

**Die Evolution und Biogeographie der südostasiatischen
Sumpfschnecken (Viviparidae): ein molekularer und
morphologischer Ansatz**

D i s s e r t a t i o n

zur Erlangung des akademischen Grades

d o c t o r r e r u m n a t u r a l i u m

(Dr. rer. nat.)

im Fach Biologie

eingereicht an der

Lebenswissenschaftlichen Fakultät
der Humboldt-Universität zu Berlin

von

Dipl.-Biol. Romy Richter

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. Jan-Hendrik Olbertz

Dekan der Lebenswissenschaftlichen Fakultät
Prof. Dr. Richard Lucius

Gutachter/innen: Prof. Dr. Hannelore Hoch

Prof. Dr. Thomas Wilke

Prof. Dr. Frank Riedel

Tag der mündlichen Prüfung: 04.05.2015

Für meine Eltern

Abstract

This thesis focusses on the systematics and evolution of Viviparidae (Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda), a large and putatively ancient group of ovo-viviparous freshwater gastropods with an almost worldwide distribution. With more than 200 described species with highly disparate shells, Asia and Australia have the highest viviparid diversity.

Three genetic markers (COI, H3, 28S) were used to calculate the first molecular phylogeny comprising more than 70 % of all extant viviparid genera which provides new insights into the systematics and biogeography of this diverse group of freshwater snails.

The traditional division into three subfamilies (Lioplacinae Gill, 1863, Viviparinae Gray, 1847 and Bellamyinae Rohrbach, 1937), based on anatomical data, is supported by the molecular phylogeny.

The taxonomy of the Asian taxa both at the generic and species level is still largely based on shell morphology and rather inconsistent, though, making it difficult to gain deeper insights into their evolution and biogeography at present. The molecular phylogeny presented here indicates that the current shell morphology-based viviparid taxonomy does not reflect the phylogenetic relationships of species and clades.

Two genera with highly characteristic shells (*Margarya* and *Angulyagra*) are revealed to be polyphyletic, highlighting the need for an integrative taxonomy approach to the revision of viviparid genera, which have been erected by sole reliance on conchological characters.

In addition to the focus on molecular systematics, a major part of this thesis is devoted to elucidating the historical biogeography of viviparids. A molecular clock analysis based on a calibration scheme using fossils of varying age and taxonomic affinity was used to yield divergence time estimates for the major viviparid lineages. Ancestral areas were inferred by parsimony and likelihood analyses.

Viviparid distribution patterns have been shaped by both dispersal and vicariance events. Old splits in particular, such as the separation of the European and North American lineages, are likely due to vicariance (here: opening of Atlantic Ocean). Due to molecular and anatomical data *Rivularia*, an endemic common of Hunan, China, unexpectedly turned out to be sister group of the European *Viviparus*. It is the only Asian genus within the Viviparinae/Lioplacinae clade that was so far believed to be confined to Europe and North-America. *Rivularia* is most likely a relict that may have become isolated 51 mya from European viviparids through the major geographical and climatic changes brought about by the collision of the Indian with the Asian plate during the Eocene, which resulted in the formation of the Himalayas and the uplift of the Tibetan Plateau. Thus, the distribution area of Viviparinae is shown to be much larger than previously assumed.

The African and Australian viviparids originated in Southeast Asia (Indochina), and provided that the divergence time estimates found here are correct, this would imply long distance dispersal from Asia to Australia at a very early time (in the Paleocene).

The colonisation of the Southeast Asian islands is linked to the major geological changes in this region brought about by the mid-Cenozoic collision of Australia with Asia. While dispersal seems to be the most likely mechanism for explaining the origin of viviparids on most islands, a vicariance scenario cannot be refuted for the endemic *Celetaia* of Sulawesi. The separation of Sulawesi from Borneo

45 mya matches the divergence time of *Celetaia*, if confidence intervals are considered.

Based on ancestral state reconstructions of shell character evolution (presence or absence of color bands or shell sculpturing), the current shell-based taxonomy does not coincide with the phylogenetic relationships of the family, and apparently complex shell features evolved several times independently. The study of anatomical features turned out to be considerably better approach for establishing phylogenetic relationships of viviparids, manifested in good support of genera established by molecular data. For some of the Asian taxa with highly diverse shells, anatomical examinations have been employed to seek morphological apomorphies for distinguishing genera.

The results obtained in this work provide the basis for a much needed revision of the Viviparidae at the generic level.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde die Systematik und Evolution der Süßwasserschnecken-Familie Viviparidae (Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda) mit einem Fokus auf den asiatischen Gattungen untersucht. Die asiatisch-australische Region ist aufgrund ihrer beschriebenen enormen Vivipariden-Vielfalt ein Diversitäts-Hotspot dieser Familie.

Es wurde die erste umfassende gattungsübergreifende Phylogenie der Gruppe mit Vertretern von mehr als 70% der bekannten Viviparidengattungen durch die Analyse eines molekularen Datensatzes aus mitochondrialen (COI) wie auch nukleären (28S, H3) Sequenzen rekonstruiert. Die Einteilung in die aufgrund von anatomischen Merkmalen beschriebenen Unterfamilien (Lioplacinae Gill, 1863, Viviparinae Gray, 1847 und Bellamyinae Rohrbach, 1937) konnte durch die genetischen Untersuchungen bestätigt werden. Da Arten bis jetzt nur aufgrund von schalenmorphologischen Merkmalen zu Gattungen zusammengefasst wurden, ist es nicht überraschend, dass sich diese Gattungen in wenigstens zwei Fällen (*Margarya*, *Angulyagra*) als polyphyletisch und sich die bisher darin zusammengefassten Arten – auch aufgrund anatomischer Untersuchungen – als nicht näher miteinander verwandt erwiesen. Des Weiteren wurde die taxonomische Zuordnung von Gattungen beleuchtet, die bisher noch keiner Unterfamilie zugeordnet waren. Anhand der genetischen und anatomischen Ergebnisse konnte etwa für *Margarya*, eine in China (Yunnan) endemische Gattung mit großer extrem skulpturierter Schale, eine Zugehörigkeit zu den Bellamyinae bestätigt werden. Die Gattung *Rivularia*, die ebenfalls nur in China (Hunan) vorkommt, ist überraschender Weise die Schwestergattung zur europäischen Gattung *Viviparus* und somit die einzige asiatische Gattung innerhalb der Viviparinae/Lioplacinae-Gruppe, aus welcher bis jetzt nur europäische und nordamerikanische Vertreter bekannt waren.

Neben der molekularen Systematik stand auch die Aufklärung der historischen Biogeographie der Viviparidae im Fokus. Mithilfe von Fossilbelegen und der Anwendung einer molekularen Uhr wurde die Diversifikation dieser Familie in Raum und Zeit untersucht. Abschätzungen über das Alter der Abspaltungen der wichtigsten Abstammungslinien innerhalb der Viviparidae mittels der molekularen Uhr lassen sowohl Vikarianz- als auch Dispersal-Ereignisse am Zustandekommen heutiger Verbreitungsmuster erkennen. Die Aufspaltung von nordamerikanischen und europäischen Linien ist zum Beispiel wahrscheinlich auf lang zurückliegende Vikarianz-Ereignisse (hier: Öffnung des Atlantischen Ozeans) zurückzuführen. Für die Viviparinae konnte gezeigt werden, dass ihr Verbreitungsgebiet ausgedehnter ist als bisher bekannt. In diesem Zusammenhang kann angenommen werden, dass *Rivularia* ein Reliktvorkommen der Viviparinae darstellt, welches von den europäischen Vivipariden isoliert wurde als es durch die Kollision der Indischen mit den asiatischen Platten im Eozän zu geologischen (Himalaja-Auffaltung) und klimatischen Veränderungen kam. Die Untersuchung zeigt ebenfalls, dass die Vorfahren der afrikanischen und australischen Vivipariden jeweils aus Südostasien (Indochina) stammen. Somit kann von einem laurasischen Ursprung dieser Familie ausgegangen werden. Die Kolonisation der südostasiatischen Inseln ist eng mit großen geologischen Veränderungen während des mittleren Känozoikums (Kollision von Australien mit Asien) verbunden. Während Dispersal eine gute Erklärung für den Ursprung der meisten Viviparidenlinien auf diesen Inseln sein mag, ist dennoch ein Vikarianz-Ereignis (Abspaltung Sulawesi von Borneo vor 45 mya) für die auf Sulawesi endemische Gattung *Celetaia* nicht auszuschließen. Wenn

die Datierung der Aufspaltungseignisse mithilfe der Fossilien korrekt ist, lässt sich das heutige Vorkommen der australischen Arten auf einen möglichen "long distance"-Dispersal von Asien nach Australien zu einem sehr frühen Zeitpunkt zurückführen.

Die bisherige systematische Gliederung der Viviparidae ist ausschließlich durch einen conchologischen Ansatz geprägt. Bei der Untersuchung zur Evolution der Schale, unter Berücksichtigung der molekularen Ergebnisse, zeigt sich jedoch, dass eine klare Ordnung innerhalb der Vivipariden, bezogen auf die Entstehung von Farbbändern oder Skulpturierungen auf der Schalenoberfläche, nicht zu erkennen ist. Scheinbar komplexe Schalenmerkmale entstanden mehrfach unabhängig in unterschiedlichen Linien. Es konnte hier aber auch gezeigt werden, dass die Untersuchung von anatomischen Merkmalen im Vergleich zur Schale wesentlich besser geeignet ist, natürliche Verwandtschaftsbeziehungen zu erkennen, was sich auch in der guten Unterstützung von bereits durch die genetische Untersuchung begründeten Gattungen manifestiert.

Die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse schaffen die Grundlage für eine in Zukunft nötige Revision der Familie Viviparidae auf Gattungsebene.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Süßwassergastropoden als Modellgruppe	1
1.2	Die Viviparidae	2
1.3	Evolution der Schale	7
1.4	Fossile Vivipariden – ein kurzer Überblick	8
1.5	Systematik und Taxonomie der Viviparidae	9
1.6	Molekulare Phylogenetik	12
1.7	Biogeographie	12
1.8	Adaptive Radiation – Artenschwärme	14
1.9	Fragestellungen und Ziele dieser Arbeit	15
2	Material und Methoden	17
2.1	Untersuchungsmaterial	17
2.2	Methoden	17
2.2.1	Molekulargenetische Methoden	17
2.2.2	Analyseverfahren	19
2.2.3	Morphologie und Anatomie	22
3	Ergebnisse	25
3.1	Molekulare Phylogenie	25
3.1.1	Überprüfung auf Substitutionssättigung	25
3.1.2	Stammbaumanalysen	25
3.1.3	Diversifikation durch die Zeit mittels Fossil-Kalibrierung	33
3.1.4	Diversifikation durch den Raum – Rekonstruktion von Ursprungs- gebieten	36
3.2	Evolution der Schale	41
3.3	Vergleichende Anatomie	43
3.3.1	<i>Margarya melanioides</i>	43
3.3.2	<i>Margarya mansuyi</i>	52
3.3.3	<i>Celetaia persculpta</i>	59
3.3.4	<i>Mekongia rattei</i>	67
3.3.5	<i>Cipangopaludina chinensis</i>	75
3.3.6	<i>Cipangopaludina wisseli</i>	83
3.3.7	<i>Sinotaia quadrata</i>	92
3.3.8	<i>Angulyagra costata</i>	101
3.3.9	<i>Rivularia auriculata</i>	110
3.4	Merkmalsanalyse	118
3.4.1	Rekonstruktion der Phylogenie durch morphologische Merkmale	118
3.4.2	Vergleich: Merkmalsanalyse – molekulare Ergebnisse	120

Inhaltsverzeichnis

4 Diskussion	125
4.1 Molekulare Phylogenie	125
4.2 Biogeographie und Evolution	129
4.2.1 Biogeographische Muster – Vikarianz oder Dispersal	130
4.2.2 Weitere Fossilien im Kontext der Ausbreitungstheorien	136
4.3 Evolution der Schale	137
4.4 Vergleichende Anatomie	141
4.4.1 Morphologische Merkmale	141
4.4.2 Evaluierung der morphologischen Merkmale	146
5 Synopsis	147
6 Ausblick	149
Danksagung	151
Anhang	153

1 Einleitung

Viele Gruppen von nahe verwandten Organismen zeichnen sich durch ein großes Maß an morphologischer und ökologischer Vielfalt aus. Die Untersuchung der Prozesse, die zur Entstehung dieser Vielfalt geführt haben, ist eine Kernaufgabe der Evolutionsbiologie (Mayr, 1963; Mayr, 1988; Magurran und May, 1999; Schluter, 2000; Mayr, 2001). Von besonderem Interesse ist dabei die Aufschlüsselung von Diversifikationsmustern durch die Zeit. Dazu ist es notwendig, geeignete Modellgruppen zu finden, die eine weite Verbreitung aufweisen und über einen reichen Fossilbeleg verfügen. Des Weiteren sollte eine hohe morphologische Vielfalt vorliegen, die im besten Fall auch leicht zu erfassen ist. Diese Voraussetzungen werden von einigen Gastropoden erfüllt. Durch modellhafte Untersuchungen ist es möglich, verschiedene Hypothesen wie etwa das Entstehen der Diversität durch Radiationen oder graduelle Aufspaltungen zu überprüfen bzw. eine Diversifizierung der Gruppe mit geologischen Ereignissen zu verknüpfen. So wurden für Gastropoden bereits Muster alter Radiationen mittels molekularer Methoden an den Neritopsina (Kano et al., 2002), Littoriniden (Williams et al., 2003) und Ampullariden (Jorgensen et al., 2008; Hayes et al., 2009) untersucht.

1.1 Süßwassergastropoden als Modellgruppe

Limnische Schnecken eignen sich aufgrund ihres speziellen Lebensraumes besonders als Modellsystem für die Biodiversitätsforschung (Davis, 1982 und Glaubrecht, 1996). Da sie aufgrund ihres geringen Ausbreitungspotenzials relativ standorttreu sind, kann bei ihnen zum einen der Ablauf morphologischer Diversifikation, wie etwa anhand der Evolution der Schale, gut nachvollzogen werden, wobei auch der Einfluss von ökologischen Faktoren (z. B. Fluss- oder Seeformen, Anwesenheit von Prädatoren) Beachtung finden muss. Des Weiteren können ebenso geographisch bedingte Aufspaltungsereignisse aufgedeckt werden, die sich durch eine zuvor ermittelte Phylogenie begründen lassen. Mit einem reichen Fossilbeleg wird die Aufdeckung von Diversifikationsmustern durch die Zeit erleichtert, da in diesem Fall die Kalibrierung der molekularen Uhr (Zuckermandl et al., 1965) vereinfacht wird und somit nicht zwingend eine Substitutionsrate ermittelt werden muss (Bromham und Penny, 2003; Wilke et al., 2009). Für viele Süßwassergastropoden fehlen allerdings oft eindeutig zuzuordnende Fossilbelege. Daher gibt es bisher wenige Untersuchungen über die Aufdeckung von Diversifikationsmustern, bei der ausschließlich Süßwassergastropoden im Fokus standen (Albrecht et al., 2006; Köhler und Glaubrecht, 2010). Eine geeignete Modellgruppe limnischen Ursprungs findet sich nun allerdings in den Viviparidae Gray, 1847, die dank ihrer weiten Verbreitung und ihres relativ umfangrei-

1 Einleitung

chen Fossilbelegs gute Voraussetzungen mitbringen, um verschiedene Hypothesen zur Diversifizierung in Raum und Zeit durch den Einsatz einer molekularen Uhr zu testen.

1.2 Die Viviparidae

Etwa 60 % aller rezenten Gastropoden-Arten gehören in die Gruppe der Caenogastropoda. Der größte Teil dieser Arten lebt marin, allerdings gibt es auch Vertreter, die an Land (Cyclophoroidea) oder im Süßwasser (Viviparidae, Thiaridae, Hydrobiidae) verbreitet sind. Die ersten fossilen Nachweise gehen bis in das mittlere und obere Paläozoikum zurück (Ponder et al., 2008).

Die Viviparidae sind eine sehr artenreiche und, laut vorliegenden Fossilfunden, sehr alte Gruppe von lebendgebärenden Süßwassergastropoden. Ihre rezente morphologische Vielfalt ist leicht zu erfassen und oftmals gut zugänglich, was ein relativ leichtes Sammeln und Archivieren möglich macht. Des Weiteren befinden sich in vielen Museen bereits große Sammlungen (trocken und nass), die den Zugang zu den Untersuchungsobjekten (inkl. Typenmaterial) erleichtert.

Zum natürlichen Habitat der Viviparidae zählen sowohl stehende (Seen, Teiche, Tümpel) wie auch fließende Gewässer. Meist sind die Arten auf bestimmte Habitate spezialisiert und können dort eine dominierende Rolle übernehmen (Higashi et al., 1981). Vivipariden sind allerdings ebenso auf Reisfeldern wie auch in künstlich angelegten Kanälen oder Teichen zu finden. Dank ihres Operculums sind die Vertreter dieser Familie imstande, für eine kurze Dauer (bis zu drei Wochen) Trockenheitsperioden zu überstehen. Bei Süßwassergastropoden haben sich, im Vergleich zu den marin lebenden Caenogastropoden, im Laufe der Evolution einige Anpassungen an das veränderte Habitat herausgebildet. Dazu gehören unter anderem die Kiemen als Anpassung an das Filtrieren und die Bildung eines spezifischen Protoconchs (Embryonalgewinde), zu erkennen am Apex der juvenilen Schale bei Arten, bei denen sich die Nachkommen direkt im Muttertier – also ohne das Stadium einer Veliger-Larve – entwickeln (Colgan et al., 2007).

Vivipariden sind zweigeschlechtlich, durchweg lebendgebärend und haben ein einzigartiges Reproduktionssystem mit einer besonderen Fortpflanzungsstrategie entwickelt, wodurch sie leicht zu identifizieren sind (Vail, 1977). Die befruchteten Eier werden vom Weibchen im speziell dafür umgebildeten pallialen Teils des Ovidukts, der Bruttasche, beherbergt. Dort entwickeln sich die Embryonen eingehüllt in einzelnen Eikapseln (ovovivipar), bis sie als komplett entwickelte Jungtiere abgesetzt werden. Von dieser Reproduktionsstrategie leitet sich ursprünglich auch der Name dieser Familie ab: Viviparidae steht für lebendgebärend. Viviparie ist bei Invertebraten relativ selten (Khan und Chaudhuri, 1984; Köhler et al., 2004). Bei Süßwassergastropoden hingegen konnte diese spezielle Fortpflanzungsstrategie sowohl für Muscheln (Sphaeriidae), als auch für Schnecken (u.a. Viviparidae, Thiaridae) nachgewiesen werden (Khan und Chaudhuri, 1984; Glaubrecht, 2006). Aufgrund der Viviparie und der damit einhergehenden Unabhängigkeit vom Salzwasser, als auch durch die langsame Fortbewegung (Kappes und Haase, 2012) der adulten Tiere kann man von

eingeschränkten Ausbreitungsmöglichkeiten ausgehen, da für eine Besiedlung neuer Gebiete nur Fluss- und Drainagesysteme zur Verfügung stehen (Page et al., 2007a). Innerhalb der Vivipariden kann für ausgewachsene Exemplare ein sexueller Dimorphismus festgestellt werden (Baker, 1928; Thiele, 1929; Khan und Chaudhuri, 1984). Dabei lassen sich Männchen und Weibchen allerdings meist nur aufgrund der Form und Größe des rechten Tentakels unterscheiden. Bei männlichen Exemplaren ist der rechte Tentakel zum Begattungsorgan umgebildet, wobei sich an dessen Ende die Austrittsstelle des Samenleiters befindet. Ebenso ist zu beobachten, dass die Weibchen im ausgewachsenen Zustand etwas größer sind als die männlichen Exemplare der gleichen Art. Betrachtet man nach Entfernung der Schale nur die Weichkörper, kann für ein geschlechtsreifes Tier direkt das Geschlecht bestimmt werden. Bei weiblichen Tieren sind entlang der letzten Körperwindung einzelne Eipakete durch die dünnen äußeren Hautschichten des pallialen Ovidukts hindurch zu erkennen. Bei männlichen Exemplaren der Unterfamilie Bellamyinae befindet sich an vergleichbarer Stelle der Testis, welcher sich ebenfalls deutlich an der letzten Windung des Weichkörpers abzeichnet (siehe Abb. 1.3). Für einige Arten der nordamerikanischen Gattung *Campeloma* wurde in einzelnen Populationen eine Fortpflanzung durch Parthenogenese festgestellt (Karlin et al., 1980; Johnson und Leefe, 1999; Johnson und Bragg, 1999). Über den Aufbau der Spermien gibt es nur wenige Untersuchungen. Dabei konnten für einige Arten sowohl eupyrene (vollständiger haploider Chromosomensatz) als auch oligopyrene (nur 1 Chromosom) Spermien nachgewiesen werden (Hanson et al., 1952; Dembski, 1968; Zhou, 1996; Oppliger et al., 1998). Über den Zweck der infertilen oligopyrenen Spermien wurden bisher nur Vermutungen geäußert (Oppliger et al., 1998).

Umfassende Informationen über Autökologie und Biologie liegen nur für europäische (z. B. Frömming, 1940; Frömming, 1956; Jakubik, 2006) und nordamerikanische Arten (Brown et al., 1998; Dillon, 2004) vor. Für einzelne Vertreter aus den tropischen und subtropischen Gattungen *Cipangopaludina*, *Filopaludina* und *Bellamya* liegen nur Einzelstudien vor (Annandale und Sewell, 1921; Berry, 1974; Khan und Chaudhuri, 1984). Für Vivipariden im Allgemeinen konnte nachgewiesen werden, dass Weibchen älter als männliche Tiere werden (Browne, 1978; Khan und Chaudhuri, 1984). Weibliche Exemplare von *Viviparus viviparus* können bis zu vier Jahre alt werden (Khan und Chaudhuri, 1984), *Viviparus georgianus* erreicht hingegen höchstens ein Alter von 36 Monaten (Browne, 1978). Ähnliche Angaben (36 Monate) finden sich für die Gattungen *Cipangopaludina* und *Bellamya* (siehe Khan und Chaudhuri, 1984). Für *Filopaludina bengalensis* wurde eine noch kürzere Lebenserwartung von 18 (Khan und Chaudhuri, 1984) bis 24 Monaten (Annandale und Sewell, 1921) ermittelt, die sich laut Khan und Chaudhuri (1984) auf die fehlenden saisonalen Temperaturschwankungen im Verbreitungsgebiet (Indien) zurückführen lassen.

1 Einleitung

Abbildung 1.1. Abbildung siehe nächste Seite. Derzeitige Verbreitung der Viviparidae mit Unterfamilien und deren bisher angenommene Verbreitungsgebiete (durch schwarze Linie getrennt). Eingefärbte Flächen kennzeichnen verschiedene geographische Regionen. Nummern kennzeichnen die Anzahl beschriebener Gattungen in den jeweiligen Gebieten. Kreise markieren Sammlungspunkte. Sterne kennzeichnen Fossilien: für die molekulare Uhr-Analyse genutzte gesicherte Fossilien (rot), weitere Fossilien mit gesichertem (grün) und unsicherem (schwarz) Status. An ausgewählten Arten wird die Schalendiversität in verschiedenen Regionen gezeigt. Box: asiatisch-australisches Zentrum der Vivipariden-Diversität (vgl. Abb. 1.2).

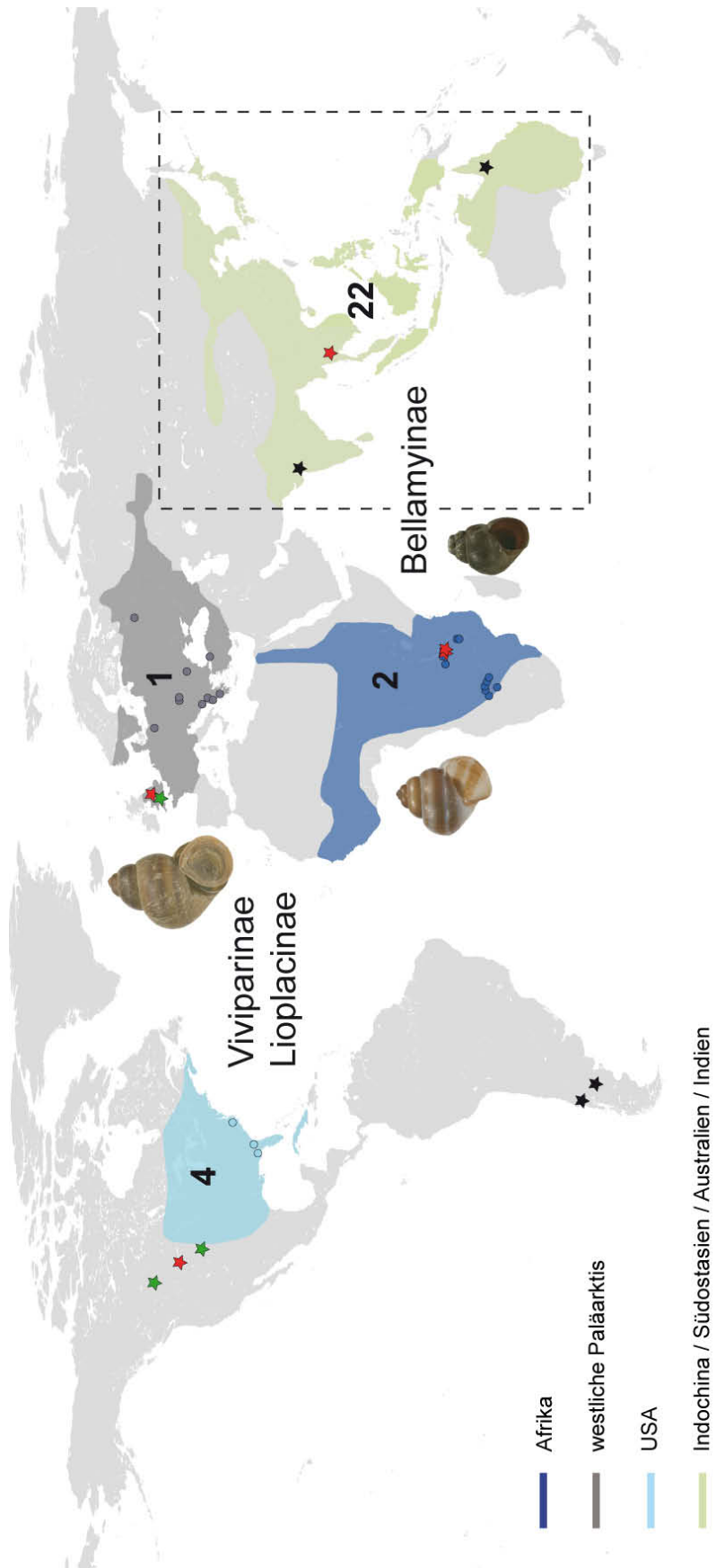


Abbildung 1.1. Siehe vorherige Seite.

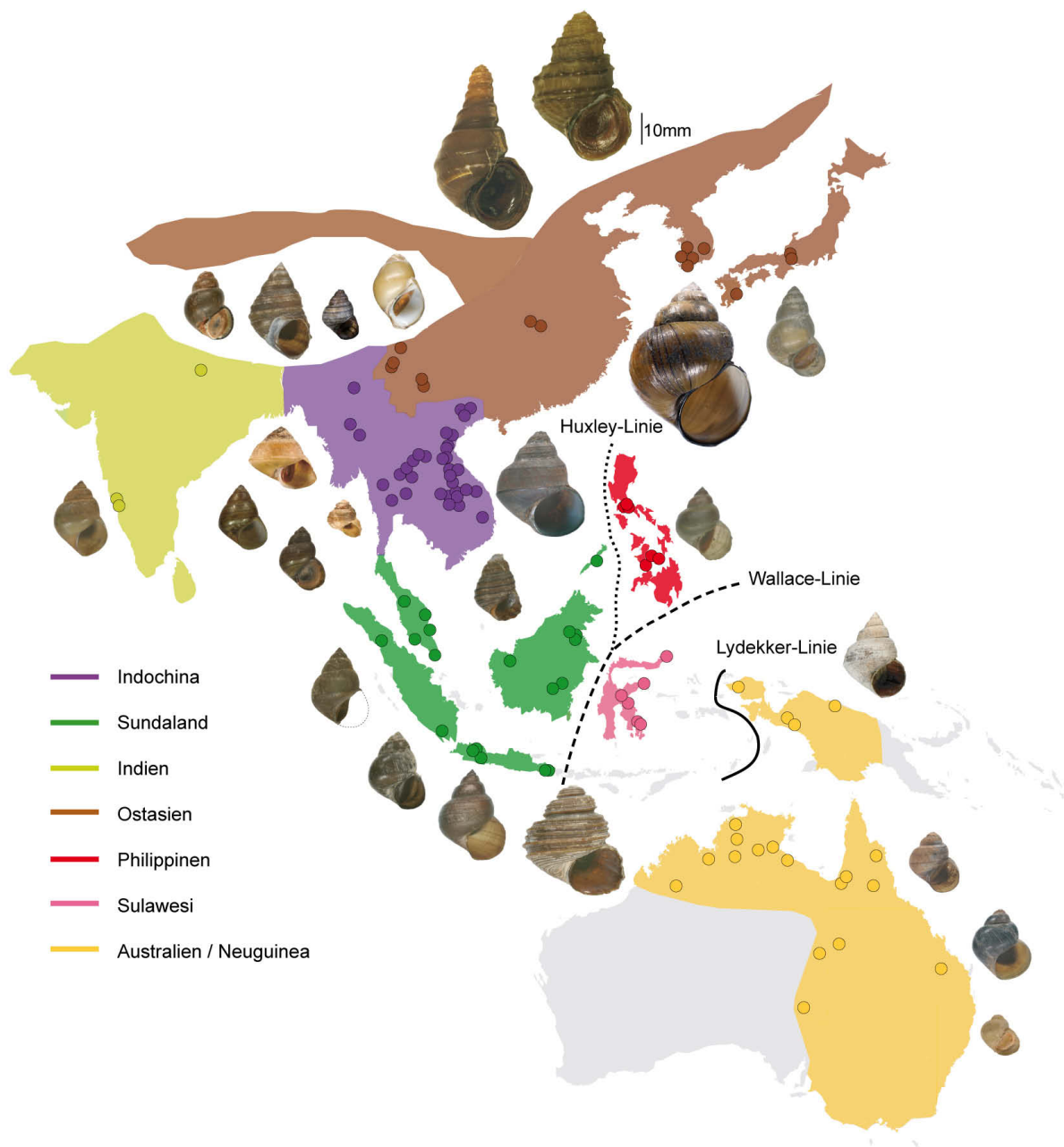


Abbildung 1.2. Asiatisch-australisches Zentrum der Vivipariden-Diversität. Eingefärbte Flächen kennzeichnen verschiedene geographische Regionen. Kreise markieren Sammlungspunkte. An ausgewählten Arten wird die Schalendiversität der Regionen gezeigt. Huxley-/Wallace-/ Lydekker-Linie nach Whitmore (1981).

1.3 Evolution der Schale

Betrachtet man die Schalen der Viviparidae, die meist groß bis mittelgroß sind, kann durchaus von einer extremen Vielfältigkeit in der Schalenmorphologie gesprochen werden. Dabei gibt es sowohl in der Schalenform als auch in der Schalendicke die unterschiedlichsten Ausprägungen (siehe Abb. 1.1, 1.2 und 3.6). Man findet unter anderem glatte und relativ zerbrechlich wirkende Schalen mit einer trochoiden Form (*Viviparus* aus Europa, Abb. 3.6 Nr.1), ebenso sehr dickschalige Exemplare (*Rivularia auriculata* aus China, Abb. 3.6 Nr.2), aber auch getürmte (*Margarya mansuyi* aus China, Abb. 3.6 Nr.8), gestauchte (*Centrapala lirata* aus Australien, Abb. 3.6 Nr.20) oder konisch geformte Schalen (*Trochotaia trochoides* aus Thailand, 3.6 Nr.15).

