

Zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen von Limacinidae und Cavolinidae

(Pteropoda: Thecosomata).

Von

GOTTHARD RICHTER,

Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Mit 11 Abbildungen.

Unterschiede in der Kalkstruktur der Schale thecosomer Pteropoden machen es wahrscheinlich, daß Limacinidae und Cavolinidae verschiedenen stammesgeschichtlichen Entwicklungslinien angehören. Die Grenze verläuft innerhalb der Limacinidae, denn *L. inflata* (ORBIGNY) gehört nach diesem Merkmal zu den Cavolinidae. Die typische „Schrauben“-Struktur der Cavolinidae-Schale konnte bei einer pelagischen Opisthobranchierlarve und bei zwei „*Agadina*“-Arten nachgewiesen werden. Das hier untersuchte Pteropodenmaterial stammt aus Planktonfängen der F. S. „Meteor“ aus dem NW-Indik und dem subtropischen NO-Atlantik, ein Teil aus dem Golf von Neapel. Die Arbeiten werden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Die Frage nach der Abstammung der thecosomen Pteropoden ist ein auch heute noch ungelöstes Problem. BOAS, PELSENER, MEISENHEIMER und TESCH leiten sie von den Bulliden, COLOSI von den Runciniden, KNIGHT, BATTEN & YOCHELSON und C. BOETTGER von den Pyramidelliden ab. Nicht weniger widersprüchlich sind die Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Thecosomata, die wieder in zwei relativ unabhängige Gruppen aufzuteilen sind, die Euthecosomata und die Pseudothecosomata. PELSENER leitet alle Thecosomen von der Gattung *Peraclis* ab, während MEISENHEIMER in Eu- und Pseudothecosomen getrennte Evolutionsreihen sieht, die erst unterhalb der Gattungen *Limacina* und *Peraclis* durch gemeinsame Vorfahren verbunden sind. BONNEVIE hält wieder *Peraclis* (*P. bispinosa*) für den gemeinsamen Vorfahren aller Thecosomen, von dem sich einerseits die Limaciniden (mit *L. helicoides*), andererseits die Cymbuliiden ableiten lassen. Die hier folgenden Überlegungen lösen das Problem sicher nicht, können aber vielleicht auf eine Lösungsmöglichkeit hinweisen.

In einer 1972 erschienenen Arbeit beschreiben BÉ, MAC CLINTOCK & CURRIE aus der Gehäusewand von *Cuvierina columnella* RANG eine eigenartige Kristallstruktur, die sie „helical structure“ nennen. Ihr auffälligstes Merkmal ist, daß unter einer dünnen oberflächigen Prismenschicht Lagen schraubig wachsender Aragonit-Kristalle folgen, deren im Querbruch der Schale schräg aus der Bruch-

fläche ragende Köpfe ein unverwechselbares Bild ergeben (Abb. 1). Diese Struktur unterscheidet sich deutlich von der bei Gastropodenschalen sonst üblichen Kreuzlamellenstruktur (Abb. 2) und wurde bei zahlreichen Cavoliniden und bei *Limacina inflata* gefunden. (Die Autoren nennen in der Arbeit zwar auch noch *Limacina bulimoides*, korrigieren aber in einem Zusatz (: 60): „Further work on *Limacina bulimoides* shows it to have crossed lamellar (?) not helical structure“).

BÉ, MAC CLINTOCK & CURRIE vermuten in der Schraubenstruktur eine funktionell bedingte „Neuerwerbung“ und schreiben hierzu: „The helical structure can be considered an excellent adaption to a planctonic habitat, giving maximum strength and flexibility to the thin shell“. Sie halten die Struktur für einzigartig (sie fehlt den mutmaßlichen Vorfahren der Thecosomata [Pyramidellidae]) und folgern: „Pteropods may represent evolutionary neomorphs that were derived from ancestors with reduced or no shells and that regained the ability to construct an exoskeleton on a new architectural plan“.

