Evolutionäre Tendenzen in der Stammesgeschichte der Mollusca

=====

Mit 1 Abbildung

KLAUS-JÜRGEN GÖTTING, Giessen

Die Mollusken sind eine erdgeschichtlich sehr alte Gruppe: fossile Reste aus allen Klassen (außer Aplacophora) sind schon aus dem Kambrium erhalten. Das bedeutet, daß die Organisationstypen sich schon in präkambri-scher Zeit (vor mehr als 600 Millionen Jahren) herausdifferenziert haben. Schon sehr viel früher (vor mindestens 1,2 Milliarden Jahren: erste Grün-algen) ist ein entscheidend wichtiger, vorbereitender Schritt erfolgt: mit dem Entstehen der ersten Eucyten mußte der Calcium-Stoffwechsel in den Zellen auf ein so niedriges Niveau reguliert werden, daß die Aus-bildung von Mitose-Apparaten und damit regelmäßige Teilungen möglich wurden (MARGULIS 1977). Das zunächst aus dem Körper ausgeschiedene Cal-cium wurde von der Wende Präkambrium/Kambrium an bei mehreren Tiergruppen dazu benutzt, bereits vorher vorhandene, organische Körperhüllen (Sclero-proteide) zu verstärken. Zu diesen Gruppen gehören auch die Mollusca. Wie früher wahrscheinlich gemacht wurde (GÖTTING 1980 a, b), waren die frühen Mollusken bilaterale, benthische Coelomaten. Bei einem am Boden kriechenden Tier muß die Ventralseite als Lokomotionsorgan ("Fuß") frei bewegbar bleiben, die exponierte Dorsalseite bedarf des Schutzes. Das molluskentypische Scleroproteid (Conchin) hat vermutlich den Körper dorsal kappenartig bedeckt, und dort ist das CaCO_3 verstärkt eingelagert worden, wie das im Prinzip heute noch geschieht. Damit entstand die fos-silisierte Schale, die Zeugnis gibt vom Auftreten jener frühen Formen -- und entsprechend wissen wir nichts über die Aplacophora, deren Cuti-cula nur isoliert liegende Spicula enthält. Doch können sie als Modell-fall dienen, wie aus zunächst vereinzelt Biokristalliten durch flächen-orientiertes Wachstum eine geschlossene Schalenschicht entstehen kann. Durch alternierende, schichtweise Bildung von Conchin und CaCO_3 (meist

als Aragonit oder Calcit) erfolgt das Dickenwachstum der Schalen der Conchifera: von Kristallisationszentren ausgehend wachsen die Kristalle parallel zur Körperoberfläche (bei den Gastropoda meist nach dem Stapel-, bei den Bivalvia nach dem Schichtstufen-Typ), bis sie zu einer geschlossenen Schicht zusammenstoßen. Dabei bleibt das Conchin zwischen den Kristallen erhalten, es schützt den Kristallverband mechanisch und chemisch.

Als Stammform der Mollusken wird hier ein benthisches Tier mit wohlentwickelter Kriechsohle angenommen, bei dem die dorsal gelegenen Cöelomräume nicht (wie bei den Annelida) den Körper durchgliedert, sondern mit ihren Dissepimenten und ihrer Flüssigkeitsfüllung im wesentlichen den Darmtrakt gepolstert aufgehängt haben (vgl. dazu GUTMANN 1974). Eine solche Konstruktion erlaubt außer der Kriech- auch eine Einrollbewegung, wie sie rezente Chitonen zeigen. Diese Einrollbewegung ist nur möglich, wenn die Calcification in der dorsalen Schutzkappe abschnittsweise, eben in Form gegeneinander beweglicher Platten erfolgt. Dabei ist es nicht erforderlich, daß die Plattenzahl mit der Anzahl der Segmente identisch ist (vgl. Elytren der Polynoidae). Die Untergliederung der dorsalen Schutzkappe (meist in 8 Platten; einige fossile Chitonen haben 7) ist als primär anzusehen. Sie ist sinnvoll als ökologische Adaptation an Flachwassergebiete mit Hartsubstrat und starker Wasserbewegung sowie Exposition gegen Feinde (z.B. Seevögel).