Bei der Ausbildung der Schalenoberfläche ist die Vielfalt innerhalb der Familie ebenso groß. Neben gänzlich glatten Schalen gibt es ebenso Schalen mit einzelnen Kielen (*Trochotaia trochoides* aus Thailand, Abb. 3.6 Nr.15) oder spiralförmig verlaufenden Rillen (*Celetaia persculpta* von Sulawesi, Abb. 3.6 Nr.7; *Torotaia* sp. von den Philippinen) in verschiedener Anzahl und Stärke. Des Weiteren finden sich bei einigen Arten auch Knötchenstrukturen auf der Oberfläche (*Margarya melanioides* aus China, *Taia* spp. aus Myanmar, Abb. 3.6 Nr.6 und 13) oder gar dornenähnliche Fortsätze (*Acanthotropis* sp. von den Philippinen).

Die Schale der Vivipariden kann einfarbig sein, oder es treten spiralförmig verlaufende Farbbänder auf, die ebenfalls, wie die Grundfarbe, durch die äußerste organische Schicht der Schale (Periostracum) gebildet werden. Diese können unterschiedlich stark ausgeprägt sein. Bei einigen Arten sind mehrere Farbbänder (drei oder mehr) deutlich auf glattem Untergrund (*Mekongia rattei*, *Notopala essingtonensis*, *Filopaludina filosa*, *F. sumatrensis*, *F. polygramma*, *F. bengalensis*, *F. doliaris*, Abb. 3.6 Nr.4, 22, 24 und 26-29) oder auf der skulpturierten Schalenaußenseite (*Taia* spp., *Angulyagra polyzonata*, Abb. 3.6 Nr.13 und 19) zu erkennen. Diese Art der Bänderung bildet einen deutlichen Kontrast zur eigentlichen Schalenfarbe. Blasse Farbbänder (bis zu drei Bänder), die an ihren Rändern leicht verwischen und in die Grundfarbe der Schale übergehen, findet man ausschließlich auf glatten Gehäusen (*Viviparus* spp., *Neothauma tanganyicense*, Abb. 3.6 Nr.1 und 17).

Die Frage nach dem Ursprung dieser enormen Diversität in den Schalenformen stellt sich besonders für das australo-asiatische Verbreitungsgebiet der Vivipariden. Nicht nur, weil sich dort die höchste Vivipariden-Diversität findet, sondern auch weil schalenmorphologisch distinkte Formen im gleichen Gebiet auftreten (vgl. Abb. 1.2). Des Weiteren findet man dort aber auch den gleichen Formtyp breit verteilt über verschiedene Gebiete.

Generell lassen Ähnlichkeiten in der Schale nicht zwingend auf nahe Verwandtschaft schließen, sie können vielmehr auch auf analoge Anpassungen an spezifische Umweltfaktoren zurückzuführen sein (Vermeij und Covich, 1978; Reid, 1986; Reid et al., 1992; Reid, 1996; West und Cohen, 1996).

1.4 Fossile Vivipariden – ein kurzer Überblick

Bei der Identifikation von fossilen Gastropoden ist man auf (meist unvollständige) schalenmorphologische Merkmale beschränkt. Um fossile Schalen überhaupt den Viviparidae zuordnen zu können, müssen einige Punkte beachtet werden. Die Schalen der meisten Viviparidae weisen keine morphologischen Besonderheiten auf und können somit in ihrer Schalenform anderen Gastropoden, wie etwa einigen Vertretern der Turbinidae Rafinesque, 1815 oder den Ampullinidae Cossmann, 1918 (extinkt) ähneln. In diesen Fällen ist es offensichtlich, dass sich die ähnliche Schalenform konvergent entwickelt haben muss. Daher besteht durchaus die Möglichkeit, dass fossile Schalen oder Schalteile falsch zugeordnet werden.

Eindeutig können Schalen der Unterfamilie Viviparinae (siehe Abb. 1.3) zugeordnet werden, wenn die Möglichkeit besteht, das Aussehen des Protoconchs zu untersuchen, da dieses als einzigartig für die jeweilige Schneckengruppe gilt (Riedel, 1993; Bandel, 1999). Die Turbinidae bilden zum Beispiel ein für Archaegastropoden typisches einfaches Protoconch aus. Das Protoconch der Ampullinidae hingegen enthält noch Anzeichen des planktotrophen Larvalstadiums (Bandel, 1999).

Eine weitere Vergleichsmöglichkeit bei ähnlicher Schalenform kann die Größe der fossilen Schale sein. Ähnlich geformte Schalen, die allerdings sehr viel kleiner sind, können direkt als Viviparidae ausgeschlossen werden (vgl. *Hydrobioides nassa*, Bithyniidae). Wenn das Fossil komplett erhalten ist, können Aussehen und Größe der Apertur ein weiteres Indiz für die endgültige Terminierung sein (vgl. *Paracrostoma paludiformis*, Pachychilidae).

Da Vivipariden im Süßwasser vorkommen (*Larina* gilt als Ausnahme; toleriert laut Prashad (1928) auch Brackwasser), ist es hilfreich, die mit den Fossilien assoziierte Fauna und Flora in den Ablagerungen zu überprüfen und eine taphonomische Untersuchung durchzuführen. Schon allein dadurch kann eingegrenzt werden, ob es sich um Süßwassergastropoden handelt, oder um Vertreter, die in einem marinen Umfeld gelebt haben. Die den Vivipariden ähnlichen Turbinidae und Ampullinidae etwa, waren beschränkt auf ein marines Milieu.

Betrachtet man Fossilfunde, die den Viviparidae zugeordnet wurden, ist für die gesamte Familie ein hohes Alter anzunehmen. Die ältesten bekannten Fossilien von Vivipariden stammen aus dem Mesozoikum (Prashad, 1928; Wenz und Schindewolf, 1938; Brookes-Knight et al., 1960; Bandel, 1993; Kear et al., 2003). Zu diesen gehören unter anderem *Viviparus langtonensis* (siehe Tabelle 2.4) und *Viviparus scoticus* aus dem Inferior Oolite (Tracey et al., 1993), einer geologischen Formation aus Europa (Vereinigtes Königreich) des mittleren Jura. Weitere Exemplare, die mit einiger Sicherheit zu den ältesten fossilen Vivipariden zählen, sind *Viviparus reesidei* (Yen, 1950) aus der Morrison Formation des Oberen Jura (Nordamerika) und mehrere nicht näher bestimmte Fossilien der Gattung *Viviparus* (Bandel, 1991), die der Purbeck-Gruppe (Oberer Jura bis Untere Kreide) aus Europa (südöstliches England) entstammen (siehe Tabelle 4.1). Neben den nordamerikanischen Fossilien der Gattung *Viviparus* sind aus der Kreide ebenfalls Vertreter der Gattung *Campeloma* (*Campeloma harlowtonensis* Yen, 1950) bekannt (siehe Tabellen 2.4 und 4.1). Die Datierungen der Fossilien sprechen also dafür, dass Viviparidae schon in der Kreide

Teile Nordamerikas besiedelten und sich dort etablieren konnten.

Die ältesten Vivipariden, die fossil in Afrika gefunden wurden, stammen aus dem Miozän und gehören den Gattungen *Bellamyia* (*Bellamyia unicolor* Pickford, 2004) und *Neothauma* (*Neothauma hattinghi* Van Damme und Pickford, 1999) an (siehe Tabelle 2.4). Fossilfunde aus Südostasien sind erst aus dem Neogen bekannt. Das einzige als gesichert aus dem Miozän stammende asiatische Fossil gehört der Gattung *Margarya* an (Songtham et al., 2005; siehe Tabelle 2.4).

1.5 Systematik und Taxonomie der Viviparidae

Die Vivipariden nehmen zusammen mit einer Gruppe, bestehend aus Campanilidae, Ampullariidae und Cyclophoridae, eine basale Stellung innerhalb der Caenogastropoda ein (Colgan et al., 2007). Klassischerweise werden sie in drei Unterfamilien eingeteilt: die Lioplacinae Gill, 1863, Viviparinae Gray, 1847 und Bellamyinae Rohrbach, 1937 (Bouchet et al., 2005). Diese Einteilung ist unter anderem auf anatomische Besonderheiten der männlichen Fortpflanzungsorgane, wie etwa Unterschiede in Lage und Aussehen des Testis, zurückzuführen (siehe Abb. 1.3; vgl. mit Rohrbach, 1937; Vail, 1977).

Bei der Beschreibung neuer Arten kam stets ein rein conchologischer Ansatz zur

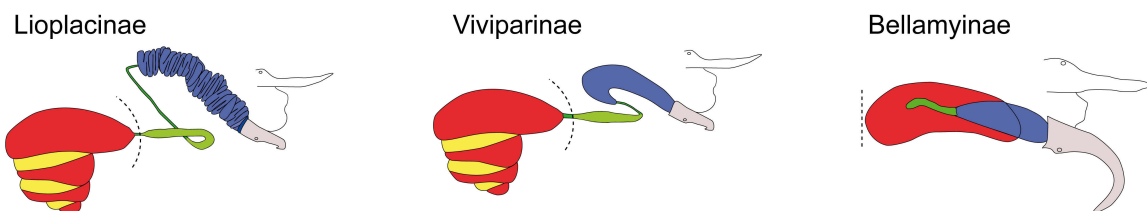


Abbildung 1.3. Einteilung in Unterfamilien aufgrund von Unterschieden in den Fortpflanzungsorganen (Männchen), verändert nach Rohrbach (1937) und Vail (1977). Mitteldarmdrüse/Leber (gelb), Testis (rot), Vas deferens (dunkelgrün), Samenblase (hellgrün), Prostata (blau), Rechter Tentakel/Begattungsorgan (grau), Übergang Mantelhöhle-Eingeweidesack (gestrichelte Linie).

Anwendung. So wurden aufgrund der großen Vielgestaltigkeit der Schale bisher für 28 Gattungen mehr als 200 Arten beschrieben (siehe Tab. 1.1; Kobelt, 1909; Prashad, 1928; Brandt, 1974; Brown, 1994; Sengupta et al., 2009). Die Anzahl der beschriebenen Gattungen in verschiedenen Verbreitungsgebieten weist erhebliche Unterschiede auf (siehe Abb. 1.1). Das Gebiet mit der höchsten Vivipariden-Diversität (22 Gattungen mit mehr als 150 Arten) liegt in der südostasiatischen Region (Australien und Neuguinea eingeschlossen). Im Vergleich dazu kommen in Europa (eine Gattung), Nordamerika (vier Gattungen) und Afrika (zwei Gattungen) nur vergleichsweise wenige Gattungen vor. In Südamerika hingegen finden sich keine rezenten Vertreter dieser Familie (vgl. Abb. 1.1).

1 Einleitung

Mit der Einteilung der Familie in zwei Unterfamilien durch Rohrbach (1937) wurden die von ihm untersuchten afrikanischen und asiatischen Arten den Bellamyinae und die Formen aus Europa und Nordamerika den Viviparinae zugeordnet. Obwohl bisher noch nicht alle aus Asien und Australien bekannten Gattungen einer Unterfamilie zugeordnet werden konnten, wird allgemein davon ausgegangen, dass alle afrikanischen, asiatischen und australischen Gattungen zu den Bellamyinae gehören (Sengupta et al., 2009). Da es für die meisten dieser Vertreter bisher nur wenige gattungsbasierte Untersuchungen mit einem molekulargenetischen oder anatomischen Ansatz gibt, ist ihre Gattungszugehörigkeit oftmals noch ungeklärt. In vielen Untersuchungen werden asiatische Taxa daher der Einfachheit halber der Gattung *Bellamyia* zugeordnet, da sie als Namensgeber für die Unterfamilie Bellamyinae gilt, obwohl sie in ihrer Verbreitung nur auf Afrika beschränkt ist.

In Europa ist wiederum nur die Gattung *Viviparus* verbreitet, die den Viviparinae zugeordnet wurde (Sengupta et al., 2009). In Nordamerika kommen Vertreter der Gattungen *Viviparus*, *Lioplax*, *Campeloma* und *Tulotoma* vor. Bisher sind aus dieser Region zwei Unterfamilien, Viviparinae und Lioplacinae, beschrieben wurden. Durch die zunehmende Globalisierung gibt es allerdings bereits Arten asiatischen Ursprungs (z. B. aus der Gattung *Cipangopaludina*), die sich sowohl in Nord- und Südamerika, auf Hawaii und ebenso in Europa etabliert haben (Jokinen, 1982; Cowie, 1998; Smith, 2000; Therriault und Kott, 2002; Cowie, 2005; Sengupta et al., 2009; Ovando und Cuzzo, 2012).

Die einzigen Werke, die sich mit der Gesamtheit der Viviparidae befassen, sind die vor mehr als 100 Jahren publizierte Monographie von Kobelt (1909), welche allerdings eine reine Auflistung von rezenten Vivipariden aus verschiedenen Schalensammlungen darstellt (inklusive deren Verbreitung und Schalen-Abbildungen), sowie eine Abhandlung von Prashad (1928), in der auch über die Taxonomie hinausgehende Aspekte wie etwa bekannte Fossilienfunde, das Alter der Familie und die Biogeographie der Arten diskutiert werden.

Des Weiteren wurde bisher versucht, allein durch Ähnlichkeiten in der Schalenmorphologie Gruppen zu bilden, von denen man dann ausging, dass sie näher miteinander verwandt seien, um eine grobe systematische Gliederung zu bekommen (Kobelt, 1909; Annandale, 1920; Annandale und Prashad, 1924; Prashad, 1928; Haas, 1939; Brandt, 1974). So finden sich in der Literatur für einzelne Arten, besonders aber für Vertreter aus den südostasiatischen Verbreitungsgebieten, immer wieder wechselnde Gattungszugehörigkeiten.

Die Mehrheit der anatomischen Untersuchungen, die für Vivipariden vorliegen, beschränken sich nur auf einzelne Arten oder kleinere Arten-Gruppen. Für die europäischen und nordamerikanischen Vertreter gibt es Beschreibungen, die relativ detailliert ausfallen und einen besonderen Fokus auf die Genitalorgane legen (Vail, 1977; Falniowski et al., 1997). Für die meisten asiatischen Gattungen fehlen solche umfassenden Untersuchungen entweder komplett, oder bei den vorliegenden anatomischen Arbeiten handelt es sich um Untersuchungen mit Fokus auf jeweils unterschiedlichen Merkmalen, die sich daher nur unzureichend miteinander vergleichen lassen (Annandale, 1921; Rao, 1925; Neumann, 1928; Rohrbach, 1937; Smith,

1.5 Systematik und Taxonomie der Viviparidae

2000; Ovando und Cuezco, 2012).

Die meisten dieser Werke sind aufgrund der Einbeziehung nur weniger Arten nicht mehr zeitgemäß und ein ganzheitlicher molekulargenetischer Ansatz, um Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Viviparidae festzustellen, fehlt bis heute. Daher ist es höchst unwahrscheinlich, dass die aktuelle taxonomische Einteilung der Vivipariden aufgrund der hohen Variabilität der Schale, besonders in der südostasiatischen Region, die wahre biologische Vielfalt und die Stammesgeschichte dieser Familie widerspiegelt.

Tabelle 1.1. Typus-Arten der Vivipariden-Gattungen.

Gattung	Typusart	Typuslokalität
<i>Acanthotropis</i> Haas, 1939*	<i>Vivipara partelloi</i> Bartsch, 1909	Philippinen
<i>Angulyagra</i> Rao, 1931	<i>Paludina oxytropis</i> Benson, 1836	Indien
= <i>Dactyloclamys</i> Rao, 1925		
<i>Anulotaia</i> Brandt, 1968	<i>Anulotaia forcarti</i> Brandt, 1968	Thailand
<i>Bellamya</i> Jousseau, 1886	<i>Paludina bellamya</i> Jousseau, 1886	Afrika
<i>Campeloma</i> Rafinesque, 1918	<i>Campeloma crassula</i> Rafinesque, 1819	USA
<i>Centrapala</i> Cotton, 1935	<i>Paludina lirata</i> Tate, 1885	Australien
<i>Cipangopaludina</i> Hannibal, 1912	<i>Paludina malleata</i> Reeve, 1863	Japan
<i>Eyriesia</i> Fischer, 1885*	<i>Paludina eyriesi</i> Morelet, 1865	Kambodscha
<i>Filopaludina</i> Habe, 1964	<i>Vivipara bengalensis</i> Lamarck, 1822	Bangladesch
<i>Glaucostracia</i> Ancey, 1898*	<i>Paludina paulucciana</i> Tapparone Canefri, 1883	Papua-Neuguinea
<i>Heterogen</i> Annandale, 1921*	<i>Heterogen turris</i> Annandale, 1921	Japan
<i>Idiopoma</i> Pilsbry, 1901	<i>Idiopoma henriadensis</i> Pilsbry, 1901	Myanmar
<i>Laguncula</i> Benson, 1842*	<i>Laguncula pulchella</i> Benson, 1842	China/Chusan Island
<i>Larina</i> A. Adams, 1854	<i>Larina strangei</i> A. Adams, 1854	Australien
<i>Lecythoconcha</i> Annandale, 1920*	<i>Paludina lecythis</i> Benson, 1842	Indien/Manipur
<i>Lioplax</i> Troschel, 1857	<i>Lymnaea subcarinata</i> Say, 1817	USA
<i>Margarya</i> Nevill, 1877	<i>Margarya melanioides</i> Nevill, 1877	China/Yunnan
<i>Mekongia</i> Crosse & Fischer, 1876	<i>Paludina jullieni</i> Deshayes, 1876	Kambodscha
<i>Neothauma</i> Smith, 1880	<i>Neothauma tanganyicense</i> Smith, 1880	Afrika
<i>Notopala</i> Cotton, 1935	<i>Paludina hanleyi</i> Frauenfeld, 1864	Australien
<i>Rivularia</i> Heude, 1890	<i>Paludina auriculata</i> Martens, 1875	China/Hunan
<i>Siamopaludina</i> Brandt, 1968	<i>Paludina martensi</i> Frauenfeld, 1864	Thailand
<i>Sinotaia</i> Haas, 1939	<i>Paludina quadrata</i> Benson, 1842	China
<i>Taia</i> Annandale, 1918	<i>Paludina naticoides</i> Theobald, 1865	Myanmar
<i>Torotaia</i> Haas, 1939*	<i>Vivipara clemensi</i> Bartsch, 1909	Philippinen
<i>Trochotaia</i> Brandt, 1974	<i>Paludina trochoides</i> Martens, 1860	Thailand
<i>Tulotoma</i> Haldeman, 1840*	<i>Paludina magnifica</i> Conrad, 1834	USA
<i>Viviparus</i> Montfort, 1810	<i>Helix vivipara</i> Linné, 1758	Schweden

* Gattung nicht Teil der Untersuchung.

1.6 Molekulare Phylogenetik

Molekulare Untersuchungen an Vivipariden beschränken sich bislang auf lokale phylogeographische und populationsgenetische Fallstudien einzelner Arten (Johnson und Leefe, 1999; Chiu et al., 2002; Carini et al., 2006; Carini und Hughes, 2006) oder kleineren Artengruppen (Sengupta et al., 2009; Schultheiß et al., 2011; Schultheiß et al., 2014; Du et al., 2013). Aufgrund des Fehlens einer umfassenden Phylogenie dieser Familie ist das Testen von evolutionsbiologischen Hypothesen bisher nicht möglich.

Dabei ist die molekulare Phylogenetik mittlerweile eine Standardmethode der Systematik, wodurch vielfach erst ein Testen von evolutionsbiologischen Hypothesen ermöglicht wird (Avice, 2004; Avice, 2006). So wurden für phylogenetische Untersuchungen an Gastropoden in neuerer Zeit häufig ribosomale (nukleäre) Gene (18S, 28S; Wollscheid und Wägele, 1999; Dayrat et al., 2001; Williams et al., 2003; Passamanek et al., 2004; Vonnemann et al., 2005; Albrecht et al., 2007) und seltener auch andere Kerngene (EF-1alpha, Histon-Gene; Armbruster et al., 2005; Colgan et al., 2007) herangezogen, um eine gute Auflösung für alte Aufspaltungen zu erreichen, da es sich gezeigt hat, dass die ausschließliche Verwendung von eher schnell evolvierenden mitochondrialen Genen (COI, 16S) bereits bei Gruppen mit einer angenommenen Aufspaltung gegen Ende der Kreide oder im frühen Tertiär an ihre Grenzen stößt (Lydeard et al., 2002; Köhler et al., 2004). Für die Erstellung einer umfassenden Phylogenie von relativ "alten" Gruppen sollte ein kombinierter Datensatz aus mitochondrialen und nukleären Genfragmenten erstellt werden, um eine gute Auflösung sowohl für alte/basale als auch für jüngere Aufspaltungen zu erlangen (Wollscheid-Lengeling et al., 2001).

1.7 Biogeographie

Die Erstellung einer auf molekularen Daten basierenden Phylogenie stellt auch im Hinblick auf die Biogeographie eine wesentliche Grundlage dar, um Ausbreitungshypothesen untersuchen zu können. Vivipariden gelten aufgrund ihres geringen Ausbreitungspotentials (fehlen einer Veliger-Larve, dafür wenige relativ große Jungtiere), als relativ standorttreu (Prashad, 1928; Bovbjerg, 1952; Ribi und Arter, 1986; Chiu et al., 2002). Dadurch kommt es zu einer stärkeren Einschränkung des Genaustauschs vor allem zwischen geographisch separierten Populationen.

Die Entstehung der rezenten Verbreitungsmuster räumlich disjunkter Taxa kann aufgrund gut unterstützter Stammbäume durch das Testen von verschiedenen Hypothesen (Vikarianz- oder Dispersal-Szenarien) überprüft werden (Ronquist, 1997; Ronquist und Sanmartín, 2011; Crisp et al., 2011). Aufgrund ihres angenommenen hohen Alters liegt es nahe, dass sich die Verbreitungsmuster der rezenten Viviparidae möglicherweise auf alte Vikarianz-Ereignisse zurückführen lassen wie etwa dem Auseinanderbrechen von Pangäa (Jura; Hallam, 1994) und Gondwana (Jura-Kreide; Audley-Charles und Whitmore, 1987).

Bei der Annahme von Dispersal ist für Gastropoden meist von passiver Verbreitung auszugehen, wie etwa durch Vögel (Gefieder, Verdauungstrakt, Krallen, mitgeschleppte Wasserpflanzen; Wesselingh et al., 1999), durch den Menschen (beabsichtigt als Nahrungsmittel oder unbeabsichtigt durch Fischernetze und Boote), durch Wind (tropische Stürme; Rees, 1965; Gillespie et al., 2012) oder auch durch "Rafting" auf dem Wasser (Treibholz oder andere Pflanzen; Prashad, 1928; Strong et al., 2008), wodurch entweder der Genfluss zwischen Populationen erhöht wird, oder neue Gebiete besiedelt werden können (Chiu et al., 2002). Für die Viviparidae gelten Gebirge (Ural, Alpen, Himalaja), klimatisch kühlere Gebiete (Alaska, Sibirien, Russland, Skandinavien) und zu trockene Regionen (Wüsten Westafrikas) und marine Gewässer als natürliche Ausbreitungsbarrieren (vgl. Abbildung 1.1).

Vikarianz könnte allerdings ebenso eine Rolle bei der Ausbreitung auf engerem geographischen Raum gespielt haben, wie etwa bei den von Südostasien bis Australien und Neuguinea vorkommenden Vivipariden. Dieses Gebiet ist zugleich auch das Zentrum der rezenten Vivipariden-Diversität (siehe oben). Der Indo-Australische Archipel ist bekannt für seine unterschiedlichen Faunenzone, dessen Begrenzungen durch verschiedene Trennlinien, wie bspw. die Wallace-, Huxley-, und Lydekker-Linie (vgl. mit Abb. 1.2), beschrieben wurden (Whitmore, 1981; Lohman et al., 2011). Des Weiteren liegen dort gleich drei Biodiversitäts-Hotspots aufgrund der Kombination von Artenreichtum an Vertebraten und Gefäßpflanzen und zunehmender Habitatzerstörung (Myers et al., 2000). Diese Region gilt auch unter Geologen als höchst interessant, da dort vier Platten (Pazifische Platte, Eurasische Platte, Australische Platte, Philippinische Platte) aufeinander treffen, allerdings sind die genauen geologischen Abläufe bis heute umstritten (Hall, 1998; Hall und Holloway, 1998; Heaney, 1999; Hall, 2011; Hall, 2012). Ebenso ist oft nicht vollständig geklärt, welche Gebiete bzw. Inseln durch zum Beispiel tektonische Vorgänge oder Meeresspiegelschwankungen zu welchem Zeitpunkt über dem Meeresspiegel lagen (Metcalf et al., 2001; Hall, 2001; Hall, 2002; Hall, 2009b) und sich somit Landbrücken, Drainagesysteme (Bruyn et al., 2012) oder "stepping stones" gebildet haben könnten, wodurch eine Ausbreitung von terrestrischen oder limnischen Taxa erst möglich wurde (Metcalf et al., 2001; Lohman et al., 2011; Su et al., 2014).

Von besonderem Interesse sind aus biogeographischer Sicht nahe verwandte Taxa, die auf verschiedenen Seiten der Trennlinien und somit in unterschiedlichen Faunenzone verbreitet sind. Als besonders kontrovers hat sich in den vergangenen Jahren die Klärung der Herkunft der nicht-marinen Taxa auf Sulawesi herauskristallisiert, die womöglich teilweise auf eine Verdriftung von Fragmenten (Terranen) zurückgeht, welche dem nördlichen australischen Kontinentalrand entstammen (Moss und Wilson, 1998; Wilson und Rosen, 1998; Hall et al., 2009; Spakman und Hall, 2010). Anhand einer Metaanalyse molekularer Datensätze wurden Vikarianz- und Dispersal-Hypothesen für einige Vertebraten- und Invertebraten-Taxa überprüft und dabei für die meisten der untersuchten Gruppen Vikarianz zurückgewiesen, allerdings zum Beispiel nicht für Süßwasserschnecken (Übersicht in Stelbrink et al., 2012).

Da in dieser Region ebenfalls Vivipariden verbreitet sind, kann eine Phylogenie dieser Familie helfen, entsprechende Hypothesen erneut an weiteren Beispielen

1 Einleitung

zu testen, gerade auch im Vergleich mit bekannten Mustern von teils ähnlich verbreiteten Süßwassergastropoden wie den Pachychiliden (Glaubrecht et al., 2003; von Rintelen und Glaubrecht, 2005; von Rintelen et al., 2014) oder Vertretern der Planorboidea (Albrecht et al., 2007).

1.8 Adaptive Radiation – Artenschwärme

Für die Viviparidae soll in dieser Untersuchung die Annahme eines Ursprungs der heutigen Vielfalt aus einer alten Radiation heraus getestet werden. Möglicherweise spielen aber auch adaptive Radiationen im engeren Sinne eine Rolle, die auf einen späteren Zeitpunkt (jüngere Aufspaltungen) datiert werden können. Aus drei südostasiatischen Seen wurden Artenschwärme von Vivipariden beschrieben. So sind drei lakustrine Arten der Gattung *Taia* aus einem "alten" See, dem Inlé-See, in Myanmar bekannt (Annandale, 1918). Diese wurden bereits als Beispiel für eine Radiation in "alten" Seen angeführt (Boss et al., 1978). Den größten lakustrinen Artenschwarm scheint es im Lanao-See auf Mindanao (Philippinen) zu geben. Dort wurden aus zwei endemischen Gattungen (*Acanthotropis*, *Torotaia*; Haas, 1939) sechs Arten mit sehr distinkten Schalen beschrieben (Bartsch, 1907; Bartsch, 1909). Eine fluviatile Radiation wird für den Mekong mit fünf Arten aus der Gattung *Mekongia* angenommen (Davis, 1982), die laut Brandt (1974) auch weitestgehend sympatrisch vorkommen. Neuere Untersuchungen zu diesen möglichen Radiationen fehlen völlig. Es wurde bisher weder geklärt, ob es sich bei den hier beschriebenen Formen um Arten oder möglicherweise nur um Ökophänotypen handelt, ob die möglichen Aufspaltungen direkt in den Seen bzw. im Mekong stattgefunden haben und ob die Arten, wie für adaptive Radiationen anzunehmen, spezifische morphologische Anpassungen an unterschiedliche Umweltbedingungen aufweisen.

Untersuchungen über mögliche Radiationen an Vivipariden wurden bisher nur für die in den Seen des Rift Valleys (Afrika) und des Großen Afrikanischen Grabenbruchs begrenzt vorkommenden Vertreter der Gattung *Bellamyia* (Sengupta et al., 2009; Schultheiß et al., 2011; Schultheiß et al., 2014) und für die in verschiedenen Seen Yunnans (China) verbreitete Gattung *Margarya* durchgeführt (Du et al., 2013).

1.9 Fragestellungen und Ziele dieser Arbeit

Ziel dieser Arbeit ist es, Diversifikationsmuster in Raum und Zeit exemplarisch am Beispiel der Süßwassergastropoden-Familie Viviparidae mit Hilfe von molekularen und morphologisch-anatomischen Methoden zu untersuchen. Dabei sollen vor allem folgende Fragestellungen bearbeitet werden:

1. Diversifikation durch die Zeit

Geht die rezente Vielfalt der Viviparidae auf eine alte, mesozoische Radiation zurück, oder ist sie das Ergebnis von allmählichen Aufspaltungsereignissen?

2. Diversifikation im Raum

Korrelieren die primären Aufspaltungen der Viviparidae mit paläogeographischen Ereignissen (Vikarianz) und wo liegt ihr "center of origin"? Durch welche weiteren sekundären Ausbreitungswege (Dispersal) können ihre heutigen Verbreitungsmuster erklärt werden?

3. Molekulargenetik

Werden die durch anatomische Untersuchungen beschriebenen Unterfamilien auch vom molekulargenetischen Standpunkt her bestätigt? In welche Unterfamilie können die noch nicht zugeordneten Gattungen gestellt werden? Sind die bisher beschriebenen Gattungen innerhalb der Viviparidae monophyletisch?

4. Evolution der Schale

Sagt die Skulpturierung der Schale etwas über verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Gattungen/Arten aus, oder ist ihr Aussehen das Resultat von Anpassungen an bestehende Umweltbedingungen?

5. Morphologie

Lassen sich Gattungen und Gattungsgruppen durch morphologische Unterschiede und Gemeinsamkeiten voneinander abgrenzen?

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsmaterial

Die in dieser Arbeit bearbeiteten Proben wurden hauptsächlich während verschiedener Exkursionen (2001 bis 2010) in Südostasien und Australien gesammelt. Weitere Proben wurden entweder in Form von bereits isolierter DNA (Universität Gießen, JLU) oder als Alkohol-Material (Florida Museum of Natural History, FLMN; North Carolina State Museum of Natural Sciences, NCSM) zur Verfügung gestellt. Aus insgesamt 28 Gattungen der Familie Viviparidae konnten für genetische und morphologische Analysen 20 Gattungen einbezogen werden (siehe Tab. 1.1). Als Außengruppe wurde je ein Vertreter der Ampullaridae (*Pomacea canaliculata*) und der Bithyniidae (*Bithynia* sp.) verwendet. Das Belegmaterial dieser Untersuchung ist in den Malakologischen Sammlungen des Museums für Naturkunde Berlin (ZMB) und der anderen bereits erwähnten Museen und Universitäten hinterlegt.

2.2 Methoden

2.2.1 Molekulargenetische Methoden

2.2.1.1 DNA-Extraktion und Sanger-Sequenzierung

DNA-Extraktion: Das Ausgangsmaterial für die genetischen Untersuchungen war in 75 - 96 % EtOH konserviert. Die DNA wurde aus etwa 1mm³ Muskelgewebe des Fußes mittels des CTAB-Protokolls für Mollusken-Gewebe nach Winnepenninckx et al. (1993) extrahiert.

DNA-Amplifikation: Mittels Polymerasekettenreaktion (PCR) wurden für jede Probe ein mitochondriales Genfragment (Cytochrome-Oxidase-Subunit I) und zwei nukleäre Genfragmente (Histon 3 und 28S rRNA) amplifiziert. Die universellen bzw. speziell für Mollusken modifizierten Primer sind Tabelle 2.1 zu entnehmen.

