

NEUES JAHRBUCH

FÜR

Geologie und Paläontologie

BEGRÜNDET 1807

Monatshefte

(früher Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie
Monatshefte Abteilung B: Geologie — Paläontologie)

herausgegeben von

Fr. Lotze

in Münster i. W.

O. H. Schindewolf

in Tübingen

M. Schwarzbach

in Köln



STUTTGART 1958

E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG
(NÄGELE u. OBERMILLER)

Die Exogyren

Ein Beitrag zur phyletischen Morphogenese der Auster

Von **Karl Beurlen**, Rio de Janeiro

Mit 3 Abbildungen im Text

Zusammenfassung: Der Überblick über die Entfaltung der Exogyren vom unteren Dogger bis zu ihrem Erlöschen mit der Kreide zeigt, daß hier, anders als bei den „Gryphaeen“ und „Alectryonien“, eine einheitliche, progressiv-orthogenetisch sich umbildende, formenreich sich entfaltende Seitenlinie des Austerstammes vorliegt, die die Abtrennung einer selbständigen Unterfamilie Exogyrinae rechtfertigt. Die in der seitwärtig-opisthogyren, spiralen Wirbeleinrollung liegende Besonderheit der Exogyren, der ihre anderen Merkmale korrelativ zugeordnet sind, erweist sich als Folge eines Antagonismus zwischen konservativen und prospektiven Gestaltungstendenzen, der die primitiven (jurassischen) Auster und ihre Morphogenese kennzeichnet, da sich bei ihnen die sessile Anpassung noch nicht endgültig durchgesetzt hat.

Die Untersuchung einiger sehr typischer Exogyren aus dem Alb von Sergipe (Nordost-Brasilien) und der Versuch, diese zu bestimmen und systematisch befriedigend einzuordnen, führte zu Schwierigkeiten, die am speziellen Fall sich als nicht lösbar erwiesen. Zeigen die Exogyren auf der einen Seite, wie die Auster überhaupt, eine außerordentlich weite Variabilität, die so weit gehen kann, daß einem bei einigermaßen zureichendem Material jede systematische Einheit zu verfließen droht, so haben auf der anderen Seite gerade die kretazischen Exogyren doch auch wieder so charakteristische Formen und Formenkreise hervorgebracht, daß schon BAYLE 1878 sich veranlaßt sah, den Formenkreis *Exogyra* in mehrere Gattungen aufzulösen (*Aetostreon*, *Ceratostreon*, *Rhynchostreon*). Während E. JOURDY 1924, dessen Untersuchungen freilich ihr Schwergewicht bei den jurassischen Vertretern hatten, vor allem die außerordentlich große Variabilität betonte und daher auch die gesamte Formenfülle unter der alten SAYSchen Einheit *Exogyra* zusammenfaßte, hat VIALOW 1936, offenbar unter stärkerer Berücksichtigung der kretazischen Formen, den von BAYLE eingeschlagenen Weg fortgesetzt und von der Gattung *Exogyra* SAY, die er in die 4 Untergattungen *Exogyra* s. str., *Costogyra* VIALOW, *Fluctogyra* VIALOW und *Nutogyra* VIALOW aufteilte, die Gattungen *Ceratostreon* BAYLE und *Amphidonte* FISCHER abgliedert, letztere mit den Untergattungen *Amphidonte* s. str. (= *Rhynchostreon* BAYLE), *Aetostreon* BAYLE und *Gryphaeostrea* CONRAD, eine systematische Pulverisierung, welche H. B. STENZEL 1947 sanktionierte und im einzelnen noch überbot.

Die Bestimmung der mir vorliegenden, durchaus typischen Formen konnte sich darauf beschränken, diese unter Zugrundelegung der generischen Diagnosen in irgendeine dieser systematischen Einheiten einzuweisen und entsprechend zu benennen. Dieses Verfahren aber erwies sich als unmöglich; denn wie fast immer, wo es sich um die Bestimmung stark variabler Formen und die Einordnung in ein weitgehend pulverisiertes Klassifikationsschema handelt, so auch hier: Keine der eng gefaßten generischen Diagnosen paßte wirklich; in den vorliegenden Formen waren Elemente verschiedener generischer Einheiten kombiniert. Den bequemsten, in solchen Fällen meist eingeschlagenen Ausweg, den gegebenen Zustand einfach hinzunehmen und den vorliegenden systematischen Einheiten eine neue zuzufügen, zu gehen, das schien mir dem Problem nicht gerecht zu werden. Zum mindesten schien es notwendig, sich Rechenschaft darüber zu geben, welche Wertigkeit angesichts der weiten Variabilität die generischen Merkmale der vorgeschlagenen Einheiten haben, auf welcher Grundlage in der verfließenden Formenfülle eine sinnvolle und der Wirklichkeit bestmöglich entsprechende Ordnung überhaupt hergestellt werden kann. Denn daß die vorliegende Form der Gattungsaufsplitterung nur ein künstlich-formales Schema darstellt, das zeigten mir schon die mir vorliegenden Formen, die sich in keiner befriedigenden Weise einordnen ließen. Diese Methode der Aufsplitterung nach formalen, eng gefaßten Diagnosen führt schließlich dazu, daß jede neue auftauchende Form eine neue und eigene systematische Einheit braucht, daß mit anderen Worten jede Bestimmung und Einordnung in das System mehr und mehr unmöglich wird, so wie das in ähnlicher Weise SPATH am Beispiel der Kreide-Ammoniten schon vorexerziert hat.

Eine umfassende Revision dessen, was man als *Exogyra* zusammenfaßt (im ursprünglichen weitgefaßten Sinn) und was sich klar abhebt von den anderen großen Einheiten der Austern (*Ostrea*, *Alectryonia*, *Gryphaea*), konnte ich natürlich nicht durchführen. Eine solche verlangte eine Verfolgung dieses außerordentlich typischen Formenkreises durch Raum und Zeit von seinem ersten Auftreten im Dogger bis zu seinem Erlöschen am Ende der Kreide, und daher die Untersuchung eines reichen Vergleichsmaterials, das mir hier nicht zur Verfügung steht. Immerhin ergaben sich mir aus der Analyse der hier verfügbaren Materialien einige Gesichtspunkte, die nicht nur für das Verständnis des eigenartigen *Exogyra*-Typs, sondern auch für die Paläontologie und Phylogenie der Austern überhaupt einige Aufklärung geben können und damit auch Hinweise für eine etwas befriedigendere Klassifikation.

I.

Die Gattung *Exogyra* wurde 1820 durch SAY aufgestellt für *E. costata* SAY aus der Oberkreide von Nordamerika. Die Gattung wird gekennzeichnet durch die Ungleichseitigkeit und Ungleichklappigkeit der Schale, das Vorhandensein eines subzentral gelegenen Schließmuskels, einen spiral eingerollten, seitwärts gerichteten Wirbel und zwei dem

Schloßrand parallel laufende Rinnen; die Gattung soll sich von *Gryphaea* vor allem durch die seitwärts gerichtete Wirbelspirale unterscheiden; die dem Schloßrand parallel laufende Ligamentrinne soll an *Chama* erinnern, mit welcher Gattung eine außerordentlich weitgehende äußere Habitus-Ähnlichkeit bestehen kann, die gelegentlich Verwechslungen von *Chama* und *Exogyra* bewirkte (der anatomische Bau beider und das Schaleninnere sind durchgreifend verschieden; *Chama* ist eine echt heterodonte Muschel und *Exogyra* eine typische monomyare Auster).

Da *E. costata* SAY die einzige anlässlich der Gattungsaufstellung von SAY beschriebene und erwähnte Art ist, liegt der Genotyp unbezweifelbar fest. 1914 wurde diese Art ausführlich und gut bebildert von STEPHENSON beschrieben. Die Grundlage der Gattung ist daher eindeutig. 1924 hat E. JOURDY ausführlich die späteren, SAY folgenden Beschreibungen, Diagnosen und Analysen der Gattung referiert und diskutiert. Er faßte, unter Vernachlässigung der von BAYLE vorgeschlagenen Gattungen, unter diesem Namen alle Austern mit kräftig seitwärts eingerolltem Wirbel zusammen, damit der Mehrzahl der Autoren folgend. Nur gelegentlich, so z. B. von S. GILLET 1924, wurden die BAYLESchen Bezeichnungen als subgenerische Einheiten verwandt. Erst VIALOW 1936 und STENZEL 1947 haben der Formenfülle der Exogyren, vor allem der Kreide, durch weitgehende generische Aufteilung Rechnung tragen zu müssen geglaubt, wobei für die Gattungsdiagnosen in erster Linie die Oberflächenskulpturen herangezogen wurden.