Eine zweite Möglichkeit, in einem solchen Habitat erfolgreich zu bestehen, ist, sich unter weitgehender Einschränkung der Lokomotionsfähigkeit und dazu parallel verlaufender Verkürzung der anteroposterioren Achse am Substrat festzusetzen. Bei einer solchen Lebensweise und Verkürzung des Körpers ist die Ausbildung einer dorsalen Schutzkappe in einem Stück von Vorteil, weil wirksamer und "in der Herstellung" einfacher. Damit wird aber auch die ursprüngliche dorsale Segmentierung überflüssig. So treten in der Entwicklung der frühen Conchifera 3 Tendenzen auf: 1) die Verkürzung der anteroposterioren Achse, 2) die Ausbildung einer einteiligen, dorsalen Schale, 3) die Reduktion der Cöelomräume. Diese Tendenzen haben sich in den 5 rezenten Klassen der Conchifera in unterschiedlichem Maße durchgesetzt.

Mit der zunächst hemisessilen Lebensweise kann ein Trend wirksam werden, der auch bei anderen Evertebraten unter vergleichbaren Umständen auftritt: die Neigung zur Asymmetrie. Ein Selektionsdruck in Richtung Bilateralsymmetrie tritt nur bei gut beweglichen Formen auf. Mit der Einschränkung der Bewegungsfähigkeit werden asymmetrische Körperformen überlebensfähig. Die "Tendenz zur Asymmetrie" ist also eigentlich ein

Entfallen des äußeren Zwangs zur Bilateralsymmetrie. Nur so ist es möglich, daß die Gastropoda bis heute - und sehr erfolgreich - erhalten geblieben sind. Die Asymmetrie äußert sich bei ihnen nicht nur in der Eidonomie, sondern auch in der Anatomie: bekannt sind vor allem die als Torsionsfolgen auftretenden Asymmetrien (s. u.). Doch gibt es auch weniger auffällige Abweichungen von der bilateralen Symmetrie, z. B. in der Gestaltung des Mittelzahnes der Radula bei Archaeogastropoda (z. B. Gibbula; vgl. auch HICKMAN 1981).

Bei den fossilen Monoplacophora können Schale und Retraktormuskeln asymmetrisch sein, über die übrigen Teile des Weichkörpers wissen wir nichts. Da der Verdauungstrakt bei allen rezenten Conchifera, einschließlich Neopilina, asymmetrisch verläuft, dürfte das auch bei den fossilen Monoplacophora so gewesen sein. Bei den Bivalvia sind die Schalen ganzer Verwandtschaftsgruppen asymmetrisch, meist sessiler Formen (z.B. Ostreidae), doch gibt es auch bewegliche Arten mit ungleicher Ausbildung der Schalen, wie Pectinidae, bei denen eine sekundäre Symmetrieebene auftreten kann, die senkrecht auf der primären steht. Die Scaphopoda sind äußerlich bilateralsymmetrisch, bei den Siphonodentaliidae liegen die Magen-Diverticula asymmetrisch, der Darm ist bei allen in Schlingen gelegt; die rechte Niere verwächst vor Eintritt der Geschlechtsreife mit der unpaaren Gonade und leitet die Keimzellen aus. Auch bei den Cephalopoda sind Verdauungs- und Genitaltrakt asymmetrisch.

Ein anderer, ebenfalls stammesgeschichtlich sehr alter Trend ist der zur Spiralisierung, der sich bei allen Conchifera (mit Ausnahme der Scaphopoda) nachweisen läßt: bei den Monoplacophora und Gastropoda generell, bei den Bivalvia in mehreren Gruppen (besonders bei den Hippuritoidea), sowie bei den Nautiloidea und Ammonoidea. Die Spiralisierung hat ihren Ursprung wahrscheinlich in einer Verlängerung des Eingeweidesackes, die in Zusammenhang mit der Verbesserung der Verdauungsleistung entstanden ist. Verdauung und Resorption der Nahrung erfolgen bei den Mollusca allgemein in den "Mitteldarmdrüsen", die sich zunehmend vergrößern. Es wird zusätzlicher Raum unter der napfförmigen Schale geschaffen, in dem zunächst der Protoconch hochgewölbt und nach vorn (exogastrisch: Monoplacophora, Gastropoda) gekrümmt und schließlich eingerollt wird. Es entsteht dadurch ein bilateralsymmetrisch planspirales Gehäuse (Bellero-phontida), an dem sich ein posteriorer Sinus entwickelt, der den Wasser-austausch in der hinten gelegenen Mantelhöhle erleichtert (Sinuitopsis, vgl. LEVER 1979).