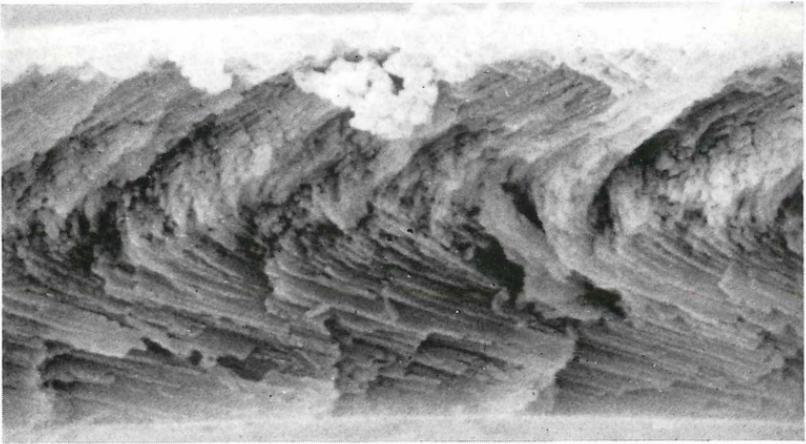


Abb. 1. Querbruch der Schale von *Limacina inflata* mit Schraubenstruktur. Vergr. 4750 : 1.

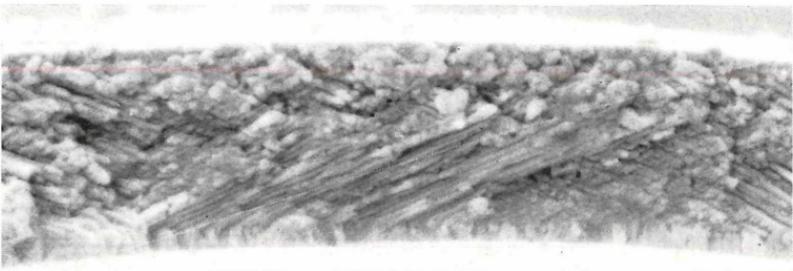


Abb. 2. Querbruch der Schale von *Limacina trochiformis* mit Kreuzlamellen-Struktur. Beispiel für eine besonders dünne Thecosomen-Schale. Vergr. 4630 : 1.

Diese Auslegung geht sicher zu weit. Zunächst einmal wird wohl der „technische“ Wert der Struktur überschätzt, denn viele Pteropoden- und Heteropodengehäuse mit sehr dünner Schale und Kreuzlamellenstruktur (*Limacina trochiformis*: ca. 6 μ ; *Atlanta meteori*: ca. 3 μ) beweisen, daß auch die Kreuzlamellenstruktur sich für pelagische Gehäuse in „Leichtbauweise“ eignet (RICHTER 1973). Wichtiger aber noch ist die Frage, ob die „helical structure“ wirklich eine Neuerwerbung darstellt oder von benthonischen Vorfahren übernommen wurde. Nach eigenen Untersuchungen haben alle Cavoliniden sowie *Limacina inflata* Schraubenstruktur, alle anderen untersuchten Limaciniden (*L. trochiformis*, *bulimoides*, *lesueuri*) und Peracliden (*Peraclis reticulata*, *apicifulva*) aber Kreuzlamellenstruktur. Die Familie Limacinidae umfaßt damit Arten mit Kreuzlamellen- und solche mit Schraubenstruktur, eine Umstellung von der einen auf die andere müßte also innerhalb dieser Familie erfolgt sein. Dies erscheint mir aber aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich. Innerhalb der Gattung *Limacina* stehen beide Wandstrukturen völlig unabhängig nebeneinander, nichts weist auf einen Übergang, auf eine Art „missing link“ hin. Außerdem unterscheiden sich *Limacina inflata* und die übrigen Arten der Gattung bei näherer Untersuchung auch in anderen Merkmalen sehr deutlich voneinander:

