzeitig eine große Anheftungsfläche besitzt, obwohl sie in ruhigerem Wasser zu Hause war, ist wieder eine Ausnahme: Normalerweise leben Ostreiden mit großer Haftfläche in bewegterem und Austern, die mit einer kleineren Fläche festgekittet waren, oder sich sogar im Laufe des Heranwachsens vom Haftobjekt lösten, in weniger bewegten Meeresteilen.

E. Der Wirbel

Die Form des Wirbels ist ebenfalls oft artspezifisch, also innerhalb der Gattungen von Art zu Art, wenn auch geringfügig, verschieden. Umfassendere Austerngruppen werden zuweilen nach charakteristischen Unterschieden im Wirbel abgegrenzt (vgl. S. 6). Seine Gestalt korrespondiert mit der Gestalt der Schale und beide, Wirbel und Schalenform, hängen eng mit der Größe der Anheftungsfläche zusammen: Arten, die mit einer großen Fläche auf das Substrat gekittet sind, weisen regelmäßig einen flachen, mehr oder minder gestreckten Wirbel auf, während Ostreiden mit kleiner Haftfläche in der Regel Schale und Wirbel zumindest etwas aufwölben. —

Meine Untersuchungen lassen mich vermuten, daß den Austern allgemein ein Trend innewohnt, die Schale schüsselförmig zu wölben und den Wirbel einzubiegen. Er manifestiert sich meiner Meinung nach stammesgeschichtlich zum ersten Mal bei der Entstehung der Gryphaeen, später erneut in der Herausbildung der Exogyren und schließlich noch einmal beim Auftauchen der Pycnodonten. — Da die ersten Austern mit *Gryphaea*-ähnlichem Wuchs schon in der oberen Trias beobachtet werden (vgl. SCHÄFLE 1929), halte ich diesen Trend für eine alte und ursprüngliche Tendenz der Ostreiden. —

Anders ist es mit dem Drehsinn des Wirbels: Er ist variabel; nur im statistischen Mittel ist er häufiger opisthogyr als gerade oder prosogyr. — Die Wirbeldrehung wird bei den langfristig oder sogar zeitlebens festgewachsenen Austern in beträchtlichem Ausmaß von Umweltfaktoren bestimmt: Das Tier konnte im Ablauf der Ontogenie seine Lebensstellung korrigieren, wenn das durch Umweltsveränderungen erforderlich wurde. — Aber auch bei den Gryphaeen, die sich schon frühzeitig vom Substrat lösen und daher wohl kaum gezwungen waren, auf ökologische Einflüsse mit

der Drehung des Wirbels zu reagieren, kommen neben schwach opisthogyren sehr häufig gerade eingerollte (\pm planspiral) und auch schwach prosogyre Wirbel vor. Diese Beobachtungen deuten meines Erachtens darauf hin, daß der Drehsinn des Austernwirbels ursprünglich nicht festgelegt war, sondern nur in wenig bestimmendem Maße zur Opisthogyrität hin tendierte.

Demnach muß das Verhalten der Exogyren, die immer opisthogyr sind, als eine Neuerwerbung dieser Gruppe betrachtet werden: Aus dem Zusammenwirken des alten Trends der Ostreiden, den Wirbel aufzuwölben, bzw. einzubiegen, und dem neu erworbenen verstärkten Wachstum des Schalen-Ventralrandes entstand der exogyroide, trochospirale Wirbel. — Wahrscheinlich brachte dieses Verhalten den Exogyren gewisse ernährungsbiologische Vorteile: „Die opisthogyre Wirbelabdrehung verlängert den Vorderrand (recte: Ventralrand) und vergrößert daher den Raum, durch den Atemwasser und Nahrungspartikel eintreten können“ (BEURLEN 1958).

F. Der Vergleich zwischen den linken und den rechten Klappen der Austern

Die linken Klappen der Ostreiden sind im allgemeinen stärker gewölbt oder dicker als ihre rechten Klappen (vgl. S. 6). Dies hat eine eindeutige Beziehung zu der Festheftung der Schale mit der linken Klappe: Werden durch die Bewegung des Wassers — und die Ostreiden leben ja zum überwiegenden Teil in flachem, relativ bewegtem Wasser — Sedimentpartikel aufgewirbelt, so ist die Konzentration dieser Teilchen natürlich dicht über dem Sediment am höchsten. Die Austern wären also für das Leben am Boden eines Flachmeerbereiches nicht geeignet, wenn sie nicht durch eine gewölbte oder dickere Unterklappe dagegen geschützt blieben, daß ihr Mantelrand vom Sediment zugedeckt wird (vgl. jedoch auch STENZEL 1971, S. N 1072).

Bei den Gryphaeen, Pycnodonten und den großen Exogyren, die den längsten Teil ihres Lebens frei auf einem relativ weichen Substrat liegen, bilden die Wölbung und die Dickschaligkeit der linken Klappen zusammen einen Merkmalskomplex, der sozusagen „Hand in Hand“ arbeitet und eine doppelte Funktion hat: Einmal verhindert die schüsselförmige Wölbung ein Verschütten des Weichkörpers durch Sediment. Zum anderen aber fördert das Gewicht der dicken linken Klappen ein Verankern im Substrat in dem Maß, das notwendig ist, um die Schale in ihrer Lebensstellung (linke Klappe unten) zu erhalten. Es ist leicht einzusehen, daß diese Gattungen im allgemeinen nicht in einem so stark bewegten Meeresteil leben wie ihn zum Beispiel *Lopha marshi*, einige Liostreen und andere Austern bevorzugen. (Sie können aber zusammen vorkommen; s. S. 30).

Liostrea roemeri ist nach dem oben Gesagten allerdings darauf angewiesen, sich in ruhigerem Wasser anzusiedeln (vgl. S. 26). Sie kehrt die allgemeine Regel um: Ihre linke Klappe ist flach und die rechte gewölbt.

Das Verhältnis der beiden Klappen zueinander bezüglich ihrer Form, Größe und Dicke ist wieder oft artspezifisch. Die gesamte Gehäuseform ist ja weitgehend von der (ihrerseits \pm artspezifischen) Größe der Anheftungsfläche bzw. der Dauer des Festgeheftetseins auf dem Substrat abhängig.

G. Die Abmessungen der Schalen

Es wurde schon gesagt, daß die Austern in der Regel eine hohe, nach hinten gestreckte Schale bewohnen. Wahrscheinlich haben sie die Schalenform in den Grundzügen schon von ihren Vorfahren geerbt, die ja ebenfalls monomyar waren; bereits bei ihnen wurde auf Grund der Reduktion des vorderen Schließmuskels und der

damit verbundenen Vergrößerung des hinteren Schließers der hintere Schalentheil erweitert und der vordere Abschnitt verengt. Das Resultat dieser Veränderung war ein mehr oder minder nach hinten gestrecktes Gehäuse. —

Dabei sind die drei Durchmesser der Schale innerhalb der Gattungen von Art zu Art verschieden. Abweichungen von der Grundform der einzelnen Arten haben ökologische Ursachen; sie hängen, oft parallel mit der Gestalt der Anheftungsfläche, davon ab, ob die betreffenden Austern ungehindert wachsen konnten oder daran durch räumliche Beengtheit gehindert wurden.

H. Die Skulptur

Die Skulptur der Austern ist in früheren Arbeiten (ARKELL 1932—33 und 1934; SCHÄFLE 1929; COX 1952 und andere) ausführlich behandelt worden, bildete sie doch bislang mit den übrigen Merkmalen der Schalenmorphologie zusammen die Grundlage zur systematischen Bestimmung der Ostreiden. Deshalb soll im Rahmen dieser Arbeit nicht besonders auf sie eingegangen werden.

Nach meinen Beobachtungen ist die Skulptur der Austern weitgehend von Umwelteinflüssen unabhängig (Ausnahme: Haftstelle): Ob eine Schale berippt, glatt oder (regelmäßig) gewellt ist, wird nicht von den Lebensbedingungen bestimmt. Nur im Rahmen der Einwirkung, die das Relief des Untergrundes bei mit größerer Fläche angekitteten Ostreiden auf die Form des Gehäuses nimmt, kann die grundsätzliche, \pm artspezifische Skulptur modifiziert werden; so können zum Beispiel bei Lophen Knicke in den Rippen auftreten, wenn der Haftgrund wellig oder kantig ist.

Daß die Schalenskulptur der Ostreiden weitgehend von der Ökologie unabhängig ist, heißt aber nicht, daß sie keinen Nutzen für die Muscheln haben konnte. Schalen mit Rippen oder Wellen waren ohne Zweifel stabiler als ebenso dicke glatte Gehäuse. Kräftig skulptierte Formen waren deshalb eher befähigt, sich in stärker bewegtem Wasser niederzulassen als gleich dicke, glatte Austern.

I. Die Schalendicke

Ich erwähnte bereits, daß die Ostreiden eher zur Abscheidung einer dickeren als einer dünnen Schale neigen. Dabei zeigen Austern, die sich sehr fest, das heißt, mit einer großen Anheftungsstelle auf dem Untergrund festkleben, in der Regel eine besonders kräftige Schale. Die feste Verankerung und das stabile Gehäuse erlaubt es ihnen, sich in kräftig bewegten Meeresteilen anzusiedeln. Ostreiden mit kleinerer Haftfläche sind im allgemeinen dünnschaliger und werden in einer Umgebung gefunden, die auf ruhigeres Wasser hinweist. —

Von dieser Regel abweichendes Verhalten zeigen Gryphaeen, Pycnodonten und große Exogyren. Diese Formen sind mit einer relativ kleinen Fläche und meistens auch nur in der Jugend festgewachsen und scheiden dennoch eine dicke linke Klappe ab (vgl. S. 25 und 27). Dabei kann man beobachten, daß hauptsächlich die ovalen, tieferen Gryphaeen eine kompakte, schwere Schale besitzen und vorwiegend auf einem nicht allzu weichen Substrat (Mergel und sandige Mergel) lebten. Die flacheren, oft rundlich-schüsselförmigen Pycnodonten und die großen Exogyren waren dagegen zum Teil auf sehr weichem Untergrund angesiedelt (Ton; Kreidekalkschlamm). Sie haben zwar auch eine dicke linke Klappe, jedoch war diese nicht kompakt, sondern linsig-lamellär und damit leichter gebaut. Eine zu schwere Schale hätte die Tiere möglicherweise trotz der ausladenden Gehäusewölbung im Schlamm versinken lassen.

Weiterhin wurde bereits erwähnt, daß die Relation beider Klappen einer Austernart bezüglich ihrer Form und Dicke \pm artspezifisch ist. Die Dicke einzelner Klappen läßt sich nur in einigen Fällen systematisch verwerten. — Es ist vorteilhaft, die Ostreiden bezüglich ihrer Schalendicke in zwei Gruppen zu trennen und gesondert zu besprechen:

1. Die erste Gruppe umfaßt Schalen mit deutlich überwiegend kompakt-lamellärer oder mit überwiegend prismatischer Struktur (Gryphaeen, Catinulen, Liostreen und einen Teil der kleinen Exogyren). Bei den Vertretern dieser Gruppe ist die Schalendicke \pm artspezifisch; die Dickenschwankungen innerhalb der einzelnen Arten sind im allgemeinen nicht erheblich.

2. Stark abweichend verhält sich die zweite Gruppe: Austern mit linsig-lamellärer Struktur (Lophen, die großen Exogyren, Pycnodonten, Ostreen und Crassostreen). Hier variiert die Schalendicke stärker und anscheinend innerhalb einer Art um so auffälliger, je mehr strukturelle Hohlräume dem Gehäuse der betreffenden Art grundsätzlich eigen sind. Die Schalendicke wird bei den Individuen dieser Gruppe intensiv von den Lebensbedingungen beeinflusst: Austern, die kontinuierlich und ungestört wachsen konnten, haben oft eine bedeutend geringere Dicke und weniger strukturelle Hohlräume als Formen derselben Art, denen von der Umwelt Wachstumsstörungen aufgezwungen wurden (vgl. RANSON 1940).

K. Die Schalenstruktur

Die Struktur der Austernschalen muß als ein übergeordnetes Merkmal angesehen werden. Sie ist kein Anhaltspunkt, der vornehmlich zur Art- und Gattungsdiagnose dienen kann, sondern spiegelt hauptsächlich umfassendere verwandtschaftliche Zusammenhänge zwischen den Ostreiden wider. Es existieren drei prinzipielle Strukturkreise:

1. Der erste hat linsig-lamelläre Struktur; zu ihm gehören die Gattungen *Lopha*, *Ostrea*, *Crassostrea* und *Pycnodonte*.
2. Der zweite Kreis umfaßt Gattungen mit vorwiegend kompakt-lamellärer Struktur: *Liostrea* und *Catinula*.
3. Hauptsächlich prismatischen Bau besitzen die Gryphaeen.

Die Exogyren sind nicht in ihrer Gesamtheit dem einen oder anderen Kreis zuzurechnen. Ihre Arten verteilen sich auf alle drei Gruppierungen: Die meisten großen Exogyren sind zu einem erheblichen oder sogar vorherrschenden Teil linsig-lamellär; die Schale von *Exogyra columba* ist wie die der Gryphaeen in der Hauptsache prismatisch und die der meisten kleinen Exogyren ist weitgehend kompakt-lamellär. —

Obwohl also der Bau einer Austernschale allein selten zur artlichen (bei Lophen möglich) und häufig noch nicht einmal zur gattungsmäßigen Erfassung ausreicht, ist er doch für die Systematik der Ostreiden nicht ungeeignet, weil er einmal oft schon im Zusammenhang mit einem einzigen morphologischen Merkmal (zum Beispiel der Form des Wirbels, oder der Wölbung der Schale, oder der Skulptur etc.) eine eindeutige Bestimmung erlaubt, und weil er zweitens, wie ich im Folgenden zeigen möchte, nur bedingt von der Ökologie abhängt: Allen Anzeichen nach hat zwar die Umwelt, in der die Austern leben, einen gewichtigen Einfluß auf die Gehäuseform der Tiere, sie bestimmt aber nur in untergeordnetem Maß den Schalenbau, die Schalenstruktur.

