

Übergangsformen von *Congeria* zu *Dreissena* aus dem Pannon des Wiener Beckens.

Von A. P a p p, Wien.

(Mit 1 Tafel.)

Bei Revision der Molluskenfauna der Congerierschichten des Pannon (P a p p, 1948) wurde unter anderem versucht, Material zu bekommen, das einen Beitrag zur Frage der Abstammung von *Dreissena* liefern konnte. Die Verbreitung der Dreissenen drängt die Vermutung auf, daß die Angehörigen der Gattung in dem Gebiet zwischen Alpenostrand und Aralsee entstanden sind. Die einzelnen Formen im Gebiet des Mittleren Donaubeckens sind jedoch nicht alle identisch mit jenen von Gebieten östlich der Karpathen, weshalb auch im Mittleren Donaubecken selbst Übergänge zwischen den beiden Gattungen zu erwarten waren.

Der Gattungsname *Dreissena* wurde von P. van B e n e d e n, 1835, zu Ehren von Herrn D r e y s s e n s geschaffen und galt ursprünglich sowohl für *D. polymorpha* (P a l l a s, 1771) wie auch für *Congeria africana* (v. B e n e d e n, 1835). In der Folgezeit wurde der von D r e y s s e n s abgeleitete Name auch unter Einwirkung von Schreibfehlern verschieden abgewandelt. Wir finden *Dreyszensia*, *Dreissensia*, *Driessensia*, *Dreissena*, *Driessena*, *Drissensia* u. s. w., wobei sowohl Congerien wie Dreissenen verstanden wurden. Wir verwenden die Schreibweise *Dreissena* (mit T h i e l e, 1935, S. 862) als korrigierte Bezeichnung von *Driessena* v a n B e n e d e n, 1835.

Eine Untersuchung der Gattungen *Dreissena* und *Congeria* P a r t s c h, 1835, wurde erst durch O p p e n h e i m, 1891, präzisiert. Die monographische Bearbeitung der rezenten und fossilen Arten durch A n d r u s o v (1897), in der die Trennung der beiden Genera konsequent durchgeführt wurde, führte dazu, daß im gesamten Schrifttum *Dreissena* und *Congeria* als selbständige Gattungen gewertet werden. Nur bei T h i e l e (1935, S. 862) wird *Congeria* wieder zur Untergattung. Dem gegenüber betont z. B. K ü h n e l t (1937) mit Recht, daß die Auffassung von T h i e l e „wohl im Hinblick auf die habituell von *Dreissena* wenig verschiedenen rezenten Vertreter“ zustande kam. Die Gattungsnamen *Dreissena* und *Congeria* blieben auch im einschlägigen Schrifttum weiterhin in Gebrauch.

Genus *Dreissena* P. van Beneden, 1835.

Gattungstypus: *D. polymorpha* (Pallas).

1. Mytiliforme Artengruppe der *D. polymorpha* (Pallas), Abb. 2, 5, 7.

Diagnose: Schale länglich, dreieckig mit endständigem Wirbel, vorne zugespitzt. Ligament randständig, etwas eingesenkt. Am Vorderende ein Septum, an dem der vordere Schließmuskel inseriert; der vordere Byssusmuskel inseriert an der Unterseite des Septums, nahe dem Dorsalrand.

Verbreitung: Pliozän: Südosteuropa, Mitteleuropa bis Alpenostrand, Griechenland bis Golf von Korinth, Kleinasien, Syrien. — Rezent: Europa (außer Skandinavien) in den Flüssen durch die Schifffahrt verschleppt, häufig. An den Küsten der Ostsee und des Schwarzen Meeres.

2. Modioliforme Artengruppe der *D. minima* Lörenthey, Abb. 10.

Diagnose: Schale oval gerundet, vorne am Wirbel etwas zugespitzt, ungekielt.

Verbreitung: Pliozän: Mittleres Donaubecken.

Genus *Congeria* Partsch, 1835.

Gattungstypus: *C. subglobosa* Partsch.

Gliederung der Artengruppen im wesentlichen nach Andrusov.