- 1) Die Außenkante der Mündung trägt bei adulten *inflata* einen sehr charakteristischen zahnartigen Vorsprung, bei allen anderen Arten ist die Mündung glatt.
- 2) Die Kiefer aller *Limacina*-Arten mit Ausnahme von *inflata* sind aus homogenen Lamellen mit fein gesägter Kante zusammengesetzt, sie verbreitern sich nach hinten nur wenig. Die von *inflata* dagegen verbreitern sich auf etwa das Doppelte, die Lamellen sind an ihrer Kante länger gefiedert und erscheinen durch unregelmäßige Trennungslinien in kurze Einzelabschnitte gegliedert (Abb. 3, 4). Solche gegliederten Kieferlamellen sind typisch für alle übrigen Thecosomen, Cavoliniden, Peracliden und Cymbuliiden.
- 3) In der Radula von *inflata* sind die Seitenzähne beiderseits der Hauptspitze bedornt und gleichen damit asymmetrischen Mittelzähnen (ähnlich bei der Cavoliniden *Hyalocyclus striata*). Diese Zähne sitzen mit breiter Basis der Basalmembran starr auf und ändern ihre Lage während des Vor- und Zurückrollens

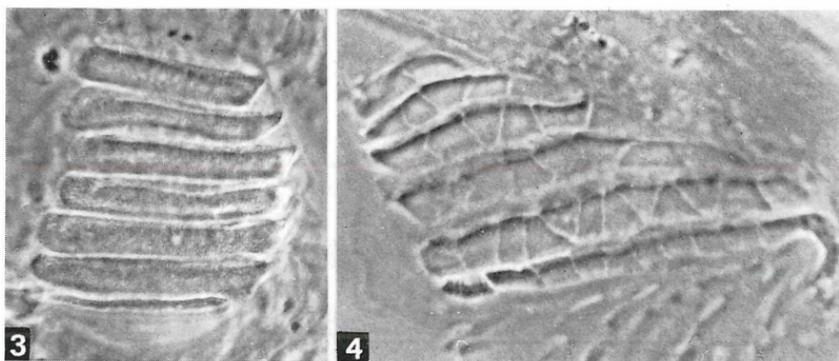


Abb. 3-4. Kieferplatten von Limaciniden. — 3) *L. bulimoides*; 4) *L. inflata*. Weitere Erklärungen im Text. Vergr. 653 : 1.

der Radula (Biß) kaum. Bei allen anderen untersuchten Limaciniden sind die Seitenzähne — wie auch bei anderen Thecosomata — nur an ihrer Innenkante bedornt, an der Außenkante aber glatt. Die Zähne sitzen ihrer Basalmembran mit relativ schmaler Basis und entsprechend beweglich auf und schwenken ihre Spitzen im Biß von außen nach innen (Abb. 5, 6). Bei *inflata* stehen die Querreihen in weitem Abstand, die Zähne überlappen einander nur wenig, die Zahnschneiden sind lang und schmal. Bei anderen Limaciniden ist die Radula gestauch, die Zähne sind breit und relativ kurz, die aufeinander folgenden Querreihen überlappen einander weit. (Diese Unterschiede scheinen mir um so wichtiger als Radula- und Zahnform bei den Thecosomen meist sehr einheitlich sind.)

Sind aber die Limaciniden, wie die beschriebenen Unterschiede in Gehäuseform, Schalenstruktur, Radula und Kiefer vermuten lassen, keine natürliche Einheit, so fragt es sich, ob sie nicht sogar diphyletisch, also einerseits aus Vorfahren mit Kreuzlamellen- andererseits aus solchen mit Schraubenstruktur entstanden sind. Wenn ja, dann sollten sich Opisthobranchier finden, deren Schale ebenfalls die „helical structure“ zeigt. Nach BØGGILD (1930) haben die Pyramidelliden Kreuzlamellenstruktur und das gleiche gilt nach eigenen Untersuchungen für Actaeoniden (*A. tornatilis*), Retusiden (*R. semisulcata*) und Philiniden (*P. catena*). Damit sind allerdings die Möglichkeiten bei weitem noch nicht erschöpft, zumal die pelagischen Larven auch solcher Opisthobranchier ein voll entwickeltes Gehäuse tragen, die als metamorphosierte Tiere gehäuselos sind oder ein rudimentäres Gehäuse haben.