Die Vervielfältigung der Fragmente wurde in 25 µl Ansätzen mit 50-100 ng DNA, 1x PCR-Buffer, 200 mM der einzelnen dNTPs, 0,5 mM jeden Primers, 2 mM MgCl₂ und 1 Einheit Taq-Polymerase durchgeführt. Bei der Amplifikation des 28S-Fragmentes wurde dem Ansatz zusätzlich 5 % DMSO zugesetzt. Die PCR-Bedingungen für die einzelnen Genfragmente sind in Tabelle 2.2 zu finden.

Aufreinigung und Sequenzierung: Die erhaltenen PCR-Produkte wurden mit NucleoSpin Extract II Kits (Macherey-Nagel) bzw. Agencort® AMPure XP PCR Aufreinigungs-Kits für die Sequenzierung vorbereitet. Beide Stränge der amplifizierten Genfragmente wurden mithilfe der bereits während der PCR genutzten Primer und Big Dye Terminator Chemistry Version 1.1 (Applied Biosystems Inc.) sequenziert. Im Anschluss wurden die Sequenzen durch einen 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems)

2 Material und Methoden

visualisiert. Die Elektropherogramme sowohl des sequenzierten Forwärts- als auch des Rückwärts-Stranges jeder Probe wurden manuell auf Lesefehler überprüft und mit Hilfe von CodonCode Aligner v.4.1.1 (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA) zusammengefügt.

Tabelle 2.1. Primer für molekulare Analysen.

Lokus	Primer	Sequenz (5' – 3')	Referenz
COI	LCO1490	GGTCAACAAATCATAAGATATTGG	Folmer et al. (1994) von Rintelen et al. (2004)
	HCO2198var	TAWACTTCTGGGTGKCCAAARAAAT	
28S	Fmod	ACCCGCTGAATTTAAGCATAT	verändert nach Littlewood (1994) diese Untersuchung
	Rmod	GCTATCCTGACGGAACTTC	
H3	H3F	ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC	Colgan et al. (2000)
	H3R	ATATCCTTRGGCATRATRGTGAC	

Tabelle 2.2. PCR-Bedingungen.

Lokus	Zyklen	Schritt	Dauer	Temperatur
COI	35 Zyklen	Denaturierung	30 sec	94 °C
		Annealing	60 sec	40/45 °C
		Elongation	90 sec	72 °C
28S	35 Zyklen	Denaturierung	30 sec	94 °C
		Annealing	60 sec	60 °C bis 52 °C (1 °C Abnahme je Zyklus)
		Elongation	120 sec	72 °C
H3	40 Zyklen	Denaturierung	30 sec	94 °C
		Annealing	60 sec	50 °C
		Elongation	60 sec	72 °C

2.2.1.2 454-Sequenzierung

Für Proben, bei denen nach der Sanger-Sequenzierung des COI-Genabschnittes in den Elektropherogrammen überlagerte Basenpositionen gefunden wurden, musste die Sequenzierung wiederholt werden. Dabei wurde die Methode der Hochdurchsatzsequenzierung (next-generation sequencing; Margulies et al., 2005) angewandt. Zuerst musste die PCR für die betroffenen Proben wiederholt werden. Danach wurden die PCR-Produkte für die Sequenzierung auf einem Roche 454 Titanium-Lauf vorbereitet. Die Aufreinigung der PCR-Produkte erfolgte hierbei ausschließlich mit magnetischen Kügelchen (SPRI beads - solid phase reversible immobilization beads) der Firma Agencort®.

Die zu untersuchenden Proben wurden zusammen in einer Achtelplatte eines 454-Laufes sequenziert. Daher wurden alle PCR-Produkte quantifiziert und gepoolt. Nach

der Zusammenführung der Fragmente in äquimolaren Verhältnissen wurden die Proben unter Anwendung des DMPS-Protokolls (DMPS= direct multiplex PCR sequencing) nach Stiller et al. (2009) für die Hochdurchsatzsequenzierung vorbereitet. Dabei wurden zuerst die überhängenden Enden der PCR-Produkte geglättet (blunt end repair). Bei der Adapter-Ligation (adapter fill-in; A- und B-Adapter; verändert nach Meyer et al., 2007) wurden alle Proben mit einem A-Adapter markiert, der eine spezifische Markierungssequenz enthielt, über die nach der Sequenzierung die Sequenz den jeweiligen Proben zugeordnet werden konnte. Der B-Adapter war bei allen Proben identisch. Die Markierungseffizienz der Adapter wurde überprüft, indem ein Teil der Ligationsprodukte nach der Aufreinigung auf einem 2 %igen Agarose-Gel mit einer 50 bp-Leiter aufgetragen wurden. Nach 30 min bei 120 V wurde das Gel begutachtet. Eine effiziente Anreicherung mit Adaptern zeigte sich durch einen Größenunterschied zwischen den Ligationsprodukten und den PCR-Produkten (PCR-Produkte ca. 30 - 50 bp kleiner). Die nun vorhandenen Ligationsprodukte wurden nach einer erneuten Messung ihrer Konzentrationen äquimolar gepoolt und zusammengefügt (454 sequencing library preparation nach Protokoll des Herstellers). Die anschließende Hochdurchsatzsequenzierung wurde auf der 454-FLX-Titanium-Plattform des Berlin Center for Genomic in Biodiversity Research (BeGenDiv) durchgeführt. Die erhaltenen Rohsequenzen wurden daraufhin für die weitere Datenanalyse vorbereitet, indem sie entsprechend ihrer Markierungssequenz in Einzelordner sortiert wurden. Ein Ordner enthielt somit alle Teilabschnitte (Reads) einer Probe. Danach wurden die Primer und die Markierungssequenzen entfernt.

2.2.2 Analyseverfahren

2.2.2.1 Alignment und molekulargenetische Analysen

Alignment der Einzel-Reads des 454-Laufes: Mit Hilfe von BioEdit v.7.0.9.0 (Hall, 1999) wurden alle Einzel-Reads (Contigs) einer Probe aligniert und zu Allelen gruppiert. Dabei wurden die Reads manuell auf Sequenzierungsfehler (Homopolymere, Lücken etc.) untersucht. Um für jedes Allel eine Konsensus-Sequenz zu erhalten, wurde erneut CodonCode Aligner v.4.1.1 (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA) genutzt. Für den Fall, dass für eine Probe mehrere Allele vorlagen, wurde aus ihnen eine Endsequenz (nur ein Allel) ausgewählt, um diese für die weiteren Analysen nutzen zu können. Dabei wurden alle Allele einer Probe mit der jeweiligen Referenz-Sequenz (mit heterozygoten Stellen) verglichen. Zusätzlich wurde eine MaximumLikelihood-Phylogenie mit dem Programm Treefinder (Jobb et al., 2004; 1.000 Bootstrap-Replikate) erstellt, die sowohl alle aus dem 454-Lauf erhaltenen Allele, als auch die zugehörigen Referenz-Sequenzen (aus der Sanger-Sequenzierung mit überlagerten Positionen) enthielt, so wie die restlichen COI-Sequenzen aus der Sanger-Sequenzierung die keine Pseudogene aufwiesen. Das Allel, welches laut Analyse am ähnlichsten der dazugehörigen Referenz-Sequenz war und somit im Phylogramm am nächsten an der Referenz-Sequenz lag, wurde für die weiteren phylogenetischen Analysen als COI-Sequenz dieser Probe genutzt.

2 Material und Methoden

Alignment der Sanger-Sequenzen: Die Einzel-Sequenzen der Sanger-Sequenzierung (28S-, H3- und COI-Sequenzen) wurden für jedes untersuchte Gen separat mithilfe von CodonCode Aligner v.4.1.1 (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA) assembliert. Auch hier wurde eine manuelle Kontrolle durchgeführt, wobei die Elektropherogramme zur Kontrolle der Einzelstrang-Sequenzen herangezogen wurden. Die Konsensus-Sequenzen des untersuchten nicht-proteinkodierenden Gens (28S) wurden anschließend mit MAFFT (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/mafft/index.html>; Katoh und Toh, 2008) aligniert. Die dadurch errechneten Gaps im Alignment wurden im Anschluss überprüft und wenn nötig manuell korrigiert.

Haplotypen (HT) innerhalb der Einzelgen-Datensätze und des kombinierten Datensatzes (drei Gene) wurden mit DAMBE v.5.1.1 (Xia und Xie, 2001) identifiziert (siehe Tab. 1 im Anhang).

Die Substitutionsmodelle für die Bayesian Inference-Analyse (BI), die Maximum Likelihood-Analyse (ML) und die molekulare Uhr-Analyse wurden mit dem Programm MrModeltest 2.2 (Nylander, 2004; Akaike Information Criterion) berechnet (siehe Tab. 2.3).

Durch die Einzelgen-Analysen (COI, H3, 28S) und die Analyse des kombinierten Datensatzes konnten verschiedene Phylogenien berechnet werden (siehe 3.2 und 3.3). Die für die Rekonstruktion der Phylogenien durchgeführten Analysen waren: Maximum Parsimony (MP) berechnet mit PAUP v.4.0b10 (Swofford, 2002; 10.000 Bootstrap-Replikate), Maximum Likelihood (ML) berechnet mit RaxML (Stamatakis, 2006) und Bayesian Inference (BI) berechnet mit MrBayes v.3.1.2 (Ronquist und Huelsenbeck, 2003) über das Serverportal CIPRES Science Gateway v.3.1 (http://www.phylo.org/sub_sections/portal; genutzte Parameter: ngen = 40.000.000, samplefreq = 800, burnin = 35.001).

Tabelle 2.3. Parameter für molekulare Analysen.

Datensatz	Genabschnitt	Sequenzen	Haplotypen	Substitutionsmodell
COI	660 bp	n=234	n=207	GTR+I+G
28S	1.183 bp	n=240	n=147	GTR+I+G
H3	335 bp	n=265	n=55	GTR+I+G
COI/28S/H3	2.178 bp	n=163	n=158	HKY+I+G/GTR+G/GTR+I+G

2.2.2.2 Molekulare Uhr-Analyse

Die molekulare Uhr-Analyse (uncorrelated lognormal relaxed clock) des Drei-Gen-Datensatzes (COI+H3+23S) wurde im Programm BEAST v.1.6.2 (Drummond und Rambaut, 2007; genutzte Parameter: Speciation = Yule process, ngen = 40.000.000, log = 800, burnin value = 35.001) durchgeführt, wobei Fossilien verschiedenen Alters aus der Familie der Viviparidae als Kalibrierungspunkte genutzt wurden (siehe Abb. 3.4, Abb. 1, 2, 3 im Anhang und Tab. 2.4).

Es wurde die Analyse detailliert ausgewertet, bei der alle fünf Kalibrierungspunkte verwendet wurden, um möglichst genaue Daten über das Alter einzelner Gattungen und deren Entstehung zu erhalten. Des Weiteren wurde dieser Datensatz genutzt um den Ursprung des MRCA (most recent common ancestor / letzter gemeinsame Vorfahre) aller Viviparidae zu ermitteln und um Hypothesen zu möglichen Kolonisationswegen bei europäischen und amerikanischen Viviparinae und den Bellamyinae zu testen.

Tabelle 2.4. Als Kalibrierungspunkte verwendete Fossilien, ihr geschätztes Alter und ihre Herkunft.

Kalib.-punkt	Fossil	Erdzeitalter	Alter in mya	Fundort / Formation	Referenz
KP1	<i>Viviparus langtonensis</i>	Mittleres Jura (Bathonian)	166-174	England, UK / Inferior Oolite	Tracey et al., 1993
KP2	<i>Campeloma harlowtonensis</i>	Untere Kreide (Aptian)	112-121	Montana, USA / Kootenai Formation	Yen, 1950
KP3	<i>Bellamyia unicolor</i>	Unteres Miozän	20-18,5	Albertine Rift Valley, Uganda-Congo / Iri Member	Pickford, 2004
KP4	<i>Neothauma hattinghi</i>	Oberes Miozän	10-11	Albertine Rift Valley, Uganda-Congo / Kakara & Untere Oluka Formation	Van Damme & Pickford, 1999
KP5	<i>Margarya</i> sp.	Oberes Miozän	11	Mae Moh Basin, Thailand / Huai Luang Formation	Songtham et al., 2005

2.2.2.3 Sättigungstests

Um die Einzelgen-Datensätze auf mögliche Sättigungen innerhalb der verwendeten Sequenzen zu untersuchen, wurde mithilfe des Programms DAMBE v.5.1.1 (Xia und Xie, 2001) der "Test of substitution saturation" (Xia et al., 2003; Xia und Lemey, 2009) durchgeführt. Um mögliche Sättigungen bildlich darstellen zu können, wurde für den COI-Datensatz zusätzlich eine Scatter Plot-Analyse Xia et al. (2003) durchgeführt (siehe Abb. 3.1).

2.2.2.4 Phylogenetic character mapping (PCM)

Für die "Ancestral area reconstruction" (AAR) mit dem Programm Mesquite v.2.75 (Maddison und Maddison, 2011) wurde der Merkmalszustand eines jeden Haplotypen (geografische Verbreitung; siehe Tab. 3.2) auf die Topologie der BEAST-Phylogenie des Drei-Gen-Datensatzes übertragen (MP-Algorithmus mit ungeordneten Merkmalsannahmen; ML-Algorithmus unter MK1; Pagel, 1994; Lewis, 2001). Des Weiteren wurde für diesen Datensatz eine "Dispersal extinction cladogenesis" (DEC) mit dem Programm Lagrange (<http://www.reelab.net/lagrange/configurator/index>; Lagrange configurator; Ree und Smith, 2008) berechnet, dessen Ergebnisse ebenfalls auf die BEAST-Phylogenie des Drei-Gen-Datensatzes geplottet wurden (siehe Abb. 3.4).

2.2.3 Morphologie und Anatomie

Bevor die Gehäuse der Schnecken zur Entnahme der Weichkörper zerstört werden mussten, wurden zuvor Übersichtsbilder der Schalen mit einer Canon EOS 5D angefertigt, welche danach in Adobe Photoshop bearbeitet und zu Tafeln zusammengestellt wurden. Die Maße (Höhe gesamt, Breite gesamt, Höhe der Apertur, Breite der Apertur, Windungsanzahl, Höhe der letzten Körperwindung, Höhe der letzten drei Körperwindungen) der Schalen wurden mit einem elektronischen Messschieber mit einer Messgenauigkeit von 0,1 mm ermittelt.

Die in 75 - 96 prozentigem Ethanol konservierten Weichkörper mussten für die anatomischen Untersuchungen vorbereitet werden. Dazu wurden sie zur Verbesserung der Präparierbarkeit im Leitungswasser gewässert. Das Präparieren der Weichkörper wurde mithilfe eines Stereomikroskops Leica MZ12 durchgeführt. Die Ergebnisse wurden in anatomischen Zeichnungen unter Zuhilfenahme eines Leica-Zeichentubus dokumentiert. Dabei wurden die Zeichnungen der Organe und Organsysteme soweit wie möglich aus jeweils der gleichen Position betrachtet, um die Ergebnisse anschließend besser miteinander vergleichen zu können. Die erhaltenen Rohbilder wurden eingescannt und in Adobe Photoshop bearbeitet und beschriftet.

Für die rasterelektronische Untersuchung der Radulae und Embryonen wurden diese aus dem Weichkörper entfernt. Nach Abschluss der anatomischen Untersuchung wurden die verwendeten Exemplare wieder ihrem Ursprungslot zugeführt.

Die Radulae wurden, wie in Holznagel (1998) beschrieben, enzymatisch durch Zugabe von Proteinase K vom umgebenen Gewebe des Buccalapparates gereinigt und danach einzeln mit Hilfe von Pinzetten und kleinen Pinseln auf Aluminium-Probenteller (ø 13 mm) aufgebracht, ausgerichtet und mittels eines Haftaufklebers fixiert.

Die Embryonen-Schalen wurden durch abbürsten mit dünnen Pinseln mechanisch gereinigt und ebenfalls auf Probenteller (ø 13 mm) mit leitfähiger Unterlage (Haftaufkleber) geklebt. Nach dem Trocknen wurden die vorbereiteten Embryonen und Radulae mit Gold-Palladium beschichtet (Polaron SC7640 Sputter Coater) und unter dem Rasterelektronenmikroskop (REM) Evo LS10 (Zeiss) fotografiert (Radula: Ausschnittsaufnahme in 0° und 45° Ausrichtung; Embryonen: frontal, apikal, Protoconch) und vermessen (Radulae: Gesamtlänge, Anzahl der Zähne, Anzahl der Dentikel; Em-

bryonen: Höhe, Breite). Die erhaltenen digitalen Bilder wurden in Adobe Photoshop bearbeitet und zu Tafeln zusammengestellt.

2.2.3.1 Vergleichende Morphologie – Analyseverfahren

Die gewonnenen anatomischen Daten wurden ausgewertet, nachdem die morphologischen Merkmale der untersuchten Arten in einer Datenmatrix (siehe Tab. 3.4) zusammengefasst waren. Auf Grundlage dieser Matrix wurde eine Maximum Parsimony Analyse durchgeführt (Maximum Parsimony (MP) berechnet mit PAUP v.4.0b10 (Swofford, 2002; 10.000 Bootstrap-Replikate; siehe strikter Konsensus-Baum der Abb. B. 3.76 und im Anhang Abb. 7). Zusätzlich wurden die Merkmale der Merkmalsmatrix sowohl auf den strikten Konsensus-Baum, als auch auf die Topologie eines vereinfachten molekularen Baumes (errechnet aus einem reduzierten Datensatz; Maximum Parsimony (MP) berechnet mit PAUP v.4.0b10 (Swofford, 2002; 10.000 Bootstrap-Replikate), Maximum Likelihood (ML) berechnet mit RaxML (Stamatakis, 2006) und Bayesian Inference (BI) berechnet mit MrBayes v.3.1.2 (Ronquist und Huelsenbeck, 2003) über das Serverportal CIPRES Science Gateway v.3.1 (http://www.phylo.org/sub_sections/portal; genutzte Parameter: ngen = 5.000.000, samplefreq = 250, burnin = 10.001; siehe Anhang Abb. 6) mit Hilfe des Programms Mesquite v.2.75 (Maddison und Maddison, 2011) übertragen, um die Apomorphien einzelner Gruppen sichtbar zu machen (siehe Abb. 3.76).

2 Material und Methoden

Abkürzungen Anatomie

Au	Auge	paOvi	pallialer Teil des Oviduks / Eileiter
Cae	Caecum	Pe	Penis
Cg	Cephalganglion	Pg	Pedalganglion
CK	Cerebral-Komissur	PK	Pedal-Komissur
Col	Columellarmuskel	Plg	Pleuralganglion
CPK	Cerebropedal-Komissur	Pro	Prostata
dBua	obere Kammer des Buccalapparates	R	Radula
Df	Dorsalfalte	Rcs	Receptaculum seminis
Ed	Enddarm	reOvi	renaler Teil des Oviduks / Eileiter
Ek	Eikapsel	Rm	Retraktormuskel
Ewd	Eiweißdrüse	Rn	Radulanukleus
F	Fuß	rNL	rechter Nackenlobus
Fü	Fühler	Rp	Rektalpapille
If	Intestinalfurche	Rs	Radulasack
Ki	Fiederkieme / Ctenidium	Sb	Samenblase
Kief	Kieferplatten	Sbg	Subösophagealganglion
INL	linker Nackenlobus	SbK	Subösophageal-Komissur
M	Muskel	Sd	Speicheldrüse
Ma	Magen	Sda	Speicheldrüsenausgang/ -apertur
Mdd	Mitteldarmdrüse / Leber	Se	Septum
Mdg	Mitteldarmdrüsengang	Sf	Sortierfeld
mGö	männliche Genitalöffnung	Sn	Schnauze
Mr	Mantelrand	Spg	Supraösophagealganglion
Ms	Magenschild	SpK	Supraösophageal-Komissur
Mu	Mund	Sr	Radulaanhang
Ng	Nahrungsgrube	T1	große Typhlosolis
Nie	Niere	T2	kleine Typhlosolis
Nr	Nervenring	Te	Tentakel
Odo	Odontophor	Ur	Ureter
Oe	Ösophagus	Urp	Ureterpapille
Oea	Ösophagusöffnung / -apertur	Vd	Vas deferens
Oef	Ösophagusfalte	Veff	Vas efferens
Oet	Ösophagustasche	visOvi	visceraler Teil des Oviduks / Eileiter
Om	Ommatophor	vKa	ventraler Kanal
Op	Operculum	wGö	weibliche Genitalöffnung
Osp	Osphradium		

Museums- und Instituts-Abkürzungen

ZMB	Museum für Naturkunde Berlin, Deutschland
FLMNH	Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, USA
JLUG	Justus-Liebig-Universität Gießen, Deutschland
NCSM	North Carolina State Museum of Natural Sciences, Raleigh, NC, USA

3 Ergebnisse

3.1 Molekulare Phylogenie

In dieser Arbeit wurde die erste umfassende Phylogenie der Süßwassergastropodenfamilie Viviparidae mit molekularen Methoden rekonstruiert. Die Grundlage für die verschiedenen Stammbaumanalysen bildete ein Datensatz basierend auf drei molekularen Markern (COI, 28S und H3). Es konnten Sequenzen aus Proben von insgesamt 20 Gattungen, was 71% der bekannten Gattungen dieser Familie entspricht, gewonnen werden.

3.1.1 Überprüfung auf Substitutionssättigung

Der "Test of substitution saturation" der Einzelgen-Datensätze wies für alle drei Datensätze nur eine "geringe Sättigung" aus. In einer weiteren Untersuchung des COI-Datensatzes auf mögliche Sättigung wurden die Substitutionen (Transversionen und Translationen) gegen die genetische Distanz aufgetragen. Den Streudiagrammen (Scatter Plot) der Abbildung 3.1 A. bis C. kann entnommen werden, dass es bei allen untersuchten Codonpositionen keine oder nur eine sehr geringe Abweichung im Verlauf der Graphen gab, was ebenfalls nicht für eine Sättigung des COI-Datensatzes spricht.

3.1.2 Stammbaumanalysen

3.1.2.1 Kombiniertes Datensatz

Für den kombinierten Datensatz konnten 163 Proben verwendet werden. Bei diesen waren alle drei sequenzierten Genabschnitte vollständig (COI mit 660 bp, 28S mit ca. 1.183 bp und H3 mit 335 bp). Die Gesamtlänge des Alignments betrug 2.178 bp. Insgesamt wurden 156 Haplotypen (163 Proben) aus 20 verschiedenen Gattungen der Viviparidae ermittelt, dazu kamen noch zwei Außengruppen-Taxa (siehe Material und Methoden). Die Probennummer mit dem jeweiligen Haplotyp kann dem Anhang (siehe Tabelle 1) entnommen werden.

3 Ergebnisse

3.1.2.2 Einzelgen-Datensätze

Für die Einzelgen-Analyse des COI-Datensatz konnten aus 234 vorhandenen Einzelsequenzen insgesamt 207 Haplotypen ermittelt werden. Das 28S-Alignment (Einzelgen-Analyse) umfasste 147 Haplotypen aus 240 Proben. Für den H3-Datensatz (Einzelgen-Analyse) konnten aus 265 Proben 55 Haplotypen ermittelt werden. Die daraus errechneten Phylogenien sind in Abbildung 3.2 dargestellt. Die Probennummer mit dem jeweiligen Haplotyp kann der Tabelle 1 des Anhangs entnommen werden.

Die Unterteilung der Viviparidae in einzelne Unterfamilien (Hauptkladen) war bereits in den Einzelgen-Analysen erkennbar, wenn auch teilweise nur moderat unterstützt (siehe Abb. 3.2). Bei der Auswertung der Einzelgen-Analysen zeigten sich bei allen drei Markern deutliche Unterschiede zwischen den Topologien, die mit den drei hier verwendeten Methoden (Bayesian Inference, Maximum Likelihood und Maximum Parsimony) gewonnen wurden. Dabei waren die Unterstützungswerte für konfliktierende Verzweigungen durchweg niedrig (die hier gezeigten Phylogenien spiegeln die Topologien der BI-Analysen wieder).

Die 28S-Phylogenie (siehe Abb. 3.2 B.) zeigte bereits eine deutliche Abgrenzung der europäischen und nordamerikanischen Formen (Viviparinae und Lioplacinae) von den Vivipariden mit Verbreitungsschwerpunkten Afrika, Asien und Australien (Bellamyinae). Ein einzelner asiatischer Vertreter (*Rivularia auriculata*) klasterte mit den europäischen Formen von *Viviparus*. Diese Gruppierung wies hohe Unterstützungswerte auf. Innerhalb der Bellamyinae wurde keine weitere Auflösung, etwa in zwei Unterkladen, erreicht. Einzelne Gattungen innerhalb der Bellamyinae waren jedoch bereits gut unterstützt (z. B. *Celetaia*, *Taia*, *Mekongia*, *Notopala*).

In der Phylogenie des H3-Datensatzes (siehe Abb. 3.2 C.) fand sich erneut der gut unterstützte Komplex aus den europäischen Vertretern der Gattung *Viviparus* und der asiatischen Art *Rivularia auriculata*. Der nordamerikanische Vertreter der Gattung *Viviparus* (*Viviparus georgianus*) erschien in dieser Einzelgen-Phylogenie basal innerhalb der gesamten Viviparidae (vgl. mit COI-Einzelgen-Phylogenie) und nicht innerhalb der Viviparinae. Die Bellamyinae waren hier ebenfalls deutlich abgegrenzt und ihre weitere Gliederung in zwei Unterkladen (A und B) wurde durch hohe Unterstützungswerte gestärkt.

In der COI-Einzelgen-Phylogenie (siehe Abb. 3.2 A.) zeigte sich für *Viviparus georgianus* ein ähnliches Ergebnis. *Viviparus georgianus* klasterte zusammen mit den anderen nordamerikanischen Vertretern *Campeloma* und *Lioplax*, allerdings ohne gute Unterstützungswerte. Auch in dieser Phylogenie war eine deutliche Unterstützung der Viviparinae als monophyletische Gruppe nicht eindeutig erkennbar. Die Gesamtheit der Bellamyinae wurde allein durch einen hohen BPP-Wert der BI-Analyse gestärkt. Innerhalb dieser Gruppe zeigten sich wiederum die zwei Unterkladen A und B. Des Weiteren wurden in der Phylogenie des COI-Datensatzes die Bellamyinae weiter in einzelne Gattungen (*Celetaia*, *Sinotaia*, *Taia*, *Neothauma*) aufgespalten.

Die Unterstützung für die Abgrenzung von Arten (*Angulyagra tricostata*, *Angulyagra polyzonata*) und Artengruppen (*Sinotaia* spp., *Bellamyia* spp., *Filopaludina* spp.) war durchgehend gut. Die jeweiligen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Gattungen wurden oftmals nur mit guten BPP-Werten in der BI-Analyse gestützt. Des Weiteren ergab sich die nahe Verwandtschaft der afrikanischen Gattungen (*Bellamyia*, *Neothauma*) ebenso wie die der australischen Vertreter (*Larina*, *Centrapala*, *Notopala*). Diese Phylogenie zeigte bereits eine sehr große Ähnlichkeit zu dem aus dem kombinierten Drei-Gen-Datensatz errechneten Stammbaum.

3.1.2.3 Phylogenie des kombinierten Datensatzes

Während in den Einzelgen-Analysen mehrfach polytome (nicht dichotom aufgelöste) Verzweigungen zu erkennen waren (siehe Abb. 3.2), zeigte die Phylogenie des zusammengesetzten Datensatzes (siehe Abb. 3.3), bestehend aus den Sequenzabschnitten der drei molekularen Marker, fast ausschließlich dichotome Aufspaltungen. Dadurch wurde sowohl eine Auflösung der verschiedenen Gattungen als auch innerhalb einer Gattung die Aufspaltung in einzelne Arten erreicht. Die gebildeten Gruppen wiesen des Weiteren deutlich bessere Unterstützungswerte (siehe Abb. 3.3) auf. Die aus den verschiedenen phylogenetischen Methoden (BI, ML, MP) errechneten Topologien des kombinierten Datensatzes ähnelten sich deutlich mehr als die der Einzelgen-Analysen.

Die klassische Einteilung in drei Unterfamilien, die auf anatomischen Unterschieden basiert, spiegelte sich in der Phylogenie des kombinierten Datensatzes wieder. Aus dieser Phylogenie gingen zwei gut unterstützte Hauptgruppen (Kladus A und Kladus B) hervor. Arten aus Europa (mit einer Ausnahme: *Rivularia auriculata* aus Asien) und Nordamerika, die den Unterfamilien Viviparinae und Lioplacinae zugeordnet werden, bildeten die gemeinsame Schwestergruppe (Kladus A) zur Unterfamilie Bellamyinae (Kladus B), die ausschließlich aus australischen, asiatischen und afrikanischen Vertretern zusammengesetzt war. Die Unterfamilien Lioplacinae und Viviparinae konnten laut den molekularen Daten ebenfalls deutlich voneinander abgegrenzt werden. Die Unterstützungswerte des Viviparinae-Komplexes waren sehr hoch, wohingegen die Lioplacinae nicht deutlich durch hohe Werte gestützt wurden. Der Viviparinae-Lioplacinae-Komplex wurde wiederum allein durch gute BPP-Werte aus der BI-Analyse unterstützt.

Im molekularen Stammbaum des Drei-Gen-Datensatzes bestätigte sich ebenfalls die Herausbildung des Schwesterverhältnisses der in Europa heimischen Vivipariden (*Viviparus*) mit der nur in China vorkommenden Art *Rivularia auriculata*. Somit konnte *Rivularia auriculata* als einziger Vertreter mit asiatischer Herkunft innerhalb des Viviparinae-Lioplacinae-Komplexes identifiziert werden.

Die Unterfamilie Bellamyinae erschien auch in diesem Stammbaum als monophyletische Gruppe und wurde in allen drei durchgeführten Analysen stark unterstützt. Innerhalb der Bellamyinae waren zwei klar voneinander getrennte Gruppen (Subkladus A und Subkladus B) zu erkennen. Die basalere Gruppe (Subkladus A) setzte sich

3 Ergebnisse

aus sechs Gattungen (*Mekongia*, *Cipangopaludina*, *Margarya*, *Celetaia*, *Angulyagra*, *Sinotaia*) mit vorwiegend guten Unterstützungswerten, sowohl zwischen als auch innerhalb der Gattungen (siehe Abb. 3.3), zusammen.

Die zweite Gruppe (Subkladus B) umfasste acht Gattungen (*Taia*, *Anulotaia*, *Trochotaia*, *Idiopoma*, *Neothauma*, *Bellamyia*, *Angulyagra*, *Filopaludina*) mit afrikanischer und asiatischer Herkunft und drei Gattungen (*Notopala*, *Centrapala*, *Larina*), die nur in Australien verbreitet sind.

Des Weiteren zeigte dieser Baum, dass innerhalb der Gattung *Filopaludina* die Inselarten eine Gruppe gebildet haben, was ebenfalls durch gute Unterstützungswerte belegt wurde (z. B. *Filopaludina javanica* von Sumatra und Java). Diese Inselarten grenzten sich vom molekulargenetischen Standpunkt aus deutlich von Arten ab, die auf dem Festland verbreitet sind. Eine gut abgegrenzte Gruppe innerhalb der Festlandarten bildeten Exemplare aus Indien (*Filopaludina bengalensis*), Laos und Myanmar (*Filopaludina doliaris*).

Eine weitere Gruppe, die in der Phylogenie deutlich abgegrenzt und durch hohe BPP- und ML-Bootstrap-Werte gestützt wurden, bestand aus den afrikanischen Vivipariden. Es zeigte sich ebenfalls, dass die nächsten Verwandten der afrikanischen Arten Vertreter von asiatischen Festlandformen (*Anulotaia*, *Trochotaia*, *Idiopoma*) sind. Die Beziehung der beiden in Afrika endemischen Gattungen *Bellamyia* und *Neothauma* konnte nicht aufgelöst werden (polytome Verzweigung). Dennoch ist ersichtlich, dass die Gattung *Bellamyia* ein Monophylum darstellt. Allerdings wurde dieses Ergebnis nur mäßig gut allein durch den BPP-Wert gestützt.