1. Artengruppe der Mytiliformes, Abb. 1.

Diagnose: Schale ähnlich den mytiliformen Dreissenen, der vordere Retraktor inseriert an einem eigenen Fortsatz, der unter dem Septum an der Dorsalwand liegt (Apophyse).

Verbreitung: Europa: ab Eozän zahlreiche Arten. — Rezent: Afrika, Amerika, Vorder-Indien*) einige Arten.

2. Artengruppe der Modioliformes.

Diagnose: Schale zumindest in den Jugendstadien oval gerundet.

Verbreitung: Europa? Eozän, Miozän, Pliozän.

3. Artengruppe der Triangulares.

Diagnose: Schale größer, extrem gekielt, deutliches Analfeld.

Verbreitung: Europa, Mittleres Donaubecken und Randgebiete. — Oligozän: eine Art. — Miozän: wenige Arten. — Unter-Pliozän: einige Arten.

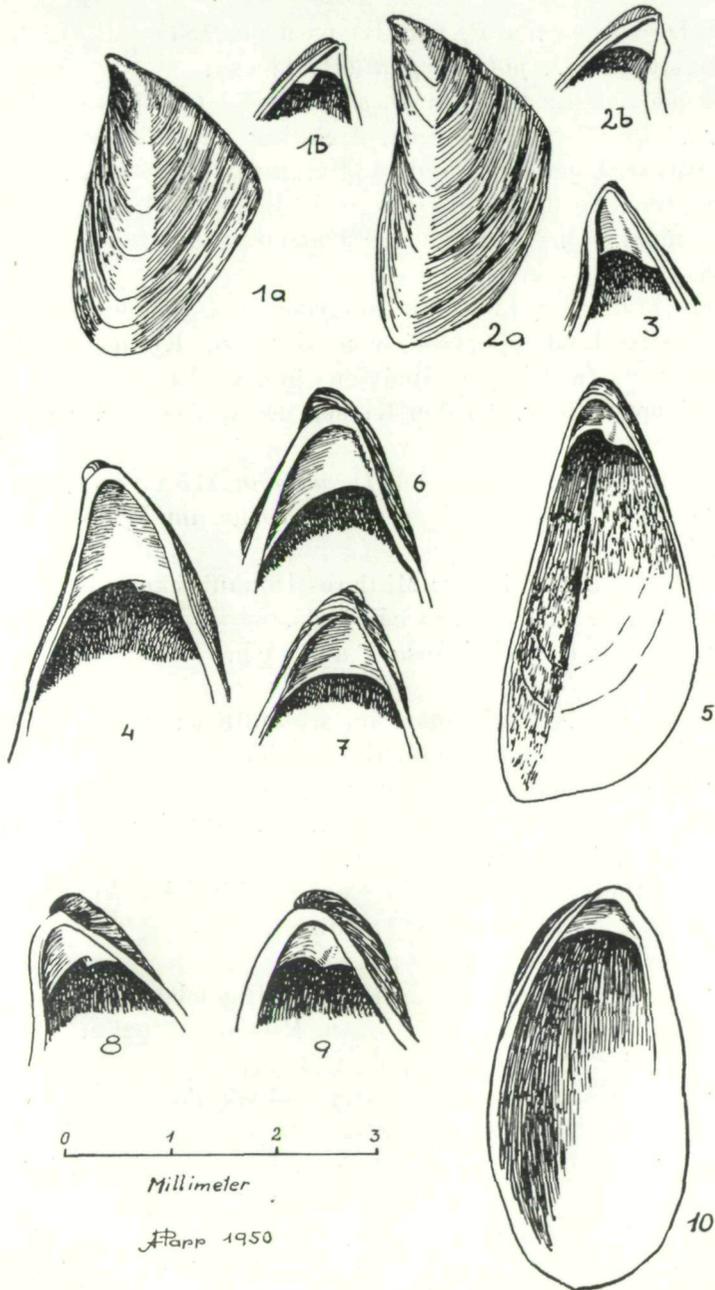
4. Artengruppe der Subglobosae.

Diagnose: Schale relativ sehr groß, kugelig gerundet.

