Mitt.dtsch.malak.Ges./ 37 / 66 - 81 / Frankfurt a.M. 1984

Das phylogenetische System der Mollusca

Mit 2 Abbildungen

KARL-ERNST LAUTERBACH, Bielefeld

A) Einleitung

Das unter dem Blickwinkel der konsequent phylogenetischen Systematik (sensu HENNIG) nach Auffassung des Verfassers heute vertretbare System der Mollusca wird im Sinne des in Abb. 1 dargestellten Dendrogramms diskutiert. Behandelt werden also nur die genealogischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Hauptteilgruppen der Mollusca.

In jüngster Zeit sind die Vorstellungen über die Gliederung der Mollusca in übergeordnete Taxa und deren genealogische Verknüpfung stark in Bewegung geraten. Leider haben aber diese Bemühungen kaum Fortschritte gebracht, sondern im Gegenteil häufig neue Unklarheiten geschaffen. Die Wurzel des Übels ist insbesondere in der entweder vollständigen Vernachlässigung moderner konsequent phylogenetischer Methodik zu sehen oder aber im Unvermögen, diese Methodik in die Praxis umzusetzen. Nach wie vor blüht die alte typologische Betrachtungsweise, welche in der vorhennigschen Periode der Phylogenetik durch ihren Mangel an einer zureichenden Methode und dementsprechende "Ergebnisse" die gesamte Disziplin in solchen Mißkredit gebracht hat, daß ihr auch heute noch zahlreiche Forscher mit tiefem Mißtrauen begegnen. Die alten Fehler werden weiterhin gemacht und führen noch immer zur Aufstellung von paraphyletischen und selbst polyphyletischen Gruppierungen, die im phylogenetischen System unerlaubt sind und keinen Platz finden. Gruppierungen dieser Art, die dann als "Taxa" angeboten werden, sind nur dazu geeignet, die tatsächlich vorliegenden genealogischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Organismen und hier zwischen den Hauptteilgruppen der Mollusca gründlich zu verschleiern. So stellen sie sich jedem Fortschritt in der Kenntnis des einmal real abgelaufenen Evolutionsgeschehens innerhalb der Mollusca in den Weg und behindern und verzögern die Aufstellung des defi-

nitiven Systems der Mollusca, welches nur das konsequent phylogenetische System sein kann. Noch bedenklicher erscheint es, wenn solche schon von ihren Voraussetzungen her verfehlten Konzeptionen unter den Mantel der konsequent phylogenetischen Systematik zu schlüpfen trachten, indem sie die Terminologie derselben oder doch Teile hiervon verwenden, ohne sie voll erfaßt zu haben und demzufolge auch nicht korrekt anzuwenden. Recht auffällig und folgenschwer ist in diesem Zusammenhang die Vernachlässigung eines so zentralen Begriffs der phylogenetischen Systematik wie der Stammgruppe. Manche der hier zu kritisierenden Fehlleistungen wären vermutlich gar nicht zustande gekommen, wäre die Stammgruppe, ihr Wesen und ihre Bedeutung zur Kenntnis genommen und auch verstanden worden. Nachdem nun - untrennbar mit dem Namen WILLI HENNIG verbunden - die Phylogenetik und damit schließlich die gesamte Spezielle Zoologie endlich ein exaktes Methodengefüge erhalten hat, bringen solche Zustände die Gefahr mit sich, daß die mühsam gewonnene zunächst theoretische und dann erfolgreich in die Praxis umsetzbare Exaktheit korrumpiert wird und wieder im typologischen Nebel älterer und unzureichender Denkgewohnheiten verschwindet. Dem gilt es zu wehren, will sich die Phylogenetik nicht weiterhin den Vorwurf gefallen lassen, ein Tummelplatz spekulativer Phantasien oder doch zumindest mangelhafter Methoden zu sein.

Auch für die Malakozoologie muß es dann als ein dringliches Anliegen betrachtet werden, unter strikter und korrekter Anwendung konsequent phylogenetischer Verfahrensweisen zu einem gesicherten phylogenetischen System zunächst der Hauptteilgruppen der Mollusca zu gelangen, welches die realen genealogischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen Hauptteilgruppen aufzeigt. Erst von diesem Fundament aus wird es möglich sein, ein tieferes und begründetes Verständnis für die tatsächlich abgelaufenen evolutiven Vorgänge zu erhalten, die - vom Grundplan der Mollusca ihren Ausgang nehmend - zu den heutigen Hauptteilgruppen der Mollusca geführt haben. Aus dieser Sicht gilt es, die in der Literatur aufgetretenen erheblichen Verstöße gegen die Prinzipien der konsequent phylogenetischen Systematik im Bereich der Mollusca und andere Irrtümer aufzudecken, um sie rechtzeitig zu eliminieren, bevor sie - unkritisch übernommen - in die Lehrbücher eindringen, wo sie zu einer langwährenden Belastung zu werden drohen. Sofern sie bereits Eingang in die neueren Lehrbücher gefunden haben (Aculifera!), ist aus diesem Grunde auf baldige Bereinigung zu dringen. Solche auszumerzenden Verstöße wider die Prinzipien der phylogenetischen Systematik sind insbesondere mit den folgenden Namen und Vorgängen