Wenn man dem *Exogyra*-Typus die SAYsche Art zugrunde legt, so kennzeichnet dieser sich zunächst durch die allgemeinen Ostreen-Merkmale (ein subzentral gelegener Schließmuskel, zahnloser Schloßrand mit kräftig entwickeltem Ligament, dicke, blättrige Schale und starke Ungleichklappigkeit). Innerhalb dieses allgemeinen Rahmens hebt er sich von dem einfachen Auster-Typ (*Ostrea*) und dem *Lopha-Alectryonia*-Typ durch die extrem übersteigerte Ungleichklappigkeit ab mit der großen, schüsselförmig vertieften, linken Unterklappe, in die sich die rechte Oberklappe flach, mitunter sogar konkav als einfacher Deckel einfügt. Nie auch ist, wie bei *Lopha-Alectryonia* (gelegentlich auch *Ostrea*), eine marginale Schalenverfaltung vorhanden; wenn Radialrippung vorhanden ist, wie etwa bei *E. costata*, so ist dies ausschließlich ein Phänomen der äußeren Schalenschichten; die inneren Schalenschichten und der Schalenrand sind stets glatt. Bei der allseitig als Deckel in die Unterschale sich einfügenden Oberschale ist die einer Sicherung der Schalenführung dienende Randverfaltung überflüssig. Diese, den *Exogyra*-Typus vom *Ostrea*- und *Lopha-Alectryonia*-Typus abhebenden Merkmale nähern ihn dem *Gryphaea*-Typ, mit dem außerdem noch gemeinsam ist, daß auch *Exogyra* nur in den früheren Entwicklungsstadien angeheftet lebt, späterhin sich aber ablöst. Damit hängt wohl in beiden Fällen die stark schüsselförmige Vertiefung der Unterschale und die Rückbildung der Oberschale zum einfachen Deckel zusammen. In der Tat kommen die großwüchsigen Kreide-Exogyren, wenn man die Wirbelregion außer acht läßt, teilweise zu

einem ausgesprochenen *Gryphaea*-Typ, und gelegentlich sind auch echte *Exogyren* schon als *Gryphaea* beschrieben worden.

Was aber trotz dieser durch die Lebensweise bedingten Habitus-Ähnlichkeit *Exogyra* stets eindeutig von *Gryphaea* unterscheidet, das ist die seitwärts gerichtete, starke Spiraleinrollung des Wirbels in der Unterschale, der eine flache Wirbelspirale im Deckel entspricht. Die Wirbelspirale erreicht meistens nahezu einen Umgang, kann aber in Extremfällen (z. B. *E. arietina* ROEM.) sich zu einem *Diceras*-ähnlichen Schneckengewinde steigern. Auch *Gryphaea* hat die Spiraleinrollung des Wirbels, aber die Spiralebene liegt hier senkrecht zur Schalen-ebene, während sie bei *Exogyra*, seitwärts gerichtet, mehr oder weniger in der Schalen-ebene liegt. Die Wirbelspirale von *Exogyra* ist stets opisthogyr (die äußerlich ähnliche von *Chama* und *Diceras* ist prosogyr, womit von vornherein jede Vergleichsmöglichkeit ausschaltet). Eine gewisse Tendenz zur opisthogyren Wirbelabdrehung findet sich verbreitet auch bei *Gryphaea* und *Ostrea-Alectryonia*. Sie kennzeichnet also die Austern generell und hängt wohl, wie SCHÄFLE gezeigt hat, mit ernährungsbiologischen Gründen zusammen: Die opisthogyre Wirbelabdrehung verlängert den Vorderrand und vergrößert daher den Raum, durch den Atemwasser und Nahrungspartikel eintreten können. Die opisthogyre Wirbelspirale von *Exogyra* wäre also die extreme Steigerung einer allen Austern gemeinsamen Tendenz.

Korrelativ mit der Wirbeleinrollung hat bei *Exogyra* eine charakteristische Umbildung der Ligamentgrube stattgefunden. Das normale Austernligament liegt unter dem Wirbel und ist dreieckig, je nach der Wirbelgestalt mehr oder weniger in die Länge gezogen; bei opisthogyrer Wirbelabdrehung wird es schief dreieckig oder hornförmig gekrümmt. Es besteht aus einer mittleren, in einer vertieften Zone liegenden Partie, dem elastischen Ligament, und zwei seitlich davon liegenden Abschnitten, dem nicht elastischen Ligament. Bei *Exogyra* muß das Ligament der Wirbelspirale folgend eine entsprechende Spiraldrehung durchmachen, die zunächst eine einfache Weiterbildung des hornförmig gekrümmten Ligaments bei opisthogyrer Wirbelabdrehung ist. Mit der weiteren Einrollung aber muß der Raum für das Ligament sich stark verschmälern und in die Länge ziehen; das Ligament folgt dem Vorderrand und liegt hier in einer schmalen langen Rinne, die von der Schalenschüssel durch eine Leiste getrennt ist. Infolge dieser Raumeinengung bilden sich die beiden Seitenzonen zurück, und es ist nur noch eine einheitlich schmale Rinne für das elastische Ligament am Vorderrand der Wirbelspirale vorhanden. Die Anfangsteile der Ligamentrinne werden sekundär durch Schalensubstanz überwuchert. Daher verläuft hier, von der Längsachse der Schale gesehen, wie SAY sagte, die Ligamentrinne transversal, während bei sämtlichen übrigen Austern die Ligamentlängsachse in der Schalenlängsachse liegt.

Außer der Ligamentrinne erwähnte SAY in der Gattungsdiagnose noch eine zweite Transversalrinne am Schloßrand. Diese liegt hinten unten von der Ligamentrinne, unmittelbar unterhalb des Apikalteils,

der Wirbelspirale. Hier ist durch sekundäre Kalkablagerung, die den Apikalteil der Wirbelspirale und des Ligaments überwuchert, eine an eine Schloßplatte erinnernde Schalenverbreiterung vorhanden, die an ihrem Unterrand wulstartig verdickt ist (JOURDY spricht von einem monodonten Schloß; es ist eine ähnliche sekundäre Schloßbildung wie bei dem isodonten Spondyliden-, „Schloß“, nur viel weniger ausgeprägt). Zwischen diesem pseudodontalen Wulst und der die Ligamentrinne abschließenden Leiste liegt die von SAY erwähnte zweite, sehr flache Rinne.

Der Schloßrand macht also bei *Exogyra* infolge der seitwärtigen Wirbeleinrollung eine außerordentlich typische, von den Austern (einschließlich *Gryphaea*) abweichende Entwicklung durch, die im Zusammenhang mit den anderen Merkmalen die systematische Sonderstellung von *Exogyra* rechtfertigt. Diese durchgreifende Abwandlung, die der Schloß-Ligament-Rand bei *Exogyra* durchgemacht hat, deutet darauf hin, daß der gesamte Formenkreis vom Dogger bis in die Oberkreide in der Tat eine phyletisch-systematische Einheit ist, wie sich im folgenden auch aus anderen Gründen noch bestätigen wird, während dies etwa für den *Gryphaea*-Typus und wahrscheinlich auch für den *Alectryonia*-Typus nicht gilt. Beide Formtypen halten am normalen Schloß-Ligament-Rand der Austern fest, entfernen sich also vom Grundtypus nur durch Anpassungsgestaltung der äußeren Schalenform. Daß der *Gryphaea*-Typ sich mehrfach, unabhängig voneinander gebildet hat, darüber besteht schon lange kein Zweifel mehr. Während also die Begriffe *Gryphaea* und *Alectryonia* zunächst nur bestimmte Anpassungsformen des Austern-Grundtypus bezeichnen, ohne stammesgeschichtlich-systematische echte Einheiten zu sein, nimmt *Exogyra* offensichtlich in dieser Hinsicht eine Sonderstellung ein, als eine neben den eigentlichen Austern (einschließlich *Gryphaea* und *Alectryonia*) sich selbständig entfaltende Seitenlinie.



Abb. 1. Wirbel- und Ligamentregion der Unterklappe von *Exogyra* n. sp. aus dem Alb von Sergipe (Brasilien).