Die Verwandtschaft der in Australien vorkommenden Gattungen (*Notopala*, *Centrapala*, *Larina*) konnte in keiner der hier durchgeführten Berechnungen dichotom aufgelöst werden. Allerdings bildeten sie in der COI-Einzelgen-Phylogenie zusammen mit *Angulyagra polyzonata* einen durch den BPP-Wert gut unterstützten Komplex, der auf nahe verwandtschaftliche Beziehungen schließen lässt.

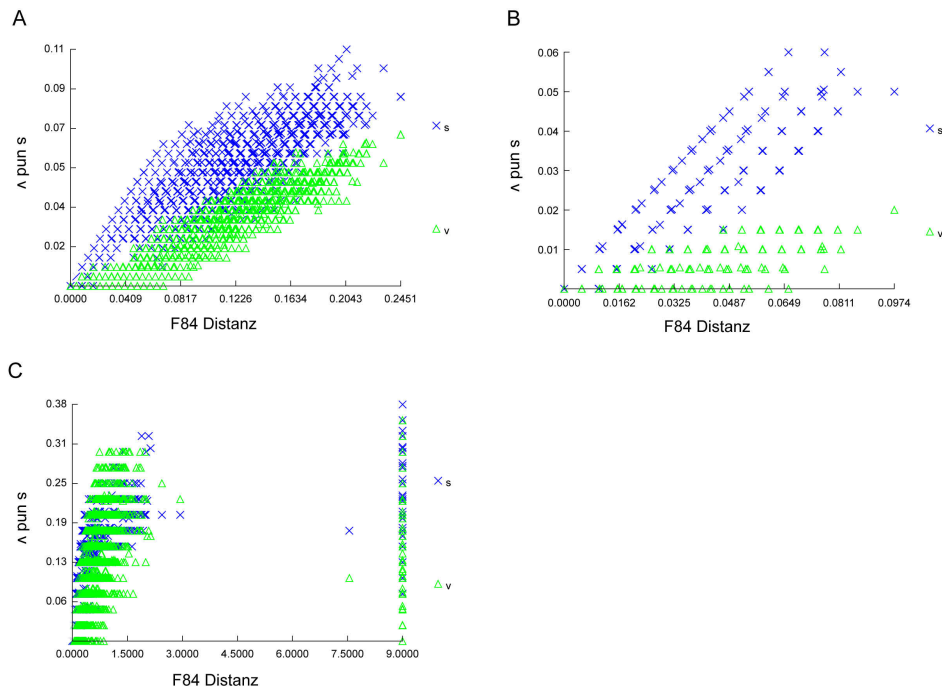
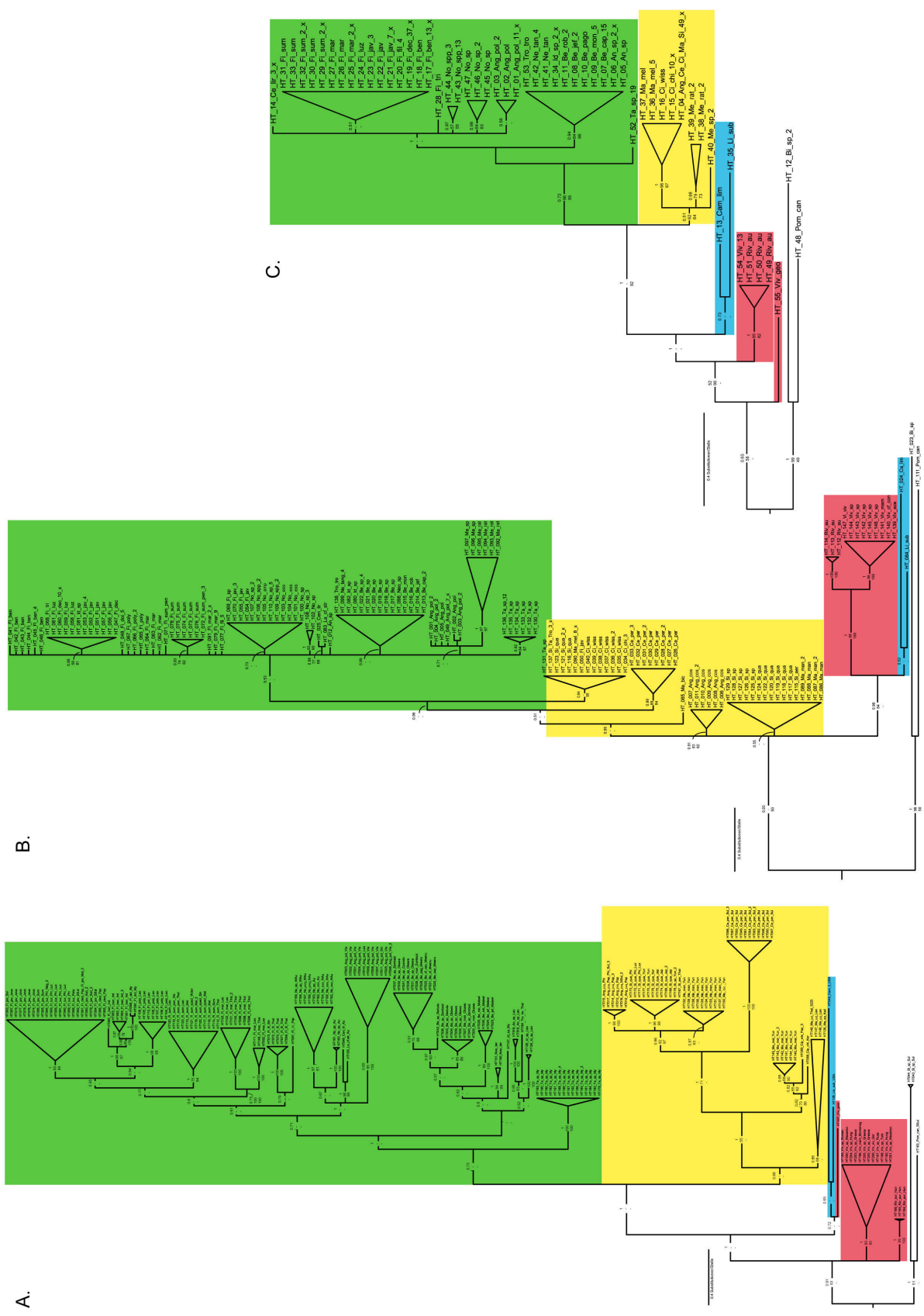


Abbildung 3.1. Streudiagramme von Substitutionen (Translationen und Transversionen) versus genetischer Distanz von COI unter Verwendung des mit MrModelTest errechneten Substitutionsmodells (F84). Translationen (s) und Transversionen (v). Berücksichtigung: A. aller Codon-Positionen. B. nur 1. und 2. Codon-Position. C. nur 3. Codon-Position.

Abbildung 3.2. Abbildung siehe nächste Seite. Bayesian Inference-Phylogramme der Einzelgen-Datensätze. **A.** COI-Haplotypen-Datensatz. **B.** 28S-Haplotypen-Datensatz. **C.** H3-Haplotypen-Datensatz. Nummern an den Ästen geben Unterstützungswerte an. Von oben nach unten: Bayesian posterior probabilities (BPP), ML-Bootstrap-Wert, MP-Bootstrap-Wert. Nur Werte >0.5 BPP und >50% sind angegeben ("-" = keine Unterstützung). Die farbige Hinterlegung der Sequenzen zeigt die Zuordnung zu den Unterfamilien an (rot: Viviparinae; blau: Lioplacinae; gelb/grün: Subkladus-A bzw. Subkladus-B der Bellamyinae). Die Proben sind wie folgt beschriftet: HT(Haplotyp)_Haplotyp-Nummer_Artname_Seqenz-Anzahl_x (aus verschiedenen Regionen).



A.

B.

C.

Abbildung 3.2. Siehe vorherige Seite.

3.1.2.4 Polyphyletisch erscheinende Gattungen

Die Gattungen *Angulyagra* und *Margarya* bildeten weder in den aus den Einzelgen-Datensätzen wie auch aus dem kombinierten Datensatz resultierenden Stammbäumen monophyletische Gruppen. Die Gattung *Angulyagra* erschien innerhalb der Bellamyinae sowohl im Subkladus A (*Angulyagra costata*) als auch im Subkladus B (*Angulyagra polyzonata*).

Eine weitere Gattung, die in den errechneten Phylogenien kein Monophylum bildete, war *Margarya*. Die hier untersuchten Arten *Margarya melanioides* und *Margarya mansuyi* (inklusive *Margarya bicostata*) scheinen ebenfalls in keiner näheren verwandtschaftlichen Verbindung zueinander zu stehen, da sie in den Phylogenien, bei denen eine höhere Auflösung bis auf Gattungsebene erreicht werden konnte (Drei-Gen-Datensatz, COI- und 28S-Datensatz), an verschiedenen Ästen innerhalb des Subkladus A erschienen. Sowohl innerhalb der COI-Einzelgen-Phylogenie, als auch für den kombinierten Datensatz wurden mit hohen Unterstützungswerten als nächste Verwandte von *Margarya melanioides* Arten der Gattung *Cipangopaludina* ermittelt. *Margarya mansuyi* hingegen erschien in den betreffenden Phylogenien gut unterstützt innerhalb eines Komplexes aus *Sinotaia* spp. und *Angulyagra costata*.

3.1.2.5 Unterschiede in den Topologien

Bei einigen Gattungen wurden topologische Unterschiede zwischen der Drei-Gen-Analyse und den im nächsten Abschnitt besprochenen molekulare Uhr-Analysen (BEAST-Analysen) sichtbar. Für die Durchführung von BEAST-Analysen waren keine Polytomien innerhalb der Phylogenie erlaubt. Somit wurden durch das hier verwendete Programm BEAST v.1.6.2 (Drummond und Rambaut, 2007) alle Gruppen, die in einer Bayesian Inference-Analyse ohne Annahme einer molekularen Uhr aufgrund ihrer schwachen Unterstützungswerte polytom (unaufgelöst) geblieben wären, weiter zu Dichotomien aufgespalten. Dies betrifft zwei Gruppen innerhalb der Vivipariden-Phylogenie, zum einen verschiedene Gattungen aus Australien (*Notopala*, *Centrapala*, *Larina*), zum anderen Vertreter aller afrikanischen Taxa (*Bellamya* spp. und der monotypischen Gattung *Neothauma*).

Abbildung 3.3. Abbildung siehe nächste Seite. Bayesian Inference-Phylogramm des kombinierten Datensatzes (COI, 28S, H3). Nummern an den Ästen geben Unterstützungswerte an. Von oben nach unten: Bayesian posterior probabilities (BPP), ML-Bootstrap-Wert, MP-Bootstrap-Wert. Nur Werte >0.5 BPP und >50% sind angegeben ("-" = keine Unterstützung). Farben markieren verschiedene Gattungen (n=20).

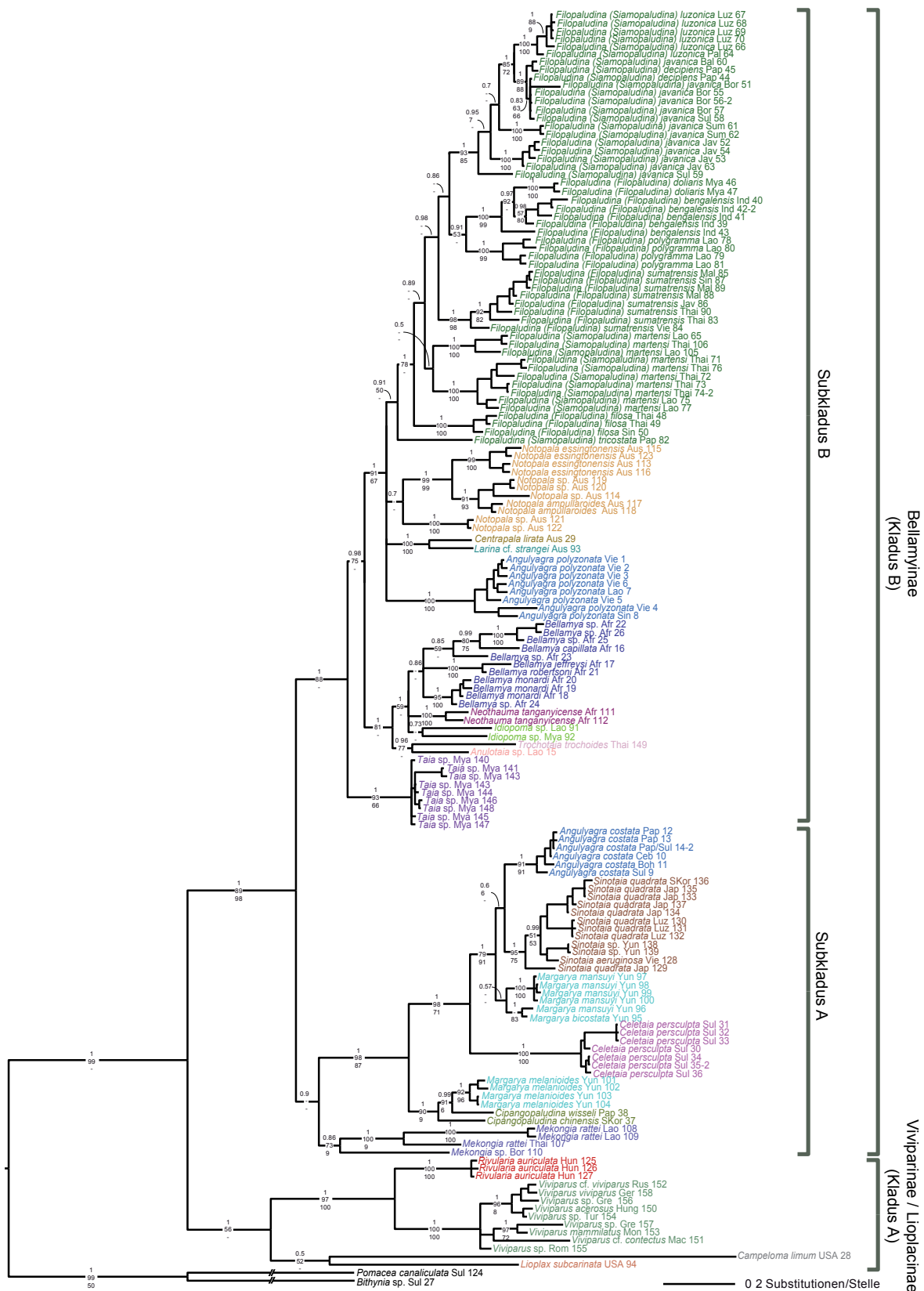


Abbildung 3.3. Siehe vorherige Seite.

3.1.3 Diversifikation durch die Zeit mittels Fossil-Kalibrierung

Als Grundlage für die durchgeführten molekulare Uhr-Analysen diente erneut der kombinierte Drei-Gen-Datensatz. Im Gegensatz zur Topologie der BI-Analyse des kombinierten Datensets, bei der Polytomien erlaubt waren und auch auftraten, zeigten die Topologien der molekularen Uhr-Analysen (BEAST-Analysen) keine Polytomien (siehe Absatz: Unterschiede in den Topologien). Allerdings kam es dadurch vereinzelt zu veränderten Lagebeziehungen von nicht gut unterstützten Ästen (z. B. *Filopaludina tricostata*).

Es wurden vier verschiedene BEAST-Analysen (A bis D) durchgeführt, bei denen unterschiedliche Zusammensetzungen der Kalibrierungspunkte überprüft wurden (siehe Tab. 3.1).

Durch die unterschiedliche Anzahl einbezogener Fossilien ergaben sich für die einzelnen Analysen meist nur geringe Unterschiede zwischen den Datierungen verschiedener Abspaltungseignisse. Allerdings traten deutliche Veränderungen für das Alter einiger Knotenpunkte (*2 Aufspaltung in Viviparinae/Lioplacinae; *4 Aufspaltung der Bellamyinae in Subkladen) für die Analysen auf, die das aus Nordamerika stammende Fossil (*Campeloma harlowtonensis*) enthielten. Durch die Einbeziehung dieses sehr alten Fossils (121-112 mya) veränderten sich die Datierungen für die Abspaltung der Gruppe Viviparinae und Lioplacinae deutlich (siehe Tab. 3.1).

Die in den vier Analysen erhaltenen Mittelwerte (95% HPD; highest posterior density) des Alters der im speziellen besprochenen Knotenpunkte (*1-*11) wurden in der Tabelle 3.1 zusammengefasst. Im weiteren Verlauf wird die Analyse genauer besprochen, die alle fünf Kalibrierungspunkte (BEAST-Analyse A) enthielt (siehe Abb. 3.4). Die Phylogramme der Kalibrierungen B, C und D werden zu Vergleichszwecken im Anhang abgebildet.

Abbildung 3.4. Abbildung siehe nächste Seite. Molekulare Uhr-Analyse mit fünf Fossil-Kalibrierungspunkten. KP1. *Viviparus langtonensis* (174-166 mya). KP2. *Campeloma harlowtonensis* (121-112 mya). KP3. *Bellamyia* sp. (20-18,5 mya). KP4. *Neothauma hattinghi* (11-10 mya). KP5. *Margarya* sp. (11 mya). Balken zeigen Konfidenzintervalle an. Werte an den Knotenpunkten geben errechnetes Alter an. Werte an Ästen sind Unterstützungswerte (posterior probability). Nur Werte >0.5 BPP sind angegeben.

Kalibrierungspunkte

- KP1 : (166-174 mya) *Viviparus langtonensis*
- KP2 : (112-121 mya) *Campeloma harlowtonensis*
- KP3 : (18,5-20 mya) *Bellamyia unicolor*
- KP4 : (10-11 mya) *Neothauma hattinghi*
- KP5 : (11 mya) *Margarya* sp.

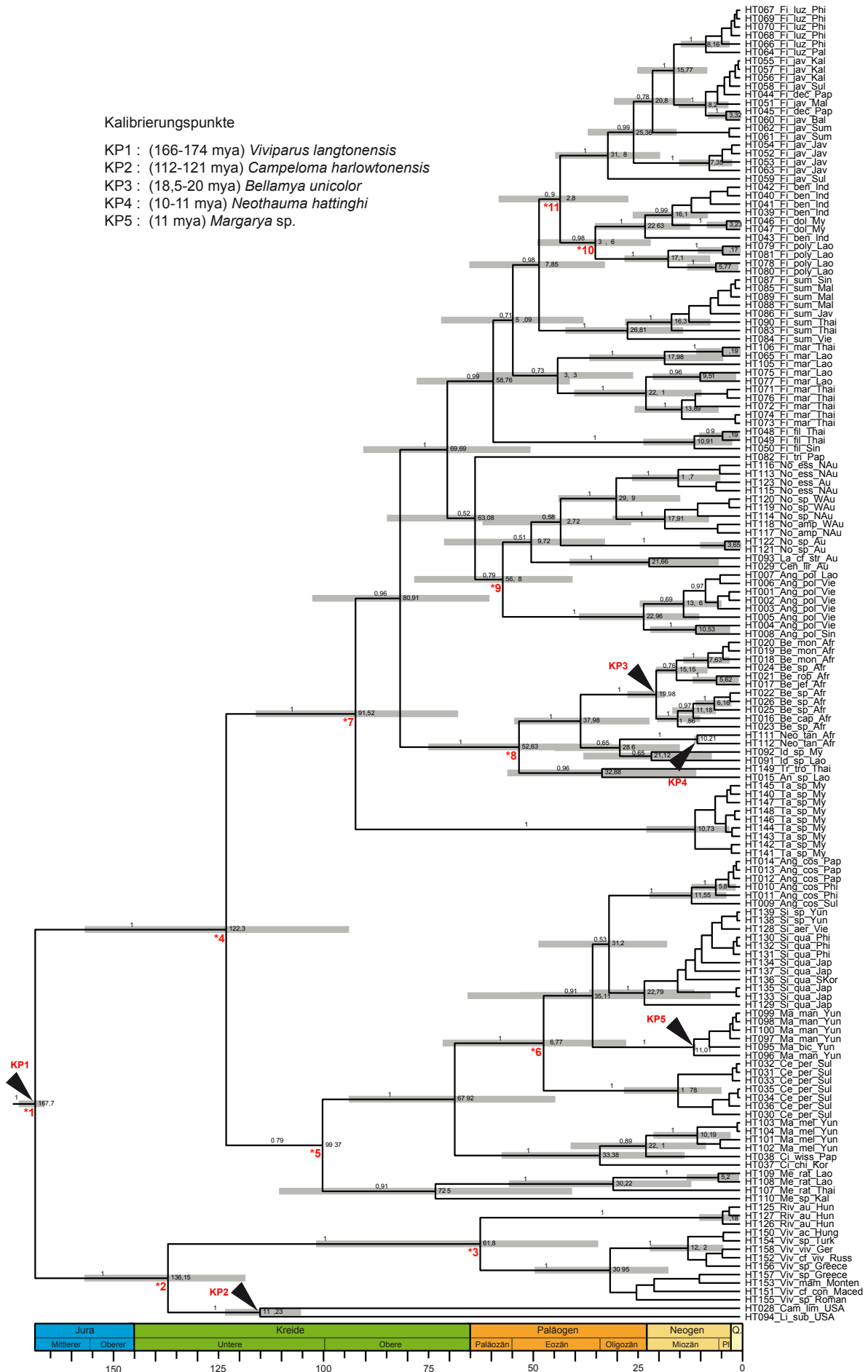


Abbildung 3.4. Siehe vorherige Seite.

Tabelle 3.1. Vergleich des ermittelten Alters der im Text besprochenen Knotenpunkte bezogen auf die jeweilig verwendeten Fossilkalibrierungen der BEAST-Analysen A bis D.

Knoten	Kommentar	Mittelwert des Alters des Knotens in Mio. Jahre (mya) [95% HPD (highest posterior density)]			
		BEAST A	BEAST B	BEAST C	BEAST D
*1	Alter der Familie Viviparidae	167,74 [166,03-171,39]	167,62 [166,03-170,76]	167,46 [166,02-170,33]	167,41 [166,04-170,17]
*2	Aufspaltung in Viviparinae und Lioplacinae	136,15 [118,23-155,79]	135,92 [117,57-156,18]	96,75 [55,59-137,43]	94,45 [56,23-141,72]
*3	Aufspaltung in europ. und asiat. Viviparinae	61,84 [34,27-100,63]	65,04 [29,52-102,41]	47,59 [25,86-74,32]	45,99 [22,48-75,09]
*4	Aufspaltung der Bellamyinae in Subkladen	122,3 [93,56-155,71]	121,35 [90,38-150,22]	108,63 [76,07-141,00]	108,37 [73,86-144,61]
*5	Diversifikation von Subkladus A (Minimum Alter)	99,37 [70,95-128,04]	98,33 [68,23-132,88]	85,02 [55,51-117,04]	86,01 [55,05-117,59]
*6	MRCA kolonisiert Sulawesi	46,77 [27,6-70,52]	45,7 [28,41-66,23]	40,61 [22,43-61,65]	40,32 [24,34-57,25]
*7	Diversifikation des Subkladus B (Minimum Alter)	91,52 [67,61-114,98]	91,52 [66,08-116,24]	80,18 [52,59-110,70]	78,12 [52,90-103,81]
*8	MRCA kolonisiert Afrika	52,63 [31,00-73,94]	55,08 [33,22-78,73]	46,87 [27,84-66,75]	46,09 [27,79-66,64]
*9	MRCA kolonisiert Australien	56,48 [40,37-77,30]	56,16 [36,66-74,65]	48,57 [29,52-67,42]	47,58 [31,48-63,91]
*10	MRCA kolonisiert Indien	34,46 [21,78-48,01]	33,28 [21,43-48,28]	29,33 [17,56-45,18]	29,59 [18,02-41,52]
*11	MRCA kolonisiert das Gebiet der Sunda Inseln	42,84 [27,09-57,21]	41,3 [30,19-56,07]	35,8 [22,11-50,69]	35,83 [23,78-50,09]

In BEAST-Analyse A verwendete Fossilien: *Viviparus*, *Campeloma*, *Bellamyia*, *Margarya*, *Neothauma*.

In BEAST-Analyse B verwendete Fossilien: *Viviparus*, *Campeloma*, *Bellamyia*, *Margarya*.

In BEAST-Analyse C verwendete Fossilien: *Viviparus*, *Bellamyia*, *Margarya*, *Neothauma*.

In BEAST-Analyse D verwendete Fossilien: *Viviparus*, *Bellamyia*, *Margarya*.

3.1.4 Diversifikation durch den Raum – Rekonstruktion von Ursprungsgebieten

Die Ergebnisse der molekularen Uhr-Analyse wurden mit einem sogenannten “character mapping“ kombiniert, um paleogeographische Hypothesen über Vikarianz (Trennung von Artengruppen aufgrund von geologischen Ereignissen) und Dispersal (bspw. Long-Distance-Dispersal oder Ausbreitung über Stepping-Stones) zu testen und um Muster über die weltweite Verbreitung der Vivipariden aufzudecken. Durch unterschiedliche Analyse-Methoden (Ancestral-Area-Rekonstruktion [AAR] mit Mesquite, Dispersal-Extinction-Cladogenesis-Modell [DEC] mit Lagrange) konnten Ursprungsgebiete verschiedener Linien identifiziert werden (siehe Abb. 3.5). Die für die Analyse mit Mesquite verwendeten Merkmalsausprägungen der einzelnen Haplotypen sind der Tabelle 3.2 unter A zu entnehmen.

In der durchgeführten Analyse zur Rekonstruktion der “ancestral states“ mit Mesquite (Likelihood- und Parsimony-Algorithmus) konnten für einzelne Aufspaltungsereignisse (Knotenpunkte) keine eindeutigen Ursprungsgebiete (gestrichelte Äste) zugeordnet werden. Das gilt im Besonderen für alle basalen Linien und die Komplexe der afrikanischen, australischen und indischen Arten.

Das Alter der gesamten Familie Viviparidae wird in dieser Untersuchung bereits durch den ersten Kalibrierungspunkt (siehe Abb. 3.5, *1, KP1) festgelegt. Hierbei handelt es sich um *Viviparus langtonensis* (siehe Tab. 2.4), ein Fossil, welches als ältester bekannter Vertreter der Viviparidae angesehen wird. Dieses Fossil stammt aus dem mittleren Jura und wurde auf ein Alter von 166-174 mya datiert. Dabei konnte bei keiner der hier durchgeführten Analyse-Methoden eine eindeutige Aussage über das Ursprungsgebiet der Familie der Viviparidae getroffen werden. Während das DEC-Modell mit 75% einen ostasiatischen Ursprung errechnete, resultierte aus der AAR mit Mesquite eine 38%ige Wahrscheinlichkeit für eine indochinesische Herkunft, gefolgt von Nordamerika (20%) und Ostasien (12%). Da die ältesten bekannten Fossilien der Viviparidae aus Europa stammen, kann man demnach allgemein annehmen, dass der Ursprung dieser Familie in Laurasien zu finden ist, da zu diesem Zeitpunkt (mittlerer Jura) das heutige Europa noch mit Asien und Nordamerika verbunden waren und sich Laurasien langsam von Gondwana löste (siehe Kapitel Diskussion). Bis in die Untere Kreide hinein bildeten sich in Laurasien zwei Hauptlinien heraus, zum einen die Viviparinae und Lioplacinae, zum anderen die Bellamyinae (siehe Abb. 3.5 *2, Konfidenzintervall: 118,23-155,79). Die Aufspaltung der nordamerikanischen Linie mit den Gattungen *Lioplax* und *Campeloma* und der europäisch-asiatischen Linie (*Viviparus* und *Rivularia*) korreliert mit der Öffnung des Atlantischen Ozeans. Aufgrund dieses lang zurückliegenden Vikarianz-Ereignisses breitete sich eine Linie weiter über Nordamerika aus, die andere hatte ihren Ausbreitungsschwerpunkt weiterhin in Eurasien.

Die Ermittlung der Herkunft des letzten gemeinsamen Vorfahren (MRCA: most recent common ancestor) dieser beiden Linien fiel nicht eindeutig aus. Die AAR mit Mesquite ermittelte Nordamerika mit 36% als Ursprungsgebiet, gefolgt von Indochina (19%), Europa (13%) und Ostasien (12%). Das DEC-Modell wiederum berechnete eine ostasiatische Herkunft des MRCA.

Die Aufspaltung der gemeinsamen Linie von *Viviparus* und *Rivularia* erfolgte laut BEAST-Analyse zwischen der Oberen Kreide und dem Ende des Eozäns (siehe Abb. 3.5 *3, Konfidenzintervall: 34,27-100,63).

Die Aufspaltung der nordamerikanischen Linie der Gattungen *Lioplax* und *Campe-loma* wurde in dieser Untersuchung durch den zweiten Kalibrierungspunkt (siehe Abb. 3.5, *2, KP2) terminiert, den das älteste bekannte Fossil der Gattung *Campe-loma* (*Campe-loma harlowtonensis*) mit einem geschätzten Alter von 112-121 mya darstellt. Weitere Fossilien der Gattung *Campe-loma*, die gleichalt oder jünge-ren Ursprungs sind, sind ebenfalls bekannt. Die Platzierung am Knotenpunkt des *Campe-loma-Lioplax*-Astes in der Phylogenie muss jedoch kritisch betrachtet werden. Da keine Sequenzen weiterer Proben zur Verfügung standen, konnte dieses Fossil nur an den Knotenpunkt der Aufspaltung beider Gattungen positioniert werden. Aller-dings ist die Unterscheidung von fossilen Vivipariden dieser Gattungen sehr schwer, wenn nicht sogar oft unmöglich, weil sie auch in gleichen Gebieten verbreitet waren (Unterscheidungsmerkmale: Form des Operculums, Form der Apertur).

Über den Zeitpunkt der Aufspaltung von europäischen und nordamerikanischen Viviparinae (vgl. mit COI- und H3-Einzelgen-Analysen der Abb. 3.2) konnte keine Aussage getroffen werden, da kein vollständiger Datensatz aus allen drei untersuch-ten Genen eines Vertreters der Gattung *Viviparus* (*V. georgianus*) vorlag und somit diese Linie nicht in die BEAST-Analyse eingeschlossen werden konnte.

Die Diversifikation der Bellamyinae begann in der Kreide vor circa 122 mya (siehe Abb. 3.5 *4, Konfidenzintervall: 93,56-155,71) mit ihrer ersten Aufspaltung in zwei große Gruppen (Subkladus A und B). Auch hier konnten keine genauen Aussagen über die Region ihrer Entstehung getroffen werden.

Im Paläogen schritt die Kolonisierung der asiatischen und indochinesischen Region durch die Bellamyinae weiter voran. Eine Linie (Subkladus A) breitete sich weiter über Ostasien aus und etablierte sich in diesem Gebiet mit den Gattungen *Cipango-paludina*, *Margarya* und *Sinotaia*. Bis zum Oligozän bzw. Miozän besiedelten diese Linien Neuguinea (*Cipangopaludina*, *Angulyagra*), die Philippinen (*Angulyagra*, *Si-notaia*), Indochina (*Sinotaia*) und die Wallacea-Region (*Celetaia*, *Angulyagra*). Die Besiedlung des Sundalands von Indochina aus konnte für Vertreter des Subkladus A (MRCA der Gattung *Mekongia*) einmalig für die Obere Kreide bzw. das Paläogen nachgewiesen werden. Allerdings führte die Rekonstruktion des Ursprungsgebietes auch hier zu keiner eindeutigen Aussage.

Der Subkladus B hatte laut beiden Analyse-Methoden seinen Ursprung in Indochi-na. Diese Linie breitete sich in der Oberen Kreide (siehe Abb. 3.5 *7) weiter über Indochina aus und kolonisierte ab dem Paläogen Indien, Sundaland, die Philippinen, die Wallacea-Region, Neuguinea und auch andere Kontinente, wie etwa Afrika und Australien (siehe Abb. 3.5 *8 und *9).

Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigten ebenfalls, dass Indien von Vivipari-den einmalig durch eine Linie indochinesischer Herkunft im Eozän/Oligozän/Miozän (siehe Abb. 3.5 *10, Konfidenzintervall: 12,44-34,33) besiedelt wurde und dass es eine Rückbesiedlung Indonesiens von Indien aus im Miozän (siehe Abb. 3.5, Konfi-

3 Ergebnisse

denzintervall: 8,15-25,31) durch *Filopaludina doliaris* gegeben haben muss.