Die Torsion der Gastropoda ist in ihren ursächlichen Zusammenhängen bis heute umstritten (Zusammenstellung der Hypothesen bei LEVER 1979). Es dominiert zur Zeit die auf Beschreibungen von CROFTS (1955) zurückgehende Annahme, die Torsion sei eine notwendige Folge der Asymmetrie der larvalen Retraktormuskeln. Doch ist eine Asymmetrie bereits an der Gastrula sichtbar (VERDONK 1979). Lebendbeobachtungen von BANDEL (1982) an einigen Archaeogastropoda lassen eine überzeugendere Deutung zu. Innerhalb der organischen, bilateralsymmetrischen Primärschale wächst der zunächst kugelige Eingeweidesack, und zwar - wohl wegen des beschränkten Raumes - spiralgig. Die Verlagerung des Schwerpunktes führt zu einer Drehung des Weichkörpers in der Schale (um etwa 90°). Die weiche Primärschale wird anschließend zwischen dem (von außen einwirkenden) Fuß und dem durch die Retraktormuskeln abgestützten Weichkörper (von innen) so deformiert, daß sie sich der Form des Weichkörpers anpaßt. Die Verformung der Primärschale führt zu einer weiteren Verschiebung der Lagebeziehungen, so daß sich als Gesamtergebnis die Torsion ergibt. Erst nach der Umformung wird die Primärschale mineralisiert.

Aus diesen Beobachtungen läßt sich nun erstmals auch eine einleuchtende Erklärung ableiten, weshalb die Torsion gegen den Uhrzeigersinn erfolgt und weshalb die Gehäuse im allgemeinen rechtsgewunden sind. Die Ursache liegt bereits in der unterschiedlichen Material- und Funktionsverteilung auf die Blastomeren, die dazu führt, daß das Dottermaterial einseitig abgebaut wird, und zwar so, daß der verbleibende Rest rechts in der Primärschale liegt. Dadurch wird das linke Lumen im Schalenraum frei und bietet Platz für den sich (nach links) einrollenden Eingeweidesack. Entsprechend werden Fuß und übriger Weichkörper weiter nach rechts verschoben: damit wird die Richtung der Torsion bestimmt (gegen den Uhrzeigersinn), und die Schale wird bei der Deformierung rechts stärker eingeknickt als links. Die rechte Seite wird zur umbilicalen, die linke zur apicalen Seite des spiralgigen Gehäuses. Damit ist auch der Drehsinn der Conchospirale eindeutig festgelegt.

Die Einrollung des Eingeweidesackes und die Spiralisierung des Gehäuses sind für den planktischen Veliger selektionsneutral, beim benthischen Übergangs- und Adultstadium werden Visceropallium und Schale durch Rechtsneigen des Apex über dem Cephalopodium ausbalanciert.

Durch die Torsion von Visceropallium und Schale wird die Mantelhöhle nach vorn gedreht, das Gehäuse wird endogastrisch, der aus dem Sinus hervorgegangene Schlitz weist nach vorn. Querschnitt und Volumen der

Spiralwindungen verringern sich zum Drehzentrum rapide. Dieser Nachteil wird von vornherein bei der Schalenverformung kompensiert durch das seitliche Herausschieben der inneren Windungen nach links.

Auch bei den Bivalvia wird die Entwicklung der dorsoventralen Achse gefördert. Die dorsale Schutzkappe der Ahnenform wird hoch und schmal. Serien transversaler Muskeln werden so verstärkt, daß es schließlich zu einer medianen Abknickung der Schale kommt (YONGE 1953). Das organische Material im dorsomedianen Bereich wird nicht mehr mit CaCO_3 verstärkt, es wird zum Ligament. Ähnlich hat vermutlich die Verlängerung von Mantel und Schale bei den Vorfahren der Scaphopoda schließlich zur vollständigen Einrollung und damit zum Entstehen der Röhrenform geführt.