VAN DER SPOEL (1967) schreibt zur Gehäuseentwicklung bei Limaciniden (: 10): „The Limacinidae have left-coiled, ultra-dextral shells as indicated by the dextral body in it. But ultra-dextral means that they develop from normal dextral shells in which during evolution the apex first descended. So one of the ancestors of *Limacina* had to be a flatly coiled species like *Limacina inflata*.“ Hier wird also vorausgesetzt, daß das Spiralgehäuse der Limaciniden ursprünglich rechtsgewunden war und sich über ein planorboides Zwischenstadium zum getürmt linksgewundenen gewissermaßen „umgestülpt“ habe. Abgesehen aber davon, daß die Evolution eines hoch getürmten Gehäuses — mit entsprechend ungünstiger Gewichtsverteilung (RICHTER 1973) — aus einem etwa bilateral-symmetrischen im Pelagial technisch falsch und deshalb unwahrscheinlich ist, gibt es Gastropoden, die ebenfalls ein links gewundenes Gehäuse mit einem rechts orientierten Weichkörper vereinigen, die Larven der Cephalaspidea, der Saccoglossa und der Pyramidellidae (THORSON 1946). Warum aber sollten sich Gehäuseform und Schalenstruktur der pelagischen Limacinidae und Cavolinidae nicht von der pelagischer Larvenstadien direkt ableiten lassen, ohne Umweg über eine adulte Bodenform mit oder ohne Gehäuse?

Unter diesem Gesichtspunkt wurden Gehäuse von Opisthobranchierlarven aus dem Plankton des Golfs von Neapel untersucht. Zwei Larvenformen (nach THORSON vermutlich *Philina* sp. und *Retusa* sp.) haben deutliche Kreuzlamellenstruktur, ebenso vermutlich eine Nudibranchierlarve (Larventyp C nach VESTERGAARD & THORSON 1938), deren Struktur allerdings wegen sehr dünner Schale und geringer Verkalkung kaum zu erkennen war. Eine weitere Larve mit linksgewundenem helicoidem Gehäuse dagegen hat offensichtlich eine Schraubenstruktur (Abb. 7). Diese Larve konnte bisher nicht bestimmt werden, gleicht jedoch einer von THORSON (1946: 266) beschriebenen so weitgehend (Form,

Mündungszahn, aufgelöste Innenwindungen), daß es sich um die gleiche oder jedenfalls eine nahe verwandte Art handeln muß. THORSON hält sie für die Larve von *Elysia viridis*, also einer Sacoglossen, konnte jedoch Entwicklung und Metamorphose nicht beobachten (Abb. 8).

Ein weiteres Beispiel für „helical structure“ im Kristallgefüge der Larvenschale fand ich bei „*Agadina*“. Diese Form, von GOULD (1852) als eigene Gattung beschrieben, wurde von PELSENER (1888) als Gastropodenlarve erkannt. TESCH (1946) gab eine recht gute Beschreibung einer *Agadina* und vermutete, daß es sich um eine *Odostomia*-Larve handeln könnte. ROBERTSON (1964) konnte dagegen diese Form zweifelsfrei als die Larve von *Philippia krebsii* (MÖRCH)

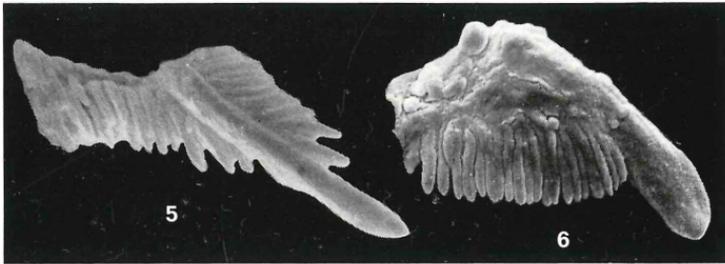


Abb. 5-6. Seitenzähne von Limaciniden. — 5) *L. inflata*; 6) *L. bulimoides*. Zur Orientierung der Zähne: Abb. 5 ist ein Zahn der linken (bei Aufsicht auf die Radula) Seitenzahn-Reihe. Die Dornen seiner Außenkante weisen in Bißrichtung (unten), die der Innenkante zur Radula-Mitte (rechts), die Hauptspitze nach innen-hinten. Abb. 6 ist ein Zahn der rechten Seitenzahnreihe. Die Dornen der Innenseite (nur diese ist bedornt) weisen nach hinten, der Zahn ist ausgeklappt. Vergr. (bei beiden Zähnen) 2875 : 1.