Verbreitung: Europa, Mittleres Donaubecken und Randgebiete. — Unter-Pliozän: einige Arten.

5. Artengruppe der Rhomboidae.

*) Bei dem Vorkommen von Congerien muß bemerkt werden, daß in der Sammlung von Herrn Ae. Edlauer, Weidling, Schalen einer rezenten kleinen mytiliformen Congerie aufbewahrt sind, die aus einer Quelle Dalmatiens stammen. Herrn Ae. Edlauer sei auch an dieser Stelle für seine Mitteilung gedankt.



Tafel 2.

Abb. 1. *Congeria neumayri* Andrusov mytiliform, Durchläuferform vom Helvet bis in die Zone F im Wiener Becken. Vorkommen: Pannon, Zone F, Götzendorf, Vergr. 2 : 1. 1a von außen, 1b Septum und Apophyse von innen.

Abb. 2. *Dreissena polymorpha* (Pallas) rezent, Wien, Alte Donau. Vergr. 2 : 1, 2a von außen, 2b Septum von innen.

Abb. 3. *Dreissena polymorpha* (Pallas) rezent, Donau bei Wien. Das Septum zeigt im dorsalen Teil eine leichte Einbiegung. Der Rand des Septums ist in dieser Region vorgezogen. Vergr. 2 : 1.

- Abb. 4. *Congeria scrobiculata carinifera* L ö r e n t h e y mit reduzierter Apophyse, Pannon, Zone C, Leobersdorf, Sandgrube. Vergr. 20 : 1.
- Abb. 5. Übergangsform von *C. scrobiculata carinifera* L ö r e n t h e y zu *Dreissena turislavica* Jekelius, Pannon, Zone C, Leobersdorf, Sandgrube. Vergr. 20 : 1 (kleines Exemplar).
- Abb. 6. *Dreissena turislavica* Jekelius, die Apophyse am Septum ist vollkommen reduziert. Pannon, Zone C, Leobersdorf, Sandgrube. Vergr. 20 : 1.
- Abb. 7. *Dreissena turislavica* n. ssp. Pannon Aquivalent, Zone E, Stegersbach, südl. Burgenland. Vergr. 20 : 1.
- Abb. 8. *Congeria gitneri* Brusina mit reduzierter Apophyse. Pannon, Zone E, Regelsbrunn a. d. Donau. Vergr. 20 : 1.
- Abb. 9. Übergang von *C. gitneri* Brusina zu *Dreissena minima* L ö r e n t h e y. Pannon Zone F, Hauslau a. d. Donau. Vergr. 20 : 1.
- Abb. 10. *Dreissena minima* L ö r e n t h e y (kleines Exemplar). Pannon, Zone F, Haslau a. d. Donau. Vergr. 30 : 1.

Diagnose: Schale ebenfalls relativ groß mit rhomboidischem Umriss und hoch gewölbt.

Verbreitung: Europa: Mittleres Donaubecken, Rumänien, Südrußland. — Unter-Pliozän: wenige Arten.

Die Schalenform zwischen mytiliformen *Congerien* und *Dreissenen* kann sehr ähnlich sein, vgl. Abb. 1 a, 2 a, ebenso bei den modioliiformen Artengruppen. Als Hauptunterschied muß der isolierte Fortsatz (Apophyse) bei den *Congerien* gelten, an dem der vordere Byssusretraktor inseriert. Dieser fehlt bei den *Dreissenen*.

Das Septum bei den *Dreissenen* ist meistens glatt, besonders bei Formen, die in Büscheln vereinigt in ruhigen Gewässern leben. Diese sind cephalothetisch, mit der Spitze nach unten mit Byssus festgewachsen. In stärker bewegtem Wasser, z. B. im Donaustrom bei Wien, liegt *D. polymorpha* mit der ganzen Ventralseite dem Substrat auf und es zeigt dann das Septum eine schmale F ürche, der am Vorderrand des Septums eine Ausbuchtung entspricht (Abb. 3). Dies dürfte als Folge einer gewissen Beanspruchung des Retraktors zu deuten sein *).