Ostrea und *Alectryonia-Lopha* sind zeitlebens ihrem Substrat festgeheftet. Die Gryphaeen sind es nur in ihrer Jugend, lösen sich aber später vom Substrat ab; und zwar ist, vor allem bei den jurassischen Gryphaeen, die Haftperiode außerordentlich kurz, auf eine sehr frühe Jugendphase beschränkt, wie aus der fast stets sehr kleinen Haftstelle hervorgeht. Bei *Exogyra*, die zum *Gryphaea*-Typus in ihrer Ontogenie übergeht, wenigstens die großwüchsigen, kretazischen Vertreter, müssen wir ebenfalls ein sekundäres Ablösen vom Untergrund annehmen. Die eigenartige Stachelkulptur, wie sie etwa extreme Vertreter von *E. costata* oder *E. digitata* Sow. oder *E. olisiponensis* SHARPE u. a. annehmen, bestätigt dies; denn diese Stacheln der Unterklappe können nur die Bedeutung einer Sicherung der Schalenverankerung im Sediment haben. Nun ist bei *Exogyra* die Haftstelle stets wesentlich größer als bei *Gryphaea*. Die Haftperiode dauerte also länger als bei *Gryphaea*. Wenn man die Lage und Größe der Haftfläche der großwüchsigen kretazischen Exogyren prüft, so stellt man fest, daß diese sich stets auf der Hinterseite der Wirbelspirale befindet und oft quer über den ganzen Umgang dieser sich erstreckt, in anderen Fällen freilich auch erheblich kleiner bleibt, in vielen Fällen auch recht klein werden kann. Daraus geht hervor, daß die Haftperiode zum mindesten so lange dauert wie das Spiralwachstum. Weiterhin zeigt sich, daß viele Exogyren einen über die Wirbelspirale nach hinten vorspringenden Lobus bilden, durch den die Haftstelle in eine Einsenkung gerät. Das zeigt, daß in der ontogenetischen Entwicklung die Ablösung vom Substrat ungefähr in der Wachstumsphase erfolgt, in der die Spirale aufgegeben wird und die Schale sich zur Gryphaeen-Schüssel umbildet. Eine Bestätigung hierfür sehe ich darin, daß eine der mir vorliegenden *Exogyra*-Formen von Sergipe auf der Wirbelspirale einfache Radialrippung vom Typus der *E. costata* zeigt, die am Ende der Wirbelspirale plötzlich verschwindet und von breiten Falten mit Stacheln ersetzt wird. Ähnlich zeigen *E. digitata* und *olisiponensis* auf der Wirbelspirale eine glatte Oberfläche und auf dem später gebildeten Schalenteil Bestachelung.

Die Ontogenie von *Exogyra* (es sind hier stets die großen kretazischen Formen des *costata*-Typus gemeint) ist also ausgesprochen zweiphasig, mit einer Frühphase, die durch Spiralwachstum und Festheftung gekennzeichnet ist, und einer Spätphase, in der die Schale vom Substrat abgelöst ist und sich dem Gryphaeen-Typus mehr und mehr angleicht.

II.

Die im Vorhergehenden durchgeführte Kennzeichnung der Gattung *Exogyra* stützte sich fast ausschließlich auf den Genotypus *E. costata* SAY. Sie ist im wesentlichen eine breiter auseinandergelegte Analyse der Diagnose von SAY. In den Rahmen dieser Kennzeichnung fügt sich die überwiegende Mehrzahl der kretazischen Exogyren ein, ohne daß auch nur die geringste Modifikation notwendig wäre. Diese erreichen

alle eine mittlere bis erhebliche Größe und gehen in der zweiten Hälfte ihrer Entwicklung unter Ablösung vom Substrat zur Gryphaeen-Wuchsform über.

Innerhalb dieses Rahmens entwickelt sich von der unteren bis in die obere Kreide eine recht beträchtliche Formenfülle. Auf der einen Seite kann die Oberfläche beider Klappen (abgesehen von mehr oder weniger deutlichen Anwachsstreifen) glatt sein mit einer gleichmäßig gewölbten Unterklappe ohne Kielbildung, wie etwa bei *E. conica* (Sow.) oder *columba* (LAM.) mit einer relativ kleinen Wirbelspirale und daher einem stark hervortretenden Gryphaeen-Habitus, oder bei *E. arietina* ROEM. mit relativ großer Wirbelspirale; das sind die Formen, die BAYLE als *Rhynchostreon* zusammengefaßt hat. Auf der anderen Seite kann bei einer ebenfalls im ganzen glatten Oberfläche die Peripherie der Wirbelspirale durch eine Kante betont werden, die sich, mehr und mehr sich geradestreckend, meistens sich etwas abschwächend, auf den Gryphaeen-Abschnitt der Schale fortsetzt, wobei die Wirbelspirale im Verhältnis zum Gryphaeenabschnitt normalerweise relativ klein bleibt, der Gryphaeen-Habitus indessen durch die Kante etwas modifiziert sich darstellt, wie etwa *E. couloni* (DEFR.), *E. aquila* (BRGT.), *E. sinuata* (Sow.) u. a.; es sind die Formen, die BAYLE als *Aetostreon* zusammengefaßt hat. Schließlich kann auf der Unterklappe eine Radialrippung auftreten, während die Oberklappe mehr oder weniger glatt bleibt, sei es, daß, wie bei *E. costata* SAY, dicht gestellte etwas unregelmäßige Radialrippen auftreten, sei es, daß, wie bei *E. olisiponensis* SHARPE, weit gestellte, unregelmäßige, flache Radialwellen vorhanden sind. Entsprechend dem lamellosen Schalenbau zeigen die Radialrippen, vor allem im Fall des letztgenannten Typus, die Tendenz zu schuppig-blättriger Stachelbildung, ähnlich den Spondyliden. Auf diesen Typus mit Radialsulptur der Unterklappe hat VIALOW den Gattungsbegriff *Exogyra* beschränkt und seine verschiedenen Untergattungen nach der verschiedenen Ausbildung der Radialrippung unterschieden.

Die unberippte Formengruppen haben ihr Schwergewicht schon in der Unterkreide, vor allem der mit Kante versehene Formenkreis der *E. couloni*; die kantenlosen Formen reichen auch noch in die Oberkreide hinein (*E. arietina* ROEM., *columba* (LAM.), *ponderosa* ROEM. u. a.). Der berippte Formenkreis von *Exogyra* s. str. im Sinne VIALOWS entfaltet sich vorwiegend in der Oberkreide. Dieser, dem ebenfalls die Kantenbildung eignet, wie sie die *E. couloni*-Gruppe der Unterkreide kennzeichnet, wenn sie auch sekundär innerhalb der Radialrippung sich stark verwischen kann, dürfte aus der *Couloni*-Gruppe hervorgegangen sein. Schon einzelne Vertreter der *Couloni*-Gruppe zeigen gelegentlich Andeutung schwacher Radialwellung. Hier hat also von der Unter- zu der Oberkreide ein Fortschritt von glatten zu mehr oder weniger kräftig skulptierten Formen stattgefunden. Der berippte Formenkreis erlebte in der Oberkreide eine reiche Entfaltung. Der kantenlose, ausgesprochen gryphaeoiden Formenkreis der *E. columba*

bleibt wesentlich konservativer und zeigt nicht den Fortschritt zu skulptierten Formen; nur ganz gelegentlich können schwache Andeutungen einer Radialwellung bei differenzierten Formen erscheinen, z. B. bei *E. arietina* ROEM.; bemerkt sei, daß oft in der Wirbelspirale, d. h. in den Schalenanfangsteilen, eine feine Radialrippung auftritt, die sich aber im gryphaeoiden Endstadium rasch verliert und nichts zu tun hat mit der groben Radialrippung und Wellung bei *Exogyra* s. str. (im Sinne VIALOWS).

Wenn diese die überwiegende Mehrzahl der Kreide-Exogyren einschließenden Formenkreise sich völlig dem durch *E. costata* gekennzeichneten Typus einordnen, nicht nur durch die schmale, transversal verlaufende Ligamentrinne und das „monodonte Schloß“, sondern vor allem auch durch die Zweiphasigkeit der Ontogenie mit dem spiral eingerollten Jugend- und dem gryphaeoiden Adultstadium, so gilt dies nicht für den Formenkreis, den BAYLE als *Ceratostreon* herausgehoben hat, eine Gattung, welche auch VIALOW übernommen hat. Er ist nach VIALOW durch das Auftreten welliger, unregelmäßiger Radialrippung in beiden Schalenklappen gekennzeichnet. Er ist in der Unterkreide durch *Exogyra tuberculifera* KOCH & DUNKER, *E. boussingaulti* D'ORB. u. a., in der Oberkreide durch *E. flabellata* (GOLDF.) und *E. matheroniana* D'ORB. u. a. vertreten, geht also durch die gesamte Kreide hindurch. Die transversal verlaufende schmale Ligamentrinne, das Ligament, in dem die beiden Seitenzonen verschwunden sind, und das „monodonte Schloß“ treten zwar in der gleichen Weise auf, wie bei den im Vorhergehenden geschilderten Formenkreisen. Ebenso ist auch hier dementsprechend die opisthogyre spirale Wirbeleinrollung vorhanden. Aber wenn auch von der relativ kleinen *E. tuberculifera* bis zu der senonen *E. matheroniana* die Größe langsam zunimmt, so bleiben die Vertreter dieser Gruppe doch im ganzen wesentlich kleiner. Und das entspricht der Tatsache, daß sich in der Schalenentwicklung nicht die so bezeichnende Zweiphasigkeit erkennen läßt. Die Schale wächst aus der relativ kleinen Wirbelspirale mit einer mählich sich abschwächenden opisthogyren Krümmung bei gering bleibendem Breitenzuwachs vor allem in der Längsrichtung weiter, so daß also hier eine opisthogyrhornförmig gekrümmte Schalenform als Endstadium auftritt, wie sie häufig bei vielen Ostreen vorkommt („*Arctostrea*“), nur daß in diesem letzteren Fall Wirbel und Ligament normalen Austercharakter zeigen, gerade gestreckt oder schwach gekrümmt sind und die Schalenkrümmung sich erst in späteren Wachstumsstadien einstellt, während bei dem Formenkreis der *E. flabellata* die Schalenkrümmung aus der fortschreitenden Abschwächung der Spiraleinrollung in den Frühstadien sich ergibt. Die morphologische Habitusähnlichkeit der Schale des Formenkreises von *E. flabellata* und „*Arctostrea*“ ist also, ähnlich der der *E. columba*-Gruppe und *Gryphaea*, nur eine Formkonvergenz späterer Wachstumsstadien.