Zwar weist RANSON (1940 etc.) mehrfach darauf hin, daß der Anteil, den die ostreid gefüllten Hohlräume am Aufbau der Schalen von Ostreen haben, von äußeren

Einflüssen auf das Wachstum der Muscheln abhängig ist. Er weist nach, daß *Ostrea* (bzw. *Crassostrea*) auf Wachstumsbehinderungen mit der verstärkten Bildung von linsigen, mit „kreibiger“ Substanz gefüllten Hohlräumen reagiert. Nach meinen Beobachtungen können jedoch bei Exemplaren, die weitgehend kontinuierlich und ungestört wachsen konnten, die „kreibigen Schichten“ nicht völlig fehlen; sie besitzen dann nur einen geringeren Anteil am Schalenbau und sind dünner. Das heißt: Ob die strukturellen Hohlräume bei *Ostrea* und *Crassostrea* dünner oder dicker, häufiger oder weniger häufig sind, ist eine Frage der Umwelteinflüsse; vorhanden sind sie jedoch immer, und zwar stets mehrere.

In entsprechender Weise verhalten sich auch die anderen Ostreiden. Die Variabilität der Strukturen von Lophen, Exogyren, Pycnodonten, Liostreen, Catinulen und Gryphaen hält sich ebenfalls in dem von den spezifischen Bauplänen gesteckten Rahmen. Es treten zum Beispiel niemals Liostreen mit dem linsig-lamellären Bau von Lophen auf, obwohl sie an demselben Lebensort vorkommen können, niemals Pycnodonten mit der Struktur von Gryphaen und so fort.

Die Grundstrukturen der einzelnen Austerngattungen und -arten können nicht von Umweltgegebenheiten verändert werden. Die einzelnen Stammlinien der Ostreiden sind vielmehr durch ihre Grundstrukturen ebenso gekennzeichnet, wie durch einige charakteristische morphologische Eigenschaften. —

Wenn RANSON (1940) impliziert, daß *Ostrea edulis* L. und „*Gryphaea*“ *angulata* LMK. auf gleiche Umweltbedingungen mit ähnlicher Schalenstruktur antworten, so steht das nur scheinbar im Gegensatz zu dem oben Gesagten; „*Gryphaea*“ *angulata* ist keine echte *Gryphaea*, sondern muß eindeutig der Gattung *Crassostrea* zugeordnet werden, die mit *Ostrea* sehr eng verwandt ist.

In Bezug auf die Korrespondenz des Schalenbaues mit der Ökologie kann man weiterhin feststellen:

1. Ostreiden mit sehr verschiedener Schalenstruktur können in sehr ähnlichen Fazies gefunden werden. So können zum Beispiel die Austern des Formenkreises *Lopha* „*gregarea*“, die meisten Exogyren, viele Ostreen, die meisten Liostreen und die Mehrzahl der Gryphaen in sehr ähnlichen Mergeln, und manche Gruppen sogar nebeneinander in demselben Horizont auftreten (Beispiel: Villers-sur-mer in der Normandie: In den „Marnes des Villers“ (unt. Oxfordien) findet man *Gryphaea* „*lituola-dilatata*“ zusammen mit Austern des Formenkreises *Lopha* „*gregarea*“; im „Oolithe ferrugineuse“ (unt. Oxfordien) *Lopha marshi* und *Lopha* „*gregarea*“ mit *Gryphaea* „*lituola-dilatata*“ und im „Oolithe de Trouville“ (ob. Oxfordien) *Exogyra nana* neben *Liostrea delta*. — In den „Marnes de Villerville“ (ob. Oxfordien bis basales Kimmeridgien) bei Villerville in der Normandie kommen *Exogyra nana*, *Ex. virgula* und *Liostrea delta* zusammen vor. — (Vgl. RASPALL 1900 und 1901).

2. Ostreiden mit sehr ähnlicher Schalenstruktur treten in stark unterschiedlichen Sedimenten auf: Ein Beispiel: während *Lopha marshi* hauptsächlich in grobem, kräftig durchspültem Sediment zu finden ist, lebte *Exogyra couloni*, die ähnliche Struktur besitzt, auf mergeligem, zum Teil sogar auf tonigem Substrat. — Ebenso ist *Gryphaea arcuata* in Sanden wie in Tonen und Kalken zu finden, ohne daß sich an ihrer Schalenstruktur etwas ändert.

Die Erklärung für die eigenartige Erscheinung, daß *Lopha marshi* und *Exogyra couloni* trotz ihrer verschiedenen Lebensweise Schalen mit ähnlicher Struktur aufbauen konnten, ist meines Erachtens darin zu suchen, daß beide Arten auf Grund

der Summe ihrer morphologischen und strukturellen Eigenschaften für das Leben in ihrer Umwelt geeignet waren: Die dicke, stabile Schale, sowie die kräftige Berippung, die große Anheftungsfläche etc. schützten *Lopha marshi* gegen starke Wasserbewegung. Die mit denselben strukturellen Mitteln gebaute Schale von *Exogyra couloni* hatte stattdessen die Funktion, das Tier auf einem weichen Substrat in einer stabilen Lage zu erhalten. Dabei besorgte der „Kiel“ und bis zu einem gewissen Grade das Gewicht der Schale die Verankerung im Sediment. Die linsige Struktur sorgte aber gleichzeitig dafür, daß das Gehäuse trotz seiner Dicke nicht allzu schwer wurde und dennoch architektonisch ausgewogen blieb, und verhinderte so zusammen mit der flach-schüsselförmigen, ausladenden Wölbung der linken Klappe ein Versinken der Exogyren im Schlamm.

III. 1. Zusammenfassung der Kapitel II. und III.

Als alte und ursprüngliche Merkmale (Hauptmerkmale) der Austernschalen anzusehen sind:

1. Die Monomyarität, welche die Austern sicherlich schon von ihren Vorfahren übernommen haben.
2. Das Vorhandensein des „Quenstedtschen Muskelabdruckes“.
3. Die relative Größe und die Gestalt des Ligamentes und der Ligamentgrube.
4. Die Anheftungsfläche auf der linken Klappe der Schale.
5. Der Trend, den Wirbel aufzuwölben oder sogar einzurollen.
6. Das in der Regel größere Volumen der linken Klappe (Ausnahme: *Liostrea roemeri*).
7. Die Neigung zu einer relativ dicken Schale.
8. Die hohe, nach hinten gestreckte Schalenform.
9. Die Gliederung der Kalkschale in Außenostracum, Innenostracum und 2 Myostraca.
11. Die prismatische Struktur des Außenostracums und des Schließer-Myostracums.
12. Die Ausbildung von lamellärer Struktur in irgendeinem Teil der Schale.
13. Die Fähigkeit, linsige strukturelle Hohlräume anzulegen und
14. diese Linsen mit „kreidiger“ Substanz zu füllen, wenn sie nicht, wie es relativ selten geschieht, leer bleiben.

Die im Folgenden aufgezählten Merkmale stellen Eigenschaften der Ostreiden dar, die diese erst im Laufe ihrer Stammesentwicklung herausdifferenzierten, welche also jünger sind als die Ostreiden selbst und die zur groben Klassifizierung größerer Austerngruppen dienen können. Sie sind von hoher Wichtigkeit, wenn auch im Vergleich zu den oben genannten Merkmalen von etwas untergeordneter systematischer Bedeutung. Hierzu gehören:

1. Der Trend zu einer stärkeren opisthogyren Drehung des Wirbels, der nur bei den Exogyren zu einem festen Merkmal wird,
2. die \pm kompakt-lamelläre Struktur der Liostreen und Catinulen,
3. sowie die prismatischen Lagen des Innenostracums der Gryphaeen (und — allerdings vermutlich konvergent — auch bei *Exogyra columba*), und
4. die wabenförmige Füllung der strukturellen Hohlräume bei Pycnodonten und pycnodontiden „Ostreen“.

Der Schalenbau der Liostreen und Catinulen läßt sich möglicherweise aus der gemäßigt linsig-lamellären Struktur triadischer Lophen herleiten. — Die prismatische

Struktur bei den Gryphaeen halte ich für eine Neuerwerbung dieser Gruppe. — Die wabenförmige Feingliederung der Hohlräume von pycnodontiden „Ostreen“ und Pycnodonten ist ebenfalls eine Neuerung dieser in der Kreide entstandenen Gruppen. — Die mehr oder minder linsig-lamelläre Schale der meisten großen Kreide-Exogyren verstehe ich als das Ergebnis einer Reaktivierung der bei den Liostreen und Catinulen \pm latenten Fähigkeit, strukturelle Hohlräume anzulegen.

IV. Versuch einer phylogenetischen Beurteilung der Gattungen *Lopha*, *Liostrea*, „*Catinula*“, *Gryphaea*, *Exogyra*, *Ostrea*, *Crassostrea* und *Pycnodonte*

1. *Lopha*

Die Meinung ist verbreitet, die Lophen seien Formen, die sich iterativ, das heißt zu wiederholten Malen, aus dem Austern-Grundtypus entwickelt hätten. Als Grund wird angeführt, daß sie im Lias und untersten Doggen nur spärlich auftreten und im mittleren Lias überhaupt fehlten (vgl. SCHÄFLE 1929). — BEURLEN (1958) vertritt die Auffassung, die Lophen hielten am „einfachen Schloß-Ligamentrand der eigentlichen Austern“ fest und seien eine inhomogene Gruppe, „die auf der oberflächlichen Ähnlichkeit äußerer Schalengestalt“ basiert. STENZEL (1971) hält die Lophen für eine einheitliche Stammlinie. —

Daß die Lophen im unteren Jura Süddeutschlands so selten sind, hat möglicherweise ökologische Gründe, brauchten sie doch ein bewegtes, gut durchlüftetes Wasser, um leben zu können. Ein Hinweis auf ökologische Ursachen kann sein, daß die Lophen des Lias und Unterdoggers kleinwüchsig, möglicherweise also Kümmerformen sind. — Dem zweiten Argument muß entgegengehalten werden, daß gerade die kräftige Berippung und die Schalenstruktur, die ja weitgehend von ökologischen Gegebenheiten unbeeinflusst sind und als phylogenetisch bedeutsame Merkmale angesehen werden müssen, bei den Lophen von der Trias bis in die jüngste Zeit praktisch unverändert bleiben und sich von der der Liostreen deutlich unterscheiden. — Ich halte auf Grund meiner Untersuchungen die Lophen nicht für eine inhomogene, sondern für eine phylogenetisch einheitliche Gruppe der Ostreiden und möchte das im Folgenden näher erläutern.

Wie schon angedeutet, tauchen die Lophen in der Trias zum ersten Mal auf und haben sich bis heute erhalten. Sie stellen damit die Austerngruppe mit der größten stratigraphischen Reichweite. Bezüglich der morphologischen und strukturellen Eigenschaften ihrer Schalen kann meines Erachtens ihr Verhalten nur als konservativ bezeichnet werden: Sämtliche Merkmale, die als alt und ursprünglich angesehen werden müssen, sind in den Lophen-Schalen realisiert und bis heute nur wenig verändert erhalten. Einzig der den Austern allgemein innewohnende Trend, den Wirbel aufzuwölben, ist bei dieser Gattung nicht sehr ausgeprägt, was mit der großen Anheftungsfläche zusammenhängt. Im Drehsinn ihres Wirbels zeigen die Lophen sich wieder durchaus ursprünglich: Sie verhalten sich variabel, wobei im statistischen Mittel eine rückwärtige Drehung des Wirbels vorherrscht. Auch ihr Schalenbau ist vermutlich der ursprünglichste aller Austern: Die Struktur der ältesten Lophen, die gleichzeitig die ältesten bisher bekannten Austern sind, ist gemäßigt linsig-lamellär, das heißt, lamellär mit einigen strukturellen Hohlräumen. Jüngere Lophen unterscheiden sich von diesen alten Formen nur dadurch, daß der Anteil der Hohlräume am Volumen

der Schale höher geworden ist. Die Füllung der Linsen scheint schon bei den triadischen Lophen ostreide „kreidige“ Substanz gewesen zu sein, ein Merkmal, das ich einzig bei der rezenten *Lopha cristagalli* nicht mehr finden konnte. — Ihre Stellung ist etwas unklar; zwar ähneln sich die mesozoische *Lopha marshi* und die rezente *L. cristagalli* in der Morphologie sehr: Der auffälligste Unterschied ist, daß bei der rezenten Form die Lamellen oft über den Rippenknicken auf- und zu Hohlstacheln zusammengebogen sein können, während bei den fossilen *L. marshi* an den Knicken der Rippen allenfalls Knoten beobachtet werden. — Ebenso ist der Bautyp der Schale im Prinzip gleich, linsig-lamellär, wenn auch die rezenten Lophen im allgemeinen dünnerschalg zu sein scheinen als die mesozoischen. Unklar bleibt aber, welche Ursachen dafür verantwortlich sind, daß in die strukturellen Hohlräume der rezenten *Lopha cristagalli* keine „kreidige“ Substanz abgeschieden wird.