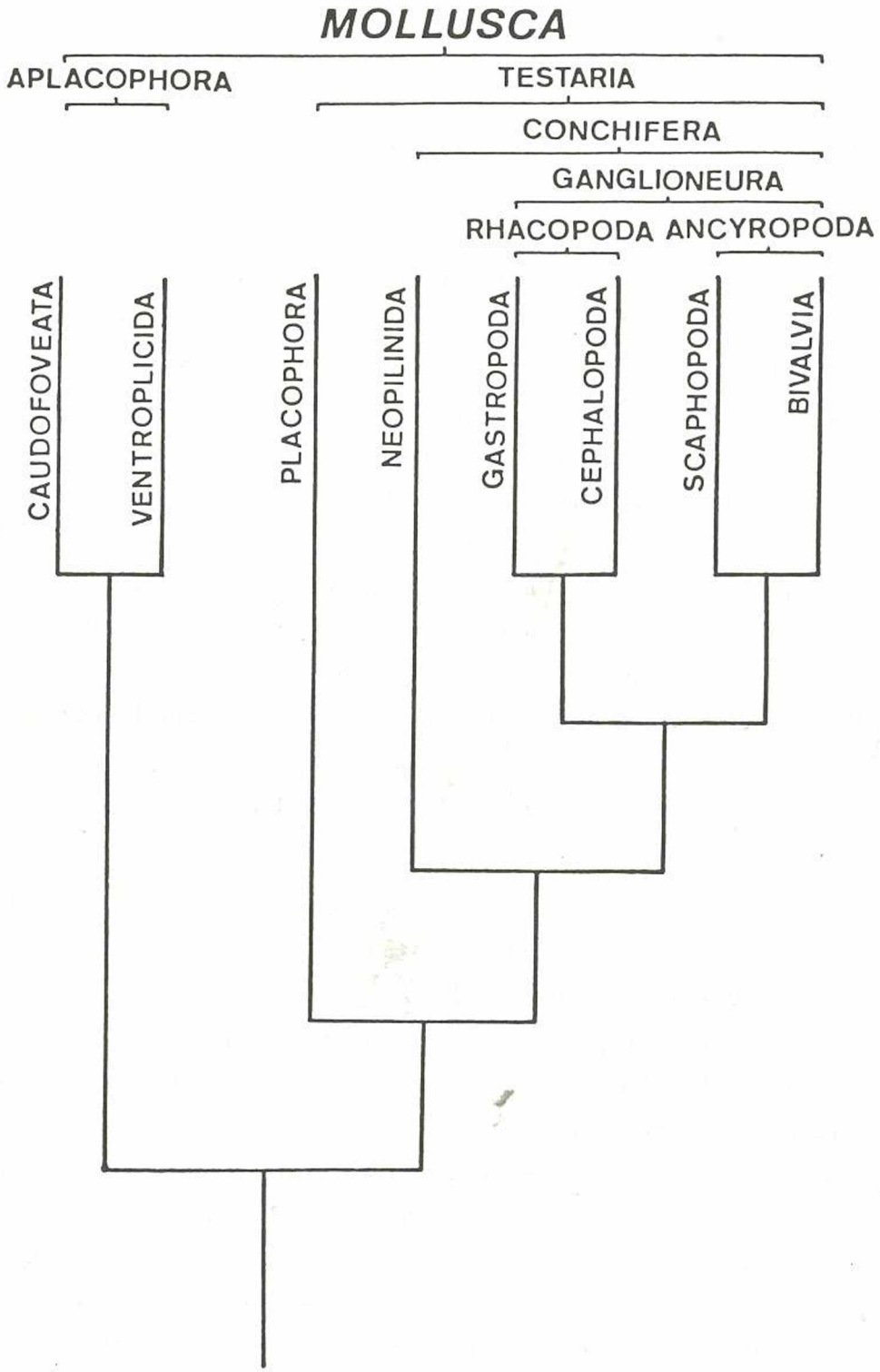

Abb. 1: Dendrogramm des phylogenetischen Systems der Mollusca, wie es nach Auffassung des Verfassers heute aus dem Blickwinkel der konsequent phylogenetischen Systematik zu vertreten ist [Original].

verbunden: Aculifera, Adenopoda, Ventropoda, Galeroconcha, Archaeoconcha, Monoplacophora (Tryblidiida), Heterotecta, Heptoplacota; Fehlbewertung der Ventroplicida, Palaeoloricata, Septemchitonida, Rostroconchia. Diese Aufzählung strebt keine Vollständigkeit an. Insbesondere manche in der Paläontologie vertretenen Vorstellungen bedürften noch der Korrektur, doch würde dies den zur Verfügung stehenden Rahmen weit überschreiten. Eine ausführliche Darstellung des phylogenetischen Systems der Mollusca, soweit es deren Hauptteilgruppen betrifft, und eine eingehende Kritik neuerer Anschauungen wird an anderem Ort folgen (LAUTERBACH, in Vorbereitung). Im anschließenden Text kann nur ein kurzer Überblick über die vom Verfasser vertretene Auffassung gegeben werden.

Im folgenden Text werden verschiedentlich Termini der phylogenetischen Systematik verwendet (Grundplan, Schwestergruppe, Stammgruppe, Apomorphie, Synapomorphie, Plesiomorphie, Symplesiomorphie). Man orientiere sich hierüber bei HENNIG (1950-1982), KÖNIGSMANN (1975), SCHLEE (1971, 1981).

B) Die Hauptteilgruppen im phylogenetischen System der Mollusca und kritische Anmerkungen zu neueren Vorstellungen über die Gliederung der Mollusca in höhere Taxa

1. Die Mollusca haben sich in der Nachkommenschaft ihres Grundplanvertreters zunächst in zwei Hauptzweige aufgespalten, welche das primäre Schwestergruppenpaar Aplacophora/Testaria bilden (Abb. 1). Die beiden Schwestergruppen repräsentieren gleichrangige Taxa, wie dies generell für Schwestergruppen im phylogenetischen System gilt.

2. Die Aplacophora werden im Gegensatz zu neueren Vorstellungen (SALVINI-PLAWEN 1972, 1980) weiterhin als monophyletische Gruppe betrachtet, welche das Schwestergruppenpaar Caudofoveata/Ventroplicida umfaßt (Abb. 1). Der ältere Name Aplacophora wird dem sonst gebräuchlichen Namen Solenogastres vorgezogen, da letzterer durch die Einschränkung auf die Ventroplicia (SALVINI-PLAWEN) mehrdeutig geworden ist.