Die Haftstelle liegt bei den Formen der *Flabellata*-Gruppe, wie bei allen Exogyren, auf der Hinterseite der Wirbelspirale; sie ist aber hier,

im Vergleich zur Gesamtschale, die ja wesentlich kleiner bleibt, relativ groß. Dies, sowie die Tatsache, daß die Unterklappe sich nie zu der tiefen und weiten Gryphaeen-Schüssel weiterbildet, deutet darauf hin, daß die Vertreter der *Flabellata*-Gruppe zeitlebens festgeheftet blieben. Dem entspricht die ostreoide Formkonvergenz. Daß diese indessen nur äußerlich bleibt, zeigt sich auch daran, daß bei der *Flabellata*-Gruppe, in der dem *Exogyra*-Typ entsprechend die Deckelschale sich der Unterschale einfügt und damit die Schalenführung gesichert ist, die Radialwellung der beiden Klappen auf die äußeren Schalenschichten beschränkt bleibt, der Schalenrand also glatt ist, während bei den Austern, wo die Oberschale sich auf die Unterschale legt und daher eine zusätzliche Sicherung der Schalenführung zweckmäßig ist, die oft auftretende radiale Schalenwellung sich stets zu einer ineinandergreifenden Schalenrandverfaltung weiterbildet, was bei *Lopha-Alectryonia* in extremer Steigerung erscheint.

Unsere bisherigen Erörterungen beschränkten sich ausschließlich auf die Kreide-Exogyren. Der durch die opisthogyre seitwärtige Wirbel einrollung gekennzeichnete Typ findet sich jedoch auch schon im Jura; er erscheint im unteren Dogger und entwickelt sich durch den Malm hindurch, ohne freilich schon eine der kretazischen auch nur einigermaßen entsprechende Formenfülle hervorzubringen. Es handelt sich um durchweg kleinwüchsige Formen von einer ungeheuren Variabilität, so daß sich, wie JOURDY mit Recht betonte, nur wenige Art-einheiten voneinander sondern lassen, die aber dafür jeweils eine große Variationsbreite in fast allen Formmerkmalen haben. *Exogyra nana* (SOW.), *virgula* (DEFR.) und *catalaunica* DE LOR. sind die wichtigsten Vertreter, die den jurassischen Formenkreis der kleinen Exogyren kennzeichnen. Dieser Formenkreis vor allem ist es, der von JOURDY 1924 eingehend diskutiert und besprochen wurde.

Die opisthogyre Spiraleinrollung des Wirbels und damit auch des Ligamentes, die schüsselförmige Vertiefung der Unterklappe und die Umbildung der Oberklappe zu einem einfachen Deckel — das sind die Merkmale, die auch den jurassischen Formenkreis kennzeichnen und ihn eindeutig dem *Exogyra*-Typ (im weiteren Sinn) einordnen. Indessen sind doch eine ganze Reihe von Merkmalen vorhanden, durch welche sich diese jurassischen Formen von den kretazischen unterscheiden. Das ist zunächst die kleine Größe, die im Mittel noch geringer ist als auch bei den kleinen Arten der kretazischen *Flabellata*-Gruppe. Die Jura-Exogyren sind die kleinwüchsigste Austerngruppe im Jura. Weiterhin ist die Wirbelspirale weniger stark entwickelt als bei den Kreideformen; sie erreicht selten einen ganzen Umgang, wie das in der Kreide die Regel ist. Das Ligament liegt zwar auch hier, entsprechend der Wirbel einrollung, in einer transversalen Rinne am Vorderrand, aber es ist noch nicht so ausschließlich auf die verschmälerte und verlängerte Mittelzone beschränkt, sondern vielfach sind noch Reste der beiden Seitenzonen vorhanden. Die Schalenwucherung unter der Wirbelspirale („monodontes Schloß“) ist noch nicht vorhanden. Die Wuchsform der

Schale hat nicht die Zweiphasigkeit von *Exogyra* im engeren Sinne, sondern zeigt das einfache, opisthogyr abgebogene Längenwachstum durch Ablösung der Wachstums längsachse von der Wirbelspirale, ähnlich wie die *Flabellata*-Gruppe.



Abb. 2. Wirbel- und Ligamentregion von *Nanogyra nana*, Unterklappe.

Die Haftstelle, in der gleichen Lage wie bei allen *Exogyren*, ist meist relativ groß und deutet im Zusammenhang mit der Wuchsform an, daß die Schale zeitlebens festgeheftet blieb. Die schüsselförmige Vertiefung der Unterklappe kann in diesen Fällen relativ gering bleiben. In anderen Fällen kann die Haftstelle auch kleiner bleiben und gelegentlich sogar sehr klein werden. Das ist meistens mit stark schüsselförmiger Vertiefung der Unterklappe kombiniert, und extreme Vertreter können in solchen Fällen fast schon wie eine verkleinerte Vorwegnahme des späteren *E. columba*-Typs wirken. Vielleicht gab es bei solchen extremeren Varianten gelegentlich auch schon eine Ablösung oder ein Abbrechen vom Substrat im Altersstadium. Das Normale aber war sicher das dauernde Festgeheftetsein.

Diese kurzen Andeutungen geben einen gewissen Eindruck der großen Variationsbreite, die in genau der gleichen Weise und mit den gleichen Formvarianten bei allen Arten zu beobachten ist. Im einzelnen sei hier auf die eingehenden Erörterungen von JOURDY oder von ARKELL (hinsichtlich *E. nana*) verwiesen.

Deutlich aber wird aus diesen kurzen Bemerkungen auch der durchgreifende Unterschied des jurassischen Formenkreises gegenüber den Kreideformen. Daß JOURDY nicht in aller Schärfe darauf hinwies, entspricht der Zielstellung seiner ganzen Arbeit, der es mehr auf den Nachweis der starken Abwandlungsfähigkeit in Raum und Zeit ankam, durch welche alle scharfen Grenzen sich verwischen. Erstaunlich aber ist es, daß weder VIALOW noch STENZEL bei ihrer starken Pulverisierung des Systems, der bei den Kreide-*Exogyren* und den Austern schon relativ geringfügige Skulpturdifferenzen für generische und subgenerische Abgliederungen ausreichend waren, von dieser Verschieden-

heit der Jura- und Kreide-Exogyren keine Notiz nahmen und ihr in keiner Weise klassifikatorischen Ausdruck gaben.

Das Auftreten gleichartiger Formvarianten innerhalb einer breit verfließenden Variabilität macht Ausgliederung klar umgrenzter Arten schwierig. *E. nana* scheint im breiten Strome einer großen Variabilität ohne faßbare Unterschiede vom mittleren Dogger bis in den oberen Malm zu reichen. Von dieser glatten oder höchstens durch Anwachsstreifung gekennzeichneten Formengruppe hebt sich im mittleren und oberen Malm *E. virgula* bei gleichbleibender äußerer Form und Variabilität durch das Auftreten feiner Radialrippung in der Unterschale ab und *E. catalaunica*, ebenfalls im höheren Malm, durch breitere, unregelmäßige Radialwellung der Schalenoberfläche in der Unterklappe. Der *E. nana* gehen im Unterdogger einige Formen voraus, die eine noch wesentlich schwächere Wirbeleinrollung und ein breiteres, dreieckiges, mäßig gekrümmtes Ligament mit noch relativ gut entwickelten Seitenzonen haben. Morphologisch wie auch stratigraphisch nehmen diese eine Mittelstellung zwischen der liassischen *Liostrea irregularis* und *Exogyra nana* ein, die nach Wirbeleinrollung und Ligament schon den echten *Exogyra*-Typ aufweist. Die Herleitung des *Exogyra*-Typs aus dem einfachen Austerntyp ungefähr an der Wende von Lias zu Dogger darf damit als eindeutig gesichert angesehen werden.