2. *Liostrea*

Auch die Liostreen bilden eine lange Stammlinie. Sie tauchen in der oberen Trias zum ersten Mal auf, zeigten im tiefen Jura ihre größte Entfaltung und lassen sich bis zu der Jura-Kreide-Grenze verfolgen. — Während die unter- und mitteljurassischen Liostreen sowohl flache als auch gewölbte, glatte wie leicht berippte und wellige Formen hervorbrachten, scheint sich, beginnend mit dem oberen Dogger, mehr und mehr die flache, relativ einheitliche *eduliformis-delta*-Gruppe durchgesetzt zu haben. —

Die Liostreen haben im großen Ganzen ebenfalls alle Hauptmerkmale der Ostreiden in ihrer Schale realisiert. Allerdings muß man folgende Einschränkungen machen:

1. Die Größe der Anheftungsstelle schwankt zwischen den einzelnen Liostreen-Arten beträchtlich; sie ist bei den meisten Arten groß, bei *Liostrea acuminata* aber zum Beispiel ziemlich klein.

2. Während bei dem überwiegenden Teil der Liostreen dem allgemeinen Verhalten der Austern entsprechend die linke Klappe voluminöser ist als die rechte, zeigt *L. roemeri* den umgekehrten Habitus

3. Viele Liostreen besitzen keine ausgesprochen hohe, nach hinten gestreckte Schale, sondern sind mehr oder minder oval oder sogar rundlich. Ihre Länge unterscheidet sich von ihrer Höhe nicht so deutlich wie bei den meisten anderen Ostreiden.

4. Die Fähigkeit, strukturelle Hohlräume in der Schale einzubauen, ist den Liostreen zwar gegeben, jedoch nicht sehr häufig im Schalenbau verwirklicht, sondern eher als latent vorhanden anzusehen.

5. Eine Füllung dieser Hohlräume mit (ostreider) „kreidiger“ Substanz ist nicht sicher nachweisbar.

Die oben angeführten Punkte sollte man jedoch nicht überbewerten. Zwar unterscheiden sich die einzelnen Liostreen-Arten in Bezug auf die Ausprägung der Hauptmerkmale der Ostreiden-Schalen zum Teil erheblich voneinander, so daß die Liostreen insgesamt nicht so ursprünglich und so einheitlich wirken wie die Lophen. Es ist aber verständlich, daß bei einer nicht so konservativen, sich relativ schnell entwickelnden und im Verhältnis zu den Lophen artenreichen Gattung nur wenige Arten die Mehrzahl der Eigenschaften der frühesten Formen bewahren, während die meisten anderen Arten sich mehr oder minder stark von diesen unterscheiden und sich weniger ursprünglich verhalten. An der phylogenetischen Zusammengehörigkeit der Liostreen kann aber nach meiner Ansicht kein Zweifel bestehen; morphologische Gemeinsamkeiten (Gestalt des Wirbels und der Ligamentgrube; Form und Lage des Schließ-

muskelabdruckes; glatte oder höchstens schwach berippte, flache oder wenig gewölbte Schale) und die einheitliche, \pm kompakt-lamelläre Struktur aller Liostreen sind ein deutlicher Hinweis auf ihre enge Verwandtschaft.

Die Schalenstruktur, die sich ja nicht so sehr von der der ältesten Lophen unterscheidet (diese haben, wie schon erwähnt, noch nicht so viele strukturelle Hohlräume wie die späteren Formen), und einige wichtige morphologische Ähnlichkeiten (Lage und Form des Schließmuskelabdruckes, Gestalt des Wirbels und der Ligamentgrube) sprechen weiterhin dafür, daß die Liostreen ziemlich eng mit den Lophen verwandt sind: Ich vermute, daß sie sich in der oberen Trias aus den Lophen entwickelt haben oder daß man für beide Gattungen eine gemeinsame Wurzel suchen muß. — Nach STENZEL (1971) sind die Gryphaeen die Vorfahren der Liostreen. Dies halte ich jedoch nicht für wahrscheinlich, da die Gryphaeen sich sowohl in Bezug auf die Schalenmorphologie als auch die Schalenstruktur (s. u.) nicht so ursprünglich verhalten wie die Liostreen.

3. *Gryphaea*

Die Gryphaeen tauchen zum ersten Mal etwa in der Obertrias auf. Wahrscheinlich sind sie (nach TRUEMAN 1922 etc. im untersten Lias) aus Liostrea-ähnlichen Austern hervorgegangen (vgl. SCHÄFLE, 1929). — Sie lassen sich im unteren, mittleren und oberen Jura beobachten und an der Wende Jura-Kreide reißt ihre Entwicklung in Europa ab. —

Die Beschaffenheit der Gryphaeen-Schalen ist nicht so ursprünglich wie die der Lophen und Liostreen, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Während bei den Lophen, Liostreen und anderen Austern der Wirbel auf die Gegebenheiten der Umwelt, besonders auf die Form des Substrats reagiert, sich anpaßt und dementsprechend variabel verhält, ist die Gestalt des Gryphaeen-Wirbels kaum noch variabel, sondern darauf festgelegt, sich mehr oder minder stark (\pm plan-) spiral einzurollen. Diese Erscheinung muß als eine Neuerwerbung der Gryphaeen, ein Abweichen vom ursprünglichen Verhalten der Austern betrachtet werden. Weitere Abweichungen vom Grundverhalten der Ostreiden sind:

2. Die den Ostreiden eigene Fähigkeit, linsige Hohlräume in die Schale einzubauen, ist bei den Gryphaeen nur sehr selten verwirklicht, noch seltener als bei den Liostreen.

3. Bei den seltenen strukturellen Hohlräumen, die man beobachten kann, ist es sehr fraglich, ob sie jemals Schalensubstanz enthielten. Falls die Hohlräume der Gryphaeen gefüllt waren, ist die Frage völlig offen, welche Struktur diese Substanz besaß.

4. Zwar haben auch die Gryphaeen lamelläre Schalenteile (die äußere, dünne Schicht des Innenostracums der linken Klappe und in der Regel die gesamte rechte Klappe), insgesamt aber tritt die lamelläre gegenüber der prismatischen, heute meist sperrig überprägt vorliegenden Struktur so stark zurück, daß sich die Gryphaeen-Schalen mit denen der Liostreen oder gar mit denen der Lophen kaum noch vergleichen lassen. Die stattdessen vorherrschenden prismatischen Schalenanteile treten mit dieser Gattung zum ersten Mal bei den Austern auf und müssen ebenfalls als eine Neuerwerbung der Gryphaeen angesehen werden.

Die genannten Punkte stellen schwerwiegende Veränderungen des Grundbauplans der Ostreiden dar, welche die Gryphaeen zu einer Lebensweise befähigten, die sich ziemlich ausgeprägt von der der Lophen, Liostreen und anderen Austern unter-

scheidet: Zu einem freiliegenden Leben auf einem relativ weichen Substrat. Ich betrachte diese Bauplanveränderungen als eine frühzeitig, das heißt, schon am Anfang der Entwicklung der Ostreiden eingetretene Spezialisierung einer Austerngruppe. —

Die heute gängige Meinung ist, die Gryphaeen seien keine phylogenetisch einheitliche Gruppe: „Daß die Gryphäenform mehrmals aufgetaucht und anscheinend sich immer gleichsinnig entwickelt“, schreibt SCHÄFLE 1929, „ist wohl genügend dargelegt worden. Diese oftmalige Bildung der Gryphäenform erfolgte immer durch eine Abspaltung vom Liostreenstamm, der ohne Unterbrechung durch den Lias und Dogger und Malm zu verfolgen ist . . . Diese wiederholte Abspaltung der Gryphäen mit gleichsinniger Weiterentwicklung kann als *iterative Formenreihen* bezeichnet werden“. ARKELL (1934) äußert sich in ähnlichem Sinne. Auch BEURLEN (1958) vertritt eine ähnliche Ansicht und betont, daß die Gryphaeen (und Lophen) im Gegensatz zu den Exogyren „am normalen Schloß-Ligamentrand der Austern“ festhalten und sich „also vom Grundtypus nur durch Anpassungsgestaltung der äußeren Schalenform“ entfernen.

Gryphaeen (und überhaupt die Austern) lassen sich jedoch nicht allein auf Grund ihrer Schalenmorphologie beurteilen. An der Struktur der Gryphaeen-Schalen aber finden vom Lias bis zum Abreißen der Überlieferung in Europa an der Wende Jura-Kreide keine wesentlichen Veränderungen statt: Die rechte Klappe bleibt zweischichtig, innen \pm kompakt-lamellär (Ausnahmen sind manche Exemplare von *Gryphaea cymbium*), im Außenostracum prismatisch. Die linke Klappe ist dreischichtig, mit prismatischem Außenostracum, dünner, kompakt-lamellärer äußerer und dicker, lagig gegliederter, prismatischer innerer Schicht des Innenostracums. Selbst in der für die Gryphaeen wahrscheinlich ungünstigeren Situation auf einem sandigen Substrat behalten sie ihre typischen Schalenmerkmale bei. — Diese Konstanz der Schalenstruktur scheint mir zusammen mit der ebenfalls insgesamt recht ähnlichen Morphologie der Gryphaeen eher darauf hinzudeuten, daß es sich bei dieser Gruppe um eine echte Stammlinie der Austern und nicht um iterative Bildungen handelt. — Wie könnte man sonst erklären, daß bei den Gryphaeen neben einem immer wieder sehr ähnlichen Gehäusehabitus stets auch die im Prinzip gleiche Schalenstruktur zu beobachten ist?

Hinzugefügt sei noch: Wenn BEURLEN (1958) davon spricht, daß die Schloßpartie der Gryphaeen der der Liostreen entspricht und daß die Einrollung nur eine Anpassung der äußeren Schalenform bedeutet, so stellt das sicher eine Fehleinschätzung dieses Merkmals dar. Eine derartige Einrollung des Wirbels war für die Gryphaeen doch nur durch die besondere Struktur der linken Klappe erreichbar, die das dafür notwendige Dickenwachstum ermöglichte. — Meiner Ansicht nach kann die eingewinkelte Ligamentregion der Gryphaeen durchaus nicht vorbehaltlos mit dem \pm flachen Wirbel der Liostreen, Lophen, Ostreen und Crassostreen gleichgesetzt werden.

4. *Catinula* und *Exogyra*

QUENSTEDT (1858) unterscheidet in Süddeutschland drei Varietäten von *Catinula*:

1. Die eigentliche *Knorri* VOLTZ mit den feinen Rippen auf der Unterklappe und dem meist glatten Deckel,
2. *Knorri* var. *obscura*, die wie Gryphäen eingekrümmten oder wie Exogyren nach hinten eingekrümmten, am oberen Schalenrand glatten Formen,
3. *Knorri* var. *planata* ist eine Form mit großer Anwachsfläche und meist glatter Schale“ (vgl. SCHÄFLE 1929).

Die Catinulen kommen im mittleren Jura vor, nach SCHÄFLE (1929) vor allem im oberen Bathonien. Bei der außerordentlichen Formenfülle dieser Austerngruppe ist es jedoch nicht erstaunlich, daß auch im unteren und oberen Jura Austern gefunden werden, die der einen oder anderen Varietät der Catinulae sehr ähnlich sehen. — Ob es sich bei diesen Formen wirklich um Catinulen oder um Liostreen, bzw. frühe Exogyren handelt, läßt sich weder aufgrund der morphologischen, noch mit Hilfe der strukturellen Merkmale eindeutig entscheiden, da die Catinulae die \pm kompaktilamelläre Struktur der Liostreen bzw. die der frühen Exogyren besitzen.

Es ist überhaupt — nicht nur bei den liassischen und oberjurassischen Formen, sondern auch bei den Catinulae des Doggers — sehr fraglich, ob man es hier mit einer eigenen systematischen Gruppe der Ostreiden zu tun hat. Viel wahrscheinlicher erscheint mir, daß einige Liostreen-Arten im Lias und im Dogger eine große Formenfülle hervorbrachten, bzw. sich in mehrere Linien aufzweigten. Nicht nur, daß die Schalen der Catinulen zumeist mehr oder minder Liostreen-Struktur besitzen, auch die Merkmale der äußeren und inneren Morphologie der Schale lassen die Catinulae den Liostreen eng verwandt erscheinen: Ich vermute, daß die eigentliche *C. knorri* VOLTZ mit den feinen Rippen auf der linken Klappe mit der *Liostrea acuminata* eng verwandt ist, besonders mit den Formen der *acuminata*, die ebenfalls feine Radialrippen zeigen (vgl. ARKELL 1934). Auch die Catinulen der var. *planata* scheinen mir häufig kaum von (der unberippten Variation) der *Liostrea acuminata* trennbar zu sein. — *Catinula knorri* var. *obscura* ist in den meisten Fällen am zwanglosesten mit sandaliniden Liostreen vergleichbar. Daneben treten häufig Exemplare mit opisthogyr eingedrehten Wirbel auf, die stark an *Exogyra nana* erinnern.