Eine kurze Charakteristik der Verbreitung beider Gattungen *Dreissena* und *Congeria* zeigt, daß die *Congerien* im Alttertiär Europas schon vertreten sind, im Unterpliozän (= Pont im weiteren Sinne = Pannon im Sinne von L ö r e n t h e y) in den sogenannten „*Congerienschichten*“ des Mittleren Donaubeckens und seiner Randgebiete eine große Entfaltung auf europäischem Gebiet nehmen. In der Gegenwart haben sie keinen großen Formenreichtum. Die ältesten *Dreissenen* treten (vgl. W. W e n z, 1942) in Rumänien in dem basalen Unter-Pliozän (basales Maeot) auf, um in der Folgezeit die Süßwasserfaunen Südosteuropas wesentlich zu bereichern. In der Gegenwart ist die Artenzahl der *Dreissenen* wieder stark zurückgegangen.

*) Vgl. O p p e n h e i m, 1891, S. 930, wo ähnliche Anomalien des Septums bei Exemplaren aus dem Dnieper, Wal und Rhein hervorgehoben werden.

Im Miozän sind Congerien Faziesformen ausgesüßter Brackwasserfaunen in Europa. Sie sind z. B. aus Frankreich, aus der süddeutschen Molasse, aus Österreich, Ungarn, Kroatien usw. bekannt. Die hochentwickelten Congerienarten (Triangulares, Rhomboideae, Subglobosae) sind auf jene großen Seebecken beschränkt, die sich zwischen dem Alpenostrand und dem Aralsee ausbreiteten. Diese Räume waren seit dem Ober-Miozän (Sarmat) im wesentlichen von den Weltmeeren abgeschlossen und gingen langsam ihrer Aussüßung entgegen. Es entwickelte sich hier die formenreichste endemische Molluskenfauna, die man aus der jüngeren Erdgeschichte kennt. Hier gelangten mit vielen anderen Artengruppen auch die Congerien zu optimaler Entwicklung und in diesen Räumen mußten auch die Dreissenen entstanden sein.

Jekelius beschrieb 1944 eine wohlerhaltene, durch prachtvolles Material belegte Art *Dreissena turislavica* (S. 141, Taf. 59, Fig. 1—10) aus Schichten, die im Wiener Becken den Zonen C oder D (vgl. P a p p, 1948) entsprechen müßten. Diese kleine Form (größte Exemplare sind 7 mm lang, 3—3.5 mm breit) ist lang, flach und schmal, läuft gegen den Wirbel spitz zu, das Ventralfeld fällt steil ab, das Dorsalfeld ist breiter und flach. Diese Form mußte auffallen, da die optimale Entfaltung der Dreissenen im Mittleren Donaubecken erst in jüngeren Schichten (Obere Congerienschichten Ungarns, S t r a u s z, 1942 und 1943, S. 94 = Zone F—H im Wiener Becken) erfolgt. Andererseits ist keine gleichartige Form im Gebiet östlich der Karpathen bekannt, so daß *D. turislavica* nur im Mittleren Donaubecken entstanden sein konnte.

Aus den „Unteren Congerienschichten“ Ungarns ebenso wie aus dem Wiener Becken ist eine sehr ähnliche *Congeria* seit langem bekannt, die allgemein als *C. scrobiculata carinifera* L ö r e n t h e y bezeichnet wird. Es war nun an dem Material kleiner Congerien im Wiener Becken folgendes zu beobachten:

1. In der untersten Zone (Zone B) bestand die Population aus Formen, die man als *C. moesia* J e k e l i u s bezeichnen kann, einer kleinen, mytiliformen *Congeria*, die auch im Sarmat vorkommt. Sie käme als Vorform von *C. scrobiculata*, die bedeutend länger und schmaler und auch größer ist, in Betracht.