Die Gegenüberstellung der Jura- und Kreide-Exogyren zeigt, daß die Jura-Formen eine eindeutige Vorstufe der echten kretazischen Exogyren darstellen. Sie sind primitiver nicht nur durch ihre noch geringe Größe, sondern auch durch ihre ostreoiden Wuchsform mit einfacher opisthogyrer Krümmung der Längsachse und zeigen noch Anklänge an den einfachen Austerntyp im Ligament, im Fehlen des „monodonten Schlosses“ und mit dem (normalerweise) lebenslänglichen Festgeheftetsein.

An diesen primitiven jurassischen Formenkreis schließt einerseits an die mit der Unterkreide auftretende *Flabellata*-Gruppe, die in der opisthogyr-hornförmig gekrümmten Wuchsform und durch das wahrscheinlich dauernde Festgeheftetsein den Jura-Typus konservativ festhält, mit dem stärker abgewandelten Ligament und dem „monodonten Schloß“ sich jedoch als fortschrittliche Weiterbildung darstellt. Die unregelmäßige Radialwellung der Schalenoberfläche legt die Vermutung nahe, daß dieser Formenkreis aus dem der *E. catalaunica* hervorgegangen ist, der schon im Obermalm den gleichen Skulpturtyp entwickelt.

Dieser Formenkreis ist der einzige innerhalb der Exogyren, der eine zwar unregelmäßige, aber kräftig entwickelte Radialskulptur von breiten Schalenfalten auf der Oberfläche beider Klappen entwickelte und damit, ebenso wie mit dem dauernden Festgeheftetsein und der Wuchsform, eine Gestalttendenz verwirklicht, die auch für die normalen Austern kennzeichnend ist.

In der *E. couloni-costata*- und der *E. columba*-Gruppe, die ebenfalls mit der Unterkreide einsetzen und die die formenreichste Entfaltung

der Exogyren durch die gesamte Kreide hindurch hervorbringen, wobei sie gleichzeitig den stärksten Größenwuchs hervorbringen, müssen wir ebenfalls Abkömmlinge der jurassischen Vorstufe sehen; die Weiterbildung von Schloß- und Ligamentrand ist die gleiche wie in der *Flabellata*-Gruppe. Hier aber, wo die Ablösung vom Substrat nach einer festgehefteten Jugendphase und im Zusammenhang damit ein gryphaeoider Weiterwuchs der Schale im Adultstadium die Morphogenese bestimmt, setzen sich damit Tendenzen durch, die, wie wir eben sahen, sich schon bei Extremvarianten von *E. nana* und *virgula* gelegentlich bemerkbar machten.

Die *E. columba*-Gruppe hat häufig in ihrer Wirbelspirale, wie wir betonten, eine feine Radialrippung, welche der von *E. virgula* entspricht, sich aber im gryphaeoiden Spätstadium völlig verliert. Es liegt daher nahe, diesen Formenkreis aus dem der *E. virgula* abzuleiten. Diese Formengruppe, welche keine Kantenbildung hat und nie Radialskulptur hervorbringt, nähert sich in Extremformen, bei denen die Wirbelspirale klein ist, z. T. außerordentlich weit dem normalen Gryphaeen-Typ, so etwa *E. canaliculata* (Sow.) oder *E. vomer* (MORTON), auch *E. ponderosa* ROEM. Bemerkenswert ist, daß diese gryphaeoiden Formen außerordentlich häufig am Hinterrand, unter der Wirbelspirale, einen mehr oder weniger stark nach hinten vorspringenden Lobus hervorbringen. Die hier seitwärts gerichtete Wirbelspirale bedingt eine Seitwärtsverlagerung des Schwerpunkts in der Schalen-schüssel im Gegensatz zu *Gryphaea* mit der in der Schalenachse liegenden Wirbelspirale; der nach hinten gerichtete Schalenrandvorsprung verhindert eine Kippung der Schale.

Der *Couloni*-Formenkreis mit der kräftigen Schalenkante zeigt, soweit ich feststellen kann, nie eine Feinrippung in der Wirbelspirale; diese hat stets eine glatte Oberfläche. Das macht wahrscheinlich, daß wir in ihm eine Weiterbildung der *E. nana*-Gruppe mit glatter Oberfläche sehen müssen. Die Morphogenese vollzieht sich hier völlig parallel zu der *Columba*-Gruppe auf den Gryphaeen-Typ hin bei relativ frühzeitiger Ablösung vom Substrat. Die Kantenbildung, die in der Peripherie der Wirbelspirale einsetzt, bedingt es wohl, daß auch im gryphaeoiden Wuchsstadium die Tendenz zur opisthogyren Abkrümmung noch stärker nachwirkt als bei dem kantenlosen *Columba*-Typ. Die Annäherung an den *Gryphaea*-Typ mit seiner relativ gut ausgegogenen Gewichtsverteilung und daher sicheren Ruhelage ist daher weniger vollständig. Die Lage im Sediment bleibt daher etwas labiler. So kommt es hier zu einem weiteren Umbildungsschritt, indem die Unterklappe kräftige Radialrippen hervorbringt, die sich in vielen Fällen zu blättrigen oder schuppigen Stacheln verlängern. Das stabilisiert die Lage der Schalen-schüssel im Sediment.

Dieser kurze Überblick zeigt, daß vom unteren Dogger bis in die Oberkreide eine gleichsinnig fortschreitende Umbildung der Exogyren stattfindet, die mit *Liostrea-Exogyra*-Übergangsformen einsetzt, an welche im Jura die noch dauernd festsitzenden Exogyren mit Wirbel-

spirale, aber noch ostreoiden Anklängen anschließen. Diese exogyre Frühphase setzt sich unter Weiterbildung zum monodonten „Schloß“ einerseits in der beidseitig berippten, dauernd festsitzenden, ostreoiden *Flabellata*-Gruppe, anderseits in den beiden sich vom Substrat ablösenden, gryphaeoiden Gruppen der *E. columba* und der *E. couloni* fort. Es scheint, daß die Trennung in die drei Stammlinien der Kreide schon in der jurassischen Frühphase der Entwicklung sich vollzogen oder zum mindesten vorbereitet hat. In der gleichsinnigen Umbildung, die alle drei Stammlinien kennzeichnet und die durchaus den Charakter einer Orthogenese hat, liegt eine klare Bestätigung dafür, daß der *Exogyra*-Typ tatsächlich eine echte phyletisch-systematische Einheit darstellt, nicht nur eine Folge voneinander unabhängiger iterativer Bildungen, wie *Gryphaea* und *Lopha-Alectryonia*.

Dieses Ergebnis rechtfertigt das Vorgehen VIALOWS, die so außerordentlich formenreich im Oberjura und der Kreide sich entfaltenden Exogyrinae als selbständige Unterfamilie von den Ostreinae abzutrennen, zumal da diese Einheit sich auch in der Schloß-Ligamentrand-Umbildung vom normalen Austerntyp entfernt. Keine entsprechende Existenzberechtigung aber haben die „Gryphaeinae“ und „Lophinae“, die den einfachen Schloß-Ligamentrand der eigentlichen Austern unverändert festhalten und heterogene Gruppen sind, die auf der oberflächlichen Ähnlichkeit äußerer Schalenform basieren.

Der Überblick über die Entfaltung der Exogyren gibt nun auch die Möglichkeit, die Wertigkeit der für eine Klassifikation zu verwendenden Merkmale besser zu beurteilen. Vorhandensein oder Fehlen der Radialskulptur ist offensichtlich kein so entscheidendes Merkmal, wie VIALOW annahm; denn generell zeigt sich, daß die ursprünglichen Exogyren glatt sind und Radialskulptur erst später hervorbringen. Eine Sonderstellung innerhalb der gesamten Einheit nehmen offenbar die noch kleinen Jura-Exogyren ein mit ihrer noch schwach entwickelten Wirbelspirale, ihren ostreoiden Anklängen in der Ligamentbildung und ihrem dauernden Festgeheftetsein. Es scheint mir berechtigt, in erster Linie diesen Formenkreis systematisch herauszuheben; ich möchte ihn als *Nanogyra* n. gen. zusammenfassen, mit der im Jura stratigraphisch so weit verbreiteten Art *E. nana* (Sow.) als Genotypus. Hinsichtlich der näheren Kennzeichnung der Gattung sei auf die vorhergehenden Ausführungen verwiesen.