Auf Grund meiner Beobachtungen haben anscheinend die Liostreen des unteren (*Liostrea irregularis* u. a.) und des mittleren Jura (*Liostrea sandalina*, *Liostrea acuminata* u. a.) mehrfach Formen hervorgebracht, die Exogyren mehr oder minder stark ähneln, wobei diese Ostreiden im Lias im allgemeinen den Liostreen zugerechnet werden, im Dogger aber wegen ihrer auffällig angewachsenen Zahl zu einer eigenen, meines Erachtens allerdings uneinheitlichen Formengruppe, nämlich der der Catinulae, „aufgewertet“ worden sind. — Weiterhin läßt sich nach den morphologischen Befunden und denen der Schalenstruktur der Gedanke nicht von der Hand weisen, daß über diese *Catinula*-Formen die Exogyren aus den Liostreen entstanden sein können. — JOURDY (1924) ist anderer Meinung: Er bezweifelt, daß die Exogyren überhaupt den Ostreiden zugehören. Ich stimme jedoch mit COX (1952) darin überein, daß dies eine Fehlbeurteilung JOURDYS ist, die darauf beruht, daß dieser den spiralig gewundenen Wirbel der Exogyren als einziges festes Merkmal dieser Gattung ansieht. So gelangt JOURDY zu der Auffassung, daß die Vorfahren der Exogyren nicht unter den Austern zu suchen seien, sondern eher unter Anisomyariern mit zugespitztem Wirbel, also etwa den Mytiliden. Den ansonsten \pm ostreiden Wuchs der Exogyren erklärt er als Konvergenzerscheinung. — COX (1952) neigt dagegen eher zu der Ansicht, daß die spiralige Drehung des Wirbels eine Konvergenzerscheinung sei, daß die Exogyren also zwar echte Austern, aber möglicherweise eine uneinheitliche Gruppe darstellen, die konvergente Arten mit unterschiedlicher phylogenetischer Wurzel zusammenfaßt. —

Beide Auffassungen stimmen meines Erachtens teilweise:

1. COX hat recht, wenn er die Exogyren als echte Austern ansieht: Sowohl die Schalenstruktur als auch die Morphologie bezeugen die Zugehörigkeit der Exogyren zu den Ostreiden. Selbst die spiralige Windung des Wirbels zeugt für und nicht

gegen diese Verwandtschaft, da noch sämtliche Austern zu einer opisthogyren Wirbel-drehung neigen und die Grenze zwischen einem nur opisthogyr eingedrehten und einem bereits spiralig gewundenen Wirbel unscharf ist. Würde man diese Grenze starr handhaben, so müßte man sie manchmal innerhalb ein und derselben Art ziehen, wie sich an rezenten Ostreiden leicht beobachten läßt. —

Auch die Meinung JOURDYS, die frühesten, ihm bekannten „Exogyren“, „*Ex. monopectera* und „*Ex. auricularis* (oberer Lias) seien schon zu differenziert, ihr Wirbel sei schon zu stark eingedreht, als daß sie als Beginn der Exogyren angesehen werden könnten, möchte ich nach dem oben Gesagten nicht vorbehaltlos unterstützen. Ich bin sicher, daß man bei gezielter Suche zwischen diesen alten „Exogyren“ und gleich alten oder nur wenig älteren Liostreen Übergangs- und Zwischenformen finden wird, so wie nach meinen Beobachtungen anscheinend die *Catinulae* Zwischenformen zwischen mitteljurassischen Liostreen und Exogyren sind.

2. Andererseits deuten die strukturellen und morphologischen Merkmale der Exogyren des Oberjura und der Kreide auf die Richtigkeit der Ansicht JOURDYS, die Exogyren (ab etwa Callovien) seien eine echte phylogenetische Einheit und keine Sammelgruppe von konvergenten Formen (eventuell mit Ausnahme von *Ex. columba*). Es kann aber nicht zweifelsfrei bewiesen werden, aus welchen frühen Formen die späteren Exogyren hervorgegangen sind; das heißt, wir wissen nicht, ob die Formenreihe, die JOURDY vorgeschlagen hat, der Wirklichkeit entspricht: nämlich, daß sich aus „*Ex. auricularis* die Arten „*Ex. lingulata*, *bathonica* und *Exogyra nana* entwickelt hätten. Ich neige eher zu der Annahme, im Lias und Dogger hätten sich aus den Liostreen mehrmals exogyroide *Catinulen*, bzw. „Exogyren“ herausgebildet, ohne daß man jedoch entscheiden könnte, welche dieser „*Catinulen*“ oder „Exogyren“ der direkte Vorläufer von *Exogyra nana* und damit die Stammform aller späteren (echten) Exogyren war.

Abb. 11 stellt die erläuterten Zusammenhänge schematisch dar.

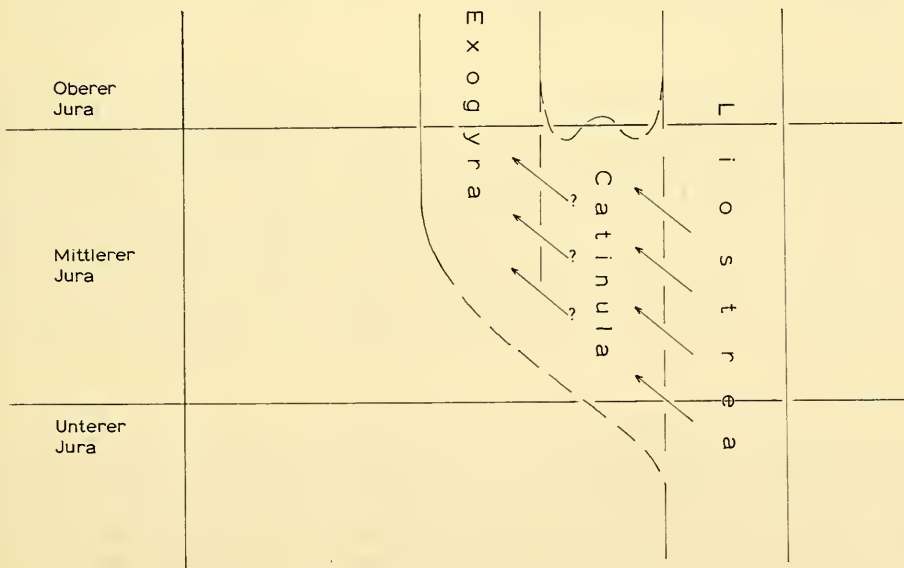


Abb. 11. Die Entwicklung von *Exogyra* aus *Liostrea* über *Catinula*-Zwischenformen.

Daß die Catinulen auch Gryphaeen hervorgebracht haben, oder in ihre nächste Verwandtschaft gehören, wie vielfach behauptet wird (vgl. ARKELL 1934 und andere), glaube ich nicht. Zwar besitzen einige glatte Catinulen, oberflächlich betrachtet, *Gryphaea*-ähnlichen Wuchs; ihre Anheftungsstelle ist jedoch, soweit ich sehen konnte, wie bei den Exogyren immer hinten am Wirbel. Außerdem habe ich bei keiner dieser Formen prismatisch strukturierte Lagen im Innenostracum, die ja für die Gryphaeen charakteristisch sind, beobachten können.

Exogyren werden vom oberen Lias bis zum Ende der Kreide genannt, doch scheint ihre Entwicklung erst ab *Ex. nana* (etwa ab Callovien) einheitlich verlaufen zu sein. — Sie stellen ein großes Problem dar: Schon die Beschreibung der Morphologie bringt große Unterschiede zwischen den einzelnen *Exogyra*-Arten. Bezieht man noch die Schalenstruktur in die Betrachtung mit ein, so wird eine Gesamtbeurteilung der Gattung *Exogyra* noch schwieriger; die einzelnen Arten differieren fast zu stark:

Ex. nana und *Ex. virgula* sind klein und haben vorherrschend lamelläre Struktur; dabei ist *nana* bis auf Anwachsstreifen glatt und von etwa sandalinidem Wuchs, *virgula* aber fein berippt und von *Liostrea acuminata*-ähnlicher Form. — *Ex. couloui* und *Ex. columba* sind wesentlich größer; aber *Ex. columba* ist, abgesehen vom Wirbel, von etwa gryphäidem Wuchs. Sogar die Schalenstruktur von *Ex. columba* ist *Gryphaea*-ähnlich: das Innenostracum der linken Klappe besteht zu einem großen Teil aus prismatischen Lagen. Freilich treten bei *Ex. columba* manchmal strukturelle Hohlräume auf, die ostreid mit „kreidiger“ Substanz gefüllt sind, was ich bei den Gryphaeen nie beobachten konnte. *Exogyra couloui* dagegen ist in ihrer ganzen Schalenform typisch exogyroid eingedreht. Ihre Schalenstruktur ist reichlich linsig, erinnert etwas an *Lopha marshi*, hat aber regelmäßig einen hohen lamellären Anteil. —

Sollten nun vielleicht doch, wie Cox (1952) andeutet, die Exogyren gar keine einheitliche Gruppe sein? Sollten sie stark spezialisierte, konvergente Abkömmlinge verschiedener Austernlinien darstellen, *Ex. couloui* vielleicht von den Lophen abstammen, *Ex. columba* von den Gryphaeen?

Exogyra couloui

Trotz der erwähnten Ähnlichkeit in der Schalenstruktur halte ich es für unwahrscheinlich, daß sich *Ex. couloui* aus den Lophen (oder anderen Nicht-Exogyren) entwickelt haben könnte. Meiner Meinung nach hätte man im Falle einer solchen Verwandtschaft im oberen Jura Übergangsformen finden müssen. — Ich glaube eher und stimme darin mit Jourdy (1924), Beurlen (1958) und anderen Autoren überein, daß *Ex. couloui* von *Ex. nana* abstammt. Neben morphologischen Merkmalen sprechen auch Ähnlichkeiten in der Schalenstruktur für diese Hypothese: Sowohl *Ex. nana* als auch *Ex. couloui* bauen ihre strukturellen Hohlräume vor allem im Wirbel und in dessen Nähe.

Exogyra columba

Gegen eine von der prismatischen Struktur des Innenostracums der linken Klappe her naheliegenden Herleitung von *Ex. columba* aus den Gryphaeen, scheint mir einmal die zeitliche Lücke zwischen den letzten bekannten echten Gryphaeen und *Ex. columba*, die erst im Cenoman erscheint, zu sprechen. Verbindungsglieder aus dem dazwischenliegenden Zeitraum sind mir nicht bekannt. Außerdem deutet meines Erachtens neben der Form der Schale auch das Auftreten von ostreid gefüllten Schalen-

hohlräumen bei *Ex. columba* eher auf eine Verwandtschaft zu den anderen Exogyren. Ein weiteres Merkmal der *Ex. columba*, nämlich die feine radiale Berippung auf dem ältesten Teil ihrer Schale, hat JOURDY, BEURLIN und andere Autoren zu der Annahme veranlaßt, *Ex. columba* lasse sich von der in ähnlicher Weise berippten *Ex. virgula* herleiten. Gegen diese Auffassung sprechen aber wiederum stratigraphische Lücken und die andersartige Schalenstruktur, so daß die Frage nach den Vorfahren von *Ex. columba* noch weitgehend offen bleibt.

5. *Ostrea*, *Crassostrea* und *Pycnodonte*

Ostrea

In der Kreide tauchen, soweit ich beobachten konnte, zum ersten Mal Formen auf, die als echte Ostreen zu bezeichnen sind. Einige dieser Austern ähneln zwar morphologisch noch den Lophen (z. B. *Ostrea acanthonota*, Doukkan, Algerien), andere (zum Beispiel Austern von El Kantara/Algerien) sind jedoch von echten tertiären und quartären Ostreen strukturell und morphologisch kaum unterscheidbar und dürften wohl die Vorfahren der heutigen Ostreen und Crassostreen darstellen. —

Anscheinend trat bei der Entwicklung von der Kreide bis heute der *Lopha*-ähnlich berippte Typ mehr und mehr in den Hintergrund. Während bei manchen Kreide-Ostreen die Rippen noch in der Nähe des Wirbels beginnen, prägen die tertiären Formen diese im allgemeinen erst in der Nähe des Schalenrandes aus, wenn die Schale nicht überhaupt nur noch wellig ist oder sogar (bis auf Wachstumsunterbrechungen) fast ganz glatt. Heute kommen meines Wissens überwiegend Ostreen vor, die eine feinberippte oder wellige linke Klappe besitzen; die rechte Klappe trägt (entsprechend der Gattungsdiagnose) keine Rippen. —

Die Wurzel der Ostreen

Die Ostreen dürften aus den Lophen hervorgegangen sein. Liostreen, Exogyren und Gryphaeen kommen als Wurzel der Ostreen und Crassostreen kaum in Betracht: Dafür sind die Exogyren vor allem in der Morphologie, die Liostreen hauptsächlich in der Schalenstruktur und die Gryphaeen hinsichtlich beider Gesichtspunkte von den Ostreen zu verschieden.

Die Lophen hingegen besitzen eine Struktur, die der der Ostreen sehr nahe steht. Lophen und Ostreen haben einen linsigen Schalenaufbau und bei beiden Gattungen sind die linsigen Hohlräume mit einer zumindest sehr ähnlichen Substanz gefüllt (ostreide „kreibige“ Substanz). Außerdem stehen die frühen Ostreen, wie bereits erwähnt, vielfach in ihrer Berippung und in ihrem gesamten morphologischen Habitus den Lophen nahe, bzw. zwischen den Lophen und typischen Ostreen, so daß der Gedanke nicht von der Hand zu weisen ist, daß es sich bei diesen um Übergangsformen handelt. Ich nehme daher an, daß die Gattung *Ostrea* sich in der Kreide (eventuell im obersten Jura) aus Lophen entwickelt hat.