2. In Zone C (Fundort Leobersdorf, Sandgrube) zeigt nun die Population von *Congeria scrobiculata* eine große Veränderlichkeit des Fortsatzes für den Retraktor. Bei einzelnen Exemplaren liegt er nicht mehr an der Dorsalwand, sondern ist an die Kante des Septums gerückt, aber noch isoliert und nach unten gebogen (Abb. 4). Dieser Ausbildungsform gehören auch Exemplare an, die in Zone D vorkommen, von dieser Form ist auch der Fortsatz bei *C. scrobiculata scrobiculata* Brusina aus Zone E.

Andere Exemplare zeigen jedoch den Ansatz des Retraktors nicht mehr als Fortsatz, sondern das Septum ist in der dorsalen Partie ein-

gebogen, die Kante des Septums nur vorspringend, nicht mehr nach unten gebogen (Abb. 5).

Bei einigen Exemplaren hat das Septum keinerlei Fortsatz oder Einbuchtung. Es ist glatt und entspricht dem einer *Dreissena* (Abb. 6).

Brusina 1902 bildet Exemplare der typischen *Congeria scrobiculata* aus Ripanj ab (Taf. 20, Fig. 31—35), die eine ähnliche Variabilität des Septums zeigen, wie in Leobersdorf. Alle Fundorte der *C. scrobiculata* (Leobersdorf, Ripanj, Tinnye, Gaya u. a.) sind fast gleichaltrig.

3. In Zone C (Fundort Leobersdorf, Ziegelei) nur um wenig jünger als Leobersdorf Sandgrube, herrschen die Formen vom zuletzt geschilderten Typus vor. Sie entsprechen vollständig der *D. turislavica* Jekelius (Abb. 7).

4. Aus dem südlichen Burgenland sind in der Zone D nur Formen vorhanden, die der typischen *D. turislavica* entsprechen, ebenso in Zone E (Stegersbach) (Abb. 6), wo die *D. turislavica* bereits einen von der typischen Form abweichenden Umriss hat. Diese soll von ihrem Entdecker, Herrn F. Sauerzopf, in anderem Zusammenhang beschrieben werden *).

Es ist demnach zu beobachten, daß in Zone C des Wiener Beckens ausgesprochene Übergänge zwischen *Congeria scrobiculata* und *Dreissena turislavica* auftreten, die aus jüngeren Schichten in gleicher Häufigkeit noch nicht bekannt geworden sind. Man kann daher von Übergangsformen innerhalb der *Mytiliformes* von *Congeria* zu *Dreissena* sprechen, wenn auch vorerst bei einer bestimmten Art.

Wie in der systematischen Übersicht zu zeigen versucht wurde, gibt es aber auch modioliforme Dreissenen, bei denen es nicht anzunehmen ist, daß sie die gleichen Ausgangsformen besitzen, wie mytiliforme. Es war daher sehr auffallend, daß sich auch bei einer modioliformen *Congeria* ähnliche Reduktionserscheinungen bemerkbar machen, wie wir sie bei *C. scrobiculata* beschreiben konnten.

Dreissena minima Lörenthey ist relativ klein (l = 5—7 mm) oval, vorne etwas zugespitzt, die Außenseite ist gleichmäßig gewölbt und nicht gekielt.

In Zone E (Fundort Regelsbrunn an der Donau) treten nun unter den Formen, die allgemein als *Congeria gitneri* Brusina bestimmt werden, Exemplare auf, die eine Reduktion des Fortsatzes des Byssusretraktors zeigen, ähnlich wie bei *C. scrobiculata* aus Zone C. Der Fortsatz ist dünn und an die Kante des Septums gerückt, zeigt aber noch etwas nach unten (Abb. 8 **).

*) Herrn F. Sauerzopf möchte ich an dieser Stelle für seine wertvollen, ergänzenden Angaben danken.

**) Weitgehende Reduktion der Apophyse tritt auch bei *Congeria gitneri* aus Stegersbach auf, wobei hervorzuheben ist, daß die Fundorte Regelsbrunn und Stegersbach annähernd gleichaltrig sind.

Auftreten von *Dreissena* im Wiener Becken und im südlichen Burgenland.