Bei den Cephalopoda zeigt sich die Tendenz zur Spiralisierung in beiden Hauptzweigen der Entwicklung, wie sie heute vermutet wird. Als Vorfahr wird eine benthische Form angenommen, bei der die Vergrößerung des Eingeweidesackes zur Ausbildung einer hochkegelförmigen Schale führt (Ellesmerocerida, seit dem Kambrium). Der vergrößerte Auftrieb ermöglichte den Tieren, in Stillwasserbereichen schräg über dem Boden zu schweben und von dort Nahrung aufzunehmen, was durch die Ausbildung der Tentakelkränze erleichtert wurde. Eingeweidesack und Mantel und Schale bekamen die Funktion einer Boje, an der das Cephalopodium aufgehängt war. Das Prinzip war offensichtlich so erfolgreich, daß es durch gerichtete Selektion ausgebaut wurde: beim weiteren Wachstum des Körpers wurden die zu eng gewordenen apicalen Schalenteile nicht abgestoßen, sondern durch Querwände abgeschlossen. Es entstanden damit die Kammern, deren ursprüngliche Flüssigkeitsfüllung später durch Gas ersetzt wurde, was den Auftrieb weiter erhöhte: Körper und Schale konnten größer bzw. fester werden. Über lange Zeit hinweg wirksame Selektion führte zu Formen, die sich völlig vom Boden lösen konnten. Vergrößerung des Körpers (Actinoceratoidea: bis 4 m lange Schalen) war nur möglich mit entsprechender Umstellung in der Ernährung. Eine hochgetürmte Schale, die nahezu senkrecht im Wasser steht, erlaubt keine schnellen Bewegungen. Da das Bojenprinzip sich aber bewährt hat, bleibt es grundsätzlich erhalten, wird jedoch modifiziert durch Spiralisierung. Es wird ein Kompromiß zwischen Schweben und Schwimmen eingestellt, und zwar parallel bei den Nautiloidea und den Ammonoidea. Es ist bemerkenswert, aber durch die Beziehung zum Bojenprinzip verständlich, daß in beiden Gruppen die Aufrollung exogastrisch erfolgt ist: das Schwebzentrum liegt dadurch weiter vorn, über dem Schwerpunkt des Weichkörpers.

In der zweiten Hauptentwicklungslinie der Cephalopoda wird eine andere, letztlich effektivere Möglichkeit realisiert, die Nachteile einer hoch-

getürmten Schale zu kompensieren: durch veränderte Körperhaltung, so, daß die Schale etwa horizontal liegt. Damit ist eine wesentliche Voraussetzung für schnelles Schwimmen geschaffen. Weitere Voraussetzungen sind die Entwicklung des Trichterapparates und des Muskelmantels. Eine den Körper umfassende, röhrenförmige Muskelhülle kann besonders kräftige Kontraktionen und damit (nach dem Rückstoßprinzip) schnellere Bewegungen erzeugen. Diese sind nur im Zusammenklang mit höherer Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane effektiv. Daher ist anzunehmen (im Gegensatz zu BONIK et al. 1977), daß die Verlagerung der Schale nach innen im Zusammenhang mit der schnelleren Bewegung erfolgte und der Farbwechsel der Haut erst sekundär eine Bedeutung erlangte. Mit der Streckung des Weichkörpers wird der Schwerpunkt vom Kopf weg verlagert. Daher ist auch eine endogastrisch gerollte, im Innern liegende Schale wie bei Spirula realisierbar, die Art lebensfähig. Eine Schale im Körperinneren ist mit dem umgebenden Weichkörper enger verbunden als eine äußere, Flüssigkeits- und Gasaustausch sind über die größere gemeinsame Oberfläche leichter möglich. Bei Cephalopoda, die am Boden leben und ihre Nahrung von dort aufnehmen, kann mit Hilfe der Schale der Neigungswinkel des Körpers zum Substrat einreguliert werden (Sepia). Schnelle, pelagische Schwimmer (wie Loligo) brauchen diese Regulationsmöglichkeit nicht: ihre Schale wurde im wesentlichen auf den organischen Anteil reduziert (Gladius), der als Stützstab in der horizontalen Achse liegt.