Crassostrea

Morphologisch unterscheiden sich Ostreen und Crassostreen nicht wesentlich: die Schalen der Crassostreen sind dicker und mehr zungenförmig, mit langem gestrecktem Wirbel und beidseitig unberippt, während die der Ostreen einen kürzeren Wirbel besitzen, mehr rundlich sind und auf der linken Klappe eine (im allgemeinen nicht sehr kräftige) Skulptur tragen. Strukturell gibt es keine prinzipiellen Unterschiede zwischen beiden Gruppen. —

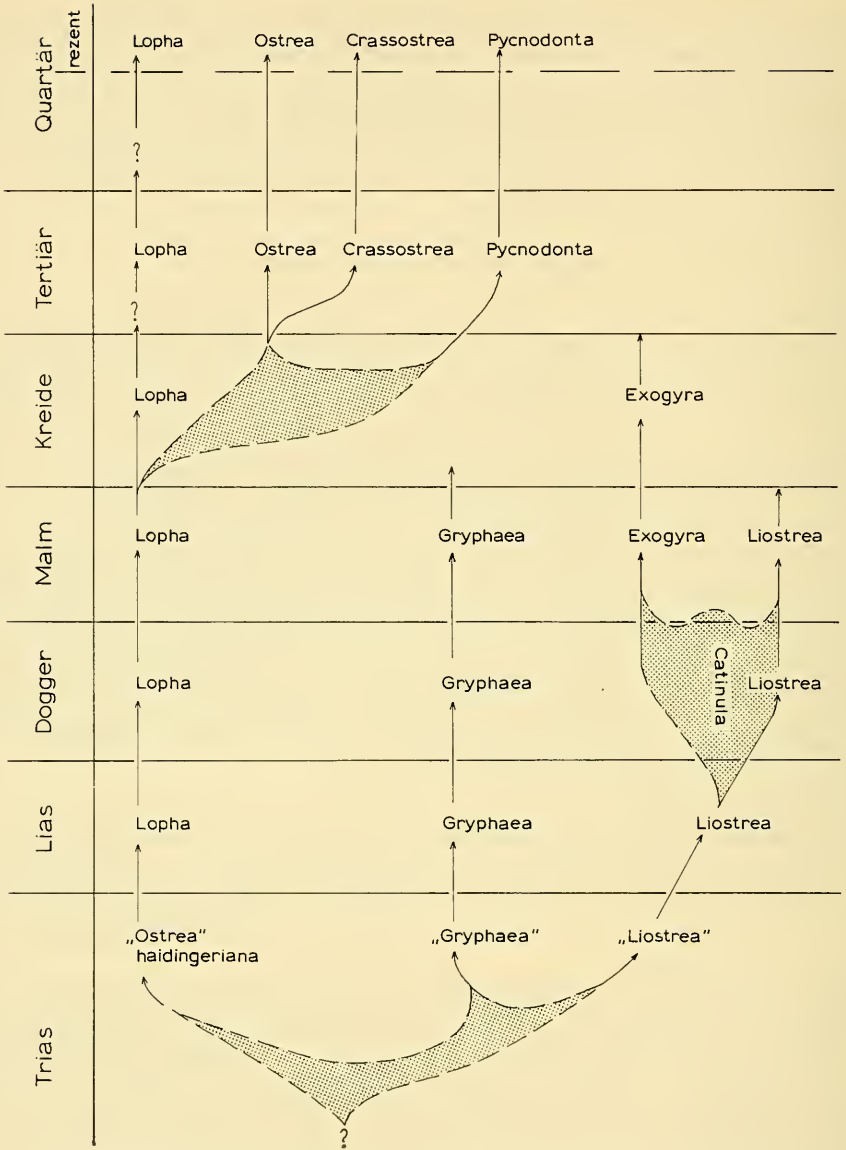


Abb. 12. Die Stammesentwicklung der untersuchten Ostreiden (*Lopha*, *Ostrea*, *Crassostrea*, *Pycnodonte*, *Gryphaea*, *Exogyra*, *Liostrea* und *Catinula*).

Zweifellos sind also Ostreen und Crassostreen eng miteinander verwandt. Darüber hinaus ist es sehr wahrscheinlich, daß die Crassostreen aus \pm unberippten Kreide-Ostreen entstanden sind.

Pycnodonte

Neben den ersten Ostreen entwickelten sich in der Kreide Formen (zum Beispiel „*Ostrea*“ *semiplana*, Nord-Deutschland), die ihrer Morphologie nach zu den

frühen Ostreen gerechnet werden müßten, deren Schalenstruktur jedoch pycnodontid ist. Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang die „*Lopha*“ *flabelliformis* aus dem unteren Senon von Südschweden, die der äußeren Morphologie nach zwischen den Lophen und den Ostreen steht, deren Schalenhöhlräume aber wabenförmige Innenstruktur zeigen. Ostreiden mit lophider oder früh-ostreider Morphologie und pycnodontider Schalenstruktur treten, wie es scheint, hauptsächlich im unteren Senon und früher auf. Im oberen Senon hingegen — nach STENZEL (1971) schon in der Unterkreide (*Texigryphaea*) — gewinnen dann die Formen mit pycnodontider Schalenstruktur und *Gryphaea*-ähnlicher Wuchsform (Formkonvergenz zu den Gryphaeen!), also die echten Pycnodonten, die Oberhand, die bis in die Gegenwart fortbestehen. Daneben dauern die pycnodontiden Ostreen bis ins Tertiär (sogar bis rezent?) fort. — Die Abstammung der Pycnodonten von den Gryphaeen, wie sie von STENZEL (1971) angenommen wird, ist nicht wahrscheinlich. Vor allem auf Grund der Schalenstruktur scheint es sicher, daß sich die Pycnodonten (? und *Texigryphaea*) entweder \pm parallel zu den echten Ostreen aus den Lophen entwickelt haben, oder, wahrscheinlicher noch, aus frühen Ostreen mit *Lopha*-ähnlichem Wuchs.

V. Der Ursprung der Ostreiden

Die Hoffnung, durch das Studium der Schalenstrukturen von Ostreiden auch einigen Aufschluß darüber zu bekommen, welche Muscheln die Vorfahren der Ostreiden sind, hat sich nicht erfüllt.

Die Versuche N. D. NEWELLS (1960 und NEWELL et al. 1970) die Ostreiden von Pseudomonotiden herzuleiten, die sich jedoch ausschließlich mit der rechten Klappe festhefteten, dabei ihren Byssus erheblich später reduzierten als die Ostreiden und außerdem wahrscheinlich eine hauptsächlich aragonitische Schale besaßen, sind noch nicht überzeugend. —

Aber auch die beiden Formen, die — der äußeren Morphologie nach — den ersten mir bekannten Ostreiden („*Ostrea*“ *montis caprilis* und „*Ostrea*“ *haidingeriana*) am ähnlichsten sind, nämlich *Plicatula* und *Terquemia* (bzw. *Enantiostreon*), stimmen schon in der inneren Morphologie der Schale nicht mit den Ostreiden überein: Bei *Plicatula* sitzt das Resilium in einer tiefen, ungegliederten, dreieckigen Grube und der Schloßrand ist mit leistenförmigen Zähnen besetzt (Ostreiden: zahnlos, Resilium in flacher, dreigeteilter Grube); *Terquemien* (und *Enantiostreon*) haben zwar keine Schloßzähne, aber ein versenktes, durch Zug wirkendes Ligament.

Die Schalenstrukturen sind ebenfalls nicht übereinstimmend: *Plicatula* hat ein lamellär-calcitisches Außenostracum (Ostreiden: Calcit-Prismen) und das Innenostracum ist kreuzlamellär-aragonitisch (vgl. TAYLOR et al. 1969). Die frühesten Ostreiden dagegen besitzen ein überwiegend kompakt-lamellär-calcitisches Innenostracum. — Die originäre Schalenstruktur der *Terquemien* ist überhaupt unbekannt.

Dazu kommt, daß *Terquemia*, *Enantiostreon* und *Plicatula* mit der rechten Klappe am Substrat festgeheftet sind, die Ostreiden aber mit der linken. Allerdings deutet COX (1952) an, daß sich die frühen triadischen Austern sowohl mit der linken, als auch mit der rechten Klappe am Untergrund festkleben konnten, so daß diesem Merkmal vielleicht nicht die Bedeutung zukommt, die ihm bisher in Bezug auf den Ursprung der Ostreiden zugemessen wurde. STENZEL (1971) vermutet eine

diphyletische Entstehung der Austern, die mir jedoch wegen der engen strukturellen Verwandtschaft zwischen *Lopha* und *Liostrea* nicht wahrscheinlich erscheint.

Die Frage nach den Vorfahren der Austern ist also noch fast völlig ungeklärt; sicher scheint lediglich, daß sie unter den monomyaren Pteriomorphen zu suchen sind.

VI. Systematisch-taxionomische Anmerkungen

Große Schwierigkeiten entstanden bei der systematischen Bestimmung des Austernmaterials. Ein Beispiel: Im Oxfordien von Villers-sur-mer (Normandie) fand ich neben *Lopha marshi* zwei weitere Formen von Lophen: *Lopha gregarea* und *Lopha solitaria*. Darüber hinaus gab es Exemplare, die an die ARKELLSche (1932—33) *Lopha eruca* erinnerten. Da diese Lophen jedoch bei Villers-sur-mer mit allen denkbaren Zwischenformen nebeneinander vorkommen und sich, soweit ich beobachten konnte, auch nicht als getrennte Entwicklungslinien in die Kreide hinein fortsetzen, halte ich es nicht für gerechtfertigt, sie in mehrere Arten zu gliedern. Meines Erachtens handelt es sich bei diesen Lophen um ökologische Varianten ein und derselben Art. Die Variante *solitaria* bildet sich, wenn die Muschel nicht räumlich beengt wachsen mußte und sich mit einer großen Fläche auf einem flachen Haftobjekt befestigen konnte. War die Fläche, auf der sie sich anheftete, besonders klein, so entstand die Variante, die an die ARKELLSche *Lopha eruca* erinnert. Muscheln dieser Gruppe mit mittelgroßer Anheftungsfläche besitzen in der Regel den für *Lopha gregarea* typischen Wuchs. — Aus den dargelegten Gründen habe ich es in dieser Arbeit vorgezogen, die einzelnen Varianten nicht gesondert zu betrachten, sondern sie in dem Formenkreis *Lopha „gregarea“* zusammenzufassen. —

Diesen Formenkreis oder dessen intermediäre Vertreter (*L. gregaria*) mit dem besonderen systematischen Begriff „*Arctostrea*“ zu belegen, halte ich ebenfalls nicht für sinnvoll, da es sich bei den kretazischen „*Arctostreen*“ höchstwahrscheinlich nicht oder nur zum Teil um Abkömmlinge des oberjurassischen Kreises *Lopha „gregarea“* handelt. Viel wahrscheinlicher erscheint mir, daß *gregarea*-ähnliche Lophen sich mehrmals aus grobberippten Lophen entwickelt haben. Diese Gründe veranlassen mich, die von STENZEL (1971) unterschiedenen Gattungen *Lopha* (mit Untergattungen), *Agerostrea* und *Rastellum* (mit Untergattungen) zu einer einzigen Gattung zusammenzufassen, die den Namen *Lopha* zu tragen hat.

Weitere Schwierigkeiten ergeben sich bei den oberjurassischen Gryphaeen von Villers-sur-mer. Sie führen in der Literatur den Namen *Gryphaea dilatata*. Nur ein Fünftel des umfangreichen Materials von Villers läßt sich jedoch einwandfrei als *dilatata* bestimmen. Etwa zwei Drittel dagegen stimmen nach der ARKELLSchen Diagnose mit *Gryphaea lituola* überein, der Rest besteht aus Zwischenformen. Alle Varianten stammen aus einem geringmächtigen Horizont. Es ist deshalb anzunehmen, daß sie einer einzigen biologischen Art angehören. *Gryphaea lituola* und *Gr. dilatata* lassen sich daher am Einzelstück nicht mit Sicherheit erkennen, so daß ich es vorgezogen habe, sie in dieser Arbeit zu dem Formenkreis *Gryphaea „lituola-dilatata“* zu vereinigen.

Im Laufe der Jahrzehnte sind bei den Ostreiden zahlreiche Gattungen beschrieben worden. In den meisten Fällen ist es jedoch zweifelhaft, ob die Gattungen tatsächlich stammesgeschichtlich einheitliche Artgruppen verkörpern. So umfassen zum Beispiel die beiden „Gattungen“ *Nanogyra* BEURLIN und *Palaeogyra* MIRKAMALOV jeweils nur

die Typusarten *nana* und *virgula*, die untereinander aufs engste verknüpft und nach dem auf Seite 38 Ausgeführten auch mit den Kreide-Exogyren nahe verwandt sind. Es erscheint mir unnötig, die Systematik der Exogyren so stark aufzusplittern. Deshalb betrachte ich auch die von STENZEL (1971) als eigene Gattungen unterschiedenen Taxa *Aetostreon*, *Amphidonte*, *Ceratostreon*, *Ilymatogyra*, *Planospirites*, *Rhynchostreon* und *Vultogyphaea* als Einheiten, die höchstens den Rang von Untergattungen beanspruchen können. Allein *Rhynchostreon* (*Ex. columba*) mag besser begründet sein, sofern die Herkunft der abweichenden Schalenstruktur erklärt werden kann.

Die „Gattung“ *Deltoideum* halte ich mit ARKELL (1932—33) für ein Synonym zu *Liostrea*. Auch *Praeexogyra* („*Ostrea*“ *acuminata*) betrachte ich als zu *Liostrea* gehörig, da Schalenstruktur und Lage der Anheftungsfläche (nicht wie bei *Catinula* stets hinten) eher mit dieser Gattung übereinstimmen.

Auf Grund der von mir untersuchten Gattungen stellt sich das System der *Ostreacea* etwas anders als bei STENZEL dar; die Unterfamilie *Pycnodontinae* ist bei den *Ostreidae* einzuordnen. Die *Gryphaeidae* sind möglicherweise in zwei Familien aufzuteilen (vgl. Abb. 12).

VII. Ergebnisse

A. Die Schalenmerkmale der Ostreiden sind auf Seite 31 zusammengestellt.

B. Die bei den Ostreiden vertretenen Grundstrukturen sind:

1. Die kompakt-lamelläre Struktur
2. Die linsig-lamelläre Struktur
3. Die prismatische Struktur

Alle drei Grundstrukturen können in ein und derselben Austernschale auftreten.

„Kreuzlamelläre“ und sperrige „Strukturen“ bei den untersuchten Ostreiden sind wahrscheinlich teils spätere Rekrystallisationserscheinungen, teils durch Schnitteffekte vorgetäuscht.