3. SALVINI-PLAWEN (1972, 1980) vertritt die Auffassung, daß die Aplacophora keine monophyletische Gruppe repräsentierten. Ihm zufolge sollen die Caudofoveata (als Scutopoda) die Schwestergruppe sämtlicher übrigen Mollusca darstellen, welche dann als Adenopoda zusammengefaßt werden (Abb. 2). Diese Auffassung beruht vornehmlich auf der Annahme, daß Kopf-"Fuß" und Kriechfuß der Mollusca ursprünglich eine noch einheitliche, durchgehende ventrale Gleitsohle des Organismus dargestellt hätten, welche sich als solche direkt von der ungegliederten ventralen

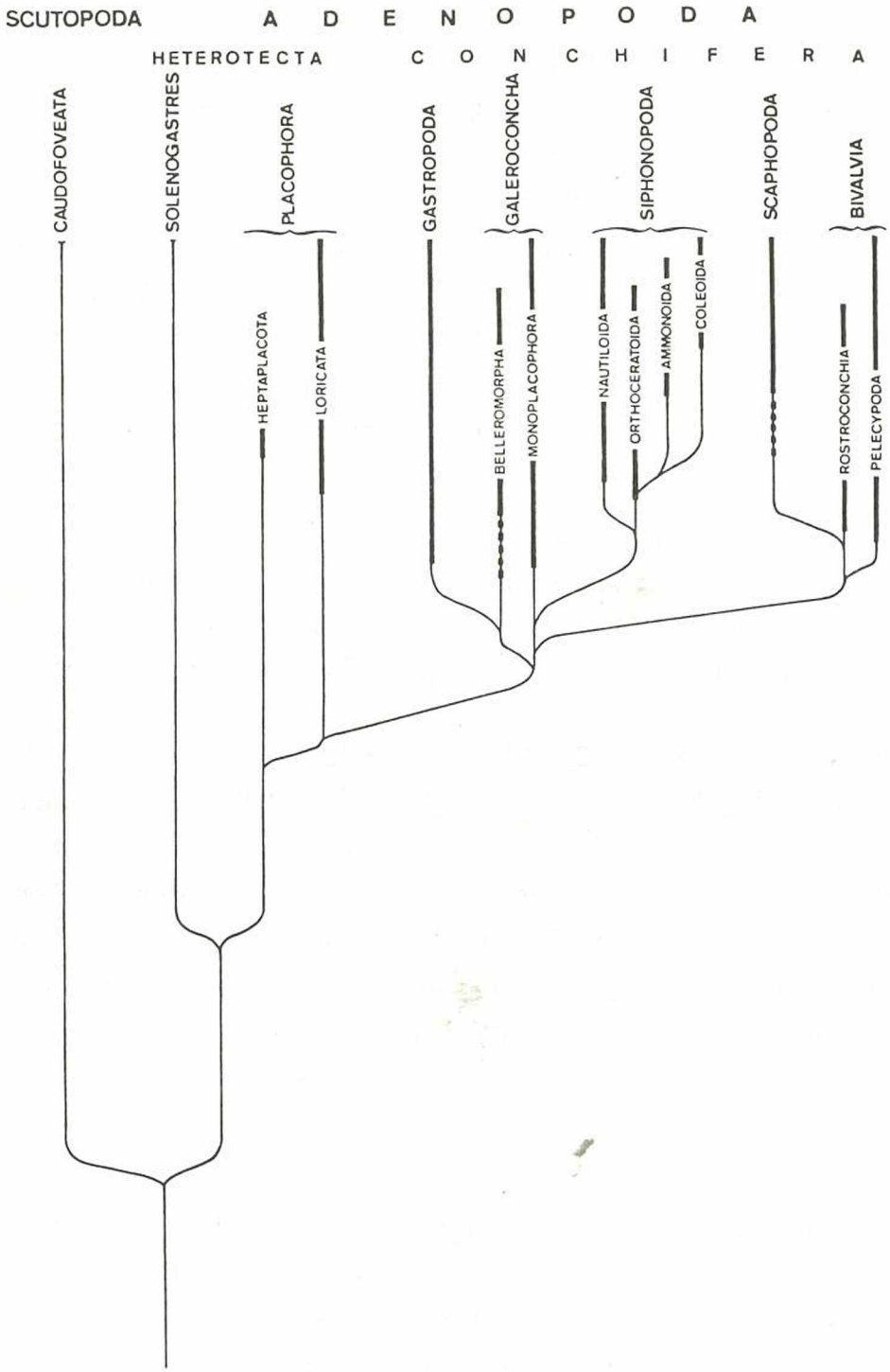

Abb. 2: Dendrogramm der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Hauptteilgruppen der Mollusca nach Auffassung VON SALVINI-PLAWENs [vereinfacht aus v.SALVINI-PLAWEN 1980].

Gleitsohle turbellariomorpher Vorfahren der Mollusca herleiten soll. Noch im Grundplan der Mollusca soll diese ungegliederte ventrale Gleitsohle erhalten sein. Erst in der Stammgruppe der Adenopoda soll dann die morphologische und funktionelle Untergliederung der ventralen Gleitsohle in Kopf-"Fuß" und Kriechfuß aufgetreten sein und zugleich die Fußdrüse am Vorderrand des Kriechfußes. Bei den Caudofoveata (Scutopoda) soll demnach eine noch ungeteilte Kriechsohle aus dem Grundplan der Mollusca bis auf einen circumoralen Rest vollständig reduziert worden sein. Einer solchen Vorstellung kann der Verfasser nicht folgen. Er vertritt dagegen die Auffassung, daß Kopf-"Fuß" und Kriechfuß der Mollusca primär nichts miteinander zu tun haben. Darüber wird an anderem Ort ausführlicher zu berichten sein.