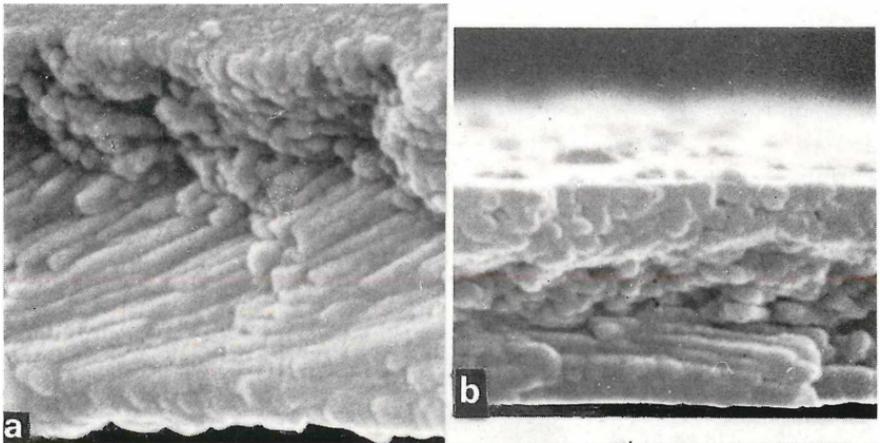


Abb. 7. Querbruch der Schale von Larve Abb. 8 (Sacoglossen-Larve?). — a) Bruch schräg von außen auf freigebrochene Schraubenkristalle (Vergr. 10000 : 1); b) Bruch etwa senkrecht zur Bruchkante (Vergr. 8000 : 1).

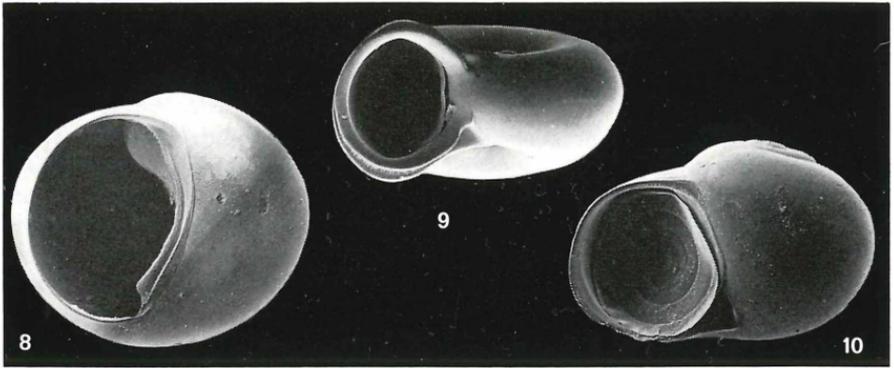


Abb. 8. Gehäuse einer pelagischen Opisthobranchier-Larve aus dem Golf von Neapel. Mündung mit charakteristischem Zahn, innere Umgänge aufgelöst. Nach THORSON wahrscheinlich Sacoglossen-Larve (*Elysia viridis*?). Vergr. 75 : 1.

Abb. 9-10. Planorboide (9) und helicoide (10) „*Agadina*“ sp. aus Plankton-Proben der F. S. „Meteor“ aus dem Indischen Ozean. Vergr. 26 : 1.

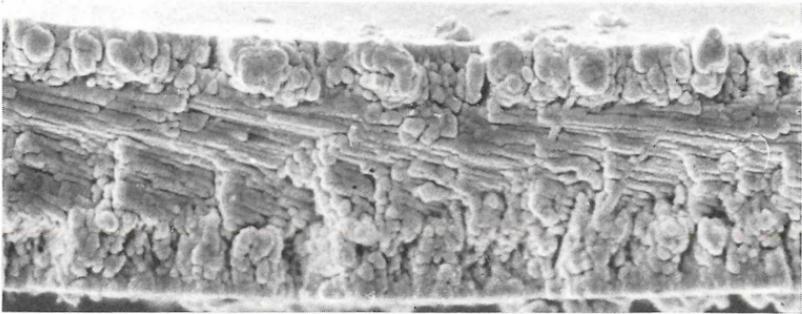


Abb. 11. Querbruch durch eine „*Agadina*“-Schale (planorboide) mit Schraubenstruktur. Vergr. 2000 : 1.