C. Die Verteilung der Grundstrukturen auf die einzelnen systematischen Einheiten

Die Lophen, Pycnodonten, Ostreen und Crassostreen sind linsig-lamellär aufgebaut; dabei sind die strukturellen Hohlräume der Lophen, Ostreen und Crassostreen mit einem engmaschigen, die der Pycnodonten mit einem weitmaschigen dreidimensionalen Netzwerk von Calcit-Bausteinen („kreidige Schicht“) gefüllt. — Die Catinulen und die Liostreen weisen eine Schale mit überwiegend lamellärer Struktur auf. — Die Gryphaeen besaßen in der linken Klappe ein überwiegend prismatisch strukturiertes Innenostracum, das jedoch heute vielfach sperrig überprägt („kreuzlamellär“, „pseudolamellär“ etc.) vorliegt. Ihre rechte Klappe ist in der Regel kompakt-lamellär. — Die Schalen der großen Exogyren sind meistens lamellär mit einem beträchtlichen Teil linsiger struktureller Hohlräume, die der kleinen Exogyren hauptsächlich lamellär. *Exogyra columba* besitzt wie die Gryphaeen eine zum großen Teil prismatisch strukturierte linke und kompakt-lamelläre rechte Klappe.

D. Die Schalen der Ostreiden und die Ökologie

Die meisten morphologischen Merkmale der Ostreiden sind aufgrund ihrer zumindest zeitweilig fixi-sessilen Lebensweise variabel und können zum beträchtlichen

Teil von Umweltbedingungen beeinflusst werden. Unter diesen Merkmalen ist meines Erachtens nur die Skulptur weitgehend von der Ökologie unabhängig.

Die grundsätzlichen Schalenstrukturen der einzelnen Austerngattungen und -arten können nicht von Umweltbedingungen verändert werden. Nur innerhalb des Rahmens, der durch die Grundstrukturen der einzelnen systematischen Einheiten gesteckt ist, können ökologisch bedingte Änderungen auftreten.

E. Zur Stammesgeschichte der Ostreiden

1. Der Ursprung der Ostreiden bleibt ungeklärt. — Die Stammform der Austern ist wahrscheinlich eine *Lopha* mit gemäßigt linsig-lamellärer Struktur (= linsig-lamellär, aber weniger linsige Hohlräume als bei späteren Lophen).

2. Die Lophen bilden die älteste, ursprünglichste und konservativste Stammlinie der Ostreiden (? ab mittlere Trias; obere Trias bis rezent). Eine iterative Entwicklung der Lophen ist nicht wahrscheinlich.

3. Aus den frühen Lophen haben sich in der höheren Trias wahrscheinlich die Liostreen entwickelt. Möglich ist aber auch eine den beiden Gattungen gemeinsame Wurzel. Die Liostreen lassen sich bis zur Wende Jura-Kreide verfolgen.

4. Die Gryphaeen entstanden in der Obertrias anscheinend aus frühen *Liostrea*-ähnlichen Austern und lassen sich in Europa bis in den Oberjura beobachten. Auch bei ihnen ist eine iterative Entwicklung unwahrscheinlich.

5. Im oberen Lias und/oder im mittleren Jura bildete sich aus den Liostreen iterativ die Gruppe der Catinulen. Eine dieser Formen ist wahrscheinlich der Ausgangspunkt für die Linie der Exogyren (etwa ab Callovien), die erst am Ende der Kreide abreißt.

6. Etwa um die Wende Jura-Kreide entsteht ein Seitenzweig der Lophen, der *Ostrea*-ähnliche Wuchsformen hervorbringt. Ein Teil dieser Formen besitzt auch die Schalenstruktur der echten Ostreen (bzw. *Crassostreen*). Hier beginnen die Stammlinien von *Ostrea* und *Crassostrea*. Der andere Teil zeigt wabenförmige Füllung der strukturellen Hohlräume. Von ihm leiten sich die Pycnodonten ab. Alle drei Gattungen setzen sich bis in die Gegenwart fort. —

Die Pycnodonten sind also nur sehr entfernt mit den Gryphaeen verwandt; daß beide Gattungen z. T. eine ähnliche Schalenform zeigen, ist eine Konvergenzerscheinung.

Literaturverzeichnis

- ARKELL, W. J. (1932—1933): The Corallian Lamellibranchia. — Mon. Paläont. Soc., Teil 4 und 5, Seite 133—180 und 181—228, London.
- (1934): The Oysters of the Fuller's Earth; and on the Evolution and Nomenclature of the Upper Jurassic Catinulas and Gryphaeas. — Proc. Cotteswold Nat. F. Cl., 25, 1, Seite 21—68, Gloucester.
- BEURLEN, K. (1958): Die Exogyren. — Ein Beitrag zur phyletischen Morphogenese der Austern. — N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. (1958), Seite 197—217, Stuttgart.
- BOGGILD, O. B. (1930): The Shell Structure of the Mollusks. — Kgl. Danske Vidensk. Selskr. Skr., Ser. 9, 2, 2, Seite 232—325, Kopenhagen.
- CHARLES, R.-P. & MAUBEUGE, P. L. (1952a): Les Liogryphées du Jurassique inférieur. de l' est du Bassin Parisien. — Bull. Soc. Geol. France, Ser. 6, 1 (1951), Bd. 4—6, Seite 333—350, Paris

— (1952b): Les Liogryphées jurassiques de l'ést du Bassin Parisien. II. Liogryphés du Bajocien. — Bull. Soc. Geol. France, Ser. 6, **12** (1952), Seite 191—195, Paris.

COX, L. R. (1952): The Jurassic Lamellibranch Fauna of Cutch (Kachh). No. 3, Families Pectinidae, Amusiidae, Plicatulidae, Limidae, Ostreidae and Trigoniidae (Supplement). — Mem. Geol. Surv. India (Paleont. Endica), Ser. 9, **3**, 4, Seite 1—128, Calcutta, Delhi und London.

DODD, J. R. (1963): Paleocological implications of shell mineralogy in two pelecypod species. — J. Geol., **71**, 1, Seite 1—11, Chicago.

GREGOIRE, C. (1960): Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl, especially in pelecypods (Part I). — Bull. Inst. Sci. nat. Belgique, **36** (23), Seite 1—22, Brüssel.

HALLAM, A. (1962): The evolution of Gryphaea. — Geol. Mag., **99**, 6, Seite 571—574, Hertford.

JAWORSKI, E. (1912): Beiträge zur Stammesgeschichte der Austern. — Zeits. induct. Abstammungslehre, **9**, 3, Seite 192—215, Berlin.

JOURDY, E. (1924): Histoire naturelle des Exogyres. — Ann. Paléontol., **13**, Seite 1—104, Paris.

MAJEWSKE, O. P. (1969): Recognition of Invertebrate Fossil Fragments in Rocks and Thin Sections. — Intern. Sediment Petrograph. Series, **13**, 101 Seiten, Leiden.

MUTVEI, H. (1964): On the Shells of Nautilus and Spirula with Notes on the Shell Secretion in Non-cephalopod Molluscs. — Ark. Zool., Kungl. Svenska Vetenskapsakad., **16**, 3, Seite 221—278, Stockholm.

NEWELL, N. D. (1960): The origin of the oysters. — Bull. Geol. Soc. Amer., **71**, 12, Teil 2, New York und Intern. Geol. Congr. XXI, Sess. Norden 1960, Repts., **238**, Teil 22, Seite 81—86, Kopenhagen.

NEWELL, N. D. & BOYD, D. W. (1970): Oyster-like Permian Bivalvia. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **143**, 4, Seite 217—282, New York.

OBERLING, J. J. (1964): Observations on some structural features of the pelecypod shell. — Mitt. naturf. Ges. Bern, **20**, Seite 1—63, Bern.

PFANNENSTIEL, M. (1950): Die Entwicklungsstadien von *Gryphaea arcuata* LMK. — Aus der Heimat, **58**, Seite 209—215, Öhringen/Württemberg.

QUENSTEDT, F. A. (1858): der Jura. — Tübingen.

RANSON, G. (1940): La charnière de la dissoconque de l'huître. — Bull. Mus. nat. Hist. natur., (2) **12**, 2—4, Seite 119—128, Paris.

— (1941): Les Huitres et le Calcaire. I. Formation et structure des „Chambres crayeuses“. Introduction à la révision du genre *Pycnodonta* F. de W. — Bull. Mus. nat. Hist. natur., (2) **12**, 5—7, Seite 426—432, 1940 und (2) **13**, 1, Seite 49—66, Paris.

— (1942): Les espèces actuelles et fossiles du genre *Pycnodonta* F. de W. — Bull. Mus. nat. Hist. natur., (2) **13**, 2, Seite 82—92, Paris.

— (1948): Prodissoconques et classification des Ostréides vivants. — Bull. Mus. r. Hist. natur., Belgique, **24**, 42, 12 Seiten, Brüssel.

RASPAIL, J. (1900 u. 1901): Contribution à l'étude de la falaise jurassique de Villers sur-mer. — La Feuille des jeunes Naturalistes, Ser. 4, Jahrgang **31**, Nr. 365, 366 und 368, Paris.

SCHÄFLE, L. (1929): Über Lias- und Doggeraustern. — Geol. Paläontol. Abh., N. F., **17** (21), 2, Seite 65—150, Jena.

SCHENK, H. G. (1934): Literature on the shell structure of pelecypods. — Bull. Mus. r. Hist. natur., Belgique, **24**, 42, 12 Seiten, Brüssel.

SCHMIDT, W. J. (1922): Über den Aufbau der Schale von *Nucula*. — Arch. Mik. Anat., **96**, Seite 171—181, Jena.

SEILACHER, A. (1954): Ökologie der triassischen Muschel *Lima lineata* (SCHLOTH) und ihrer Epöken. — N. Jb. Geol. Paläontol. Mh., **4**, Seite 163—183, Stuttgart.

STENZEL, H. B. (1956): Cretaceous oysters of southwestern North America. — Res. Trab. present. XX. Congr. Geol. Intern. Mexico. El Sistema Cretacio, **1**, Seite 15—37, Mexico.

— (1963): Aragonite and Calcite as constituents of adult oyster shells. — Science, **142**, Seite 232—233, New York.

— (1971): Bivalvia, Oysters. — Treatise on Invertebrate Paleontology, (N) **3**, Mollusca 6, S. N953—N1224, Lawrence/Kansas.

SWINNERTON, H. H. (1964): The early development of *Gryphaea*. — Geol. Mag., G. B., **101**, 5, Seite 409—420, Hertford.

SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (1959): Iterative Evolution in Fossil Oysters. — Proc. XVth Internat. Zool. Congr. London, S. 193—197, London.

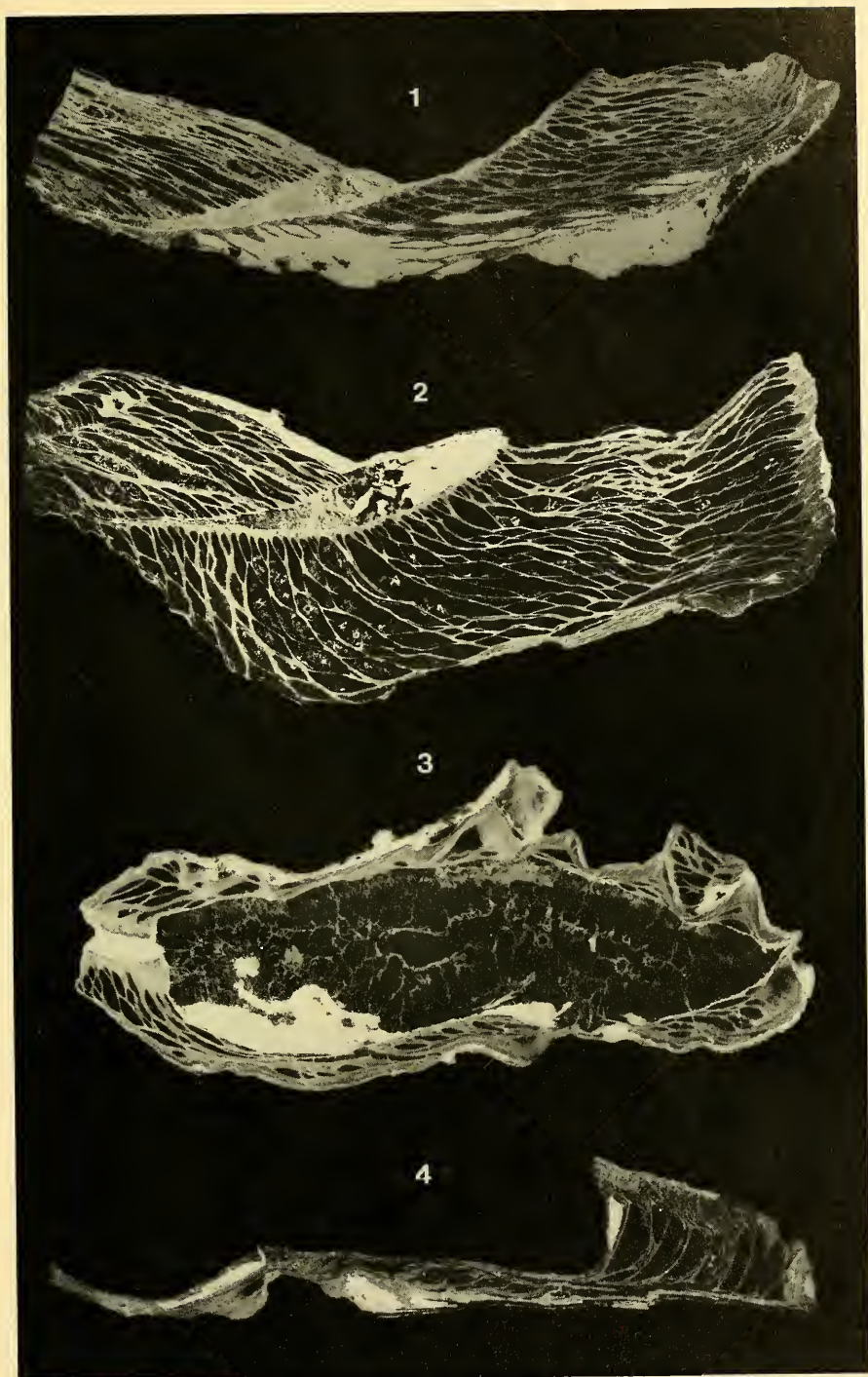
- TAYLOR, J. D. & KENNEDY, W. J. & HALL, A. (1969): The shell structure and mineralogy of the bivalvia. Introduction. Nuculacea — Trigoniacea. — Brit. Mus. Nat. Hist. Bull. (Zoology). Suppl. 3, 125 Seiten, London.
- TRUEMAN, A. E. (1922): The use of *Gryphea* in the correlation of the Lower Lias. — Geol. Mag., 59, Seite 256—268, Hertford.
- WADA, K. (1961): Crystal growth of molluscan shells. — Bull. Nat. Pearl Res. Lab., 7, Seite 703—828, Kashikojima.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolf Siewert, Geol.-Paläontol. Institut der Universität Stuttgart,
7 Stuttgart 1, Böblinger Str. 72.