4. Neuerdings hat SALVINI-PLAWEN (1980) vorgeschlagen, die Ventroplicida (seine Solenogastres) mit den Placophora als Heterotecta zusammenzufassen (Abb. 2). Hier gilt es zu beachten, daß die Placophora eine neue Fassung erhalten haben. Die bisher zu den Placophora gestellten altpaläozoischen Septemchitonida sind von SALVINI-PLAWEN als Heptoplacota aus den Placophora, die jetzt Loricata heißen sollen, als ausgestorbene (!) Schwestergruppe gegenüber gestellt worden (Abb. 2). Heptoplacota +Loricata werden dann als Placophora (sensu SALVINI-PLAWEN) zusammengefaßt. Auf die aus der Sicht der konsequent phylogenetischen Systematik schon formal gravierenden Fehler, die hier vorliegen, wird später zurückzukommen sein. Der Vorschlag SALVINI-PLAWENs gründet auf der Annahme, daß seine Heterotecta auf einen letzten gemeinsamen Vorfahr (Grundplanvertreter) zurückgingen, der erst eine Serie von sieben dorsalen Querreihen von Kalkspiculae aufwies. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Placophora (sensu SALVINI-PLAWEN) soll dann diese Querreihen von Kalkspiculae zu einer Serie von sieben umfangreichen dorsalen Schalenstücken fortentwickelt haben, und schließlich soll der letzte gemeinsame Vorfahr der Loricata (sensu SALVINI-PLAWEN) ein zusätzliches achtes Schalenstück,das Kopfschalenstück hinzu erworben haben. Die Auffassung SALVINI-PLAWENs beruht einmal auf der Beobachtung, daß bei einem Vertreter der Ventroplicida während der Larvalentwicklung eine Serie von sieben dorsalen Querreihen von Kalkspiculae angelegt wird. Sodann werden auch bei den Placophora (sensu auct.) heute während der Larvalentwicklung generell zunächst nur sieben dorsale Schalenstücke angelegt. Das achte Schalenstück, das Kopfschalenstück, erscheint in der Ontogenese erst erheblich später. Zumindest bei einem

Vertreter der Placophora (sensu auct.) konnte außerdem beobachtet werden, daß die Schalenstücke durch Verschmelzung von Querreihen von Kalkplättchen entstehen. Zum anderen fußt SALVINI-PLAWENs Auffassung darauf, daß bei den Septemchitonida (=Heptoplacota) bisher nur sieben dorsale Schalenstücke nachgewiesen worden waren. Neuerdings hat man jedoch, worauf während des vorliegenden Referates aufmerksam gemacht worden ist, nachweisen können, daß auch die Septemchitonida acht dorsale Schalenstücke besaßen wie die übrigen Placophora (sensu auct.). Bereits damit wird SALVINI-PLAWENs Konzept "Heptoplacota" hinfällig. An anderem Ort wird darüber hinaus darzustellen sein, daß die Ausbildung von zunächst nur sieben dorsalen Schalenstücken bzw. bei einem Vertreter der Ventroplicida von sieben Querreihen von Kalkspiculae, ein rein funktionell bedingtes Verhalten im Ontogeneseverlauf darstellt (LAUTERBACH, in Vorbereitung). Damit wird auch dem Konzept "Heterotecta" der Boden entzogen.

Spätestens seit der genaueren Kenntnis der Neopilinida erscheint es gesichert, daß die Schale der Conchifera ein Verschmelzungsprodukt der acht Schalenstücke der Placophora (sensu auct.) darstellt. Acht dorsale Schalenstücke müssen dann bereits zum Grundplan der Testaria (=Placophora+Conchifera) gehören. Dies nimmt auch SALVINI-PLAWEN (1980) an. Er stellt dementsprechend die Conchifera als Schwestergruppe der Placophora (seiner Loricata) dar. (Abb. 2). Wie angeführt, setzt er voraus, daß sich der für die Placophora (sensu auct.) bzw. bereits für den Grundplan der Testaria charakteristische Zustand mit acht dorsalen Schalenstücken aus einer ursprünglicheren Situation, in welcher erst sieben dorsale Querreihen von Kalkspiculae vorhanden waren, über eine evolutive Zwischenstufe mit sieben dorsalen Schalenstücken herausgebildet habe. Die sich dann ergebenden genealogischen Beziehungen sind jedoch von SALVINI-PLAWEN nicht erkannt worden. Stattdessen finden sich bei ihm in mehrfacher Hinsicht schwere Verstöße gegen die Prinzipien der konsequent phylogenetischen Systematik. Da bereits die Heptoplacota keine Berechtigung besitzen und auch die Stellung der Ventroplicida bei SALVINI-PLAWEN nicht annehmbar erscheint, handelt es sich um formale Verstöße gegen die Prinzipien der phylogenetischen Systematik. Wie Abb. 2 erkennen läßt, faßt SALVINI-PLAWEN die Placophora (seine Loricata) als Schwestergruppe der Conchifera auf, während seine Heptoplacota als Schwestergruppe seiner Loricata + Conchifera in Erscheinung treten. Unter diesen Umständen bedeutet die Zusammenfassung der "Heptoplacota"

und "Loricata" als Placophora (sensu SALVINI-PLAWEN) die Aufstellung einer paraphyletischen Gruppe. Eine solche ist aber im phylogenetischen System nicht erlaubt. Prinzipiell gleiches gilt für SALVINI-PLAWENs "Heterotecta". Nach Auffassung SALVINI-PLAWENs (Abb. 2) stellen seine Solenogastres (= Ventroplicida) die Schwestergruppe der "Heptoplacota" + "Loricata" + Conchifera dar. Werden dann aber "Solenogastres" (= Ventroplicida) + "Placophora" (= Heptoplacota+Loricata) als "Heterotecta" zusammengefaßt, so wird erneut eine paraphyletische Gruppe aufgestellt, die im phylogenetischen System keine Berechtigung besitzt.

5. Die Vereinigung der Aplacophora und Placophora als Aculifera (SALVINI-PLAWEN 1972), entsprechend den älten Amphineura, ist abzulehnen, da es sich wiederum um eine paraphyletische Gruppe handelt. Die "Aculifera" gründen auf Symplesiomorphie im Hinblick auf den Grundplan der Mollusca allgemein und somit auf typologischer Anschauung. Die Placophora gehören bereits zur Schwestergruppe der Aplacophora, den Testaria. Sie sind also mit den Conchifera näher verwandt als mit den Aplacophora (Abb.1).