identifizieren. Die gleiche oder eine sehr ähnliche Larve fand ich wiederholt in Planktonproben der „Meteor“ (Intern. Indian Ocean Exped.) neben einer zweiten, planorboiden, die nach Operculum- und Mündungsform ebenfalls die Larve einer *Philippia* oder einer sehr nahe verwandten Art ist (Abb. 9, 10). Bei beiden zeigt die Schale im Querbruch eine Lage schraubig verlaufender Kristallbündel, ähnlich der bei dünnwandigen Cavoliniden-Gehäusen. In einem wesentlichen Punkte allerdings weicht die Schalenstruktur der *Philippia*-Larven von der „echten“ Schraubenstruktur ab: Während bei Cavoliniden und der untersuchten Opisthobranchier-Larve die Schale im Prinzip zweischichtig ist, mit einer äußeren Schicht senkrecht stehender Prismen und einer inneren „helical structure“, lassen sich bei der *Philippia*-Larvenschale 3 Schichten unterscheiden, je eine äußere und innere dünne Prismenschicht, getrennt durch eine dickere Lage schraubig laufender Kalkkristalle (Abb. 11).

Helical structure kommt also nicht nur bei thecosomen Pteropoden vor. Allerdings überzeugen die rezenten Sacoglossa nicht als Vorfahren der Thecosomata. Ihre Ernährungsweise (saugend an Pflanzen) und die damit verbundene Reduktion der Radula, das Fehlen von Kiefer und Kaumagen kennzeichnen sie als hochspezialisierte Gruppe mit vermutlich weitgehend abgeschlossener Evolution (das gleiche gilt allerdings auch für die ectoparasitischen Pyramidelliden). Denkbar wäre jedoch, daß Cavoliniden wie Sacoglossen — eventuell auch noch andere Opisthobranchier — von den gleichen Vorfahren stammen und das gemeinsame Merkmal der helical structure noch mit sich führen.

Der Nachweis der Schraubenstruktur bei — vorerst noch unbestimmten — Opisthobranchier-Larven läßt die Frage nach den Vorfahren der Cavolinidae unbeantwortet. Er spricht aber dafür, daß die Schale dieser Thecosomen keine Neukonstruktion ist, sondern von ihren benthonischen Vorfahren, eventuell direkt von deren Larven übernommen wurde. Daraus aber ergibt sich zwangsläufig, daß Limacinidae und Cavolinidae (mit *Limacina inflata*) getrennte Evolutionsreihen darstellen, deren gemeinsame Vorfahren wir weit „unterhalb“ der ersten pelagischen Pteropoden erwarten dürfen. Folgt man dieser Hypothese, so muß die Familie Limacinidae aufgelöst werden: „*Limacina inflata* — jedenfalls Repräsentant einer eigenen Gattung — wäre trotz ihres Spiral-Gehäuses wohl sinnvollerweise den Cavolinidae zuzuordnen.

Zur Bedeutung der Kristallstruktur für taxonomische und stammesgeschichtliche Untersuchungen wäre noch zu erörtern, ob die Schraubenstruktur nicht vielleicht nur eine zwar interessante, aber relativ bedeutungslose Variante der üblichen Kreuzlamellenstruktur sei. Daß dies nicht der Fall ist, geht — abgesehen von den fundamentalen morphologischen Unterschieden — schon aus ihrer Lage in der Schale hervor: Bei den Thecosomata mit Schraubenstruktur folgen die verschiedenen Schichten der Schale von außen nach innen in der Reihenfolge Periostracum — Prismenschicht — Schicht der Schraubenstruktur, bei denen mit Kreuzlamellenstruktur aber Periostracum — Kreuzlamellenstruktur — Prismenschicht. Kreuzlamellen- bzw. Schraubenstruktur liegen also innerhalb resp. außerhalb ihrer Prismenschicht und sind einander möglicherweise nicht homolog. Völlig offen bleibt leider die Frage, warum eine sehr ähnliche Schalenstruktur außer bei Cavoliniden und manchen Opisthobranchier-Larven auch bei den Larven einer ganz anderen Gastropoden-Gruppe vorkommt, bei der Gattung *Philippia* aus der Familie der Architectonicidae.