Die Besiedlung Sundalands durch Vertreter des Subkladus B konnte in dieser Untersuchung mehrmals nachgewiesen werden. Alle Kolonisationen gingen von Linien mit indochinesischem Ursprung aus. Die früheste Besiedlung Sundalands durch den Subkladus B (*Filopaludina javanica*) fand während des Eozän/Oligozän (siehe Abb. 3.5 *11, Konfidenzintervall: 19,55-43,76) statt. Im Neogen ereigneten sich weitere Kolonisationen durch Vertreter der Gattungen *Angulyagra* und *Filopaludina*. Vertreter der Gattung *Filopaludina*, die während des Oligozäns in Sundaland vorkamen, breiteten sich bis ins Pliozän hinein weiter aus und kolonisierten dadurch die Philippinen, die Wallacea-Region und Neuguinea.

Sulawesi, als Vertreter der Wallacea-Region, wurde mehrere Male durch verschiedene Gattungen besiedelt, das erste Mal bereits während des Paläogen durch eine Linie aus der sich die endemische Gattung *Celetaia* (siehe Abb. 3.5 *6, Subkladus A, Konfidenzintervall: 27,6-70,52) entwickelte. Ebenfalls im Paläogen kam es zu einer weiteren Kolonisierung Sulawesis durch die Gattung *Filopaludina* die dem Subkladus B zugehörig ist.

Abbildung 3.5. Abbildung siehe nächste Seite. Ancestral State-Rekonstruktion der ursprünglichen Verbreitungsgebiete auf Grundlage der BEAST-Analyse A. KP bezeichnet den Kalibrierungspunkt. Wahrscheinlicher Zustand (Herkunft) des letzten gemeinsamen Vorfahren gekennzeichnet durch den Farbcode der Kreisdiagramme (Mesquite-Analyse) bzw. der Quadrate (Lagrange-Analyse). Zahlen mit Sternchen verweisen auf Textpassagen. Große geotektonische und klimatische Ereignisse: A - Meeresspiegelschwankungen, B - Abtrennung der Großen Sunda-Inseln sowie Indo-Ganges-Ebene oberhalb des Meeresspiegels, C - Öffnung der Straße von Makassar, D - Indien-Asien-Kontakt mit daraus resultierender Himalaja-Auffaltung, E - Nordatlantik-Öffnung, F - Abtrennung Indiens von Madagaskar.

Kalibrierungspunkte

- KP1 : (166-174 mya) *Viviparus langtonensis*
- KP2 : (112-121 mya) *Campeloma harlowtonensis*
- KP3 : (18,5-20 mya) *Bellamyia unicolor*
- KP4 : (10-11 mya) *Neothauma hattinghi*
- KP5 : (11 mya) *Margarya* sp.

- nicht eindeutig in Likelihood- / Parsimony-Analyse
- - - - nicht eindeutig in Parsimony-Analyse
- - - - nicht eindeutig in Likelihood-Analyse
- Australien (inkl. Neuguinea)
- Nordamerika
- Philippinen
- Sundaland
- Indochina
- Wallacea
- Ostasien
- Europa
- Indien
- Afrika

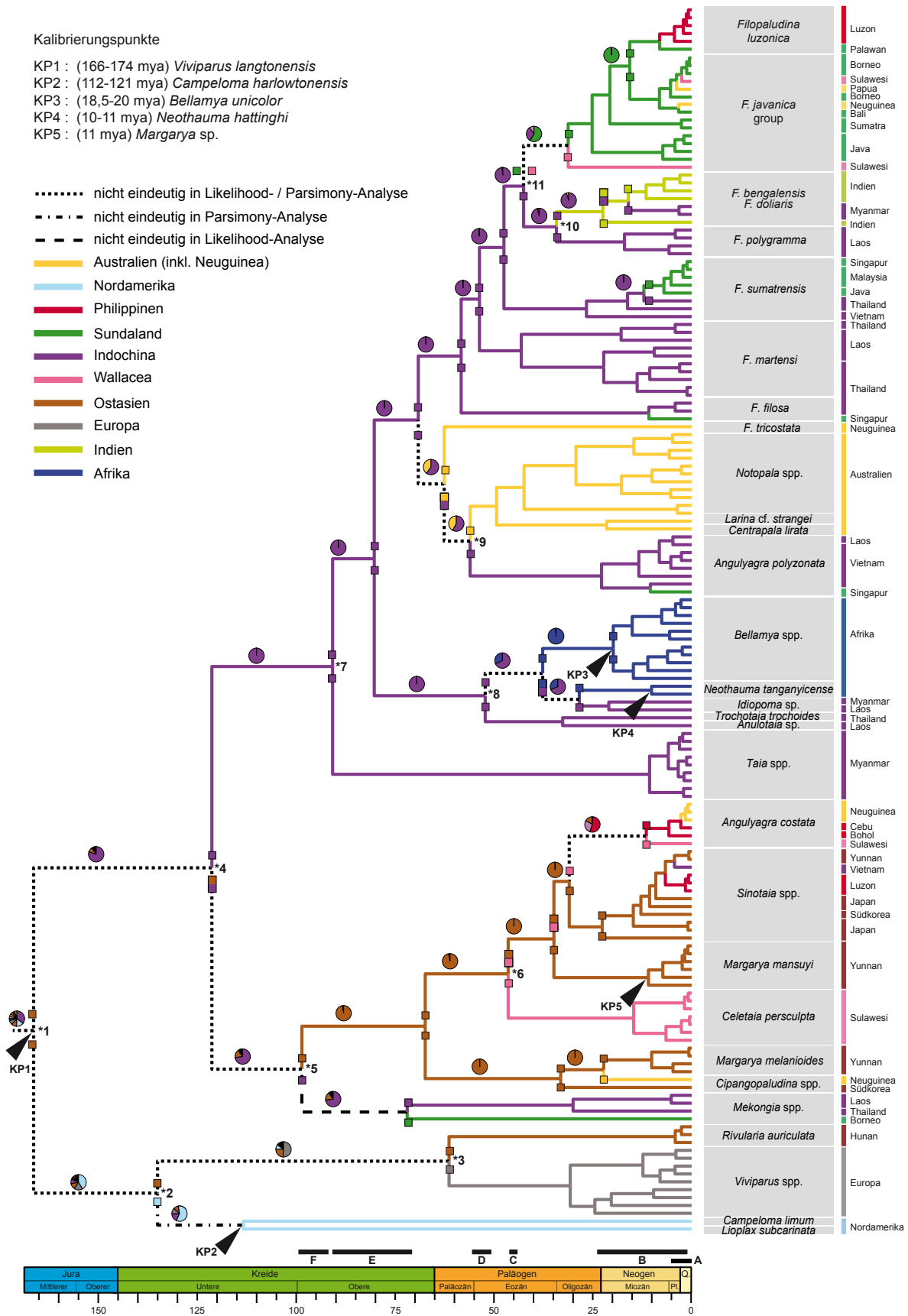


Abbildung 3.5. Siehe vorherige Seite.

Tabelle 3.2. Merkmalszustände der Haplotypen des Drei-Gen-Datensatzes betreffend A: des Verbreitungsgebietes (0-Australien inkl. Neuguinea, 1-Afrika, 2-Wallacea (Sulawesi), 3-Indochina (Myanmar, Thailand, Laos, Vietnam), 4-Sundaland (Singapur, Malaysia, Borneo, Java, Sumatra, Bali, Palawan), 5-Indien, 6-Ostasien (China, Süd-Korea, Japan), 7-Europa, 8-Nordamerika), B: der Skulpturierung (0-glatte Schale, 1-leicht skulpturiert (Kiele), 2-stark skulpturiert (Rippen), 3-stark skulpturiert (Knötchen)) und C: der Farbbänderung (0-keine Farbbänder, 1-Farbbänder stark ausgebildet auf glatter Schale, 2-Farbbänder stark ausgebildet auf skulpturierter Schale, 3-bis zu drei blass ausgebildete Farbbänder) der Schale. Die Zustände der als Außengruppe verwendeten Haplotypen bleiben unmarkiert (x).

HT-Nr.	A	B	C	HT-Nr.	A	B	C	HT-Nr.	A	B	C	HT-Nr.	A	B	C
HT001	3	1	2	HT041	5	0	1	HT081	3	0	1	HT121	0	0	0
HT002	3	1	2	HT042	5	0	1	HT082	0	1	0	HT122	0	0	0
HT003	3	1	2	HT043	5	0	1	HT083	3	0	1	HT123	0	0	1
HT004	3	1	2	HT044	0	0	0	HT084	3	0	1	HT124	x	x	x
HT005	3	1	2	HT045	0	0	0	HT085	4	0	1	HT125	6	0	0
HT006	3	1	2	HT046	3	0	1	HT086	4	0	1	HT126	6	0	0
HT007	3	1	2	HT047	3	0	1	HT087	4	0	1	HT127	6	0	0
HT008	4	1	2	HT048	3	0	1	HT088	4	0	1	HT128	3	0	0
HT009	2	1	0	HT049	3	0	1	HT089	4	0	1	HT129	6	0	0
HT010	9	1	0	HT050	4	0	1	HT090	3	0	1	HT130	9	0	0
HT011	9	0	0	HT051	4	0	0	HT091	3	0	0	HT131	9	0	0
HT012	0	1	0	HT052	4	0	0	HT092	3	0	0	HT132	9	0	0
HT013	0	1	0	HT053	4	0	0	HT093	0	0	0	HT133	6	0	0
HT014	0	1	0	HT054	4	0	0	HT094	8	0	0	HT134	6	0	0
HT015	3	1	0	HT055	4	0	0	HT095	6	2	0	HT135	6	0	0
HT016	1	0	0	HT056	4	0	0	HT096	6	2	0	HT136	6	0	0
HT017	1	0	0	HT057	4	0	0	HT097	6	2	0	HT137	6	0	0
HT018	1	0	0	HT058	2	0	0	HT098	6	2	0	HT138	6	1	0
HT019	1	0	0	HT059	2	0	0	HT099	6	2	0	HT139	6	1	0
HT020	1	0	0	HT060	4	0	0	HT100	6	2	0	HT140	3	3	2
HT021	1	0	0	HT061	4	0	0	HT101	6	3	0	HT141	3	3	2
HT022	1	0	0	HT062	4	0	0	HT102	6	3	0	HT142	3	3	2
HT023	1	0	0	HT063	4	0	0	HT103	6	3	0	HT143	3	3	2
HT024	1	0	0	HT064	4	1	0	HT104	6	3	0	HT144	3	3	2
HT025	1	0	0	HT065	3	1	0	HT105	3	1	0	HT145	3	3	2
HT026	1	0	0	HT066	9	1	0	HT106	3	1	0	HT146	3	3	2
HT027	x	x	x	HT067	9	1	0	HT107	3	0	0	HT147	3	3	2
HT028	8	0	0	HT068	9	1	0	HT108	3	0	1	HT148	3	3	2
HT029	0	1	0	HT069	9	1	0	HT109	3	0	0	HT149	3	1	0
HT030	2	2	0	HT070	9	1	0	HT110	4	0	0	HT150	7	0	3
HT031	2	2	0	HT071	3	1	0	HT111	1	0	3	HT151	7	0	3
HT032	2	2	0	HT072	3	1	0	HT112	1	0	3	HT152	7	0	3
HT033	2	2	0	HT073	3	1	0	HT113	0	0	1	HT153	7	0	3
HT034	2	2	0	HT074	3	1	0	HT114	0	0	0	HT154	7	0	3
HT035	2	2	0	HT075	3	1	0	HT115	0	0	1	HT155	7	0	3
HT036	2	2	0	HT076	3	1	0	HT116	0	0	1	HT156	7	0	3
HT037	6	0	0	HT077	3	1	0	HT117	0	0	0	HT157	7	0	3
HT038	0	0	0	HT078	3	0	1	HT118	0	0	0	HT158	7	0	3
HT039	5	0	1	HT079	3	0	1	HT119	0	0	0				
HT040	5	0	1	HT080	3	0	1	HT120	0	0	0				

3.2 Evolution der Schale

Um innerhalb der Viviparidae nach möglichen Mustern in der Ausprägung der Schalen zu suchen, wurde eine Matrix für unterschiedliche Schalenparameter, wie verschieden stark ausgeprägte spiralförmige Farbbänder und unterschiedliche Skulpturen der Schalenoberfläche, erstellt. Somit konnten durch Verwendung dieser Matrix in Mesquite verschiedene Ancestral State-Rekonstruktionen durchgeführt werden (siehe Abb. 3.6). Die für die Analyse mit Mesquite verwendeten Merkmalsausprägungen der Haplotypen (Schalenmerkmale: B für die Schalenkulpturierung und C für die Bänderung der Schale) sind der Tabelle 3.2 unter B und C zu entnehmen.

In beiden Rekonstruktionen zeigte sich, dass nicht in allen Fällen ein eindeutiges Ergebnis über Schalenbeschaffenheit des direkten Vorfahrens (mit oder ohne Farbbänder bzw. Skulpturierung) erzielt werden konnte (gestrichelte Linien, Kreisdiagramme). Des Weiteren wurde deutlich, dass sich bei den Vivipariden entweder Schalen mit Skulpturierung oder mit Farbbändern entwickelt haben. Es gibt also entweder glatte Schalen mit spiralförmig verlaufenden Farbbändern verschiedener Anzahl, oder einfarbige, dafür aber skulpturierte Schalen, bis auf zwei Ausnahmen: *Taia* spp. und *Angulyagra polyzonata* (siehe Abb. 3.6 Nr.13 und 19), bei denen die Schalen sowohl durch Farbbänder als auch durch eine Skulpturierung gekennzeichnet waren. Die Ausbildung von Farbbändern, egal welcher Art, ging aus Vorfahren mit einfarbiger Schale hervor. Das Auftreten dieser Bänder stellte sich nicht immer als gattungsspezifisches Merkmal heraus, sondern ihr Vorhandensein wechselte auch innerhalb einer Gattung zwischen den Arten (vgl. hierzu *Notopala*, *Mekongia*, *Filopaludina*). Innerhalb einer Art variierten die Farbbänder in ihrer Intensität. Es war ersichtlich, dass sich laut den hier erhaltenen Untersuchungsergebnissen die Farbbänder innerhalb der Gattung *Filopaludina* mehrmals entwickelten bzw. dass dieses Merkmal auch wieder verloren ging.

Innerhalb der Bellamyinae haben sich in mindestens acht Fällen Schalen mit skulpturierter Oberfläche in Form von leicht ausgeprägten Graten oder Kielen unabhängig voneinander entwickelt. Schalen mit extrem skulpturierter Oberfläche, wie etwa Knötchen oder stark ausgeprägten Graten und Rillen, erschienen ebenfalls mehrmals in der Phylogenie, wie beispielsweise bei den Gattungen *Celetaia*, *Margarya* oder *Taia*. Darunter entstanden Schalen mit Knötchenskulptur zwei Mal parallel, einmal innerhalb der Subklade A (*Margarya melanioides*) und ein zweites Mal innerhalb der Subklade B (*Taia* spp.). Arten mit einer durch die Ausprägung starker Rillen charakterisierten Schalenoberfläche waren nur innerhalb der Subklade A (*Celetaia persculpta*, *Margarya melanioides*) zu finden. Der hier durchgeführten Analyse zufolge gingen diese mit hoher Wahrscheinlichkeit aus undifferenzierten Formen, also Vorfahren mit glatter nicht-skulpturierter Schale hervor.

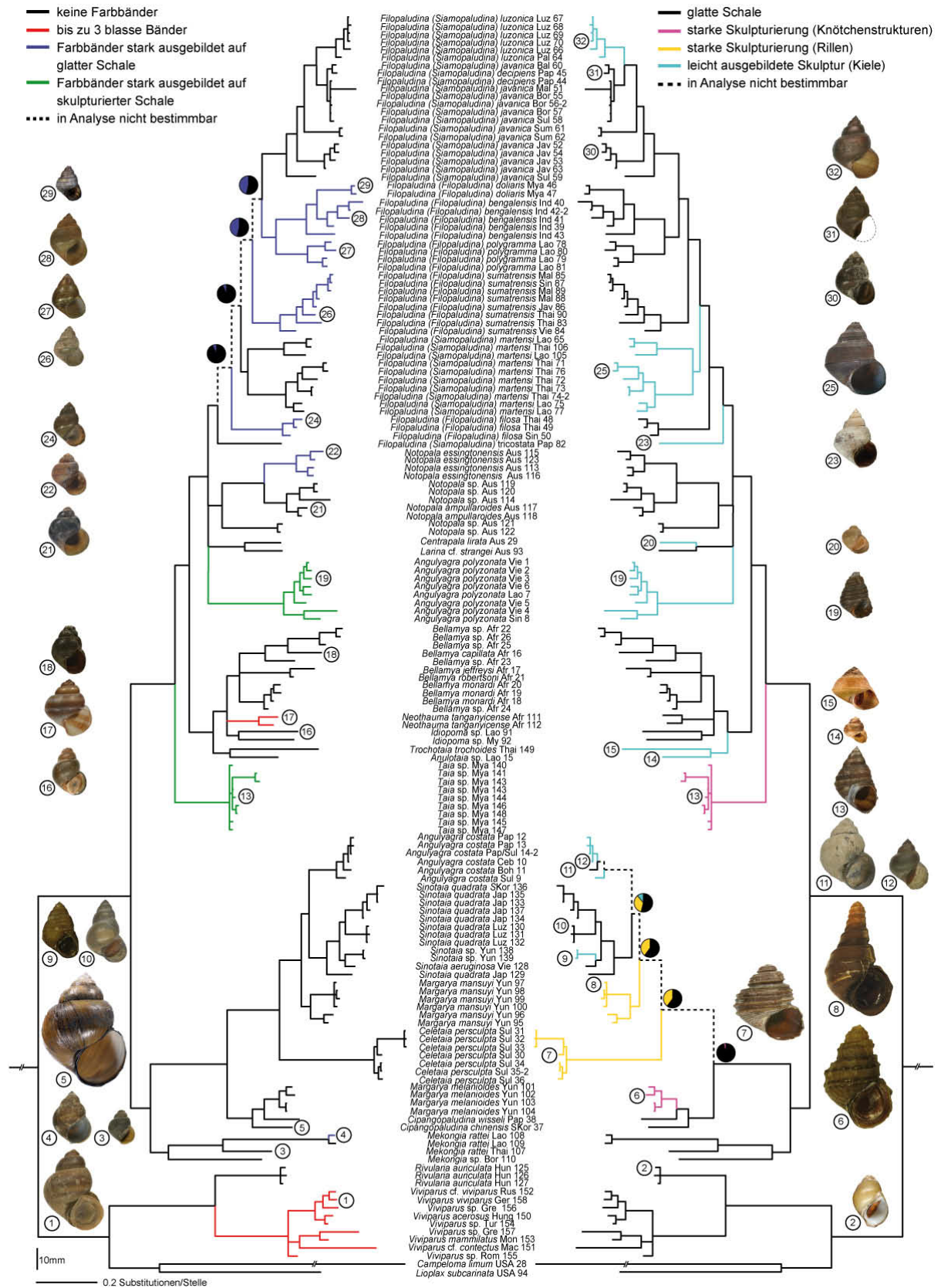


Abbildung 3.6. BI-Topologie mit Ancestral State-Rekonstruktionen (MP). **Linke Seite:** Analyse mit Fokus auf das Auftreten von Farbbändern auf der Schale. **Rechte Seite:** Analyse mit Fokus auf die Ausbildung von Oberflächenskulpturierungen auf der Schale.

3.3 Vergleichende Anatomie

Bei den folgenden Beschreibungen wird die Anatomie von *Margarya melanioides* ausführlich beschrieben. Bei den darüber hinaus besprochenen Arten wird besonders auf Unterschiede und Abweichungen eingegangen (siehe 3.4 Merkmalsanalyse), da innerhalb der Unterfamilie Bellamyinae nur in einigen Organsystemen bzw. Organen Unterschiede zu finden sind.

Die Überblicksbeschreibung der Abfolge und Orientierung der Organe wurde bis auf eine Ausnahme (*Margarya mansuyi*) an Weibchen vorgenommen. Dabei wurde die Schnauze bzw. der Mantelrand als anterior und der Apex als distal angesehen, solange nicht explizit anders erwähnt. Da es sich ausschließlich um in Ethanol fixiertes Material handelte, konnte über die Farbe und Pigmentierung des Weichkörpers im Allgemeinen nur wenig Auskunft gegeben werden.

3.3.1 *Margarya melanioides*

Margarya melanioides Nevill, 1877

Untersuchtes Material: China: Yunnan: Dianchi Lake: ZMB 193463-1 (Schale, Anatomie), ZMB 193463-2 (Schale), ZMB 193463-3 (Schale), ZMB 193463-5 (Schale, Radula), ZMB 193463-6 (Anatomie), ZMB 193463-7 (Schale, Radula, Embryo), ZMB 193463-8 (Schale), ZMB 193463-9 (Schale), ZMB 193463-10 (Schale, Anatomie), ZMB 193463-11 (Schale), ZMB 193463-12 (Schale).

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.9, 3.11, 3.12, 3.13 und 3.14 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.7): sehr groß (bis 63,6 mm), dickwandig, gelblich, ungebändert, stark skulpturiert, Knötchen rund bis stachelförmig parallel verlaufend zur Suture, 6-7 Windungen.

Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.8): groß (bis 9 mm), kugel- bis kegelförmig, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, ist gestaucht, ab zweiter Windung Ausbildung von Mikroskulpturierung parallel zur Suture, ab dritter Windung Beginn der Ausbildung von Skulpturierung (Knötchenbildung), keine Periostracalhaare.

Operculum (siehe Abb. 3.7): verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, zentraler Nukleus nicht mittig.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist gelblich blass gefärbt, an dessen Schnauze (Sn) und den Fühlern (Fü) ist eine leichte hellgraue Pigmentierung zu erkennen. Der Mantelrand (Mr) ist glatt und besitzt keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und beide Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), welcher zum Ausstoßen von Atemwasser dient, ist deutlich größer als der Linke (INL, Siphon für einströmendes Atemwasser). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng)

3 Ergebnisse

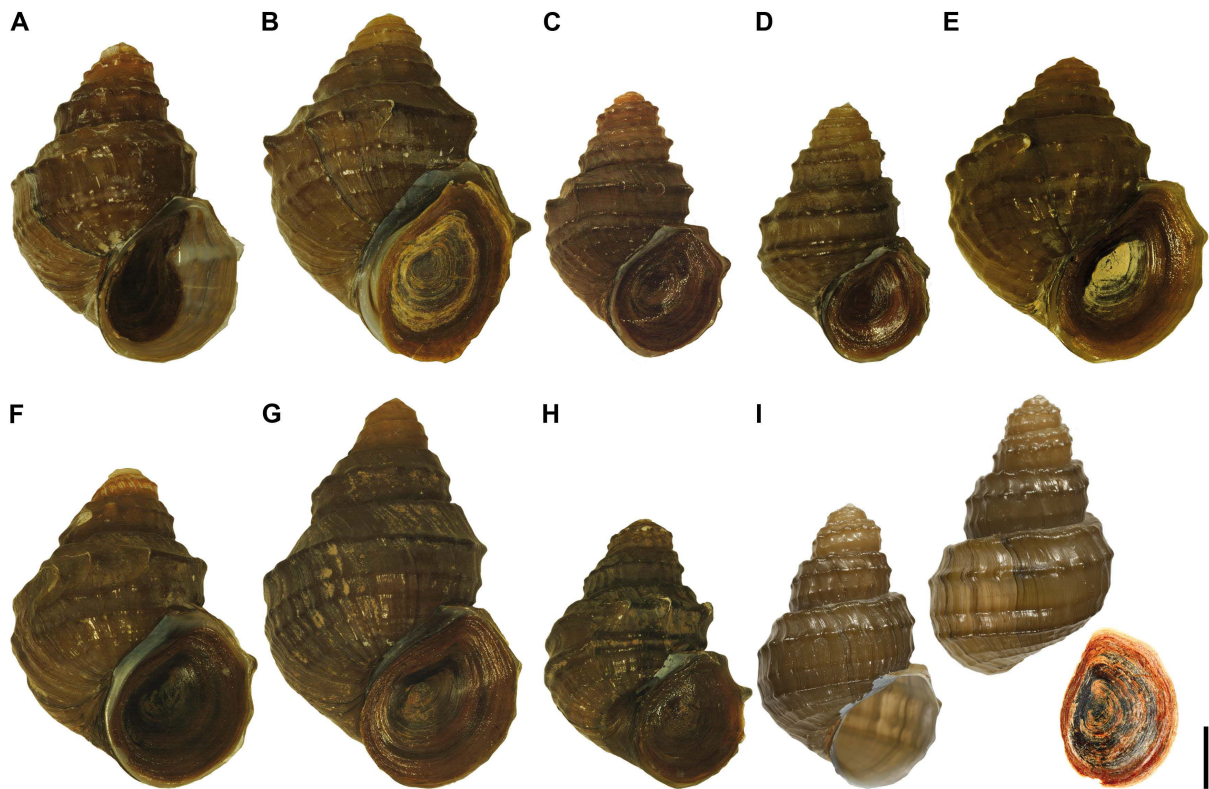


Abbildung 3.7. *Margarya melanioides*, Schalen. **A.** ZMB 193463-1. **B.** ZMB 193463-2. **C.** ZMB 193463-7. **D.** ZMB 193463-8. **E.** ZMB 193463-9. **F.** ZMB 193463-10. **G.** ZMB 193463-11. **H.** ZMB 193463-12. **I.** ZMB 193463-3. Front- und Rückansicht. Operculum. Mess-Balken = 10 mm.

wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Das deutlich ausgeprägte Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidessack füllt mit drei Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler haben bei beiden Geschlechtern eine langgestreckte Form. An ihrer Basis befinden sich die Augen. Die Tentakel der Weibchen sind lang, schmal und von gleicher Länge. Bei den männlichen Exemplaren ist der rechte Tentakel dicker als der Linke und von keulenförmigem Aussehen. An dessen Ende befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Die Schnauze ist lang und fleischig. Der Columellarmuskel (Col) ist kräftig und stark ausgebildet (siehe Abb. 3.9).

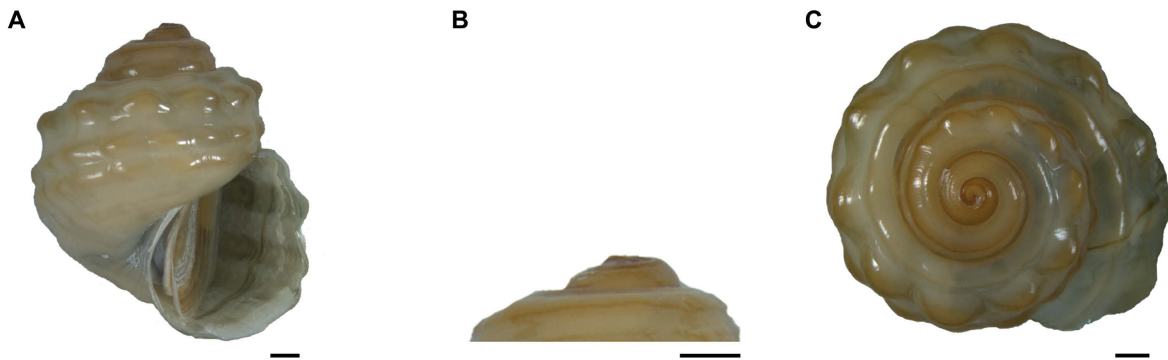


Abbildung 3.8. *Margarya melanioides*, Embryonen. **A-C.** ZMB 193463-7. Mess-Balken = 1 mm.

Radula: Zwei Radulae wurden extrahiert und untersucht (siehe Abb. 3.10 und Tab. 3.3). Bei einer maximalen Länge von 4,5 mm konnten 107 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (Rachidian, 1/5/1) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und leicht abgerundet. Die ihn flankierenden fünf Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend und klein. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (4-5/1/4) ist ähnlich aufgebaut wie der Medianzahn, allerdings im Gesamten länger und schmaler. Der Haupt-Dentikel ist hier prominenter und breiter. Auf ihn folgen vier bis fünf kleine Außen-Dentikel und vier kleine Innen-Dentikel. Es gibt jeweils zwei Reihen an Marginalzähnen. Der innere Marginalzahn (3-4/1/3) hat eine ungleichmäßige Bezahnung und ähnelt in seiner Form dem Lateralzahn. Die äußeren Marginalzähne sind lang und spatelförmig mit kurzen gleichartig aussehenden Dentikeln ($n > 15$).

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und erstreckt sich bis hinter die Basis der Fühler. Jeweils ein Retraktormuskel (Rm) entspringt an den lateralen Innenseiten der Buccalhöhle welcher in der Region der Buccalganglien (Bug) über zwei Ansatzstellen mit dem Buccalapparat verbunden ist. Weitere gut zu erkennende Muskelansatzstellen (M) befinden sich lateral am anterioren Ende des Buccalapparates und ebenso direkt an der Mündung des Radulasackes (Rs) (siehe Abb. 3.11).

Der Radulasack ist länglich und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Öffnet man den Buccalapparat an seiner dorsalen Seite, ist an dessen anteriorem Ende die eingebettete Radula (R) zu erkennen. An ihren Seitenrändern, die eine Verbindung mit den Odontophoren darstellen, sind zwei große Radulaanhänge (Sr) ausgebildet. Am Übergang der Radula in den Radulasack ist ein kurzes Septum (Se) ausgebildet. Von dorsal lässt sich bei den untersuchten Proben der posterior gelegene Teil des Radulasackes erkennen. Er ist im Gesamten leicht nach links gebogen und verläuft unter dem Ösophagus. Des Weiteren befinden sich am anterioren Ende des geöffneten Buccalapparates zwei Kieferplatten (Kief), die direkt hinter der Öffnung der Schnauze liegen.

3 Ergebnisse

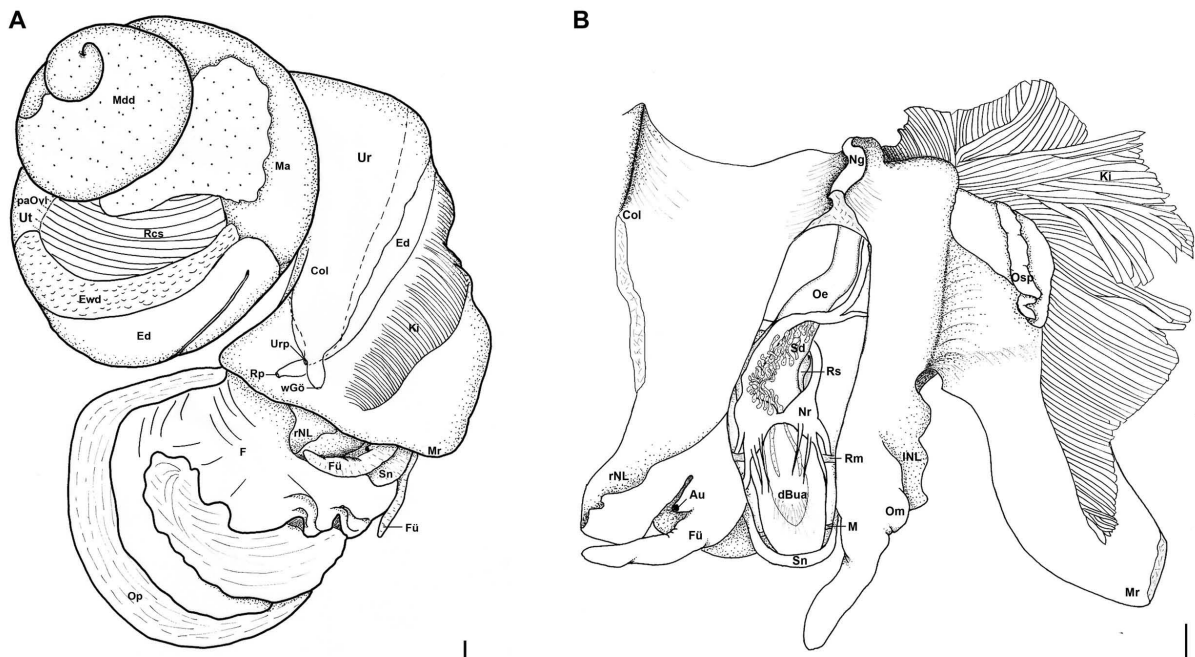


Abbildung 3.9. Anatomie von *Margarya melanioides*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Mess-Balken = 1 mm.