6. Als Scutopoda stellt SALVINI-PLAWEN (1980) die Caudofoveata sämtlichen übrigen Mollusca, die dann als Adenopoda zusammengefaßt werden, im Sinne einer Schwestergruppe gegenüber. Diese Auffassung entfällt, wenn die Aplacophora (= Caudofoveata+Ventroplicida) als monophyletische Gruppe bestehen bleiben müssen (s.o.). Erst die "Adenopoda" sollen als abgeleitetes Grundplanmerkmal und somit als Synapomorphie ihrer Teilgruppen die einheitliche ventrale Gleitsohle ihrer Vorfahren in Kopf-"Fuß" und Kriechfuß unterteilt haben. Im Zusammenhang damit soll erst jetzt am Vorderrand des Kriechfußes die Fußdrüse aufgetreten sein. Wie erwähnt, erscheint dem Verfasser eine solche Auffassung unbegründet. Wenn aber die Trennung von Kopf-"Fuß" und Kriechfuß bereits zum Grundplan der Mollusca gehört, ist anzunehmen, daß auch die Fußdrüse schon ein Grundplanmerkmal der Mollusca darstellt. Bei den Caudofoveata müßte sie dann vollständig verloren gegangen sein, was angesichts der hier vorliegenden totalen Reduktion des Kriechfußes nicht verwundern darf. Es bleibt zu wünschen, daß endlich die Frühontogenese der Caudofoveata aufgeklärt wird. Sie könnte noch wesentliche Einblicke auch in die Gestaltung des Fußbereichs bei den Vorfahren liefern.

7. Die Testaria, Schwestergruppe der Aplacophora (Abb. 1), haben in ihrer Stammgruppe erstmals innerhalb der Mollusca umfangreiche dorsale Schalenstücke in Form von acht serial angeordneten Kalkplatten entwickelt.

Sie sind durch Verschmelzung von Kalkspicula entstanden zu denken (HAAS 1981). Im Bereich der Mantelfalte blieben Cuticula und Kalkspiculae aber als Gürtelbereich erhalten. Dieser Zustand ging in den Grundplan der Testaria ein und blieb bei den Placophora prinzipiell bis heute bestehen. Auch allgemeine Körpergestalt, Kopf-"Fuß" und Kriechfuß, die Mantelrinne (= Mantelhöhle) mit den in ihr liegenden Organen dürften im Grundplan der Testaria grundsätzlich noch die Verhältnisse aus dem Grundplan der Mollusca widerspiegeln. Auf die innere Organisation im Grundplan der Testaria soll an anderem Ort eingegangen werden (LAUTERBACH, in Vorbereitung; siehe auch LAUTERBACH 1983 und im Druck a, b).

Die Testaria haben sich in der Nachkommenschaft ihres Grundplanvertreters in erster Aufgabelung in das primäre Schwestergruppenpaar Placophora/Conchifera aufgespalten (Abb. 1).

8. Die Placophora (=Polyplacophora) haben den Grundplan der Testaria weithin gewahrt und damit auch die ursprüngliche Gestalt und das ursprüngliche Funktionsgefüge der Testaria. Als Eigenmerkmale (Autapomorphien) haben die Placophora Vervollkommnungen in Bau und Funktionsgefüge der Serie von acht dorsalen Schalenplatten vorzuweisen, insbesondere das Auftreten des Articulamentum mit den von ihm gebildeten neuen Schalenbereichen. Erst innerhalb der Placophora kam es zu einer starken Vermehrung der Kiemenpaare und parallel hierzu zu einer Ausweitung des Paares von Exkretionsorganen (LAUTERBACH 1983, im Druck a, b).

9. Die Conchifera haben in ihrem Grundplan unter weitgehender Beibehaltung der allgemeinen Weichkörperkonstruktion aus dem Grundplan der Testaria die Serie von acht dorsalen Schalenstücken durch Verschmelzen zu einem einteiligen Schalennapf (Concha) weiterentwickelt. Diese Schale hat im Grundplan der Conchifera bereits die gesamte Dorsalseite des Organismus eingenommen und den im Grundplan der Testaria bzw. heute noch bei den Placophora erhaltenen Gürtelbereich völlig verdrängt. Aus dem Grundplan der Testaria sind die sechs Kiemenpaare zunächst erhalten geblieben, jedoch erheblich vergrößert worden, was sie zur Verteilung über die gesamte Mantelrinne im Bereich des Kriechfußes zwang. Das bereits recht langgestreckte Paar von Exkretionsorganen aus dem Grundplan der Testaria wurde im Anschluß an die Kiemenverlagerung in ganz entsprechender Weise nach cephal verlängert, wie dies parallel hierzu innerhalb der Placophora geschehen ist. Im Zusammenhang mit weiteren Veränderungen im Eingeweidesack wurden diese langgestreckten Exkre-

tionsorgane nach lateral verlagert und hierbei in sechs Paare von zunächst Teilnephridien zerlegt. Dieser Zustand hat sich bis heute allein bei den Neopilinida erhalten. Die Suprarectalkommissur aus dem Grundplan der Mollusca wurde aufgegeben und durch eine Subrectalkommissur ersetzt. Ebenso im Zusammenhang mit den erwähnten Veränderungen im Eingeweidesack ist das grundplanmäßige Herz der Testaria, wie es sich prinzipiell heute noch bei den Placophora findet, in charakteristischer Weise abgewandelt worden, wodurch der Enddarm schließlich in Pericard und sogenannten Ventrikel der Conchifera eingelagert wurde. Eine engehendere Darstellung aller dieser bisher weitgehend unerkannt gebliebenen Vorgänge und Verhältnisse findet sich bei Lauterbach (1983 und im Druck a, b). Dies gilt auch für die hier nicht betrachteten aber wichtigen Wandlungen der Dorsoventralmuskulatur (= Fußretraktoren) von der Situation im Grundplan der Testaria zu den Verhältnissen im Grundplan der Conchifera und ihren Einfluß auf andere Organe.