Zone	mytiliforme Reihe	modioliforme Reihe
G/H		<i>Dreissena minima</i> L ö r e n t h e y häufig u. typisch i. d. Oberen Congerienschichten Ungarns
F		<i>Dreissena minima</i> L ö r e n t h e y u. Übergangsformen zu <i>Congeria gitneri</i> B r u s i n a
	<i>Congeria gitneri</i> (Größenzunahme nur in Oberdorf)	
E	<i>Dreissena turislavica</i> n. ssp. (südl. Burgenland)	<i>Congeria gitneri</i> B r u s i n a mit reduzierter Apophyse (Regelsbrunn u. Stegersbach)
D	<i>Dreissena turislavica turislavica</i> J e k e l. (südl. Burgenland)	<i>Congeria gitneri</i> B r u s i n a
C	vorherrschend <i>Dr. turislavica</i> (Leobersdorf Ziegelei). Übergangsformen und <i>Dreissena turislavica</i> J e k e l i u s (Leobersdorf Sandgrube)	<i>Congeria gitneri</i> B r u s i n a
	<i>Congeria scrobiculata</i> c a r i n i f e r a L ö r. größere Schalen	
B	<i>Congeria moesia</i> J e k e l i u s	

In der nächstfolgenden Zone F (Fundort Haslau a. d. Donau) treten kleine Schalen auf, die man wohl noch mit kleinen Formen der *C. gitneri* identifizieren könnte, der Fortsatz des Byssusretraktors ist aber nicht mehr isoliert, sondern das Septum zeigt in der dorsalen Partie eine Vertiefung, die Kante des Septums springt etwas vor (Abb. 9). Neben dieser Form sind jedoch nicht selten auch Schalen, die keinerlei Andeutung eines Fortsatzes zeigen und daher schon eine *Dreissena* darstellen. Die sich ergebende Form ist mit *D. minima* ident (Abb. 10) und wurde auch an anderen Fundorten der Zone F im Wiener Becken beobachtet. In Ungarn erreicht *D. minima*, ebenso *D. auricularis*, wie schon erwähnt, in dem gleichen Niveau ebenfalls größere Häufigkeit.

Es konnte somit festgestellt werden, daß im Wiener Becken der Übergang von Congerien zu Dreissenen zu verschiedenen Zeiten zweimal beobachtet wurde und zwar bei Vertretern zweier verschiedener Artengrup-

pen. Da aber die Dreissenen Südrußlands und Rumäniens im Mäot nicht mit Formen des Mittleren Donaubeckens identifiziert werden können, ist mit weiteren Linien zu rechnen, die zur Bildung von Formen führte, die als Dreissenen zu bezeichnen sind. Der bekannteste Vertreter *D. polymorpha* (Pallas) dürfte östlich der Karpathen in Rumänien und dem Gebiet des Schwarzen Meeres zur Ausbildung gekommen sein, und hat erst von dort, möglicherweise in mehreren, zeitlich verschiedenen Wellen eine Verbreitung über Europa, entlang der großen Flußsysteme genommen, die besonders durch die Schifffahrt in der Gegenwart beschleunigt wird.

Wie schon eingangs angedeutet, wurde die Selbständigkeit der Gattungen *Dreissena* P. van Beneden und *Congerina* Partsch erst relativ spät präzisiert. Mit dem Auffinden von Übergangsformen zwischen beiden Gattungen wäre nun der Vorgang zu erwägen, *Congerina* zur Untergattung von *Dreissena* zu erklären. Dagegen kann aber die Tatsache angeführt werden, daß nur in relativ sehr schmalen Zonen im Pannon derartige Übergänge nachweisbar sind, und daß in der Gegenwart eine Trennung dieser Gruppe in zwei Gattungen gerechtfertigt erscheint. Will man das Auffinden von Bindegliedern und Übergangsformen in der Vergangenheit immer mit einer Zusammenlegung von Arten oder Gattungen verbinden, so errichtet man dadurch ein ungleichwertiges System. Tiergruppen, die nahe verwandt sind, bleiben getrennt, weil die Stammformen aus der Vergangenheit unbekannt sind, andere Tiergruppen werden zusammengelegt, weil Hartteile, bei einer Diagnose beteiligt, aus der Vorzeit erhaltungsfähig sind und Hinweise auf die Entwicklung oder Abstammung eines bestimmten Merkmales geben. Es wird deshalb dafür eingetreten, für die Systematik die Erscheinungen in der rezenten Tierwelt als Grundlage zu bewerten. Wenn in der Gegenwart zwei Gruppen zu trennen sind, wie in unserem Falle, so ist es nicht unbedingte Pflicht, sie bei Auffinden der Bindeglieder in der Vergangenheit zusammenzulegen, denn es herrschte wohl nie ernster Zweifel, daß die Dreissenen aus Congerinen entstanden sein müssen.