Diese Beispiele zeigen, wie eng morphologisch-anatomische und ökologische Gegebenheiten miteinander verknüpft sind. Im Rahmen des von der Konstruktion her Möglichen kommt es zu einer Anpassungsoptimierung auf den verschiedensten Ebenen der Körperorganisation. Für den Verdauungstrakt sind die evolutiven Grundtendenzen kürzlich von SALVINI-PLAWEN (1981) herausgearbeitet worden. Mehrfach parallel ist die Umstellung von herbivorer auf carnivore Ernährung erfolgt, was u.a. die Besiedlung neuer Biotope (z.B. Tiefsee) erleichtert hat. Als Präadaptationen sind dazu nicht nur Umgestaltungen der Aufnahmemechanik (Radula) notwendig, sondern entsprechende Enzym-Bereitstellung. Doch dürften auch hier die Anpassungen von der Aufnahme rein pflanzlichen Aufwuchses über gemischten Aufwuchs (Algen, Bryozoa, Tunicata etc.) Schritt für Schritt erfolgt sein. Entsprechende Beispiele ließen sich auch mit Bezug auf andere Organsysteme anführen: die hier erörterten evolutiven Tendenzen bezüglich der Körpergestalt sind nur im harmonischen Zusammenwirken aller Teile des Körpers miteinander und mit der Umwelt realisiert worden. Sicher hat es zahlreiche weitere "Versuche" gegeben, von denen einige zeitweise erfolgreiche auch fossil erhalten geblieben sind.

In der Ausgestaltung der Baupläne der rezenten Mollusken waren im wesentlichen wirksam 1) die phylogenetisch alte Verfügbarkeit von CaCO_3 zum Aufbau von Spicula und Schalen, 2) die Tendenz zur Asymmetrie, die u.a. 3) als Spiralisierung (und bei den Gastropoda als Torsion) in Erscheinung tritt, und 4) die unterschiedliche Betonung der Hauptachsen des Körpers in den einzelnen Klassen.

Schriften

- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. -- *Facies* 7: 1 - 198.
- BONIK, K., GRASSHOFF, M., GUTMANN, W.F. & KLEIN-RÖDDER, R. (1977): Die Evolution der Tintenfische, ein Entwurf für das Schaumuseum. -- *Natur und Museum* 107: 244 - 250.
- CROFTS, D.R. (1955): Muscle morphogenesis in primitive gastropods and its relation to torsion. -- *Proc.Zool.Soc. London* 125: 711 - 750.
- GÖTTING, K.J. (1980 a): Argumente für die Deszendenz der Mollusken von metameren Antezedenten. -- *Zool.Jb. (Jena), Abt. Anat. Ontog. Tiere* 103: 211 - 218.
- GÖTTING, K.J. (1980 b): Origin and relationships of the Mollusca. -- *Z.zool.Syst.Evol.forsch. (Hamburg)* 18: 24 - 27.
- GUTMANN, W.F. (1974): Die Evolution der Mollusken-Konstruktion: ein phylogenetisches Modell. -- Kramer: Frankfurt, 84 S.
- HICKMAN, C.S. (1981): Evolution and function of asymmetry in the archaeogastropod radula. -- *Veliger* 23: 189 - 194.
- LEVER, J. (1979): On torsion in gastropods. -- In: Spoel, S.v.d., Bruggen, A.C.v., & Lever, J., *Pathways in Malacology*. Bohn, Scheltema & Holkema: Utrecht. 295 S.
- MARGULIS, L. (1977): Evolution of mitosis and the late appearance of Metazoa, Metaphyta, and Fungi. -- In: Ponnamperuma, C., *Chemical Evolution of the Early Precambrian*. Acad. Press: New York. 221 S.
- SALVINI-PLAWEN, L.v. (1981): The molluscan digestive system in evolution. -- *Malacologia* 21: 371 - 401.
- VERDONK, N.H. (1979): Symmetry and asymmetry in the embryonic development of molluscs. -- In: Spoel, S.v.d., Bruggen, A.C.v., & Lever, J., *Pathways in Malacology*. Bohn, Scheltema & Holkema: Utrecht. 295 S.
- YONGE, C.M. (1953): The monomyarian condition in the Lamellibranchia. -- *Trans. roy. Soc. Edinb.* 62: 443 - 478.

Anschrift des Verfassers:

Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie,
Stephanstraße 24, D-6300 Giessen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Götting [Gotting] Klaus-Jürgen

Artikel/Article: [Evolutive Tendenzen in der Stammesgeschichte der Mollusca 48-55](#)