In dessen Anschluss sind zwei breite Dorsalfalten (Df) ausgebildet, die in diesem Bereich Buccalfalten genannt werden, wobei die rechte Falte über dem Bereich der Odontophoren prominenter ist als die Linke. Die Buccalfalten verlassen im weiteren Verlauf die Region des Buccalapparates und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Dort nennt man sie Ösophagusfalten (Oef). Die rechte Falte verschmälert sich, die linke wird breiter, woraufhin beide am distalen Ende des mittleren Ösophagus miteinander fusionieren. Dort kommt es zu einer 90°-Drehung des Ösophagus. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich, bis auf zwei Ösophagustaschen (Oet), keine weiteren Faltungen. Sein Lumen bleibt über die gesamte Länge nahezu konstant. Schlauchförmige Speicheldrüsen (Sd) sind dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis fast zum Supraösophagealganglion (Sp, Oberschlundganglion) zu erkennen. Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, (siehe Abb. 3.12)). Dieser erstreckt sich linksseitig über mehr als eine halbe Körperwindung. Der posteriore Magenabschnitt wird Magenkammer genannt, deren posteriorer Bereich wiederum stark muskularisiert ist. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit gleichmäßig längs verlaufenden lamellen-

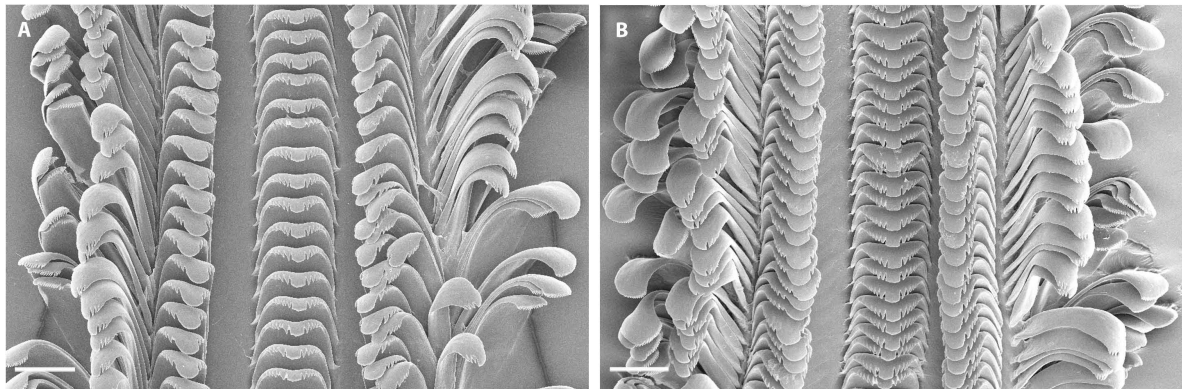


Abbildung 3.10. *Margarya melanioides*, ZMB 193463-7, Radula. **A.** 0° Neigung. **B.** 45° Neigung. Mess-Balken = 100 µm.

artigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsengänge (Mdg). Der anteriore Abschnitt des Magens wird Stielsack genannt. Er wird an seiner medioventralen Seite durch zwei longitudinale Falten, die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) unterbrochen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich ein kleines Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach Verlassen des Magens macht er eine 180° Drehung und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180° Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidetasch verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche frei in die Mantelhöhle ragt und nicht an der Innenseite des Mantels anliegt.

Reno-pericardial System: Die Niere (Nie) hat eine dreiseitig-pyramidale Form mit konvexer dorsaler Seite. Die konkave ventrale Seite bildet einen Teil der Pericardhöhle, in welcher der Vorhof und die Herzkammer liegen. Des Weiteren wird sie begrenzt vom Kiemenbogen, dem 1. Loop des Enddarms (Übergang des Magens zum Enddarm) und dem Ureter. Die Niere markiert den Übergang zwischen Eingeweidetasch und Mantelhöhle.

Die Pericardhöhle erstreckt sich posterior bis unter die Niere und den Stielsack des Magens. Der Ureter verläuft auf der Innenseite der Mantelhöhle parallel zum Enddarm und zum pallialen Ovidukt. Die weite Öffnung der Ureterpapille (Urp) liegt der

3 Ergebnisse

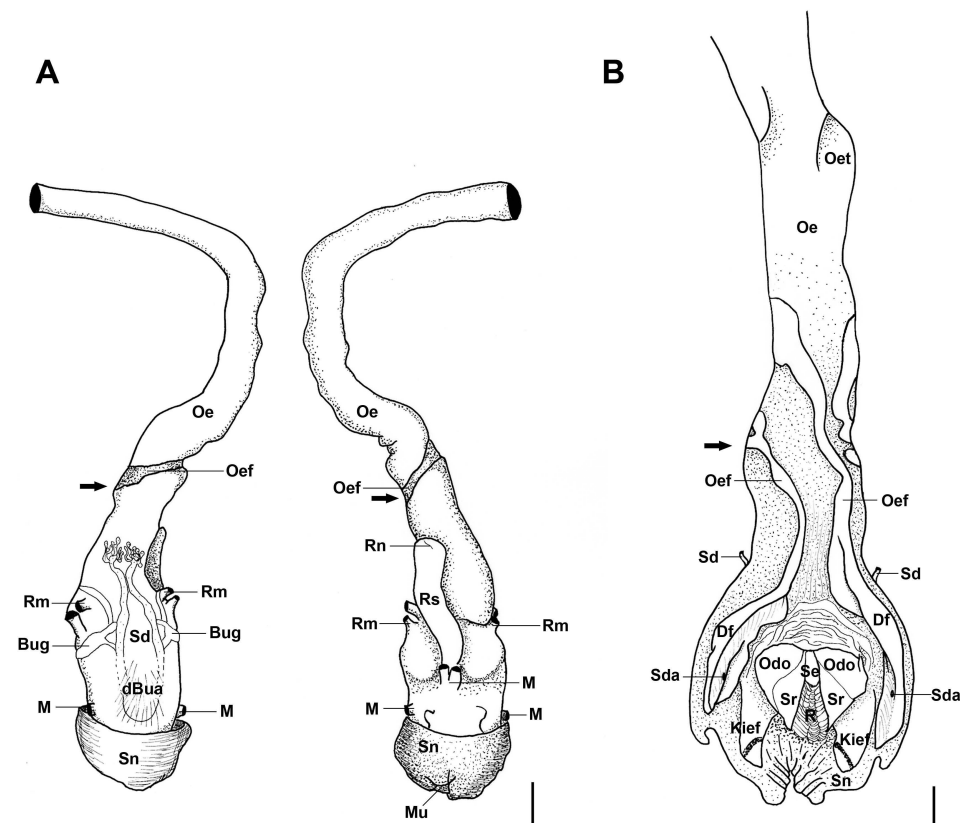


Abbildung 3.11. Anatomie von *Margarya melanioides*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, B. Buccalapparat geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

Außenseite des pallialen Ovidukts an. Die Öffnung des Enddarms und des pallialen Ovidukts liegen näher am Mantelrand, als die des Ureters.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) befindet sich am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.12). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen und durch eine kurze schmale Brücke (Cerebralkommissur/CK) miteinander verbunden. Am rechten Cerebralganglion entspringen zehn Nerven, am Linken neun. Paarige Buccalganglien (Bug) befinden sich auf den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die ebenfalls paarigen Pedalganglien (Pg), denen jeweils vier Nervenstränge entspringen, verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer kräftig geformten und gut abgrenzbaren Brücke (Pedal-Kommissur/PK) miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch lange schmale Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Im Bereich der Pedalganglien sind im umliegenden Bindegewebe die Statozysten zu finden. Sie werden von den Cerebralganglien über jeweils einen Nerv innerviert. Das Subösophagealganglion (Sbg, Unterschlundganglion) steht mit dem linken Pleuralganglion über

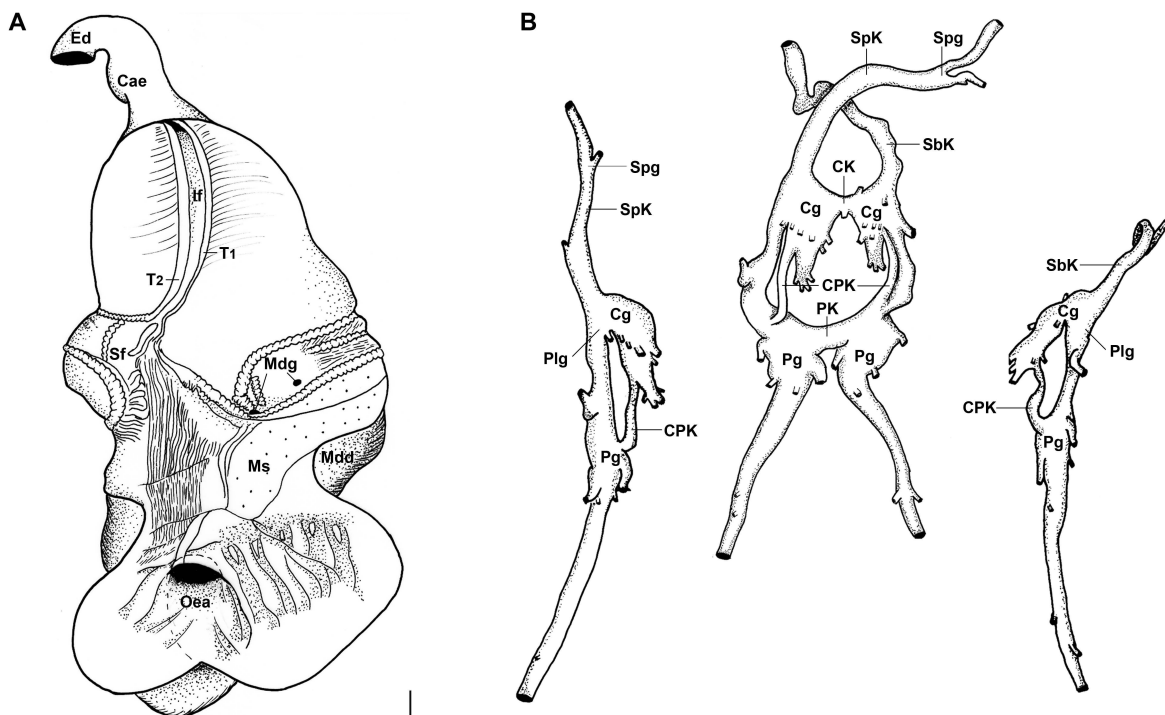


Abbildung 3.12. Anatomie von *Margarya melanioides*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circumösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

eine Verbindung, dem Subösophageal-Konnektiv (SpK) in Kontakt. Dieses Konnektiv verläuft, eingebettet in Bindegewebe, unterhalb des Ösophagus. Die nervale Verbindung zum Supraösophagealganglion (Spg) durch das Supraösophageal-Konnektiv entspringt dem rechten Pleuralganglion und verläuft oberhalb des Ösophagus.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil (Mantel) des Weichkörpers (siehe Abb. 3.13). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner konkaven Seite, die Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner ventralen Seite besteht Kontakt mit dem Ureter. Innerhalb des Testis vereinigen sich die Vasa efferentia (Veff) zum Vas deferens (Vd, Samenleiter). Dieser verlässt den Testis an seiner konvexen Seite und bildet somit den renalen Teil des Samenleiters. Das kurze Vas deferens ist von Bindegewebe umgeben und dadurch am Columellarmuskel befestigt. Direkt nach Verlassen des Testis kommt es zu einer deutlichen Verdickung des Samenleiters. Vor der Prostata (Pro) verjüngt er sich wieder. Der Übergang in die Prostata geschieht abrupt über eine schmale Eintrittsstelle. Die Prostata ist von dickerer Gestalt und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres, wo sie parallel zum unter ihr liegenden Ösophagus verläuft. Ihr posteriores Ende ist leicht gekrümmt. Einschnürungen entlang der Prostata liegen nicht vor. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata

3 Ergebnisse

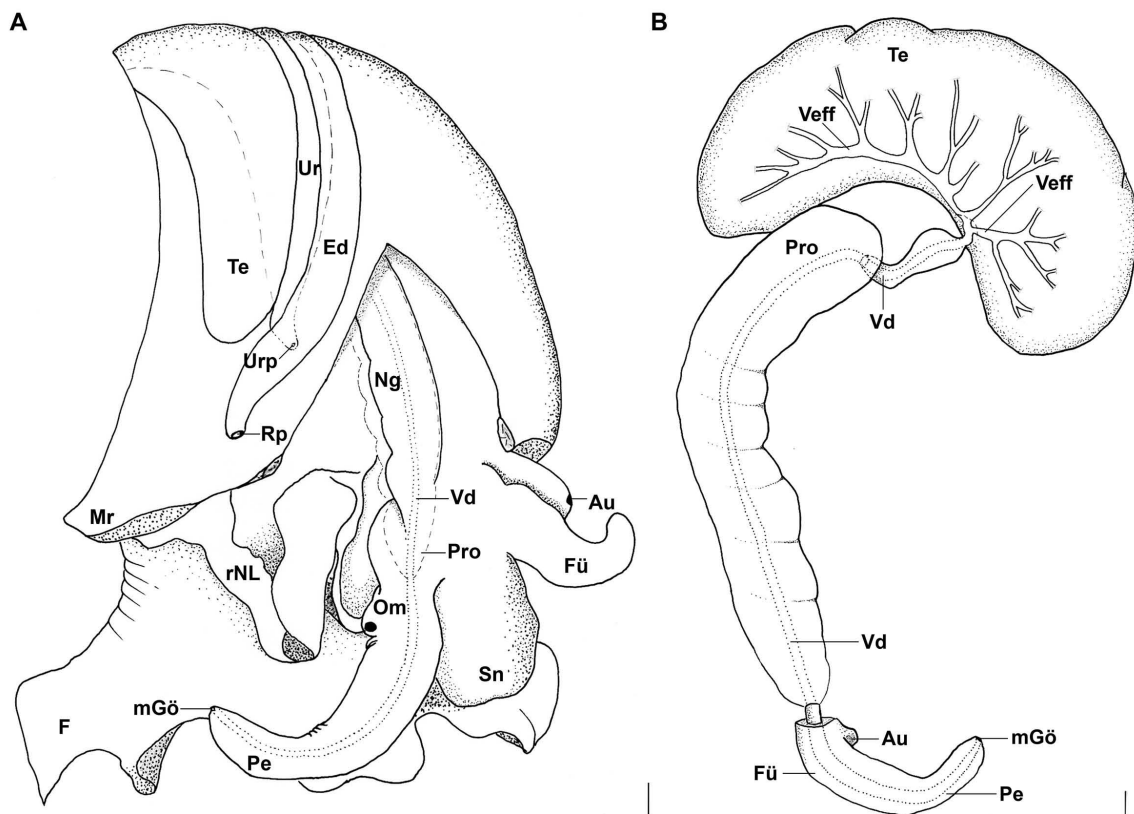


Abbildung 3.13. Anatomie von *Margarya melanioides*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan, welches keulenförmig verdickt ist.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidesacks und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (siehe Abb. 3.14). Dieser Bereich ist keulenförmig aufgeblasen und bereits vom Drüsengewebe der Eiweißdrüse (Ewd) umgeben.

Die Eiweißdrüse ist von dreieckiger Gestalt. Sie ist in ihrem Verlauf leicht gekrümmt und somit dem Verlauf der Windung angepasst. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und

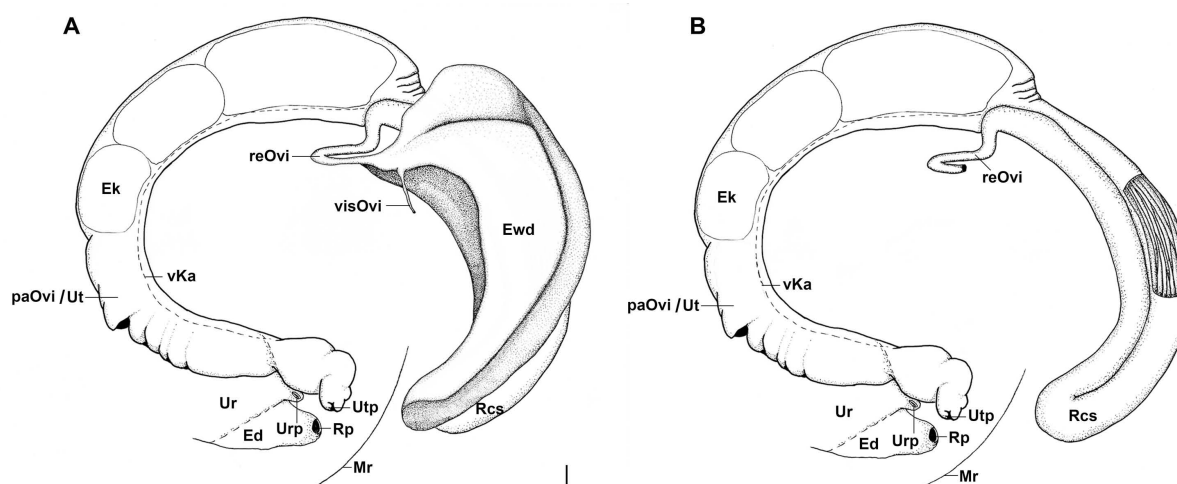


Abbildung 3.14. Anatomie von *Margarya melanioides*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eiweißdrüse entfernt. Mess-Balken = 1 mm.

bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind mit Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Im linken Schenkel erweitert sich langsam das Lumen in einer leichten Linkskurve und mündet ampullenartig in das Receptaculum seminis (Rcs). Der nun im Durchmesser vergrößerte Ovidukt gelangt als nächstes in das Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen dünnen ventralen und einen dickeren dorsalen Schenkel, die etwa gleichlang sind und durch eine 180°-Biegung eng aneinander liegen. Entlang der Innenseiten beider Schenkel sind längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Fast der gesamte ventrale Schenkel des Receptaculum seminis wird von der Eiweißdrüse überzogen. Dabei überragt die Eiweißdrüse mit ihrem posterioren Teil den dorsalen Schenkel des Receptaculum seminis. Der Durchmesser des Receptaculum seminis erweitert sich allmählich trichterförmig bevor es in den pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), übergeht. Der Übergang vom Receptaculum seminis zum Uterus stellt die Grenze zwischen Eingeweidetasche und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält einzeln eingekapselte Jungtiere (n=5). Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in einer Reihe angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Falten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen. Diese Rinne dient dem Spermientransport von der weiblichen Genitalöffnung hin zum Receptaculum seminis. In unmittelbarer Nähe der Ureteröffnung, nahe dem Mantelrand, kommt es zu einer Querschnittsverengung. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung mit der Uteruspapille (Utp).

3 Ergebnisse

3.3.2 *Margarya mansuyi*

Margarya mansuyi (Dautzenberg & Fischer, 1905)

Untersuchtes Material: China: Yunnan: Xingyun Lake: ZMB 193466-1 (Schale, Radula, Anatomie), ZMB 193466-2 (Schale, Radula, Anatomie), ZMB 116172-1 (Schale, Anatomie), ZMB 116172-2 (Schale, Anatomie) .

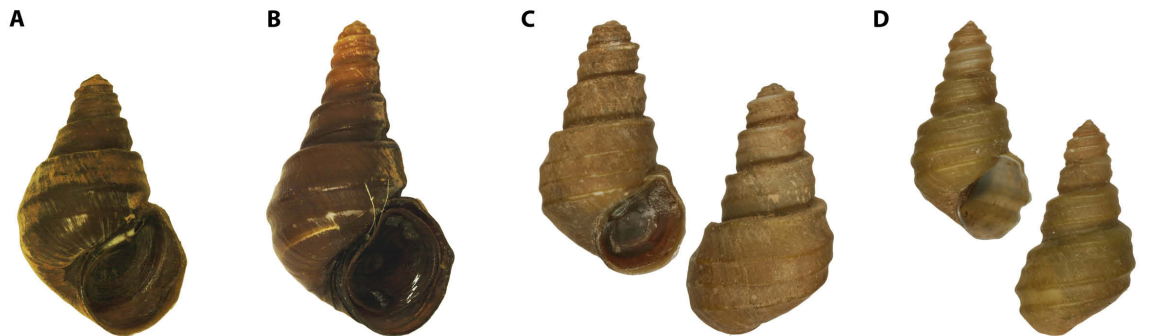


Abbildung 3.15. *Margarya mansuyi*, Schalen. **A.** ZMB 193466-1. **B.** ZMB 193466-2. **C.** ZMB 116172-1. **D.** ZMB 116172-2. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.16, 3.18, 3.19 und 3.20 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.15): sehr groß (bis 52,8 mm), dickwandig, gelblich, ungebändert, getürmt, skulpturiert, 6-7 Windungen.

Schale der Embryonen: keine vorhanden.

Operculum: verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, zentraler Nukleus nicht mittig.

Äußere Anatomie: Für die Untersuchung von *Margarya mansuyi* standen nur männliche Exemplare zur Verfügung. Der Weichkörper ist blass gelb gefärbt. Der Bereich des Fußes, welcher den Kopfbereich mit Schnauze (Sn) und Fühler (Fü) beinhaltet, ist unregelmäßig hellgrau pigmentiert und weist gelbliche Einfärbungen auf. Der glatte Mantelrand (Mr) setzt sich hellgrau vom restlichen gelb gefärbten Mantel ab und besitzt keine Papillen. Die Fühler haben eine langgestreckte Form.

Bei den hier untersuchten männlichen Exemplaren hat der rechte Tentakel ein keulenförmiges Aussehen. An dessen Ende befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Der rechte Nackenlobus (rNL) ist deutlich größer als der Linke (INL). Die Schnauze ist lang und fleischig. Das Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei den männlichen Exemplaren die Rektalpapille (Rp) und die Ureterpapille (Urp) zu

erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit drei Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Der Columellarmuskel (Col) ist kräftig und stark ausgebildet (siehe Abb. 3.16).

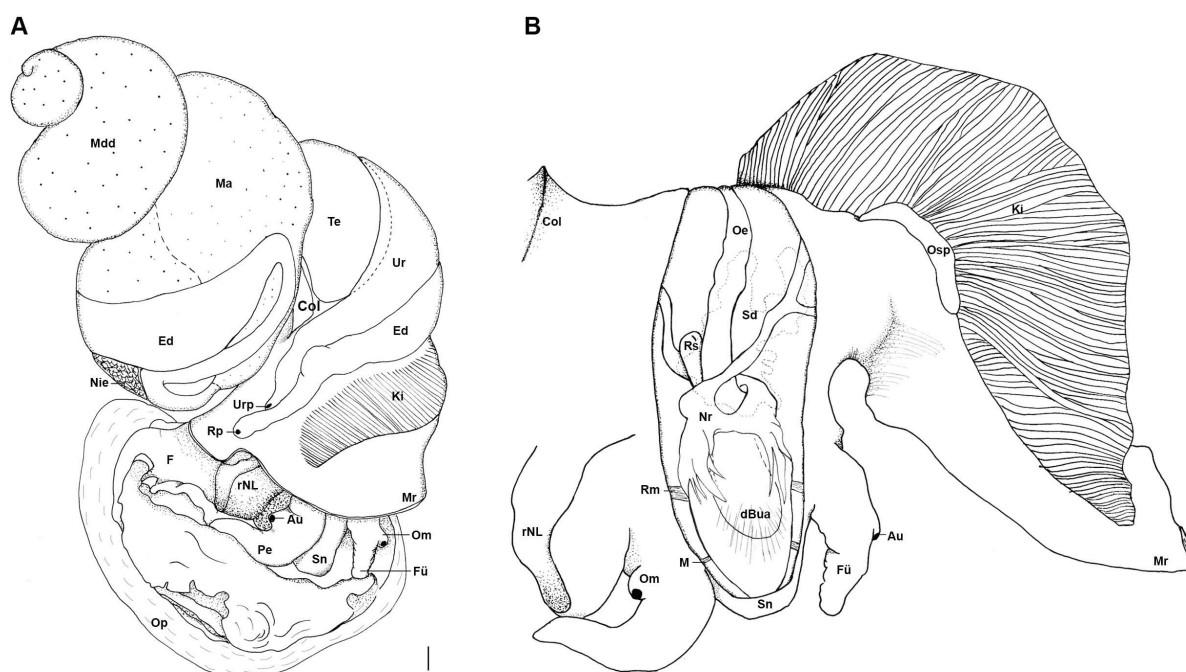


Abbildung 3.16. Anatomie von *Margarya mansuyi*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Die Lage der Speicheldrüsen über dem Ösophagus ist mit einer dünnen Punktlinie gekennzeichnet. Ihr Verlauf im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

Radula: Zwei Radulae wurden extrahiert und untersucht (siehe Abb. 3.17 und Tab. 3.3). Die Grundstruktur der abgebildeten Radulae gleicht der von *Margarya melanoides*. Bei einer maximalen Länge von 3,7 mm konnten 117 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (Rachidian, 4/1/4) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und leicht abgerundet. Die ihn flankierenden vier Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend und klein. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (4/1/3) ist ähnlich geformt wie der Medianzahn, allerdings im Gesamten länger und leicht asymmetrisch. Der Haupt-Dentikel ist prominenter und breiter. Es gibt vier kleine Außen-Dentikel und drei Innen-Dentikel. Weiterhin sind zwei Reihen an Marginalzähnen zu erkennen. Der innere Marginalzahn (4-5/1/3) ist asymmetrisch mit kürzeren Außen-Dentikeln und längeren Innen-Dentikeln. In seiner Form ähnelt er dem Lateralzahn. Der äußere Marginalzahn (1/6-8) ist lang, spatelförmig und asymmetrisch. Er hat einen breiteren Außen-Dentikel, der kurz und abgerundet ist, und zwischen sechs und acht kurze gleichartig aussehende Innen-Dentikel. Die Bezahnung der Lateral- und inneren Marginalzähne der zweiten Radula weicht etwas von der ersten ab. Die Haupt-Dentikel sind kürzer, ebenso wie

3 Ergebnisse

die Seiten-Dentikel. Die asymmetrischen Lateralzähne haben fünf Außen- und vier Innen-Dentikel. Die ebenfalls asymmetrischen inneren Marginalzähne haben jeweils vier Innen- und Außen-Dentikel.

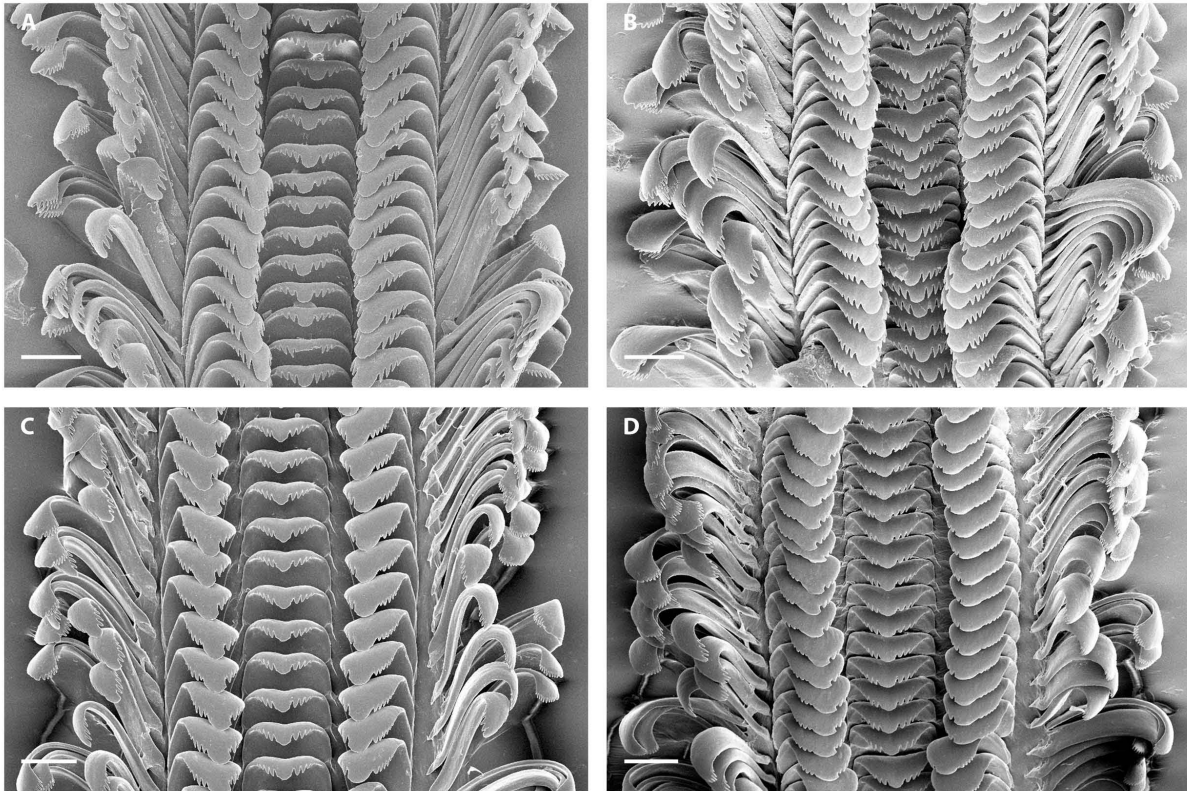


Abbildung 3.17. *Margarya mansuyi*, Radula. **A.** ZMB 193466-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 193466-1, 45° Neigung. **C.** ZMB 193466-2, 0° Neigung. **D.** ZMB 193466-2, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μm .

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form, jedoch etwas breiter als bei *Margaria melanioides*, und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Jeweils ein Retraktormuskel (Rm) entspringt an den lateralen Innenseiten der Buccalhöhle. Diese sind in der Region der Buccalganglien (Bug) jeweils über zwei Ansatzstellen mit dem Buccalapparat verbunden. Weitere gut zu erkennende Muskelansatzstellen (M) befinden sich lateral am anterioren Ende des Buccalapparates und ebenso direkt an der Mündung des Radulasackes (Rs) (siehe Abb. 3.18).