10. Die Conchifera haben sich in der Nachkommenschaft ihres Grundplanvertreters in erster Aufgabelung in das primäre Schwestergruppenpaar Neopilinida/Ganglioneura aufgespalten. Die Neopilinida, heute eine artenarme, weitgehend auf die Tiefsee beschränkte Reliktgruppe, haben sich noch kaum vom Grundplan der Conchifera entfernt (LAUTERBACH 1983, im Druck a, b). Sie besitzen daher größte Bedeutung für die Kenntnis dieses Grundplans und seine Abwandlung zum Grundplan der Ganglioneura. Bisher wurden die rezenten Neopilinen gemeinsam mit einer Reihe fossil überlieferter, vorwiegend paläozoischer Formen als "Monoplacophora" bzw. "Tryblidiida" (SALVINI-PLAWEN 1972) zusammengefaßt. Eine solche Gruppierung beruht aber auf typologischer Denkweise und faßt auf Grund von Symplesiomorphie im Hinblick auf den Grundplan sämtlicher Conchifera solche Formen zusammen, die im Prinzip noch die einfache Napfschale aus dem Grundplan der Conchifera besitzen bzw. besaßen und möglichst auch noch die grundplanmäßige Ausstattung der Conchifera mit Dorsoventralmuskulatur durch Muskelmarken an der Schaleninnenseite erkennen lassen, sofern es die fossilen Formen betrifft. Die grundplanmäßige Schale der Conchifera hat sich bei den Neopilinida prinzipiell bis heute erhalten. Sie ist aber auch noch der gesamten Stammgruppe der Ganglioneura und derem Stammgruppenvertreter zuzusprechen und darüber hinaus auch noch an der Basis der Hauptteilgruppen der Ganglioneura zu finden! Die "Monoplacophora" bedeuten daher eine paraphyletische Gruppe, die im phylogenetischen System keine Berechtigung besitzt. Die rezenten

Neopilininen, für die sich neben den dominierend-plesiomorphen Zügen auch zumindest ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) aufzeigen läßt (LAUTERBACH, in Vorbereitung), sind daher als eigene monophyletische Gruppe Neopilinida ihrer Schwestergruppe Ganglioneura als gleichrangiges Taxon gegenüber zu stellen (Abb. 1).

11. Von einigen Autoren (GÖTTING 1980, LEMCHE und WINGSTRAND 1959, SALVINI-PLAWEN 1972) werden die "Monoplacophora" als Schwestergruppe der Gastropoda betrachtet. Diese Auffassung gründet wohl allein auf der Feststellung, daß bei der zuerst beschriebenen Art der rezenten Neopilinida, Neopilina galatheae, der Protoconch spiralig aufgewunden ist (LEMCHE und WINGSTRAND 1959). Bei den später entdeckten Arten ist dies aber nicht der Fall. Der aufgerollte Protoconch der genannten Art dürfte dann nur eine Sonderbildung derselben darstellen. Diese Vermutung wird durch die anatomischen Verhältnisse von Neopilina vollauf bestätigt. Sie sind so ursprünglich im Hinblick auf den Grundplan der Conchifera allgemein, daß man von ihnen her zwar den Grundplan der Ganglioneura (siehe hierzu schon LAUTERBACH 1983 und im Druck a, b) und damit schließlich sämtliche Teilgruppen der Ganglioneura ableiten kann, nicht aber eine nähere Beziehung zu den Gastropoda herstellen.

12. Die Ganglioneura umfassen die ganz überwiegende Mehrzahl der rezenten und auch der fossil überlieferten Mollusca und zugleich auch die in verschiedener Weise am stärksten abgeleiteten Teilgruppen derselben. Ihr bedeutender Evolutionserfolg dürfte nicht zuletzt auf das Evolutionspotential zurückzuführen sein, welches der ursprünglichen, grundplanmäßigen Conchiferenschale innewohnte. An der Basis der Ganglioneura (Stammgruppe, Grundplanvertreter und Basis der Hauptteilgruppen) steht aber noch die einfache Napfschale aus dem Grundplan der Conchifera. Auch der Weichkörper muß dann in diesem Bereich der Stammesgeschichte der Conchifera noch entsprechend ursprünglich gebaut gewesen sein. Als wesentliche Abwandlungen desselben kann man die Reduktion der Kiemen und der Exkretionsorgane auf jeweils zwei Paare erschließen (LAUTERBACH, im Druck a, b). Diese Situation hat sich allein bei Nautilus bis heute erhalten. Die im Grundplan der Conchifera bereits angebahnte Abwandlung des ursprünglichen Herz-Pericard-Komplexes aus dem Grundplan der Testaria ist in charakteristischer Weise weitergeführt worden (LAUTERBACH, im Druck b). Eine deutliche und zunehmende Konzentration des Zentralnervensystems durch Ganglienbildung hat den Ganglioneura zu ihrem Namen verholfen.

13. Die Ganglioneura haben sich in der Nachkommenschaft ihres Grundplanvertreters in erster Aufgabelung in ein primäres Schwestergruppenpaar aufgespalten, das man mit HENNIG (1979) Rhacopoda/Ancyropoda nennen kann. Die Rhacopoda (Lappenfüßer) haben die ursprüngliche Lebensweise der Mollusca allgemein und dann noch der Ganglioneura als Substratkriecher zunächst beibehalten, die Gastropoda auch weiterhin, was entsprechende Auswirkungen auf den Bau des Lokomotionsapparates hatte. Als für den gesamten Rhacopoden-Zweig der Ganglioneura entscheidendes Ereignis ist bereits in der Stammgruppe der Rhacopoda ein ausgeprägter Trend zur Ausdehnung des Eingeweidesackes nach dorsal aufgetreten, was entsprechende Folgen für die Gestalt der Schale hatte. Der Ancyropoden-Zweig der Ganglioneura hingegen hat diese Abwandlungen nicht erfahren, sondern ist bereits an seiner Basis (also soweit es die generelle Gestalt des Organismus und auch die Organisation des Weichkörpers betrifft, noch von der Situation im Grundplan der Ganglioneura her) zu einer im Substrat grabenden Lebensweise übergegangen. Es sei hier daran erinnert, daß im Grundplan der Ganglioneura im Prinzip noch die Körpergestalt und Schalenform aus dem Grundplan der Conchifera vorlag und auch der Weichkörper dem noch in Bau und Funktion in vieler Hinsicht entsprach. Mit diesem Übergang zu einer grabenden Lebensweise war die Abwandlung des Kriechfußes zu einem Ankerfuß (Ancyropoda = Ankerfüßer) verbunden. In Anpassung an die grabende Lebensweise ist es auch hier zu charakteristischen Abwandlungen der Schale gekommen, die völlig anderer Art sind als diejenigen der Rhacopoda.