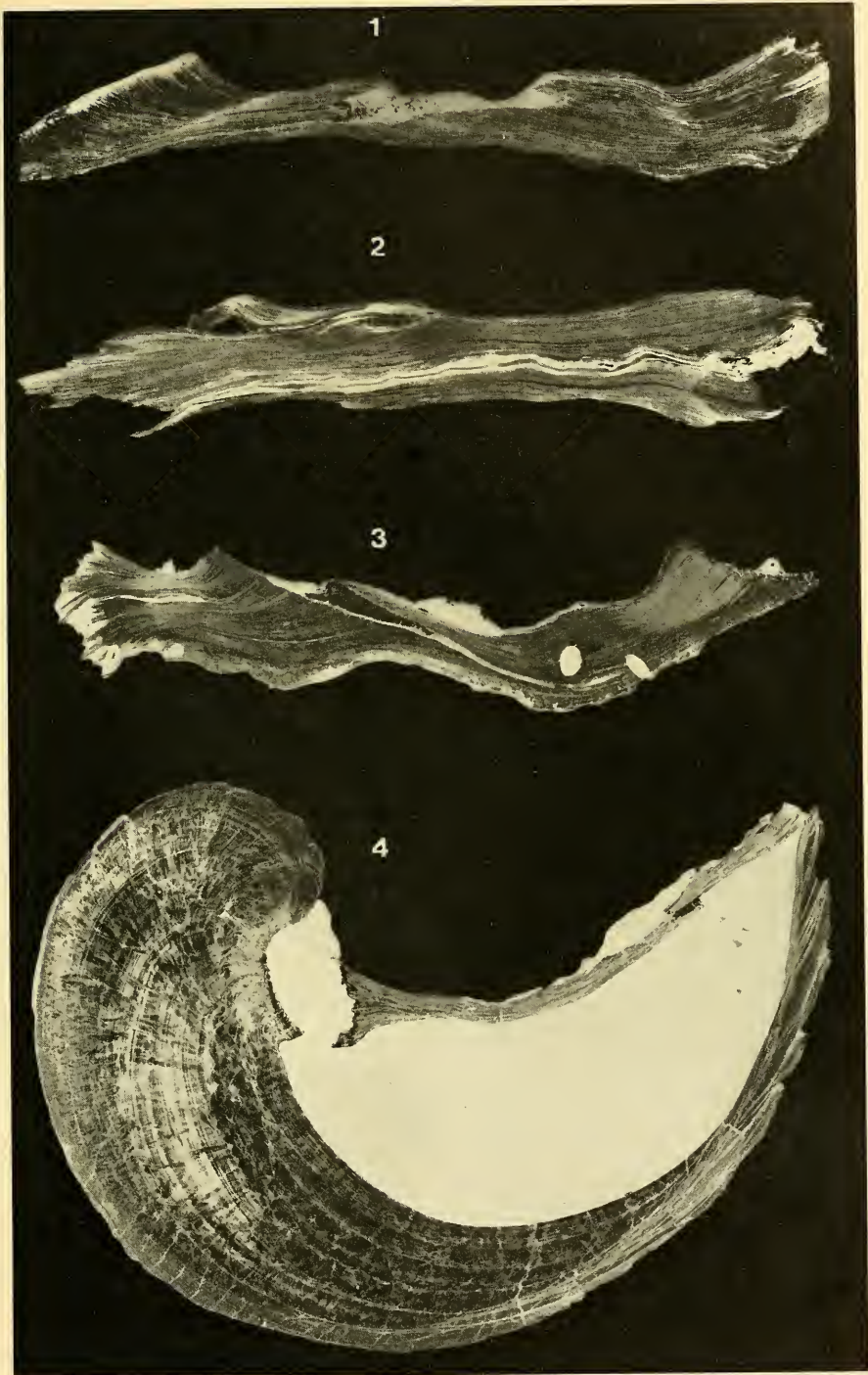
Tafel 1

- Fig. 1. *Lopha marshii*, Bajocien, Erlenhof/Württemberg.
Linke Klappe mit Schließer-Myostracum, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 1,0$; Negativabzug.
- Fig. 2. *Lopha marshii*, Dogger, Württemberg.
Linke Klappe mit Schließer-Myostracum, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 1,0$; Negativabzug.
- Fig. 3. *Lopha gregarea*, Oxfordien, Villers-sur-mer/Normandie.
Zweiklappig, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 2,8$; Negativabzug.
- Fig. 4. *Lopha solitaria*, Oxfordien, Villers-sur-mer/Normandie.
Linke Klappe, Radialschnitt (Wirbel rechts); $\times 2,8$; Negativabzug.



Tafel 2

- Fig. 1. *Liostrea eduliformis*, unteres Bajocien, Beuren/Württemberg.
Linke Klappe mit Myostraca, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 1,0$; Negativabzug.
- Fig. 2. *Liostrea delta*, Oxfordien, Villers-sur-mer/Normandie.
Eine linke und eine rechte Klappe, \pm Transversalschnitt; $\times 1,0$; Negativabzug. — In der linken Klappe (oben) ist ganz oben das Schließer-Myostrocum angeschnitten.
- Fig. 3. *Liostrea delta*, Oxfordien, Villers-sur-mer/Normandie.
Rechte Klappe mit Schließer-Myostracum, Radialschnitt (Wirbel rechts); $\times 1,0$; Negativabzug.
— Unterhalb der Ligamentgrube und des Myostracums ist die lamelläre Struktur etwas sperrig überprägt. — Die hellen runden Flecken stammen von bohrenden Organismen. In der Ligamentgrube ist eine Serpuliden-Röhre sichtbar.
- Fig. 4. *Gryphaea arcuata*, mittleres Sinémurien, Metzervisse/Lothringen.
Zweiklappig, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 2,3$; Negativabzug. — Die Pigmentlinien des prismatischen Innenostracums hören auf, wo die Struktur stark sperrig wird (vgl. Seite 29).



Tafel 3

Fig. 1. *Exogyra couloui*, unteres Valendis, Tgr. Müsingen/Westfalen.

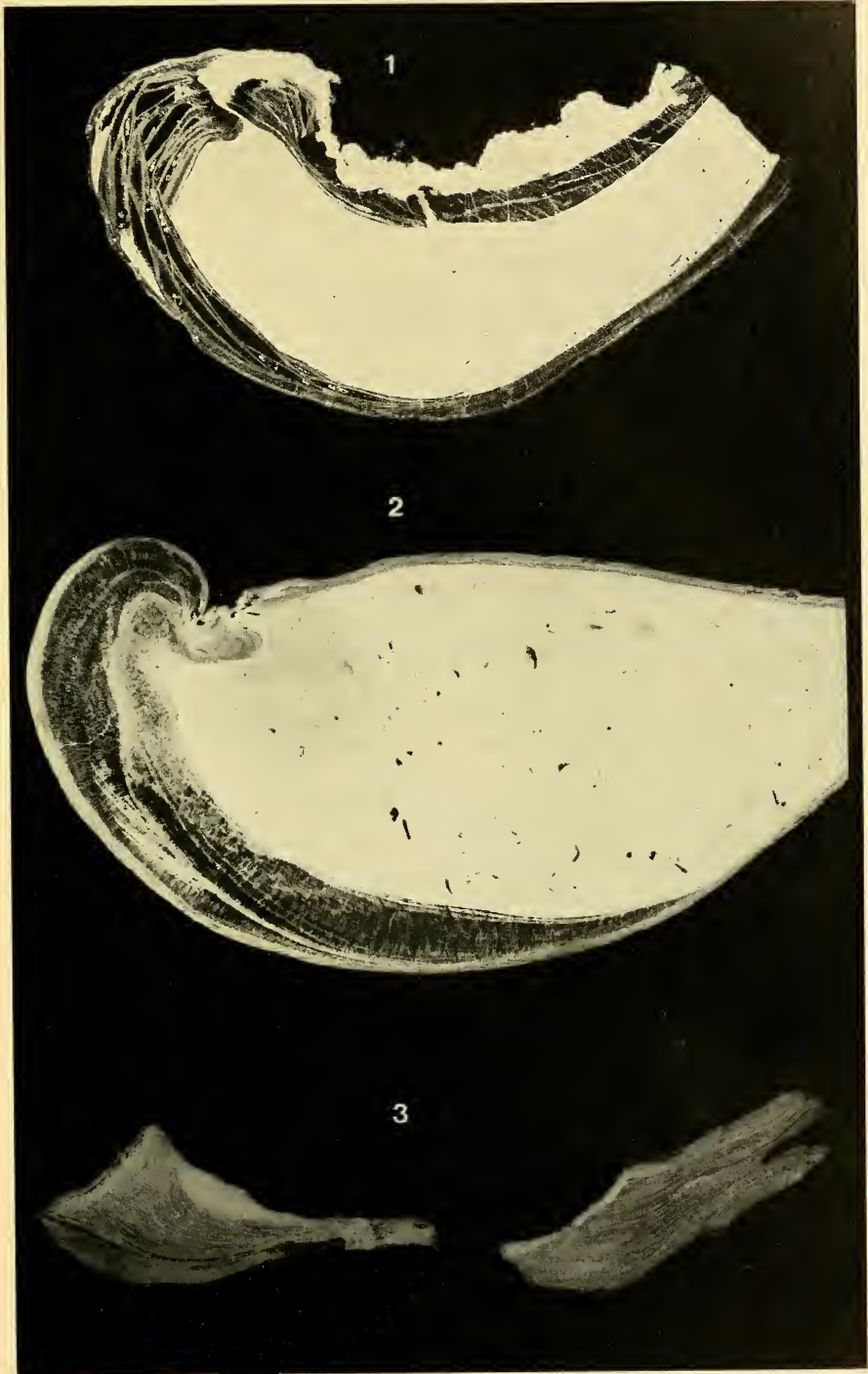
Zweiklappig, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 1,1$; Negativabzug. — Die rechte Klappe (oben) ist in der rechten Bildhälfte fast tangential geschnitten.

Fig. 2. *Exogyra columba*, Cenoman, N-Deutschland?

Zweiklappig, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 2,5$; Negativabzug.

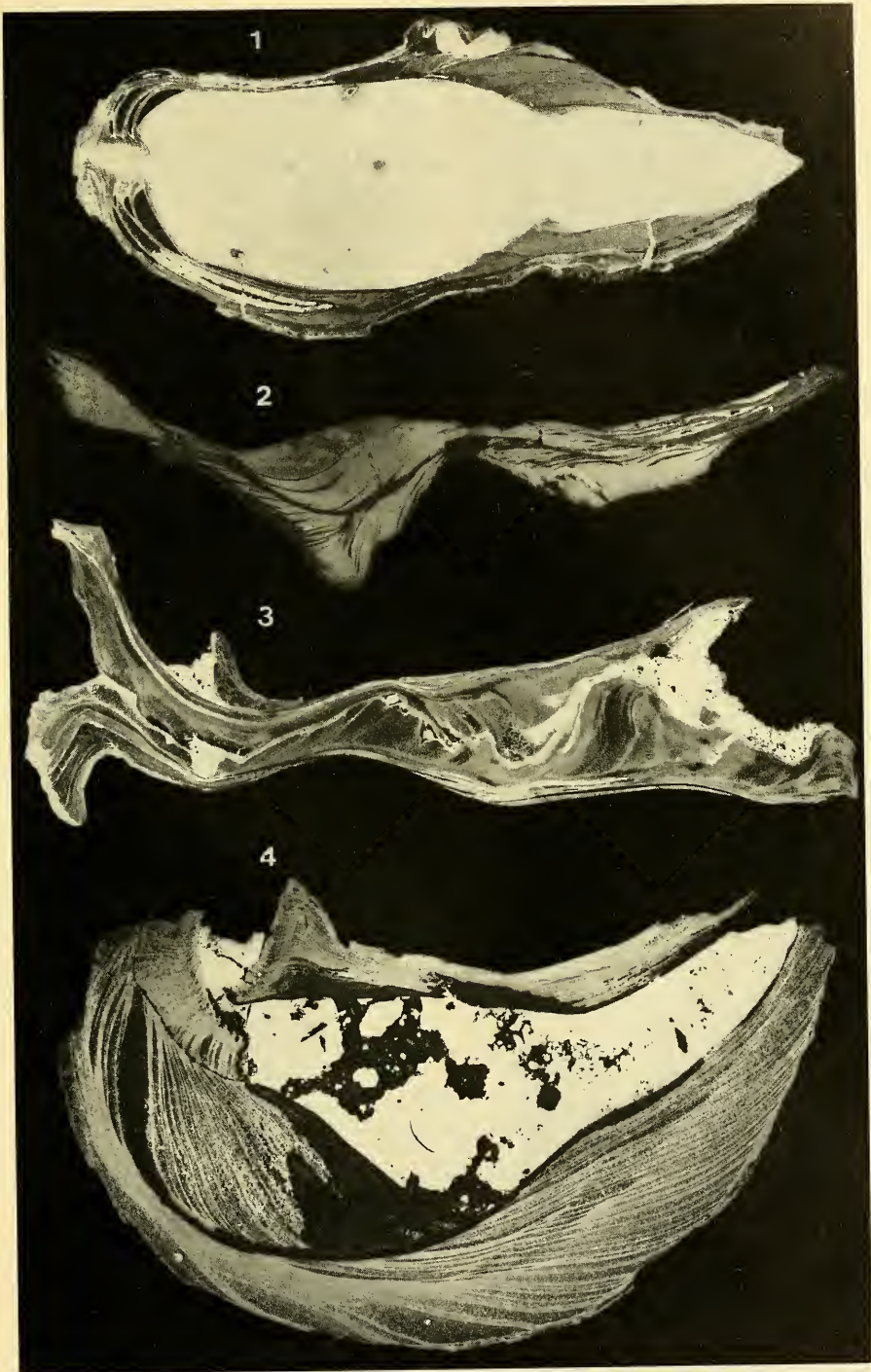
Fig. 3. *Catinula kuorri*, unteres Callovien, Eningen/Württemberg.