Der Radulasack ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen, da der Radulasack im Gesamten leicht nach rechts gebogen ist und der Ösophagus an dieser Stelle (90°-Drehung) etwas schmaler im Durchmesser wird. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge (Sr) sind sehr klein und schwer zu erkennen. Die rechte und linke

Buccalfalte sind über dem Bereich der Odontophoren gleichdick. Die Buccalfalten (Dorsalfalten/Df) werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Die linke Falte wird schmaler, die Rechte verbreitert sich, woraufhin beide an der Stelle des 90°-Twistes durch einen kurzen Steg verbunden sind. Danach verlaufen sie parallel zueinander weiter bis sie am distalen Ende des mittleren Ösophagus ohne Fusion auslaufen. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Faltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt über die weitere Strecke bis zum Mageneingang konstant. Die schlauchförmigen Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

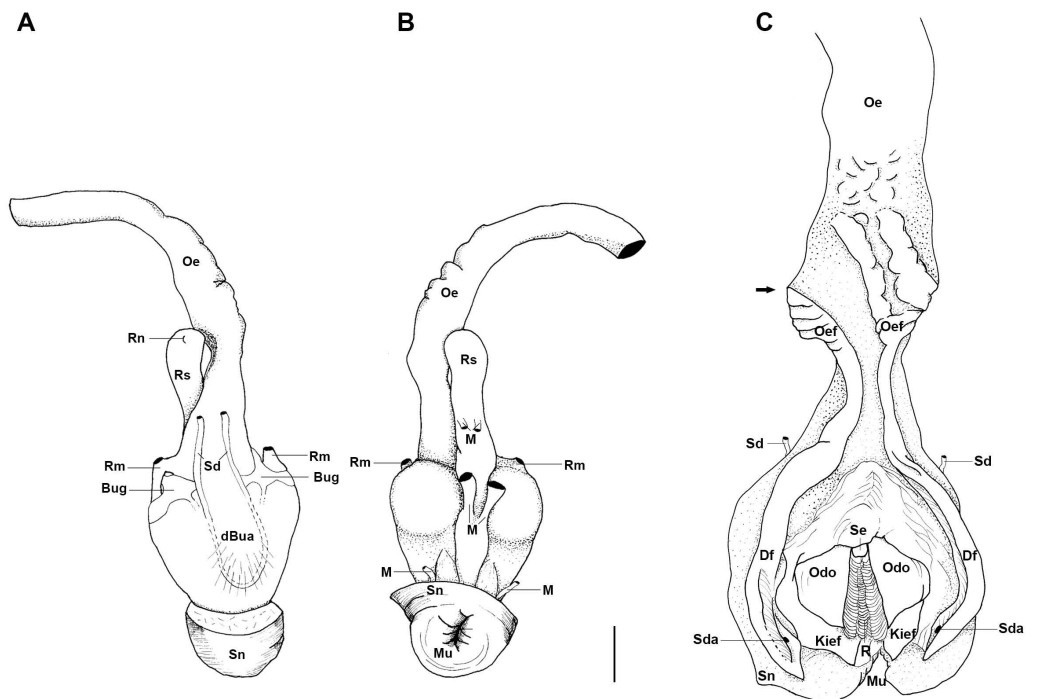


Abbildung 3.18. Anatomie von *Margarya mansuyi*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Mess-Balken = 1 mm.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.19). Dieser erstreckt sich linksseitig über mehr als eine halbe Körperwindung. Die Magenkammer (posteriorer Teil des Magens) ist in ihrem posterioren Bereich durch starke Muskulatur gekennzeichnet. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magen-

3 Ergebnisse

schild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsen­gänge (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anteriorer Magenab­schnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich ein relativ großes Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

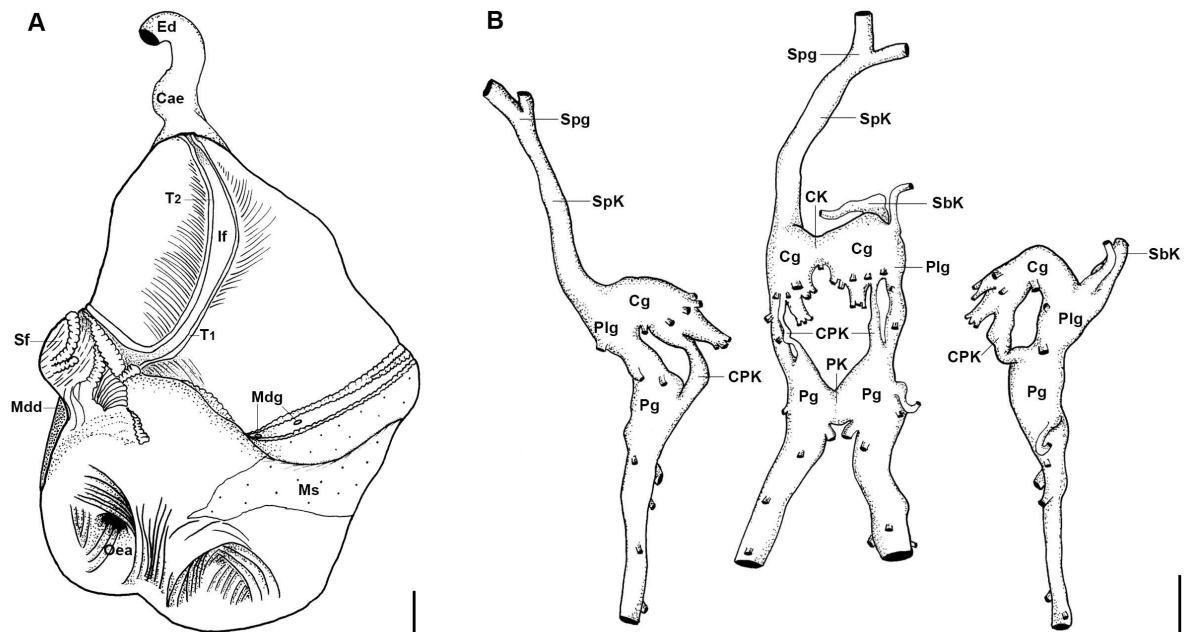


Abbildung 3.19. Anatomie von *Margarya mansuyi*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circum­ösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach Verlassen des Magens macht er eine 180° Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Im weiteren Verlauf ist wiederum eine 180°-Wende erkennbar. Danach verläuft er in Richtung Mantel weiter und verlässt daraufhin den Eingeweidesack, wo er parallel zum Ureter bis kurz vor den Mantelrand verläuft und dort in der Rektalpapille (Rp) endet. Sie ragt an einem kurzen Stiel frei in die Mantelhöhle.

Reno-pericardial System: Die Niere (Nie) hat eine dreiseitig-pyramidale Form mit konvexer dorsaler Seite. Die konkave ventrale Seite bildet einen Teil der Pericardhöhle, in welcher der Vorhof und die Herzkammer liegen. Des Weiteren wird sie begrenzt vom Kiemenbogen, dem 1. Loop des Enddarms (Übergang des Magens zum Enddarm) und dem Ureter. Die Niere markiert den Übergang zwischen Eingeweidesack und Mantelhöhle. Die Pericardhöhle erstreckt sich posterior bis unter die Niere und unter den Stielsack des Magens. Der Ureter verläuft auf der Innenseite der Mantelhöhle

parallel zum Enddarm. Die schlitzförmige Öffnung der Ureterpapille (Urp) liegt bei männlichen Exemplaren der Außenseite des Enddarms an. Dabei befindet sich die Öffnung des Enddarms näher am Mantelrand, als die des Ureters. Über die Lage des Ureters zum pallialen Ovidukt der Weibchen lassen sich keine Aussagen machen.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) ist etwas kompakter als bei *Margarya melanioides* und befindet sich ebenfalls am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.19). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen. An ihnen entspringen jeweils acht Nerven. Die kurze breite Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer breiten Brücke (PK/Pedal-Kommissur), die sich schlecht abgrenzen lässt, miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch kurze kompakte Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

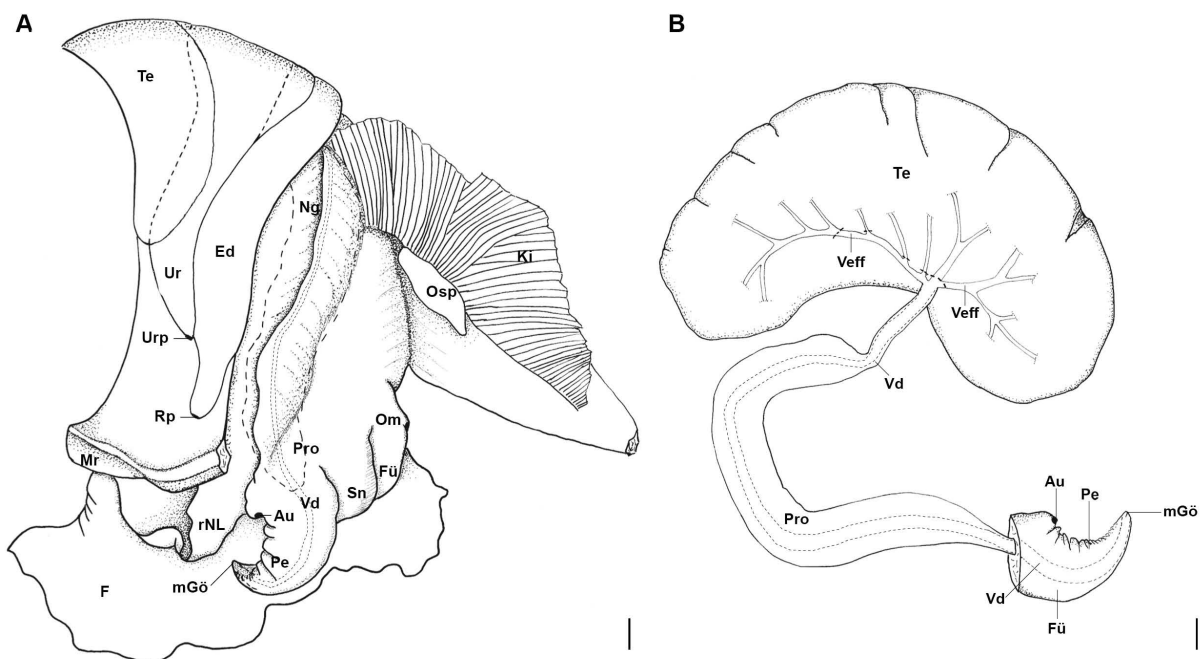


Abbildung 3.20. Anatomie von *Margarya mansuyi*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt frei im pallialen Teil (Mantel) des Weichkörpers (siehe

3 Ergebnisse

Abb. 3.20). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner konkaven Seite, die Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. Kontakt hat er an seiner ventralen Seite mit dem Ureter. Die beiden Vasa efferentia (Veff) verlassen an der konvexen Seite den Testis und vereinigen sich dort zum Vas deferens (Vd, Samenleiter). Das kurze Vas deferens ist von Bindegewebe umgeben und steht dadurch mit dem Columellarmuskel in Kontakt. Zwischen Testis und Prostata ist am Vas deferens lediglich eine leichte Verdickung zu erkennen. Der Übergang in die Prostata geschieht allmählich. Die schlank ausgebildete Prostata liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres und verläuft dort parallel zum unter ihr liegenden Ösophagus. Ihr posteriores Ende ist deutlich gekrümmt. Einschnürungen entlang der Prostata liegen nicht vor. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel und öffnet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan und ist keulenförmig verdickt. Die männliche Genitalöffnung ist punktförmig.

WEIBCHEN. Da für die anatomischen Untersuchungen von *Margarya mansuyi* keine Weibchen zur Verfügung standen, kann über den sexuellen Dimorphismus im Allgemeinen und über die anatomischen Strukturen der weiblichen Exemplare im Speziellen keine Auskunft gegeben werden.

3.3.3 *Celetaia persculpta*

Celetaia persculpta P. und F. Sarasin, 1898

Untersuchtes Material: Indonesien: Sulawesi: Lake Poso: ZMB 190992-1 (Schale, Anatomie), ZMB 190993-5 (Schale, Anatomie), ZMB 190993-7 (Schale), ZMB 191078-5 (Schale), ZMB 191550-1 (Schale, Radula, Embryo), ZMB 192209a-1 (Schale, Anatomie), ZMB 192210a-1 (Schale, Anatomie), ZMB 192211a-1 (Schale), ZMB 192212a-1 (Schale, Anatomie), ZMB 192213a-1 (Schale, Anatomie).

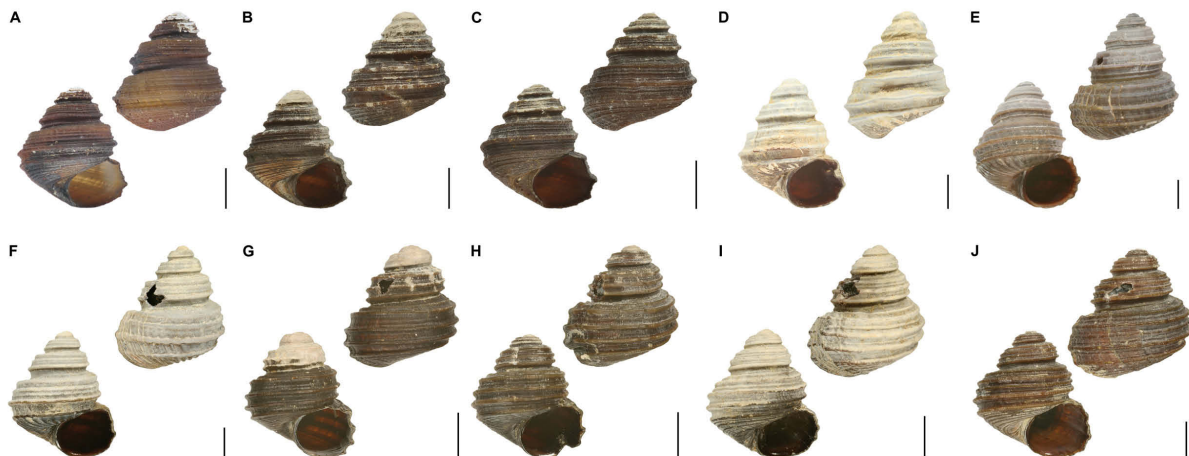


Abbildung 3.21. *Celetaia persculpta*, Schalen. **A.** ZMB 190992-1. **B.** ZMB 190993-5. **C.** ZMB 190993-7. **D.** 191078-5. **E.** ZMB 191550-1. **F.** ZMB 192209a-1. **G.** ZMB 192210a-1. **H.** ZMB 192211a-1. **I.** ZMB 192212a-1. **J.** ZMB 192213a-1. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.23, 3.25, 3.26, 3.27 und 3.28 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.21): groß (bis 38,3 mm), dickwandig, gräulich bis dunkelbraun, ungebändert, kegelförmig, stark skulpturiert, 4-5 Windungen, geschultert, 5-6 tiefe Rillen und prominente Rippen verlaufen parallel zur Sutur, Apex oft korrodiert. Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.22): Höhe bis 7,6 mm, 3-4 Windungen, kegelförmig aber gestaucht, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, Apex gestaucht, ab zweiter Windung minimale Ausbildung von Mikroskulpturierung parallel zur Sutur und Beginn der Rippenbildung, keine Periostracalhaare.

Operculum: dünn, verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, dezentraler Nukleus.

Äußere Anatomie: Bei der Färbung des Weichkörpers treten zwei verschiedene Morphen auf. Er kann gelb-orange oder schwarz gefärbt sein, wobei an der Schnauze (Sn) und den Fühlern (Fü) beider Morphen eine deutlich gescheckte Pigmentierung zu erkennen ist. Der Mantelrand (Mr) ist leicht gewellt, besitzt aber keine Papillen. Die

3 Ergebnisse

Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), ist sowohl bei den männlichen, als auch den weiblichen Exemplaren etwas größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Das schmale Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit fast vier Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler der Weibchen sind beide eher kurz mit kleinen spitz zulaufenden Enden. Bei männlichen Exemplaren hat der linke Tentakel die selbe kurze Form wie die der Weibchen. Der rechte Tentakel hingegen ist langgestreckt und somit etwas länger. An dessen Spitze befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Direkt an der Fühlerbasis befinden sich die Augen. Die Schnauze ist lang und fleischig (siehe Abb. 3.23).

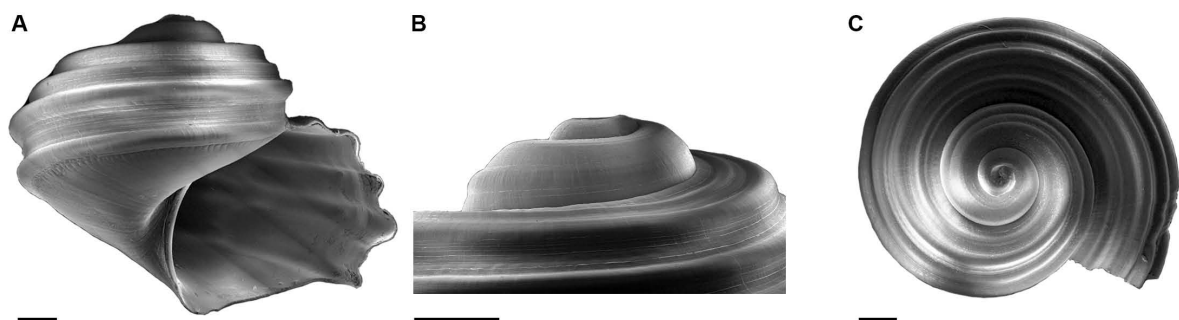


Abbildung 3.22. *Celetaia persculpta*, Embryonen. **A-C.** ZMB 191550-1. Mess-Balken = 1 mm.

Radula: Die Grundstruktur der abgebildeten Radula (siehe Abb. 3.24 und Tab. 3.3) gleicht der von *Margarya melanioides*. Sie kann eine Länge von bis 4,2 mm erreichen und ist mit 160 horizontalen Zahnreihen bestückt. Der Medianzahn (3/1/3) ist kurz, robust und trapezförmig. Der Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und eckig. Die ihn flankierenden drei Seiten-Dentikel laufen spitz zu. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (3/1/3-4) ist ähnlich aufgebaut wie der Medianzahn, allerdings im Gesamten länger und leicht asymmetrisch. Der Haupt-Dentikel ist sehr prominent, breit und ebenfalls eckig. Es gibt jeweils zwei Reihen an Marginalzähnen. Die inneren Marginalzähne (4-5/1/5) haben eine leicht asymmetrische Form, wobei der Haupt-Dentikel leicht in Richtung Lateralzahn gebogen ist. Die äußeren Marginalzähne ($n > 13$) sind lang und spatelförmig mit kurzen Dentikeln, wobei der Äußerste etwas breiter erscheint.

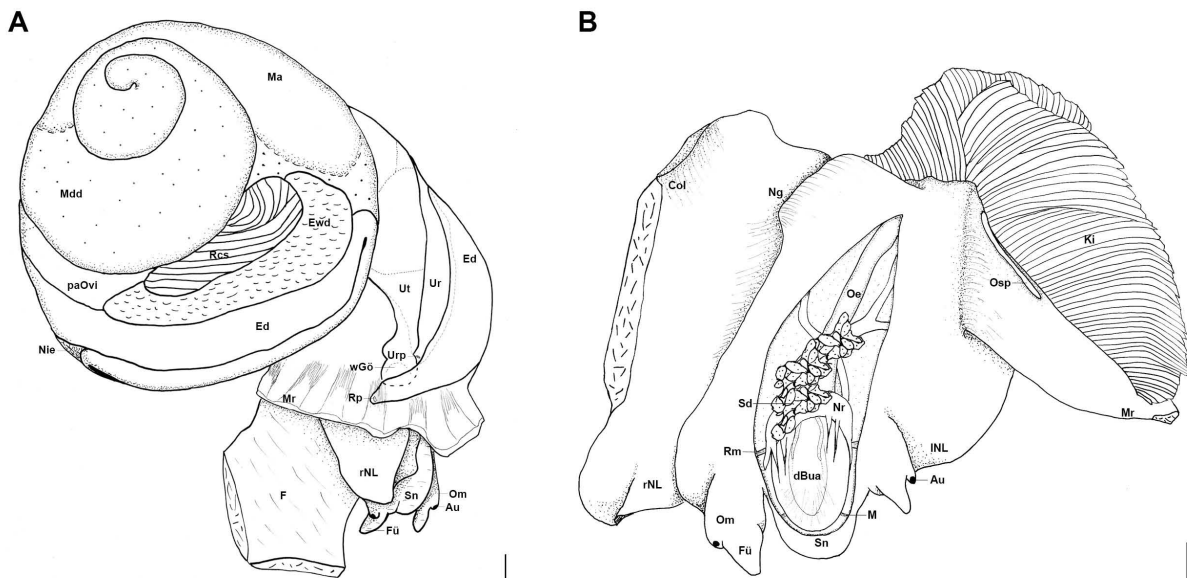


Abbildung 3.23. Anatomie von *Celetaia persculpta*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers (Weibchen). **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Mess-Balken = 1 mm.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanioides* (siehe Abb. 3.25).

Der Radulasack (Rs) ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge sind klein und schlecht zu erkennen. Die rechte Buccalfalte (Dorsalfalte/Df) ist über dem Bereich der Odontophoren, im Vergleich zur Linken, schmaler ausgebildet. Die Buccalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus läuft die linke Falte langsam aus, ohne in Kontakt mit der Rechten zu treten. Die rechte Ösophagusfalte verläuft noch etwas weiter in Richtung distales Ende des Ösophagus, bevor auch sie langsam ausläuft und schließlich endet. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dichte Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über den Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

3 Ergebnisse

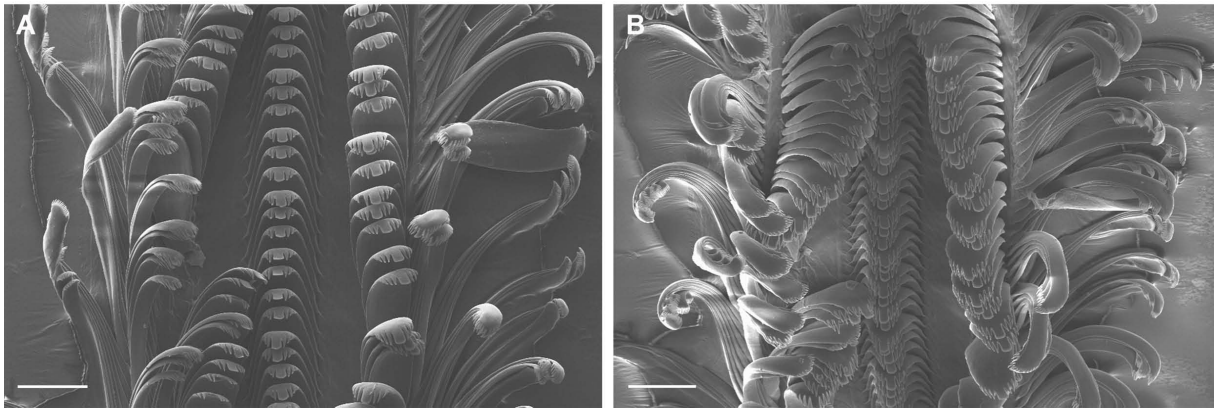


Abbildung 3.24. *Celetaia persculpta*, Radula. **A.** ZMB 191550-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 191550-1, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μ m.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventral posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.26). Dieser erstreckt sich linksseitig über etwa eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt, die Magenkammer, ist im posterioren Bereich von starker Muskulatur durchsetzt. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsen (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anteriorer Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich eine große Aussackung, das Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach Verlassen des Magens (nahe der Niere) macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche nicht an der Innenseite des Mantels anliegt, sondern frei in die Mantelhöhle ragt.

Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die Öffnung der Ureterpapille (Urp) ist klein, papillenartig und liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

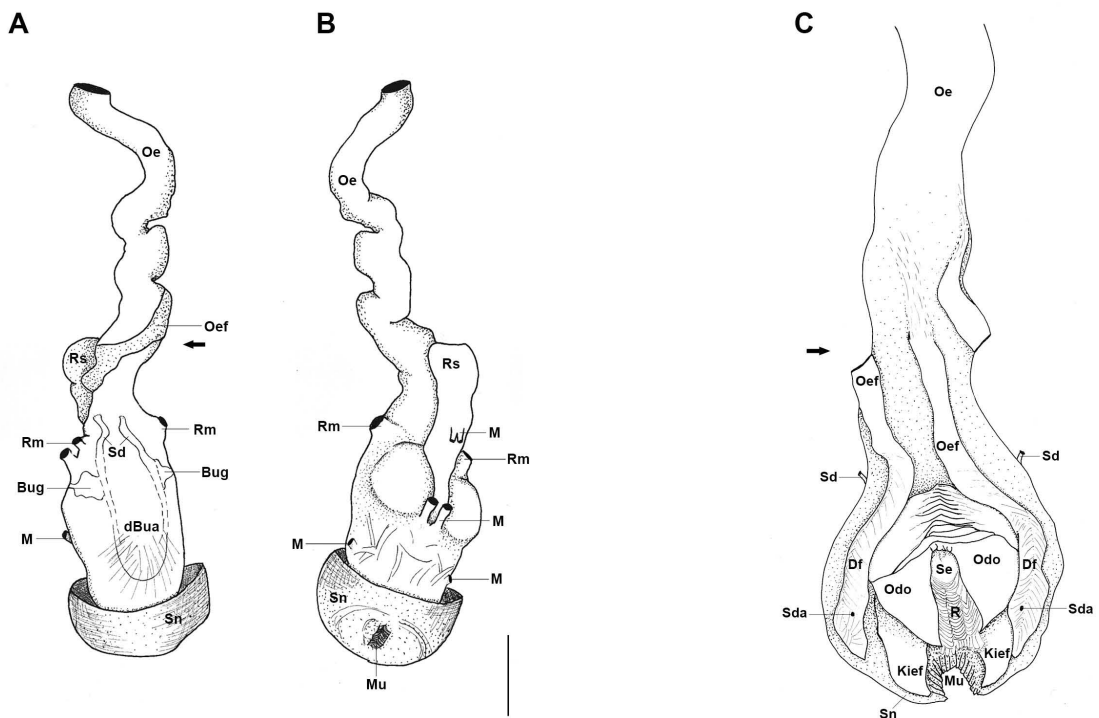


Abbildung 3.25. Anatomie von *Celetaia persculpta*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr, siehe Abb. 3.26) ist kompakter als bei *Margarya melanioides* und befindet sich ebenfalls am posterioren Ende des Buccalapparates. Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen. An ihnen entspringen jeweils neun Nerven. Die breite etwas längere Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer kurzen breiten Brücke (Pedal-Kommissur/PK), die sich relativ schlecht abgrenzen lässt, miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch sehr kurze kompakte Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil des Weichkörpers (siehe Abb. 3.27). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner glatten konkaven Seite, die keine Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner ventralen

3 Ergebnisse

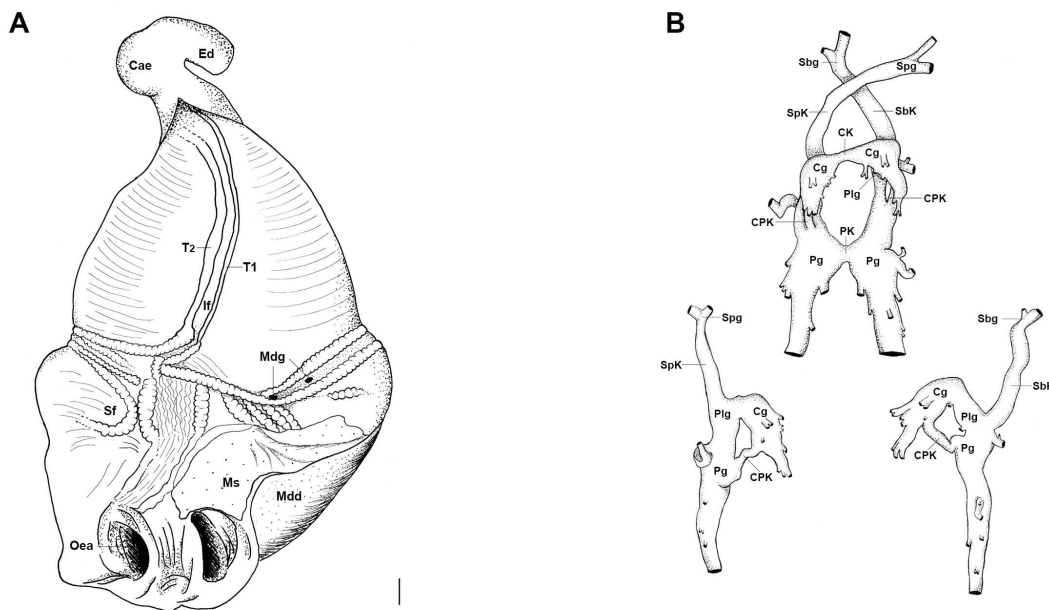


Abbildung 3.26. Anatomie von *Celetaia persculpta*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circum-ösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

Seite hat er Kontakt mit dem Ureter. An seiner konvexen Seite verlassen die Vasa efferentia (Veff) den Testis und vereinigen sich dort zum Vas deferens (Vd, Samenleiter). Das lange Vas deferens beschreibt in der Mitte einen starken Knick. Es ist von Bindegewebe umgeben und dadurch am Columellarmuskel befestigt. Zwischen Testis und Prostata (Pro) ist am Vas deferens lediglich eine leichte Verdickung zu erkennen. Der Übergang zur Prostata geschieht allmählich. Die Prostata ist von schmaler Gestalt und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus, wo sie parallel zu ihm verläuft. Ihr posteriores Ende ist deutlich gekrümmt. Einschnürungen entlang der Prostata liegen nicht vor. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan und hat eine langgestreckte Form.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidesacks und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (reOvi, siehe Abb. 3.28) der bereits teilweise von der Eiweißdrüse (Ewd) umschlossen ist.

Die Eiweißdrüse hat eine dreieckige Form. Sie ist in ihrem Verlauf leicht gekrümmt und somit dem Verlauf der Windung angepasst. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch

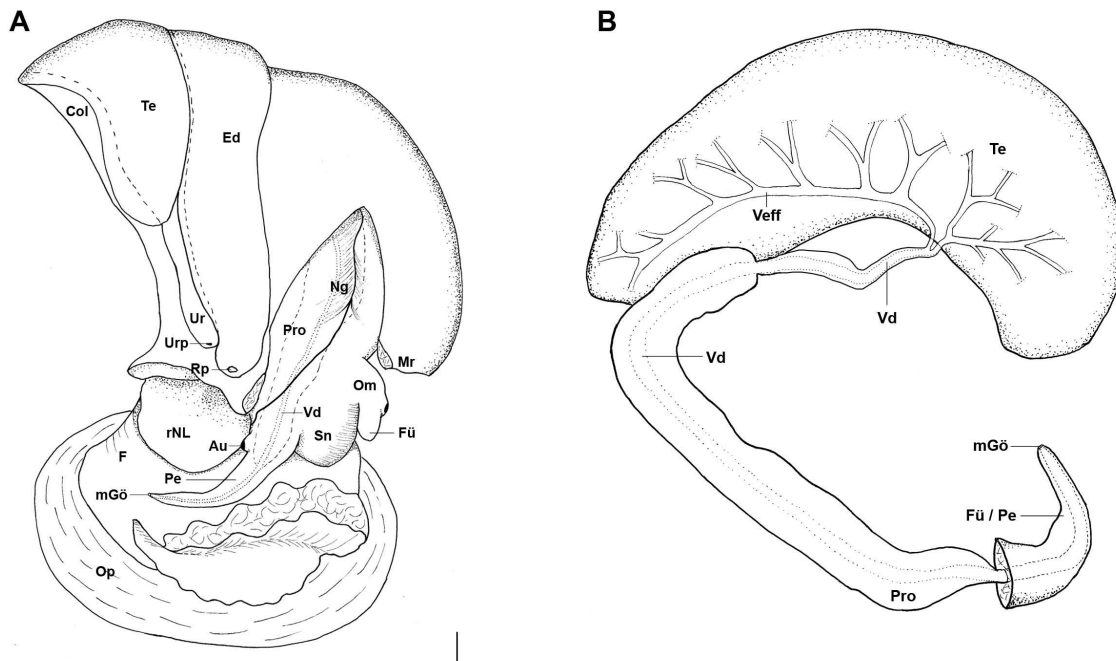


Abbildung 3.27. Anatomie von *Celetaia persculpta*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist sehr langgestreckt mit einem geringen Lumen. Im linken Schenkel erweitert sich in einer 180°-Kurve langsam der Durchmesser. Der gewundene Ovidukt mündet daraufhin ampullenartig in das Receptaculum seminis (Rcs). Der nun im Durchmesser vergrößerte Ovidukt verläuft als nächstes innerhalb des Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen dünneren ventralen Schenkel und einen dickeren dorsalen Schenkel, die etwa gleichlang sind und durch eine 180°-Biegung eng aneinander liegen. Entlang der Innenseiten beider Schenkel sind nach dem Öffnen längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Am Weichkörper ist nur der dorsal gelegene Schenkel von außen zu erkennen. Fast der gesamte ventrale Schenkel des Receptaculum seminis wird von der Eiweißdrüse bedeckt. Dabei überragt die Eiweißdrüse nur mit ihrem posterioren Teil den dorsalen Schenkel des Receptaculum seminis. Der Durchmesser des Receptaculum seminis erweitert sich allmählich trichterförmig bevor es in den pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), übergeht. Der Übergang von Receptaculum seminis zum Uterus stellt die Grenze zwischen Eingeweidesack und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und

3 Ergebnisse

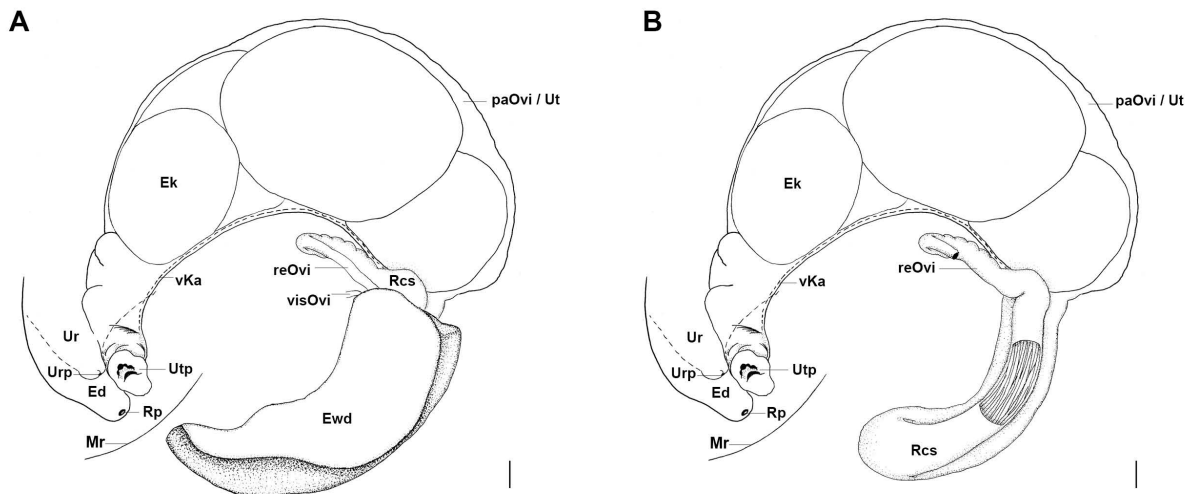


Abbildung 3.28. Anatomie von *Celetia persculpta*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eizelldrüse entfernt. Mess-Balken = 1 mm.

enthält eine geringe Anzahl eingekapselter Jungtiere ($n < 5$). Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in einer Reihe angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Falten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. In unmittelbarer Nähe der Ureteröffnung, nahe dem Mantelrand, kommt es zu einer Querschnittsverengung. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der mit einer deutlich nach vorn gezogenen Lippe endet und in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3.3.4 *Mekongia rattei*

Mekongia rattei Crosse und Fischer, 1876

Untersuchtes Material: Thailand: Phetchabun: ZMB 114062-1 (Schale, Operculum, Anatomie), ZMB 114062-2 (Schale, Operculum, Anatomie), ZMB 114062-3 (Schale, Operculum, Anatomie), ZMB 114084-1 (Schale), ZMB 114084-2 (Schale), Laos: Champsak Provinz: Mekong: ZMB 114956-1 (Radula, Embryo), Laos: Sekong Provinz: ZMB 114958-1 (Schale, Anatomie).