An *Nanogyra* schließt einerseits an der von BAYLE schon richtig erkannte Formenkreis von *Cerastostreon* BAYLE (Genotyp *C. matheronianum* D'ORB.) mit ostreoider radialer Schalenwellung in beiden Klappen und lebenslänglich festgehefteten Schalen. Zum andern bildet sich *Nanogyra* wesentlich fortschrittlicher unter Ablösung vom Substrat im adulten Stadium und Übergang zu gryphaeoider Wuchsform um in dem Formenkreis der *E. columba* mit feiner Radialrippung in der Wirbelspirale, aber kielloser, im adulten Stadium glatt bleibender Schale, die sich sehr stark dem Gryphaeen-Habitus nähert, den BAYLE als *Rhynchostreon* bezeichnet hatte (Genotyp *R. columba*), und ganz ähnlich in

dem Formenkreis der *E. couloni* mit glatter Wirbelspirale und kräftiger Kielbildung in der Unterschale, der in der Oberkreide Radialskulptur in der Unterschale entwickelt (Gr. d. *E. costata*). Diese beiden Formenkreise gehören unter sich also enger zusammen und würden als *Exogyra* s. str. SAY (Genotyp *E. costata*) zu bezeichnen sein. Innerhalb dieser Gattung könnte man dann die Untergattung *Exogyra* s. str. (*E. (E.) costata*) mit Radialskulptur der Unterklappe und die Untergattung *Aetostreon* BAYLE (*E. (A.) latissima* = *aquila*) mit Kante, aber ohne weitere Radialskulptur in der Unterklappe unterscheiden. Die von VIALOW vorgeschlagene weitere Aufteilung von *Exogyra* s. str. nach der Art der Radialrippung ist überflüssig.

III.

Das eigentliche Kennzeichen der Exogyren gegenüber den übrigen Austern ist die starke opisthogyre Wirbeleinrollung, aus der alle übrigen Besonderheiten der Gruppe korrelativ folgen.

Die Frage nach der Ursache und dem Sinn dieser Wirbeleinrollung ist daher verschiedentlich schon diskutiert worden. DOUVILLÉ hat 1910 darauf hingewiesen, daß die Hebelwirkung des Schließmuskels, da die Schale vor allem mit der hinteren Hälfte sich festhefte, einen verlangsamten Schalenwuchs am Hinterrand und daher ein relativ rascheres Vorderrandwachstum bewirken müsse, woraus sich eine Tendenz zur opisthogyren Wirbelabdrehung und schließlich eine opisthogyre Wirbeleinrollung ergeben müsse. SCHÄFLE hat betont, daß die Versorgung mit Atemfrischwasser, das auch die Nahrungspartikelchen mit sich führt, bei der festsitzenden Lebensweise eine Verlängerung des Vorderandes im Vergleich zum Hinterrand zweckmäßig mache, so daß schon daraus eine Tendenz zur opisthogyren Wachstumskrümmung folge, die alle Austern kennzeichne. Eine Steigerung dieser Tendenz müßte den *Exogyra*-Typus hervorbringen. JOURDY hat die Gedankengänge von DOUVILLÉ weiter ausgeführt und hat außerdem an Einwirkungen von Strömungen gedacht, welche auf die Wuchsform Einfluß haben, ein Gedanke, den auch POMPECKJ einmal geäußert hat.

Sicher ist, daß eine Tendenz zur opisthogyren Wirbelabdrehung, wie wir schon oben betonten, alle Austern mehr oder weniger stark auszeichnet. Wenn allerdings SCHÄFLE meinte, „daß ganz aufgewachsene Individuen eine viel stärkere opisthogyre Wirbeleinkrümmung zeigen als Individuen mit kleiner Anwachsfläche“, so gilt dies nicht unbedingt. Stärkste opisthogyre Wirbeleinrollung zeigen ja die Exogyren, die nur vorübergehend festgeheftet sind und eine im Vergleich zur Gesamtschale kleine Haftfläche besitzen. Aber auch jede größere Serie von irgendwelchen Austern zeigt, daß unter den Individuen mit großer, mehr oder weniger die ganze Unterschale umfassender Haftfläche Exemplare mit starker wie mit schwacher opisthogyrer, ja auch solche mit prosogyrer Wirbelkrümmung und solche mit orthogyrem Wirbel auftreten. Wenn auch eine gewisse Vorherrschaft einer opisthogyren Tendenz nicht zu leugnen ist, so spielen doch die Art der Substrat-

Gestaltung und des für den Schalenzuwachs verfügbaren Raumes eine Rolle, die diese Tendenz stärkstens modifizieren, ja ins Gegenteil verkehren können.

In dem einen wie dem anderen Falle würde man feststellen müssen, daß die Exogyren sich durch eine extreme Steigerung einer den Austern generell zukommenden Tendenz auszeichnen. Was aber sollte, wenn man an die genannten Deutungsversuche denkt, bewirkt haben, daß hier eine so einseitige Steigerung auftritt? Die bis zur Gegenwart gehende reiche Entfaltung der Austern, sowohl des einfachen Austerntypus, wie auch des *Lopha*- und *Gryphaea*-Typus, und die in der Gegenwart eindeutig vorhandene erhebliche Vitalität des Austernstammes zeigen doch wohl, daß die schwache opisthogyre Abkrümmung, wie sie hier vielfach zu beobachten ist, sowohl den ernährungsbiologischen Bedürfnissen wie auch der Schalenstatik vollauf gerecht wird, ja, die nicht allzu seltenen Individuen mit orthogyrem und selbst prosogyrem Wirbel, die keineswegs Anzeichen einer gehemnten Entwicklung zeigen, beweisen, daß selbst die schwache opisthogyre Tendenz, die im allgemeinen vorherrscht, keine entscheidende Bedeutung beanspruchen darf. Nicht der *Exogyra*-Typ mit der stärksten opisthogyren Abdrehung

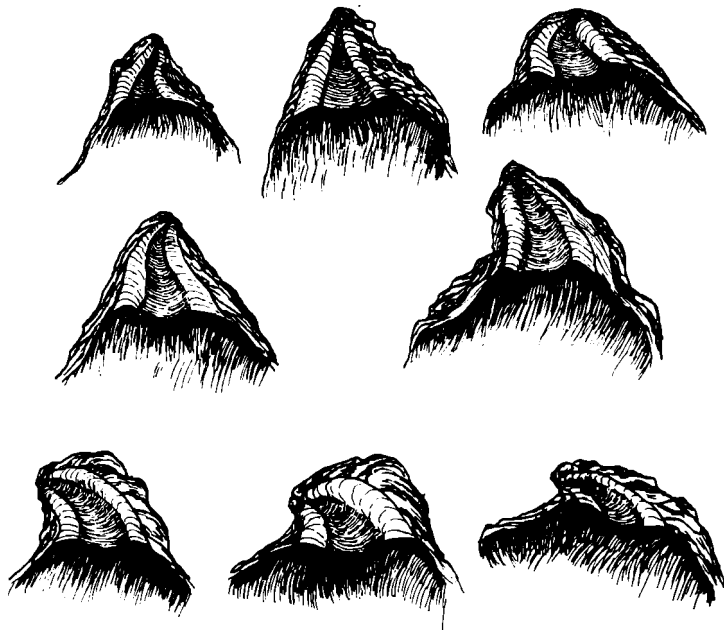


Abb. 3. Wirbel- und Ligamentregion der Unterklappe von einer Reihe von Exemplaren von *Ostrea* sp. (rezent, Strand von Icarai, Guanabara-Bucht, Brasilien), welche die starke Variabilität hinsichtlich der Wirbel- und Ligamentabdrehung zeigt.

und dem breitest entwickelten Vorderrand, der nach einer reichen Entfaltung in der Kreide ausgestorben ist, sondern der einfache *Ostrea edulis*-Typ, der noch heute in voller Entfaltung steht, ist der phyletisch erfolgreichste und langlebigste.

Der Hinweis auf den ernährungsbiologischen oder schalenstatischen positiven Anpassungswert der opisthogyren Wirbeleinkrümmung erklärt angesichts dieser Sachlage hinsichtlich des *Exogyra*-Typs gar nichts. Bestünden solche einfachen kausalen Zweck- und Anpassungsbeziehungen, so hätten schon die jurassischen Nanogyren durch ihren höheren Selektionswert die einfachen Austern verdrängen müssen. Sie alle lebten ja in den gleichen literalen Meeressräumen.

Es gilt auch hier, wie in allen analogen Fällen, daß es zwar keinerlei Schwierigkeit bereitet, gedanklich irgendein Anpassungsschema zu entwickeln, das man den Gestaltungsdifferenzierungen einer bestimmten Gruppe unterschiebt und nach dem man diese dann deutet, daß ein solches Schema, wenn es auf einer vorsichtigen Analyse der morphologisch-anatomischen Gegebenheiten sich aufbaut, auch gewisse ökologische und physiologische Beziehungen aufhellen kann, daß aber doch in solchen Konstruktionen ein aus anthropomorphem Zweckdenken entstandenes Schema vorliegt, in das ein spezifischer morphogenetischer Prozeß nachträglich hineinprojiziert wird. Daher gibt es ja auch immer verschiedene Möglichkeiten der Deutungskonstruktion, je nachdem welche ökologischen oder physiologischen Beziehungen gerade in den Vordergrund gestellt werden. Im vorliegenden Fall haben wir zwei kennengelernt, die eine, die von ernährungsbiologischen, die andere, die von schalenstatischen Gesichtspunkten ausgeht. In das eine wie in das andere Schema läßt sich der tatsächliche morphogenetische Prozeß widerspruchsfrei einfügen; denn in jedem von beiden handelt es sich um eine aus dem vielfältigen biologischen Beziehungsnetz, in dem die Austern sich entfalten, herausgegriffene tatsächliche Einzelbeziehung.