Schriften.

- BÉ, A. W. H., MAC CLINTOCK, C. & CURRIE, D. C. (1972): Helical shell structure and growth of the pteropod *Cuvierina columnella* (RANF) (Mollusca, Gastropoda). — *Biom mineralisation*, 4: 47-79.
- BOAS, J. E. V. (1886): *Spolia Atlantica*. Bidrag til Pteropodernes. Morfologi og systematik samt til kundskaben om deres geografiske udbredelse. — *Vid. Selsk. Skr.*, (6 Raekke, nat. math. Afd. 4) 1: 1-231, pls. 1-8.
- BOETTGER, C. R. (1955): Die Systematik der euthyneuren Schnecken. — *Verh. dtsh. zool. Ges.*, 1954, *Zool. Anz.*, 18 (Suppl.): 253-280.

- BØGGILD, O. B. (1930): The shell structure of the mollusks. — Kgl. danske Vid. Selsk. Skr., naturvid. math. Afd., 2: 232-326.
- BONNEVIE, K. (1914): Remarks on the phylogeny of pteropods. — IX. Congr. intern. Zool. Monaco, 5: 617.
- COLOSI, G. (1918): Note sui Pteropodi Tecosomi. — Monit. Zool. Ital., 29 (56): 79-87.
- GOULD, A. A. (1852): Mollusca and shells. — United States expl. Exped., 12. Boston (GOULD & LINCOLN).
- KNIGHT, J. B., BATTEN, R. L. & YOCHELSON, E. L. (1954): Status of Invertebrate Paleontology, 1953. V. Mollusca: Gastropoda. — Bull. Mus. comp. Zool., 112 (3): 173-179.
- MEISENHEIMER, J. (1905): Pteropoda. — Wiss. Ergebn. dtsch. Tiefsee Exp. „Valdivia“ 1898-1899, 9 (1): 1-314.
- PELSENEER, P. (1888a): Report on the pteropods collected by H. M. S. „Challenger“ during the years 1873-1876. II. The Thecosomata. — Rep. Sci. Voy. H. M. S. „Challenger“ Zoology, 23 (1): 1-132.
- — — (1888b): Sur la classification des Gasteropodes d'après le système nerveux. — Ann. Soc. malac. Belg. Bruxelles, 23 (3): 40-42.
- RICHTER, G. (1973): Zur Stammesgeschichte pelagischer Gastropoden. — Natur und Museum, 103 (8): 265-274. Frankfurt a. M.
- ROBERTSON, R. (1964): Dispersal and wastage of larval *Philippia krebsii* (Gastropoda: Architectonicidae) in the North Atlantic. — Proc. Acad. nat. Sci. Phila., 116 (1): 1-27
- SPOEL, S. VAN DER (1967): Euthecosomata. — 1-375. Gorinchem (NOORDUIJN en zoon).
- TESCH, J. J. (1904): The Thecosomata and Gymnosomata of the Siboga Expedition. — Siboga Rep., 52: 1-92.
- — — (1946): The thecosomatous Pteropoda. I. The Atlantic. — Dana Rep., 5 (28): 1-82.
- THORSON, G. (1946): Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, — Meddr. Komn. Danm. Fisk.-og Havunders., (Plankton) 4: 1-523.
- VESTERGAARD, K. & THORSON, G. (1938): Über den Laich und die Larven von *Duvaulcelia plebeja*, *Polycera quadrilineata*, *Eubranchus pallidus* und *Limapontia capitata* (Gastropoda Opisthobranchiata). — Zool. Anz., 124 (5-6): 129-138.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [107](#)

Autor(en)/Author(s): Richter Gotthard

Artikel/Article: [Zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen von Limacinidae und Cavolinidae \(Pteropoda: Thecosomata\). 137-144](#)