Noch sind die Kenntnisse über das Auftreten von Merkmalen in der Vergangenheit, die für eine Begriffsbildung größerer systematischer Einheiten Geltung haben, zu gering, als daß man postulieren könnte: Jeder Merkmalskomplex, der mit einem Entwicklungssprung einsetzt, entspricht einer Gattung, jede schrittweise Änderung, die durch Bindeglieder belegt werden kann, nur einer kleineren systematischen Einheit. Aufgabe vorliegender Studie war es vielmehr zu zeigen, daß es bei entsprechender Aufmerksamkeit möglich ist, die Entwicklung eines Merkmales in der Vergangenheit zu verfolgen, das sich in relativ sehr kurzer Zeit verändern kann, um dann lange Zeiträume hindurch wieder konstant zu bleiben. Daß dieses Merkmal bei Definition zweier Gattungen eine wesent-

liche Rolle spielt, bleibt weiterhin unangefochten, denn es gilt nicht nur für die rezenten Dreissenen und Congerien, sondern auch für die ungeheure Zahl von Einzelindividuen, die aus der Vergangenheit bekannt geworden sind.

Es ist vorgesehen, zu dem Fragenkreis der Gestaltsänderung in der Vergangenheit, vor allem aus den in intensiver Entfaltung befindlichen Molluskenfaunen des Jungtertiärs noch weitere Ergebnisse mitzuteilen, die in ihrer Gesamtheit vielleicht zu Fragen der Deszendenz und Systematik einen weiteren Baustein darstellen.

Schrifttum.

- Andrusov N. 1897: Fossile und lebende Dreissensidae Eurasiens, Petrograd, Tafeln 1897, Text 1898.
- Beneden P. van 1835: Mémoire sur le Dreissena, nouveau genre de la famille Mytilacees ... Annales des sciences nat. II. ser. 3., Paris.
- Brusina S. 1902: Iconographia molluscorum fossilium ... Agram (Tafelband).
- Jekelius E. 1944: Sarmat und Pont von Soceni (Banat). Mémoires Inst. Geol. al Rômaniei 5, Bukarest.
- Kühnelt W. 1937: Versuch der Deutung der Schalenformen der Congerien. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 86/87.
- Oppenheim P. 1891: Die Gattungen Dreyssensia van Beneden und Congeria Partsch, Zeitschr. deutsch. geol. Ges. 43, Berlin.
- Pallas P. S. 1771: Reise durch verschiedene Provinzen ... 3 Teile, St. Petersburg.
- Papp A. 1948: Fauna und Gliederung der Congerenschichten des Pannons im Wiener Becken. Anzeiger math. nat. Kl. Akademie der Wiss. Wien.
- Partsch P. 1835: Über die sogenannten versteinerten Ziegenklauen aus dem Plattensee in Ungarn ... Annalen des Wiener naturh. Museums 1.
- Strausz J. 1942: Das Pannon des mittleren Westungarns. Ann. Hist.-Nat. Musei Hungarici 35.
- 1943: Versuch einer Parallelisierung des Pannons. Mitt. Reichsanst. f. Bodenforschung (= Jb. Geol. Bundesanstalt) Wien.
- Thiele J. 1935: Handbuch der systematischen Weichtierkunde, 2. Band, Jena.
- Wenz W. 1942: Die Mollusken des Pliozäns der rumänischen Erdöl-Gebiete. Senckenbergiana 24, Frankfurt a. M.