Zu einem wirklichen Verständnis aber kann man nur kommen, wenn man sich von allen derartigen nachträglichen Zweck-Konstruktionen frei macht und den morphogenetischen Prozeß, der sich innerhalb des vielfältigen biologischen Beziehungsnetzes zwischen den von den Vorfahren ererbten Eigenarten und der in der Auseinandersetzung mit der Umwelt sich vollziehenden Abwandlung des Ausgangstypus abspielt, im ganzen von seinen Anfängen her verfolgt.

Geht man unter solchen Gesichtspunkten an den *Exogyra*-Typus heran, so zeigt sich, daß der Typus seine reichste und luxurierendste Entfaltung da erlebt, wo er sich von der Festheftung ans Substrat ablöst (*Rhynchostreon* und *Exogyra*), daß diese Tendenz zur Ablösung sich schon bei Extremvarianten von *Nanogyra* gelegentlich auswirkt, daß aber die ostreoid-festgeheftete Linie (*Ceratostreon*) zu keiner nennenswerten Entfaltung kommt. Die Tendenz zur Ablösung also dürfte das entscheidende Moment im morphogenetischen Prozeß der Exogyren sein. Ähnlich wie das bei den Gryphaeen der Fall ist.

Ein Blick auf die Austern in ihrer Gesamtheit zeigt :

1) Die Austern treten, abgesehen von einigen fraglichen Formen, von der obersten Trias an auf und entfalten sich vom Jura an in fortschreitender Formenfülle bis zur Gegenwart. Ihre Herkunft ist in Dunkel gehüllt. Sie stehen isoliert innerhalb der übrigen monomyaren Gruppen und dürften sich aus den anisomyaren (Pteriaceen) unabhängig von den anderen Monomyariern entwickelt haben, ohne daß man über Einzelheiten der Herausbildung des Austerntypus etwas sagen könnte, da man keine Übergangsformen zu dem Ausgangstyp kennt.

2) Die Umbildung vom anisomyaren zum monomyaren Typ hat sich durch die frühontogenetische Körperdrehung vollzogen, die den rudimentären vorderen Adduktor vollends zum Verschwinden und den hinteren Adduktor in subzentrale Lage brachte ; diese war wohl durch ein schalenstatisches Moment bedingt, da durch die subzentrale Verlagerung des hinteren Adduktors die Symmetrie des Muskelzugs beim Schalenschluß wiederhergestellt wurde. Dieser Fortschritt war durch die Einengung der primären Vorderseite erkaufte (Reduktion des Fußes) und zwang daher eine gewisse Tendenz zur Sessilität auf. Die Austern tragen dieser Tendenz durchgreifender und konsequenter Rechnung als die übrigen Monomyarier, die z. T. etwas andere Auswege gehen.

3) Sessile Lebensweise ist gegenüber der vagilen ein biologischer Rückschritt. Dem Muscheltyp eignet primär eine, wenn auch beschränkte Vagilität. Dieses Erbe haben auch die Austern. Der Übergang zur Sessilität erfolgt erst als Folge der monomyaren Körperdrehung. Sessilität zwingt zur Einpassung der Körperform in die einmal gegebenen Raumbedingungen, macht also autonome Eigengestaltung mehr oder weniger unmöglich. Sie aber ist den Austern wie allen Lamellibranchiern als vagilem Typ primär eigen. Tendenz zur Sessilität und zu autonomer Wuchsform sind daher zwei bei den primitiven Austern einander widerstrebende Tendenzen.

4) Im Lias haben die nach sehr kurzer Haftperiode sich ablösenden Gryphaeen die Vorherrschaft unter den Austern. Im Dogger und unteren Malm spielen Gryphaeen neben den nun schon häufiger auftretenden Alectryonien und Austern noch eine relativ große Rolle ; in der gleichen Zeit erscheinen die Exogyren, die nach längerer Haftperiode sich schließlich ebenfalls ablösen und gryphaeoid werden. In der Oberkreide erscheint der Gryphaeentyp erneut („*Gryphaea*“ *vesicularis*). Wie die am Wirbel auftretende relativ große Haftfläche zeigt, dürfte hier die sessile Wachstumsperiode im allgemeinen etwas länger gedauert haben als bei den jurassischen Gryphaeen. Diese spielen hier aber nicht mehr die vorherrschende Rolle wie im Lias. Neben den Exogyren, die in der Kreide als sich ebenfalls ablösende Formen sich reich entfalten, vollzieht sich in dieser Periode auch eine nunmehr reiche Entfaltung der einfachen Austern vom *Ostrea*- und *Lopha*-Typ. Diese endgültig sessilen, nur mehr bedingt zu einer wirk-

lichen Eigengestaltung kommenden Gruppen übernehmen nach dem Erlöschen der Exogyren im Tertiär und der Gegenwart die absolute Vorherrschaft.

5) Insgesamt zeigt sich also bei den Austern, daß die Umstellung auf die endgültige Sessilität unter Aufgabe autonomer Gestaltung sich nur ganz allmählich durchsetzt. In der Frühphase des Austernstammes (Lias) bleibt das auf eine unabhängige Formgestaltung drängende Erbe gegenüber der eine solche behindernden, aber der monomyaren Organisation entsprechenden Sessilität ein noch stark hemmendes Moment. *Liogryphaea*¹) hat nur eine ganz kurze Haftphase, löst sich aber dann, wie PFANNENSTIEL gezeigt hat, rasch, aktiv von seinem Substrat ab und vermag eine typische Schalengestalt hervorzubringen. RANSON wies 1942 darauf hin, daß *Liogryphaea* auch noch eine gleichklappige, d. h. der ursprünglichen Bilateralsymmetrie entsprechende Embryonalschale hatte. Die liassischen *Liogryphaea* sind also nur bedingt als eine abseitig spezialisierte Seitenlinie des Ostreen-Stammes zu betrachten; sie repräsentieren vielmehr den ursprünglichen Austerntyp, bei dem das von den noch nicht sessilen Vorfahren überkommene Erbe noch zu stark war, um eine endgültige Sessilität zu ermöglichen. Es ist bemerkenswert, daß die gleichzeitigen liassischen *Liostrea*, die sich schon mehr dem sessilen *Ostrea*-Typ nähern und wohl zeitlebens festsaßen, durchweg kleinwüchsig bleiben, dünnchalig sind und vielfach sich sogar etwas dem *Gryphaea*-Typ annähern. Offenbar hat diese mehr prospektive Gruppe einen abgekürzten Individualzyklus, d. h. hat sich schon auf noch früherem Wachstumsstadium endgültig konsolidiert (Neomorphose).

6) Die jurassische *Liostrea* zeigt die opisthogyre Wirbelabdringung wesentlich ausgeprägter und regelmäßiger als die späteren echten Ostreen (Kreide bis jetzt). An sie schließen die Exogyren an, die, wie RANSON zeigte, eine den *Liogryphaea* recht ähnliche, ebenfalls noch gleichklappige Embryonalschale haben. Entsprechend ihrer Herkunft von *Liostrea* ist die Sessilität bei ihnen wohl schon stärker verankert als bei den primitiven *Liogryphaea*. Wahrscheinlich haben sie sich nicht mehr wie diese aktiv vom Substrat gelöst, sondern haben die Schalenanfangsteile wie die Austern schon fest ans Substrat gekittet, um mit zunehmender Schalengröße davon abzubrechen. Dank dem über-

¹ Um ausführlichere Erörterungen zu vermeiden, folge ich dem seit DOUVILLÉ üblich gewordenen Brauch, indem ich den durch *Gr. arcuata* bestimmten liassischen Formenkreis als *Liogryphaea* FISCHER bezeichne, während *Gryphaea* LAM. üblicherweise dem tertiär-rezenten Formenkreis der *Gr. angulata* LAM. reserviert bleibt. Auch PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, hält sich an diesen Modus. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß, wie STENZEL 1947 betonte, *Gr. arcuata* der Genotypus von *Gryphaea* LAM. ist, diese Gattungsbezeichnung also auf den liassischen Formenkreis beschränkt werden müßte, während der Formenkreis von *Gr. angulata* aus *Gryphaea* ausgeschlossen werden müßte.

kommenen Erbe war auch bei ihnen noch die Tendenz zu autonomer Eigengestaltung. Da aber, wie generell bei den Austern, die Festheftung primär am Unterrand und nach der Drehung daher an der Hinterseite erfolgte, konnte eine vom Substrat sich unabhängig machende Eigengestaltung nur verwirklicht werden durch eine verstärkte Entwicklung der Schalenvorderseite. Bei dem in Wirbelnähe hinten gelegenen Fixpunkt der Haftstelle mußte aus verstärktem Wachstum der vorderen Schalenhälfte zwangsläufig eine opisthogyre Einrollung sich ergeben. Die *Exogyra*-Wirbelspirale resultierte also aus der noch vorhandenen, konservativen Tendenz zu autonomer Eigengestaltung, die sich bei der schon stärker verankerten prospektiven Tendenz zur Sessilität im Gegensatz zu *Liogryphaea* erst mit erheblicher Verzögerung durchsetzen konnte.