14. Die Rhacopoda umschließen als primäres Schwestergruppenpaar die Gastropoda und Cephalopoda. Die Gastropoda repräsentieren die in mannigfacher Hinsicht konservativere Hauptteilgruppe der Rhacopoda, welche durch Beibehalten der Lebensweise als Substratkriecher und dementsprechend gebauten Weichkörper mit wohlentwickelt erhalten gebliebenem Kriechfuß dem Grundplan der Rhacopoda noch näher steht. Die Cephalopoda hingegen haben sich vom Grundplan der Rhacopoda weit entfernt und stellen heute die in vieler Hinsicht am stärksten abgeleitete und höchstevoluierte Teilgruppe der Mollusca dar. Die Monophylie der Rhacopoda ist noch nicht allgemein anerkannt. Eine ausführlichere Darstellung der die Monophylie der Rhacopoda belegenden Synapomorphien wird daher an anderem Ort erfolgen (LAUTERBACH, in Vorbereitung).

SALVINI-PLAWEN (1980) möchte die Cephalopoda in Siphonopoda umbenennen, da er auf Grund der cerebralen Innervierung der Fangarme bei den

rezenten Coleoidea annimmt, daß diese Arme Neubildungen darstellten. Die alte Vorstellung, daß die Arme der Cephalopoda den Epipodialtentakeln ursprünglicher Gastropoda homolog sein könnten, wird damit abgelehnt, da ja die Epipodialtentakel (mit Ausnahme allerdings des vorderen, ebenfalls cerebral innervierten Epipodialbereichs!) von den Pedalsträngen des Zentralnervensystems her innerviert werden. Ebenso bleibt unberücksichtigt, daß die Arme der Cephalopoda embryonal heute noch deutlich postoral angelegt werden und erst im Fortgang der Individualentwicklung in eine circumorale Position ausschließlich im Kopfbereich geraten. Der Auffassung SALVINI-PLAWENs dürfte eine unzutreffende Deutung der stark abgeleiteten Verhältnisse bei den Coleoidea zugrunde liegen (LAUTERBACH, in Vorbereitung). Es kann dann auch weiterhin nicht ausgeschlossen werden, daß die Arme der Cephalopoda den Epipodialtentakeln der Gastropoda homolog sind. Schließlich erscheint es angesichts der in jüngster Zeit zu verzeichnenden Schwemme häufig unnötiger oder sogar unberechtigter neuer Namen wenig angebracht, den alteingeführten und allgemein gebräuchlichen Namen Cephalopoda aufzugeben, selbst wenn die zuvor skizzierte Auffassung SALVINI-PLAWENs zu Recht bestünde.

15. Neuerdings hat SALVINI-PLAWEN (1980) eine Gruppierung "Galeroconcha" im Sinne eines Taxon vorgeschlagen, die neben den "Monoplacophora" die von ihm "Belleromorpha" genannten Bellerophontacea der Paläontologen umfassen soll (Abb. 2). Ein solches Konzept widerspricht in mehrfacher Hinsicht den Prinzipien der phylogenetischen Systematik und ist gründlich geeignet, die tatsächlich vorliegenden Verhältnisse zu verschleiern. Mit der Aufstellung eines Taxon im Sinne einer monophyletischen Gruppe haben die "Galeroconcha" nichts gemein. Wie erwähnt, bedeuten bereits die "Monoplacophora" eine paraphyletische Gruppe, die im phylogenetischen System keine Berechtigung besitzt. Die innerhalb der "Monoplacophora" allein konkret faßbaren Neopilinida aber bilden die Schwestergruppe der Ganglioneura. Die "Belleromorpha" hingegen gehören bereits zu einer Teilgruppe der Ganglioneura, dies aber durchaus nicht im Sinne eines Taxon der phylogenetischen Systematik. Vielmehr stellen sie einen längeren basalen Abschnitt in der Stammgruppe der Gastropoda dar, der sämtliche Formen mit bereits eingerolltem aber noch primär planspiral-bilateralsymmetrischem Gehäuse einschließt, also die noch nicht tordierten eingerollten Formen. Die Zusammenfassung der "Monoplacophora" und der "Belleromorpha" bedeutet dann eine polyphyle-

tische (!) Gruppierung (siehe (Abb. 2), über deren Berechtigung sich eine weitere Diskussion erübrigt. Schließlich werden von SALVINI-PLAWEN (1980) seinen "Galeroconcha" auch noch die Gastropoda im engeren Sinne einschließlich ihrer bereits in Torsion begriffenen späten Stammgruppenvertreter aufgepfropft und diese heterogene Gesellschaft "Archaeoconcha" genannt (Abb. 2). Im phylogenetischen System finden solche Konstrukte keinen Platz.

16. Die Ancyropoda haben sich in der Nachkommenschaft ihres Grundplanvertreters in erster Aufgabelung in das primäre Schwestergruppenpaar (Scaphopoda/Bivalvia aufgespalten. Die nahe Verwandtschaft zwischen Scaphopoda und Bivalvia ist seit langem bekannt und bedarf an dieser Stelle keiner weiteren Begründung (siehe hierzu LAUTERBACH, in Vorbereitung).