Linke Klappe, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 3,5$; Negativabzug. — Die Unterbrechung zwischen beiden Hälften der Klappe rührt daher, daß das Schließer-Myostracum weggelöst wurde.



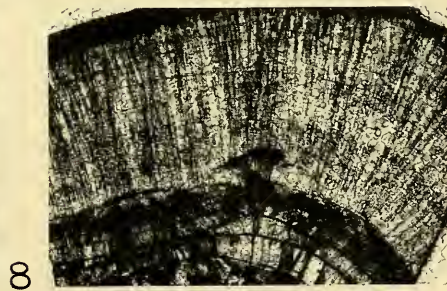
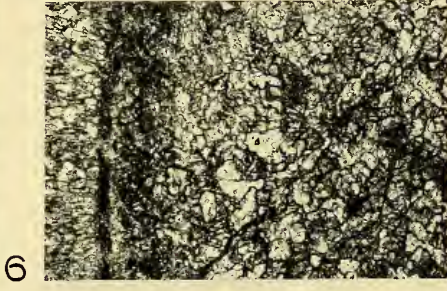
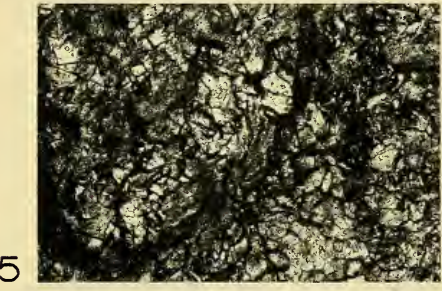
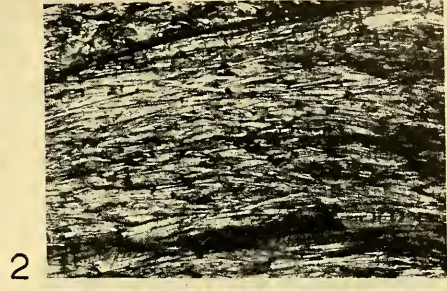
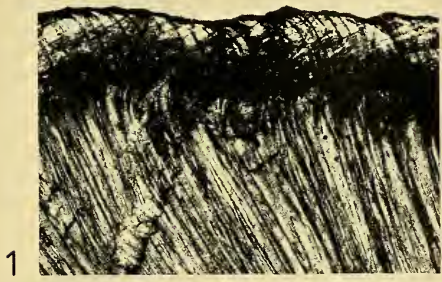
Tafel 4

- Fig. 1. *Ostrea acanthonota*, Santon, Doukkan/Algerien.
Zweiklappig, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 2,1$; Negativabzug. — Ostreid gefüllte strukturelle Schalenhöhlräume in einer *Lopha*-ähnlichen *Ostrea*.
- Fig. 2. *Ostrea* sp., Kreide, El Kantara/Algerien.
Linke Klappe, Radialschnitt (Wirbel rechts); $\times 1,4$; Negativabzug.
- Fig. 3. „*Ostrea*“ *semiplana*, unteres Senon, Bottrop/Westfalen.
Zwei linke Klappen, Radialschnitte (beide Wirbel links); $\times 2,2$; Negativabzug. — Austern mit \pm ostreidem Wuchs und pycnodontider Schalenstruktur.
- Fig. 4. *Pycnodonte vesicularis*, oberes Senon, Finkenwalde bei Stettin.
Zweiklappig, Radialschnitt (Wirbel links); $\times 1,4$; Negativabzug.



Tafel 5

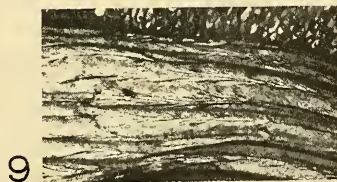
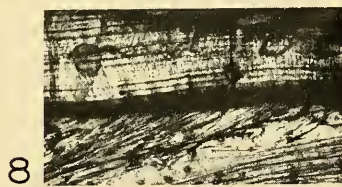
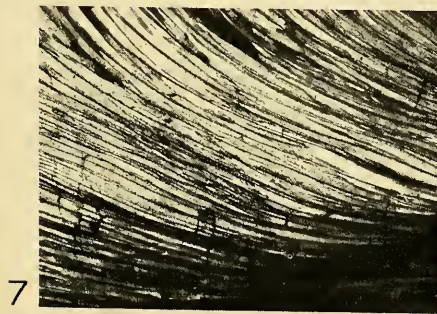
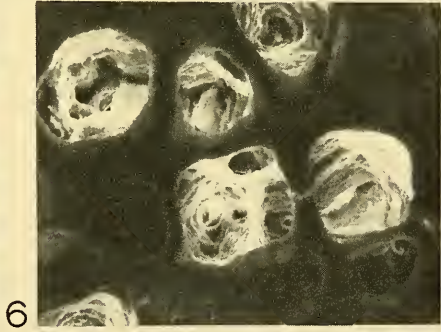
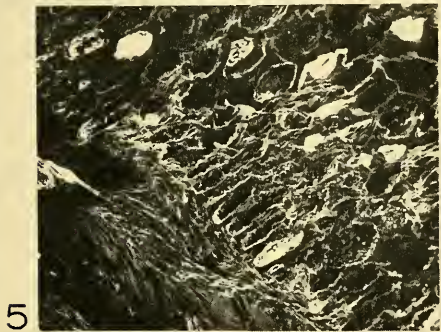
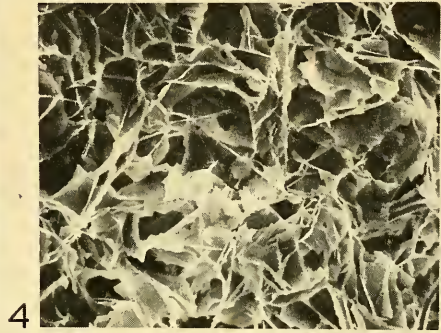
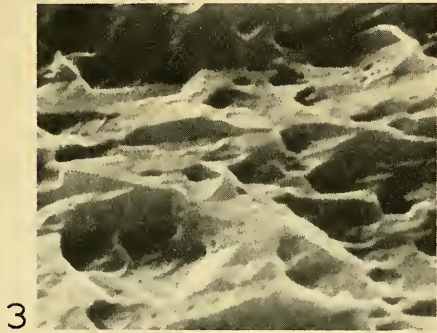
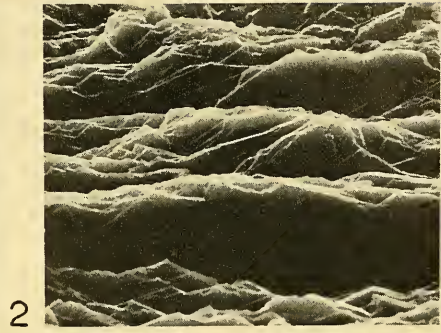
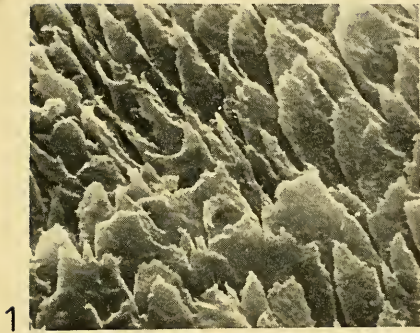
- Fig. 1. *Liostrea eduliformis*, unteres Bajocien, Beuren/Württemberg.
Linke Klappe, Radialschnitt (Außenfläche links); $\times 8,3$; Positivabzug. — Lamelläre Struktur des Innenostracums, die oben in die Strukturrichtung des faserigen inneren Ligamentes nach rechts umbiegt.
- Fig. 2. *Gryphaea lituola*, oberes Callovien, Wichengebirge.
Linke Klappe, Radialschnitt (Außenfläche oben); $\times 8,3$; Positivabzug. — „Pseudo-lamelläre“ Struktur bei Gryphaeen.
- Fig. 3 bis 5. *Gryphaea arcuata*, mittleres Sinémurien, Metzervisse/Lothringen.
Linke Klappe; $\times 8,3$; Positivabzüge.
Fig. 3. Radialschnitt in Wirbelnähe: prismatische Struktur, etwas sperrig überprägt. Prismen am oberen Bildrand in die lamelläre Schicht des Innenostracums übergehend (Außenfläche oben). — Fig. 4. Radialschnitt, wirbelfern: prismatische Struktur, leicht sperrig überprägt (Außenfläche oben). — Fig. 5. Prismatische Struktur, wirbelfern, tangential geschnitten.
- Fig. 6 bis 8. *Exogyra columba*. Cenoman, N-Deutschland?
Linke Klappe; $\times 8,3$; Positivabzüge.
Fig. 6. Tangentialschnitt durch das prismatische Innenostracum (wirbelfern). — Fig. 7. Radialschnitt, wirbelfern (Außenfläche oben). — Fig. 8. Transversalschnitt, wirbelnah (Außenfläche oben).
- Fig. 9. *Ostrea* sp., Kreide, El Kantara/Algerien.
Linke Klappe, Radialschnitt (Wirbel rechts, Außenfläche unten); $\times 8,3$; Positivabzug; Nicols gekreuzt. Ostreid gefüllter struktureller Hohlraum mit „Querstruktur“.
- Fig. 10. *Ostrea acanthonota*, Santon, Doukkan/Algerien.
Rechte Klappe, Radialschnitt (Wirbel links, Außenfläche unten); $\times 11$; Positivabzug; Nicols gekreuzt. Ostreid gefüllter struktureller Hohlraum mit „Querstruktur“.



Tafel 6

- Fig. 1. *Lopha cristagalli*, rezent, Fundort unbekannt.
Linke Klappe, Schaleninnenfläche; $\times 3500$; REM-Aufnahme *).
Blick auf die Täfelchen (laths).
- Fig. 2. *Ostrea* sp., Kreide, El Kantara/Algerien.
Linke Klappe, Radialbruch; $\times 7000$; REM-Aufnahme.
Der Feinbau der lamellären Struktur (sheets, laths) unter einem spitzen Winkel aufgenommen.
- Fig. 3. *Gryphaea arcuata*, mittleres Sinémurien, Metzerville/Lothringen.
Linke Klappe, Transversalbruch; $\times 7700$; REM-Aufnahme.
Sperrig überprägte, ehemals prismatische Schicht.
- Fig. 4. *Crassostrea angulata*, rezent, Granville/Normandie.
Linke Klappe, Radialbruch; $\times 700$; REM-Aufnahme.
„Kreidige Schicht“ (Ostreide Füllung eines strukturellen Hohlraumes).
- Fig. 5. *Pycnodonte* sp., obere Kreide, N-Deutschland.
Linke Klappe, Radialbruch; $\times 75$; REM-Aufnahme.
Links unten lamelläre Schalensubstanz, rechts und oben ein pycnodontid gefüllter struktureller Hohlraum.
- Fig. 6. *Pycnodonte* sp., Pliozän, St. Antonio, Balerna/Tessin.
Linke Klappe, Radialbruch; $\times 340$; REM-Aufnahme.
„Kreidige Schicht“ (pycnodontide Füllung eines strukturellen Hohlraumes).
- Fig. 7. *Liostraea eduliformis*, unteres Bajocien, Beuren/Württemberg.
Linke Klappe, Radialschnitt (Außenfläche unten); $\times 12$; Positivabzug. — Lamelläre Struktur mit Tubuli.
- Fig. 8. *Liostraea delta*, Oxfordien, Villers-sur-mer/Normandie.
Rechte Klappe, Radialschnitt (Außenfläche unten); $\times 8,0$; Positivabzug. — Prismatisches Schließer-Myostracum, links mit beginnender Umkristallisierung; unter dem Myostracum ist die lamelläre Struktur leicht sperrig.
- Fig. 9. *Pycnodonte vesicularis*, oberes Senon, Meudon/Frankreich.
Linke Klappe, Radialschnitt (Außenfläche oben); $\times 8,0$; Positivabzug. — Lamelläre Struktur bei verkieselten Pycnodonten (oben pycnodontid gefüllter struktureller Hohlraum).

*) REM = Raster-Elektronen-Mikroskop.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1972

Band/Volume: [1_B](#)

Autor(en)/Author(s): Siewert Wolf

Artikel/Article: [Schalenbau und Stammesgeschichte von Austern 1-57](#)