7) *Arctostrea*, die, erst später als die Exogyren, im Oberjura erscheint und mit der Kreide erlöscht, hat nicht die spirale Wirbelrollung der Exogyren, aber die ausgeprägte opisthogyre Wirbelabdrehung der Liostreen und zeigt auch im weiteren Wachstum eine fortschreitende opisthogyre Abdrehung mit breit entwickelter, freier Vorderseite. Diese spätere Form wiederholt also gewissermaßen stark abgeschwächt noch einmal den *Exogyra*-Typ, indem die freie Vorderrandentwicklung bei lebenslänglichem Festgeheftetsein sich ontogenetisch erst in einem späteren Stadium als bei *Exogyra* durchsetzt. Die durch die Sessilität gegebenen Bedingungen haben sich in der Ontogenese schon viel durchgreifender ausgewirkt. Die Embryonalschale von *Arctostrea* erinnert nach RANSON noch stark an die der *Liogryphaea* und *Liostrea*, von welcher sie wohl abzuleiten ist.

8) Von der Kreide an erscheinen nun die bis zur Gegenwart sich fortschreitend reicher entfaltenden echten Austern, bei denen gelegentlich auch noch oberflächlich *Liogryphaea*-ähnliche Formen (*Pycnodonta*) auftreten, die aber dann meist relativ große Haftflächen haben. Hier hat sich unter Überwindung der alten konservativen Formtendenzen die Umstellung auf die Sessilität endgültig und durchgreifend vollzogen. Schon die Embryonalschale ist ausgesprochen ungleichklappig. Die Unterschale legt sich mit breiter Fläche dem Substrat auf und verkittet sich fest mit diesem; die äußere Formgestaltung vollzieht sich weitgehend entsprechend den durch das Substrat und die unmittelbare Umgebung gegebenen Bedingungen. Die opisthogyre Wirbelabkrümmung ist nicht mehr eine formtypische Erscheinung, sondern erfolgt nur als Reaktion auf entsprechende Substratgestaltung. Orthogyre, in anderen Fällen sogar prosogyre Wirbelform tritt häufig und ebenso charakteristisch auf.

Dieser gedrängte Überblick zeigt, daß die Gesamtentfaltung der Austern gekennzeichnet ist durch eine fortschreitend gleichsinnige Umstellung auf endgültige Sessilität unter allmählicher Überwindung der konservativen, aus der primär vagilen Lamellibranchier-Organisation überkommenen Gestaltungsmomente. Am Anfang dieser Entwicklung steht *Liogryphaea* mit nur ganz kurzer Jugend-Haftperiode und im

übrigen autonomer Eigengestaltung der Schale, ein primitiver Übergangstypus von nur beschränkter Anpassungsfähigkeit, da er zwar die Fähigkeit zu eigener Ortsbewegung schon verloren, aber die Umstellung auf die Sessilität noch nicht endgültig vollzogen hat. Auf dem Weg neomorpher Umstellung bildet sich der prospektiv-sessile *Liostrea*-Typ heraus. Der im Dogger aus ihm hervorgehende *Exogyra*-Typ, in dem die konservativen Gestaltungstendenzen sich gegen die prospektiven noch einmal durchsetzen, wird dadurch noch einmal rückfällig und stellt auf einer neuen und fortgeschritteneren Entwicklungsstufe daher den *Gryphaea*-Typus wieder her. In stark abgeschwächter Form kommen bei dem etwas jüngeren *Arctostrea*-Typ die gleichen konservativen Momente noch einmal zum Vorschein. Erst in der Kreide mit der Umstellung von *Liostrea* zu *Ostrea* setzen sich endgültig die prospektiven Tendenzen der sessilen Anpassung in der Gesamtgestaltung durch. Die gegenüber den eigentlichen Austern sich abwegig entwickelnden Exogyren sind also das Ergebnis des Widerstreits konservativer und prospektiver Gestaltungstendenzen bei den primitiven Austern des Jura.

Literatur

Es kann nicht der Sinn der vorliegenden Mitteilung sein, das umfangreiche Schrifttum über fossile Austern auch nur annähernd vollständig aufzuführen; das wäre Sache einer revidierenden Monographie. Ich beschränke mich auf Anführung einiger neuerer und vor allem der unmittelbar zitierten Arbeiten. Die wichtige Arbeit von G. RANSON, *La vie des Huitres* (Hist. natur. I, Paris 1943) war mir leider nicht zugänglich. Soweit aus dem Referat darüber von JAWORSKI (Zbl. Geol. u. Paläontol., Teil II, 1952) hervorgeht, macht diese Arbeit keine wesentlicheren Modifikationen des hier vorgelegten Gedankengangs notwendig.

- ARKELL, W. J.: A monograph of British Corallian Lamellibranchia, pt. 4 u. 5. — Monogr. Paleont. Soc. London, **84**, **85**, London 1932, 1933.
- BÖSE, E.: On a new *Exogyra* from the Del Rio Clay and some observations on the evolution of *Exogyra* in the Texas Cretaceous. — Univ. Texas Bull., Nr. 1902, Austin 1919.
- DOUVILLÉ, H.: Observations sur les Ostréidés. Origine et classification. — Bull. Soc. géol. France, (4) **10**, Paris 1910.
- GILLET, S.: Études sur les Lamellibranches néocomiennes. — Mém. Soc. géol. France, N. sér. **1**, mém. 3, Paris 1924.
- JOURDY, E.: Histoire naturelle des Exogyres. — Ann. Paléontol., **13**, Paris 1924.
- PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie, vol. 2, Paris 1952.
- PFANNENSTIEL, M.: Organisation und Entwicklung der Gryphäen. — Paläobiologica, **1**, Wien u. Leipzig 1928.
- RANSON, G.: Note sur la classification des Ostréidés. — Bull. Soc. géol. France, (5) **12**, Paris 1942.
- SAY, TH.: Observations on some species of Zoophytes, Shells etc. principally fossil. — Amer. J. Sci. Arts, **2**, New Haven 1820.

- SCHÄFLE, L.: Über Lias- und Doggeraustern. — Geol. Paläont. Abh., N.F., 17, Jena 1929.
- SHARPE, H.: On the Secondary District of Portugal which lies on the North of the Tagus. — Quart. J. geol. Soc., 6, London 1850.
- STENZEL, H. E.: Nomenclatural synopsis of supraspecific groups of the family Ostreidae (Pelecypoda, Mollusca). — J. Paleontol., 21, Menasha 1947.
- STEPIENSON, L. W.: Cretaceous deposits of the Eastern Gulf Region and species of *Exogyra* from the Eastern Gulf region and the Carolines. — US. Geol. Surv. Profess. pap., 81, Washington 1914.
- VIALOV, O. S.: Sur la classification des huitres. — Acad. Sci. URSS. C. R., n. sér. 4, Nr. 1, Moskau 1936.
- WHITE, CH. A.: A review of fossil Ostreidae of North America and a comparison of the fossil with the living forms. — 4. Ann. Rep. U.S. geol. Surv., 1882/83, Washington 1884.
- WOODS, H.: A monograph of the Cretaceous Lamellibranchia of England, vol. II, pt. 9. — Monogr. Paleont. Soc. London, 66, London 1913.
- ZEUNER, F.: Die Lebensweise der Gryphäen. — Paläobiologica, 5, Wien u. Leipzig 1933.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 12. November 1957.

On the existence of heteromorph ammonoids in the Lias

By D. T. Donovan (Bristol) and H. Hölder (Tübingen)

With 1 Figure in Text

Abstract: Consequent on a re-examination of the type and only specimen of *Arcuceras marthae* POTONIE, it is concluded that this fossil is not an ammonoid. There is, therefore, no reason to suppose that heteromorph ammonoids existed in Liassic times. The derivation of the heteromorph family Spiroceratidae from Parkinsoniidae is accepted, and consequent changes in classification are discussed.

Introduction

In the recently-published section 'Mollusca 4: Cephalopoda, Ammonoidea' of the Treatise on Invertebrate Paleontology (1957) the existence of a family of heteromorph or 'uncoiled' ammonites in the Lias (Pliensbachian) is accepted without question, and its existence affects the derivation postulated for the well-known Middle Jurassic heteromorphs. This family, the Arcuceratidae, is founded on a single