Eines kritischen Blickes bedarf aber noch eine in jüngster Zeit vorgelegte Auffassung des hier Ancyropoda genannten engeren Verwandtschaftskreises. SALVINI-PLAWEN (1980) fügt den Bivalvia auct., die er Pelecypoda nennt, und den Scaphopoda noch die "Rostroconchia" zu. In seinem Dendrogramm (Abb. 2), welches doch die genealogischen Verwandtschaftsbeziehungen im Sinne der phylogenetischen Systematik zeigen soll, treten die "Rostroconchia" als ausgestorbene (!) Schwestergruppe der Scaphopoda auf. Gleichzeitig werden aber die "Rostroconchia" mit den Bivalvia auct. (= Pelecypoda SALVINI-PLAWEN) als "Bivalvia" zu einem übergeordneten "Taxon" zusammengeschlossen. Diese "Bivalvia" bedeuten aber dann eine paraphyletische Gruppe aus der Sicht der phylogenetischen Systematik, die im phylogenetischen System keine Berechtigung besitzt. Allerdings handelt es sich hier um formale Fehler, denn auch die "Rostroconchia" können keinen Rang als Taxon im Sinne der phylogenetischen Systematik beanspruchen und somit in einem phylogenetischen Dendrogramm gar nicht in der von SALVINI-PLAWEN dargestellten Weise auftreten. Die "Rostroconchia" bieten wieder ein gutes Beispiel für die Mißverständnisse, die auftreten, wenn die Existenz der Stammgruppe einer monophyletischen Gruppe von Organismen nicht berücksichtigt wird bzw. gar nicht bewußt ist. Als "Rostroconchia" wird eine Anzahl von Fossilien zusammengefaßt (POJETA, RUNNEGAR, MORRIS, NEWELL 1972; POJETA und RUNNEGAR 1976), die offensichtlich genealogische Beziehungen zu den Scaphopoda und Bivalvia (sensu auct.) aufweisen, in mancher Beziehung aber noch ursprünglicher erscheinen als es schon für den Grundplan jedes dieser beiden Taxa oder sogar schon für den Grundplan der Ancyropoda allgemein anzunehmen ist. Sowohl Scaphopoda als auch Bivalvia las-

sen sich von "Rostroconchia"-artigen Formen ableiten. Die "Rostroconchia" werden in mehrere Gruppen gegliedert (POJETA und RUNNEGAR 1976), die wahrscheinlich verschiedenen Evolutionsniveaus (grades) entsprechen und schon deshalb keine Taxa im phylogenetischen System darstellen können. Nach dem derzeitigen Stand der Kenntnis ist zu vermuten, daß die "Rostroconchia" sowohl den letzten Abschnitt in der Stammgruppe sämtlicher Ancyropoda, den Grundplanvertreter der Ancyropoda und zumindest die basalen Teile der Stammgruppe jeweils der Scaphopoda und Bivalvia (sesu auct.) einschließen. Diese Situation ist offenbar von den Bearbeitern dieser Fossilien bisher gar nicht bedacht worden. Als Taxon findet eine so gestaltete Gruppe "Rostroconchia" im phylogenetischen System keinen Platz.

Schriften

GÖTTING, K.-J. (1980): Origin and relationships of the Mollusca. -- Z.zool.Syst.Evolut.-forsch. 18: 24-27.
HAAS, W. (1981): Evolution of calcareous hardparts in primitive molluscs. -- Malacologia 21: 403-418.
HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. -- Berlin.
HENNIG, W. (1965): Phylogenetic Systematics. -- Ann.Rev.Ent. 10: 97-116.
HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. -- Urbana.
HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt am Main.
HENNIG, W. (1979): Taschenbuch der Speziellen Zoologie. Teil I, Wirbellose I. 4. Aufl.
HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. Berlin und Hamburg.
KÖNIGSMANN, E. (1975): Termini der phylogenetischen Systematik. -- Biol. Rdsch. 13: 99-115.
LAUTERBACH, K.-E. (1983): Gedanken zur Entstehung der mehrfach paarigen Exkretionsorgane von Neopilina (Mollusca, Conchifera). -- Z.zool. Syst.Evolut.-forsch. 21: 38-52.
LAUTERBACH, K.-E. (im Druck a): Erörterungen zur Stammesgeschichte der Mollusca, insbesondere der Conchifera. -- Z.zool.Syst.Evolut.-forsch.
LAUTERBACH, K.-E. (im Druck b): Homologieverhältnisse der Molluskenherzen. -- Zool.Anz.
LAUTERBACH, K.-E. (in Vorbereitung): Das phylogenetische System der Mollusca.
LEMCHE, H. & WINGSTRAND, K. (1959): The anatomy of Neopilina galatheae. -- Galathea Report 3: 9-71.
POJETA, J.; RUNNEGAR, B.; MORRIS, N. & NEWELL, N.D. (1972): Rostroconchia: A new class of bivalved molluscs. -- Science 177: 264-267.
POJETA, J. & RUNNEGAR, B. (1976): The paleontology of rostroconch molluscs and the early history of the phylum mollusca. -- U.S. Geological Survey, Professional Papers Nr. 968, 1-88.
SALVINI-PLAWEN, L. von (1972): Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken: Die Beziehungen der Caudofoveata und der Solenogastres als Aculifera, als Mollusca und als Spiralia. -- Z.wiss.Zool. 184: 205-394.

SALVINI-PLAWEN, L. von (1980): A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification). -- Malacologia 19: 249-278.

SCHLEE, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIGs Prinzip. -- Aufsätze und Reden der Senckenberg.Naturforsch.Ges. 20. Frankfurt am Main.

SCHLEE, D. (1981): Grundsätze der phylogenetischen Systematik. Eine praxisorientierte Übersicht. -- Paläont.Z. 55: 11-30.

Anschrift des Verfassers:

Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld
Universitätsstrasse 1, D-4800 Bielefeld

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): Lauterbach Karl-Ernst

Artikel/Article: Das phylogenetische System der Mollusca 66-81