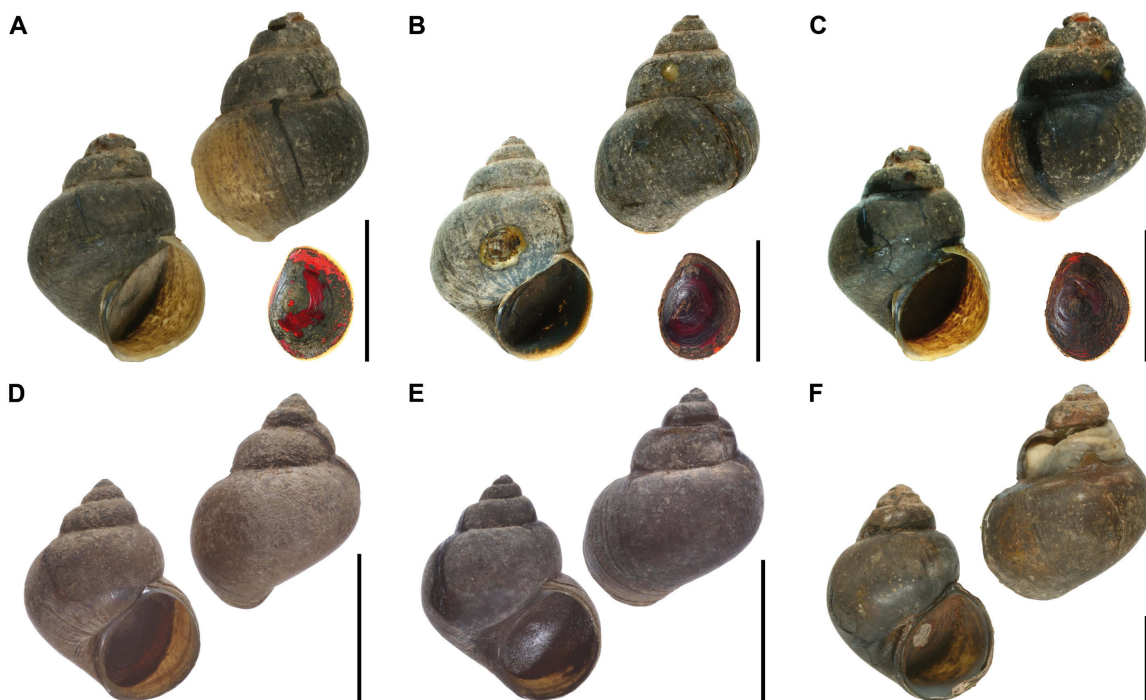


Abbildung 3.29. *Mekongia rattei*, Schalen. **A.** ZMB 114062-1. **B.** ZMB 114084-1. **C.** ZMB 114084-2. **D.** ZMB 114958-1. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.31, 3.33, 3.34, 3.35 und 3.36 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.29): mittelgroß (bis 23,7 mm), dickwandig, braun bis dunkelbraun, ungebändert, kegelförmig, unskulpturiert, 4-5 Windungen, geschultert.
 Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.30): Höhe 4,3 mm, 3,5 Windungen, kegelförmig, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, ist nicht gestaucht, ab zweiter Windung Ausbildung von Mikroskulpturierung parallel zur Suture und Periostracalhaaren.
 Operculum (siehe Abb. 3.29): dünn, verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, dezentraler Nukleus.

3 Ergebnisse

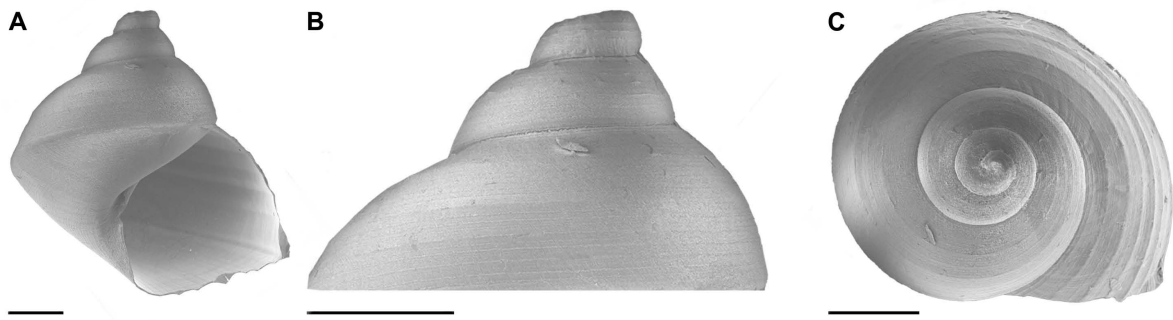


Abbildung 3.30. *Mekongia rattei*, Embryonen. **A-C.** ZMB 114956-1. Mess-Balken = 1 mm.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist blass gelb gefärbt, an dessen grau gefärbter Schnauze (Sn) und den Fühlern (Fü) sind keinerlei besondere Pigmentierungen in Form von andersfarbigen Sprenkeln zu erkennen. Der Mantelrand (Mr) ist glatt ohne größere Wellen und besitzt keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), ist sowohl bei den männlichen, als auch den weiblichen Exemplaren etwas größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Das lange und schmale Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit fast vier Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler der Weibchen sind kurz mit abgerundeten Fühlerenden. Bei männlichen Exemplaren hat der linke Tentakel die selbe kurze Form wie die der Weibchen. Der rechte Tentakel ist minimal länger. An dessen Spitze befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Direkt an der Fühlerbasis befinden sich die Augen. Die Schnauze ist lang und fleischig (siehe Abb. 3.31).

Radula: Die Grundstruktur der abgebildeten Radula (siehe Abb.3.32 und Tab.3.3) gleicht der von *Margarya melanioides*. Bei einer maximalen Länge von 4,4 mm konnten 104 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (5/1/5) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an der Schneide breit und leicht abgerundet. Die ihn flankierenden fünf Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (4/1/3) hat eine langgestreckte Basis und einen breit ausgebildeten Haupt-Dentikel. Es gibt vier kleine Außen-Dentikel und etwa drei kleine Innen-Dentikel, welche allerdings in der rasterelektronischen Aufnahme nur schlecht zu identifizieren sind. Es gibt jeweils zwei Reihen an Marginalzähnen. Die inneren Marginalzähne (4/1/2) haben etwa die gleiche Länge wie die Lateralzäh-

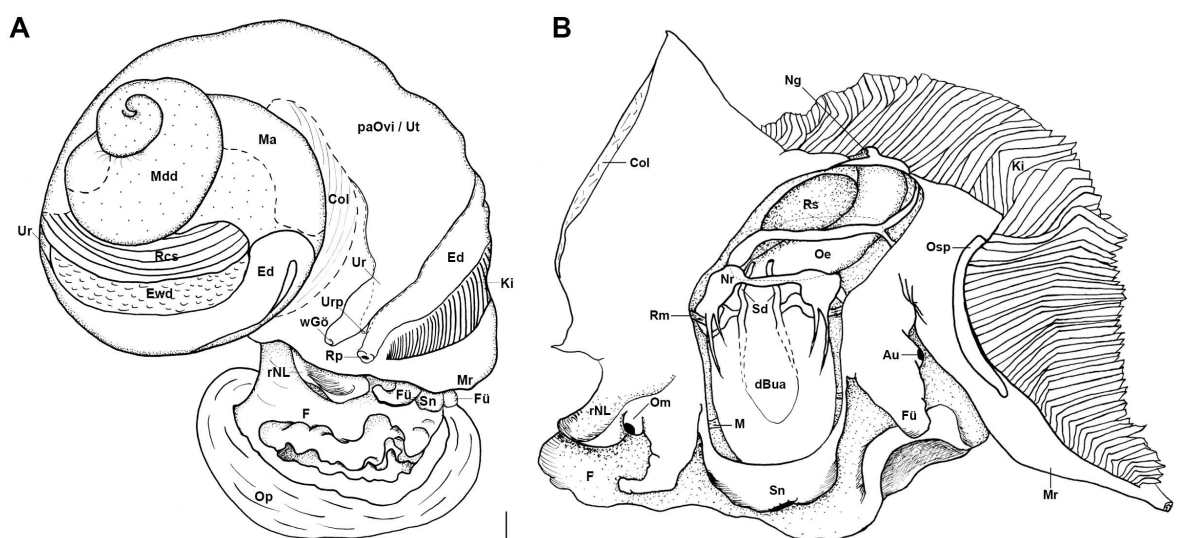


Abbildung 3.31. Anatomie von *Mekongia rattei*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Der Verlauf der Speicheldrüsen im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

ne, sind aber schmaler als diese. Die Bezeichnung ist mit vier Außen-Dentikeln und wahrscheinlich 2 Innen-Dentikeln unregelmäßig. Die äußeren Marginalzähne ($n > 15$) sind lang, spatelförmig und mit kurzen gleichartig aussehenden Dentikeln besetzt.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und erstreckt sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanioides* (siehe Abb. 3.33).

Der Radulasack ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge (Sr) sind groß und gut zu erkennen. Die rechte Buccalfalte (Dorsalfalte/Df) ist über dem Bereich der Odontophoren im Vergleich zur Linken deutlich breiter. Die Buccalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus verlaufen beide Falten weiter parallel zueinander bis sie bald darauf fusionieren. Im posterioren Bereich des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen und sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dichte Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über den Speicheldrüsenaperturen (Sda)

3 Ergebnisse

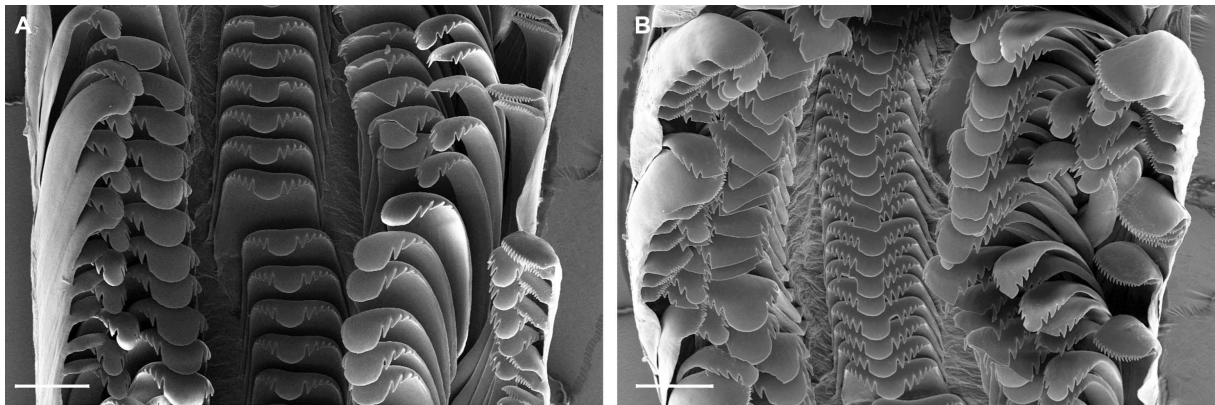


Abbildung 3.32. *Mekongia rattei*, Radula. **A.** ZMB 114956-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 114956-1, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μ m.

an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.34). Dieser erstreckt sich linksseitig über etwa eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt wird Magenkammer genannt, deren posteriorer Bereich stark muskularisiert ist. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsen (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anterioren Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich eine leichte Aussackung, das Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen auf fast seiner gesamten Außenfläche.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach Verlassen des Magens (nahe der Niere) macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche nicht an der Innenseite des Mantels anliegt, sondern frei in die Mantelhöhle ragt.

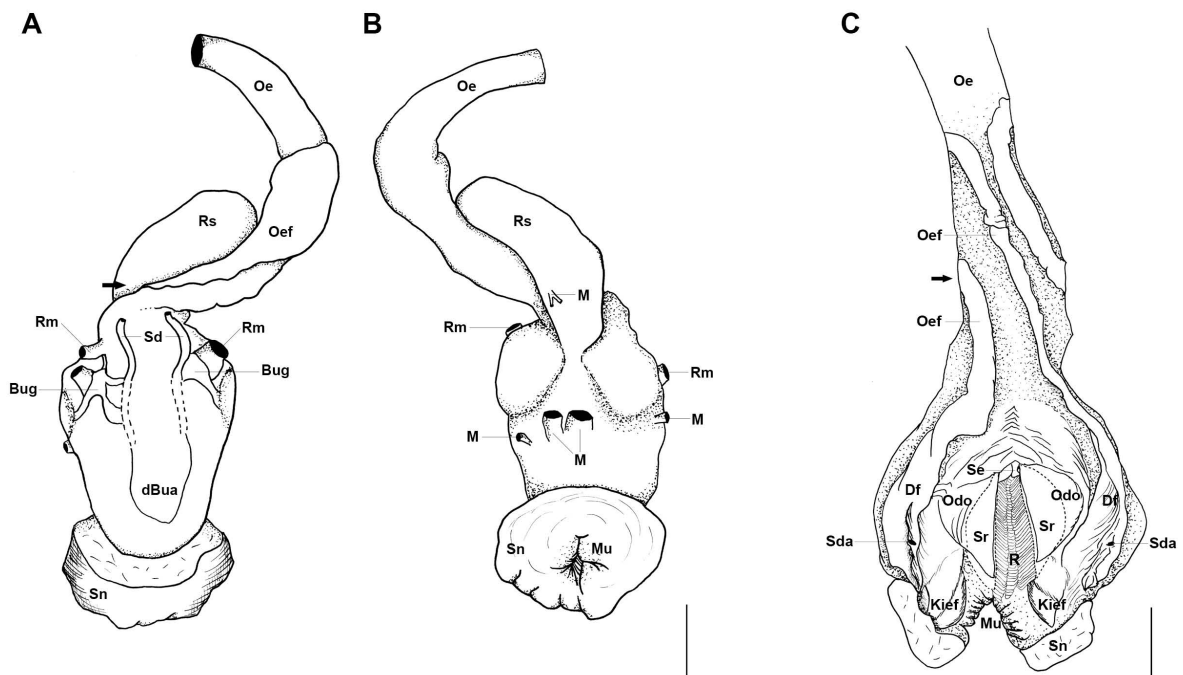


Abbildung 3.33. Anatomie von *Mekongia rattei*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die Öffnung der Ureterpapille (Urp) ist schlitzförmig und liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) befindet sich am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.34). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) lassen sich dorsal gut erkennen und abgrenzen. Die schmale sehr lange Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer kaum erkennbaren Brücke (Pedal-Kommissur/PK) miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch lange schmale Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil (Mantel) des Weichkörpers (siehe Abb. 3.35). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ure-

3 Ergebnisse

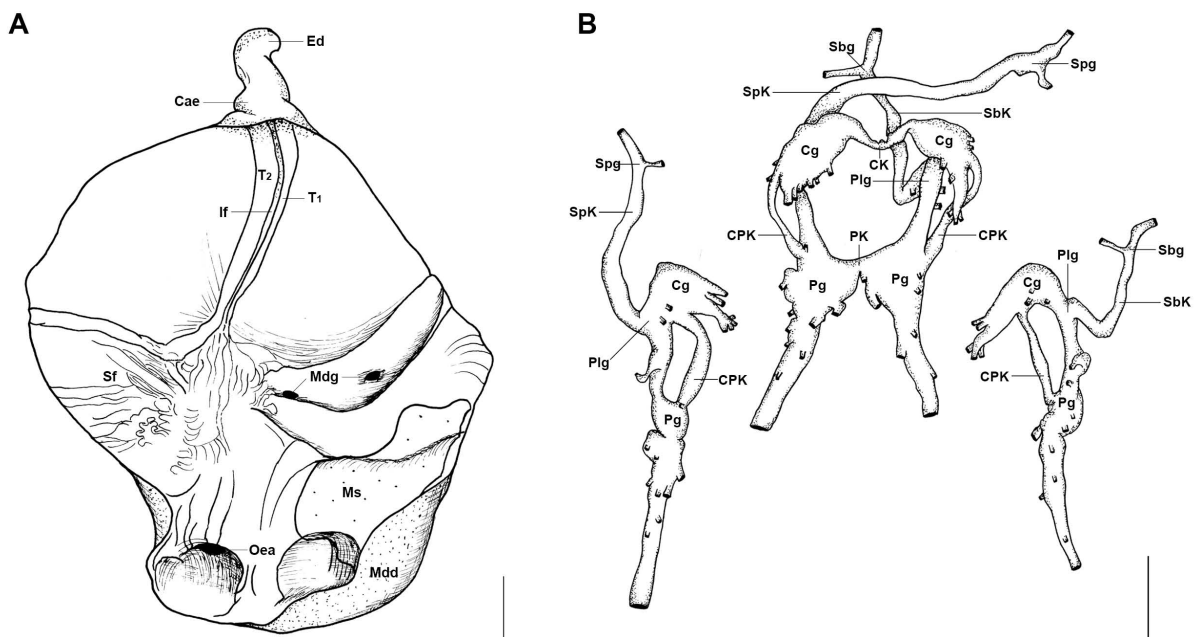


Abbildung 3.34. Anatomie von *Mekongia rattei*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circum-ösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

teröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner glatten konkaven Seite, die keine Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner ventralen Seite hat er Kontakt mit dem Ureter. Die Vereinigung der Vasa efferentia (Veff) zum Vas deferens (Vd) erfolgt innerhalb des Testis. Daraufhin verlässt der Samenleiter (Vas deferens) den Testis an seiner konvexen Seite. Das lange Vas deferens ist dabei von Bindegewebe umgeben und dadurch am Columellarmuskel befestigt. Zwischen Testis und Prostata ist am Vas deferens keine Verdickung zu erkennen. Der Übergang zur Prostata geschieht abrupt. Die Prostata ist deutlich verdickt und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus, wo sie parallel zu ihm verläuft. Ihr posteriores Ende ist deutlich gekrümmt. Einige Einschnürungen sind entlang der Prostata zu erkennen. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidetrumpfes und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (reOvi, siehe Abb. 3.36) der bereits teilweise von der Eiweißdrüse (Ewd) umschlossen ist.

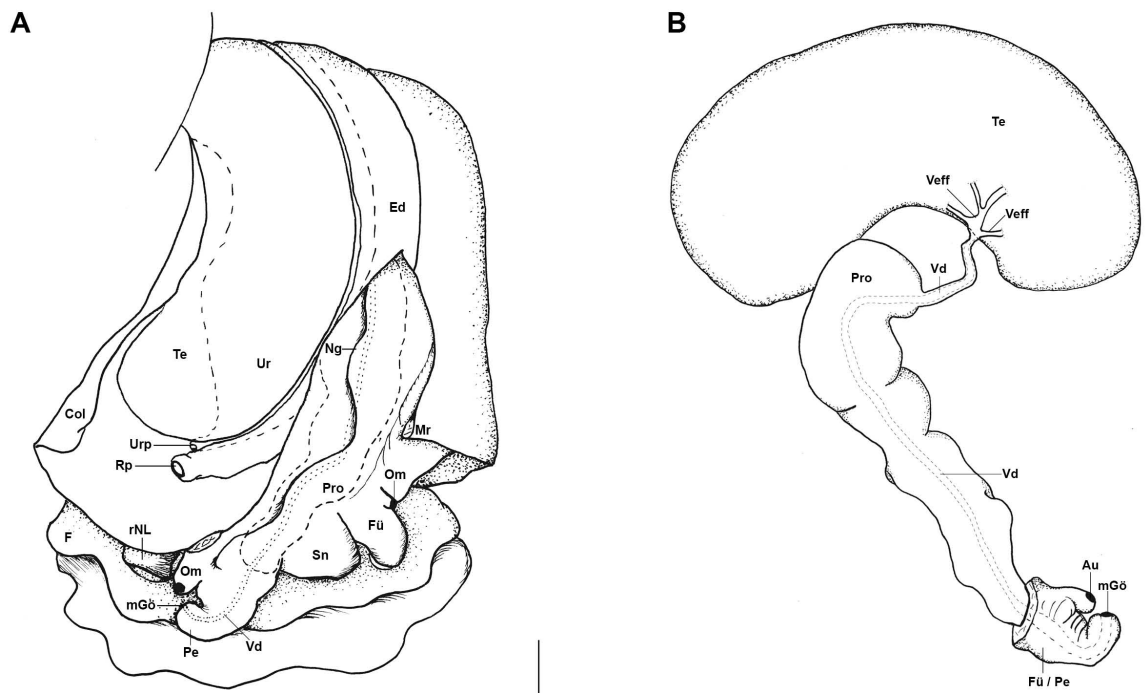


Abbildung 3.35. Anatomie von *Mekongia rattei*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

Die Eiweißdrüse hat eine dreieckige Form. Sie ist in ihrem Verlauf leicht gekrümmt und somit dem Verlauf der Windung angepasst. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie etwas verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist sehr langgestreckt und im Lumen deutlich dünner als der Linke. Im linken Schenkel erweitert sich in einer 180°-Kurve langsam das Lumen. Der gewundene Ovidukt geht daraufhin allmählich in das Receptaculum seminis (Rcs) über. Der nun im Durchmesser vergrößerte Ovidukt verläuft weiter innerhalb des Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen dünneren ventralen Schenkel und einen deutlich dickeren dorsalen Schenkel, die etwa gleichlang sind und durch eine 180°-Biegung eng aneinander liegen. Entlang der Innenseiten beider Schenkel sind nach dem Öffnen längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Am Weichkörper ist nur der dorsal gelegene Schenkel von außen zu erkennen. Fast der gesamte ventrale Schenkel des Receptaculum seminis wird von einer dünn ausgebildeten Eiweißdrüse bedeckt. Dabei überragt die Eiweißdrüse nur mit ihrem anterioren Teil den dorsalen Schenkel des Receptaculum seminis. Der Durchmesser des Receptaculum seminis erweitert sich allmählich trichterförmig bevor es in den pallialen Teil des Ovidukts

3 Ergebnisse

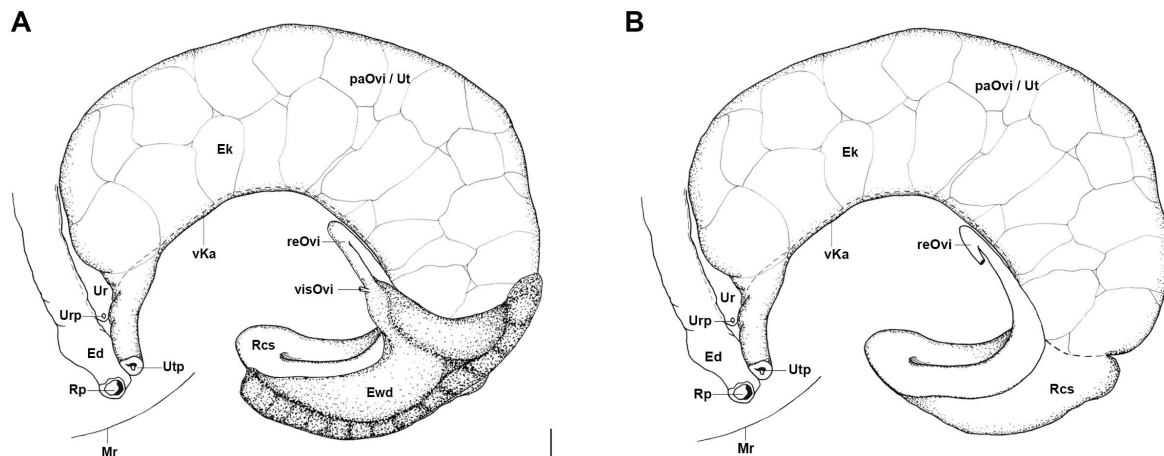


Abbildung 3.36. Anatomie von *Mekongia rattei*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eiweißdrüse entfernt. Mess-Balken = 1 mm.

(paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), übergeht. Der Übergang von Receptaculum seminis zum Uterus stellt die Grenze zwischen Eingeweidessack und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält eingekapselte Jungtiere ($n < 20$), die in mehr als zwei Reihen angeordnet sind. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Längsfalten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. In unmittelbarer Nähe der Ureteröffnung, nahe dem Mantelrand, kommt es zu einer Querschnittsverengung. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3.3.5 *Cipangopaludina chinensis*

Cipangopaludina chinensis (Gray, 1834)

Untersuchtes Material: Südkorea: Jeollanam-do: ZMB 192390-1 (Schale, Anatomie), ZMB 192494-1 (Radula), ZMB 192690-1 (Anatomie), ZMB 192691-1 (Anatomie), ZMB 192693-1 (Anatomie), ZMB 192694-1 (Anatomie), ZMB 192694-3 (Anatomie), ZMB 192688-1 (Anatomie).

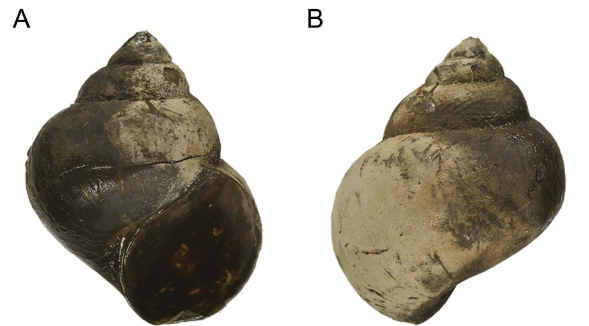


Abbildung 3.37. *Cipangopaludina chinensis*, Schalen. **A.** ZMB 192390-1. **B.** ZMB 192390-1. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.38, 3.40, 3.41, 3.42 und 3.43 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.37): mittelgroß (29,5 mm), dickwandig, gelbbraun bis dunkelbraun, ungebändert, kegelförmig bis rund, 6 Windungen, geschultert, nicht skulpturiert.

Embryonen wurden nicht extrahiert.

Operculum: dünn, verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, dezentraler Nucleus.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist blass gelb gefärbt, an dessen Schnauze (Sn) und den Fühlern (Fü) ist eine leichte hellgraue Pigmentierung zu erkennen. Der Mantelrand (Mr) ist glatt und besitzt keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), ist sowohl bei den männlichen, als auch den weiblichen Exemplaren etwas größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Ein breites Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei

3 Ergebnisse

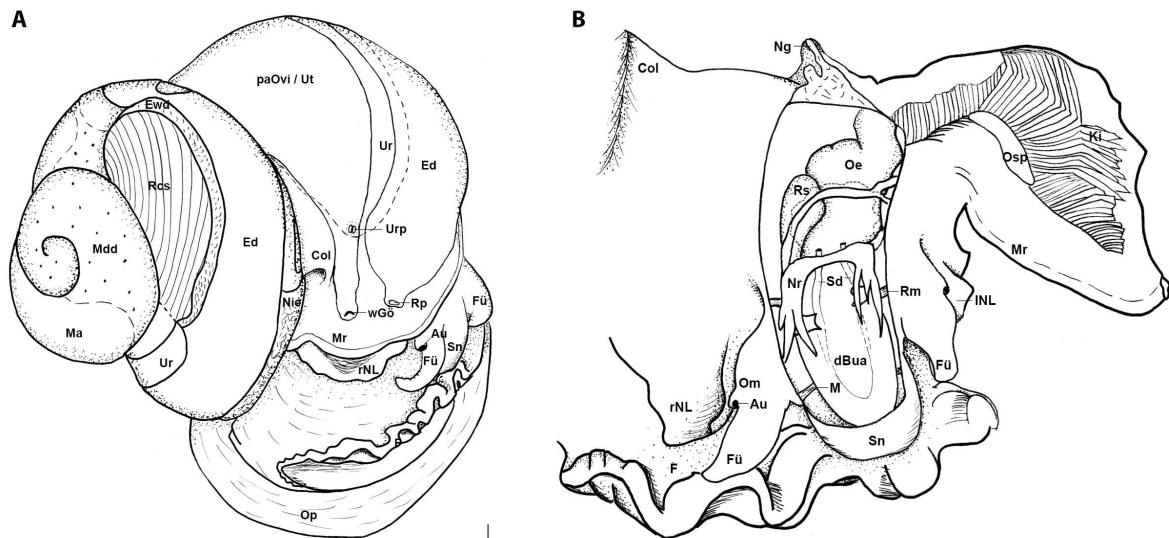


Abbildung 3.38. Anatomie von *Cipangopaludina chinensis*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoe". Die Lage der Speicheldrüsen über dem Ösophagus ist mit einer dünnen Punktlinie gekennzeichnet. Ihr Verlauf im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit fast vier Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler der Weibchen sind kurz. Bei männlichen Exemplaren hat der linke Tentakel die selbe kurze Form wie die der Weibchen. Der rechte Tentakel hingegen ist kompakt und nur etwas länger als der linke. An dessen Spitze befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Direkt an der Fühlerbasis befinden sich die Augen. Die Schnauze ist lang und fleischig (siehe Abb. 3.38).

Radula: Die Grundstruktur der abgebildeten Radula (siehe Abb. 3.39 und Tab. 3.3) gleicht der von *Margarya melanioides*. Bei einer Gesamtlänge von 6,8 mm ist sie mit 175 horizontalen Zahnreihen bestückt. Der Medianzahn (4/1/4) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und leicht abgerundet. Die ihn flankierenden vier Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend und klein. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (4/1/4) ähnelt im Aufbau und Aussehen dem Medianzahn, ist im Gesamten allerdings länger und leicht asymmetrisch. Der Haupt-Dentikel ist hier prominenter und breiter. Es gibt je vier kleine Außen- und Innen-Dentikel. Es schießen sich jeweils zwei Reihen von Marginalzähnen an. Der innere Marginalzahn (3/1/5) ist deutlich asymmetrisch, hat eine ungleichmäßige Bezahnung und ähnelt in seiner Form dem Lateralzahn. Es gibt vier kleine Außen-Dentikel und fünf Innen-Dentikel. Der äußere Marginalzahn ($n > 10$) ist lang und spatelförmig mit kurzen gleichartig aussehenden Dentikeln.

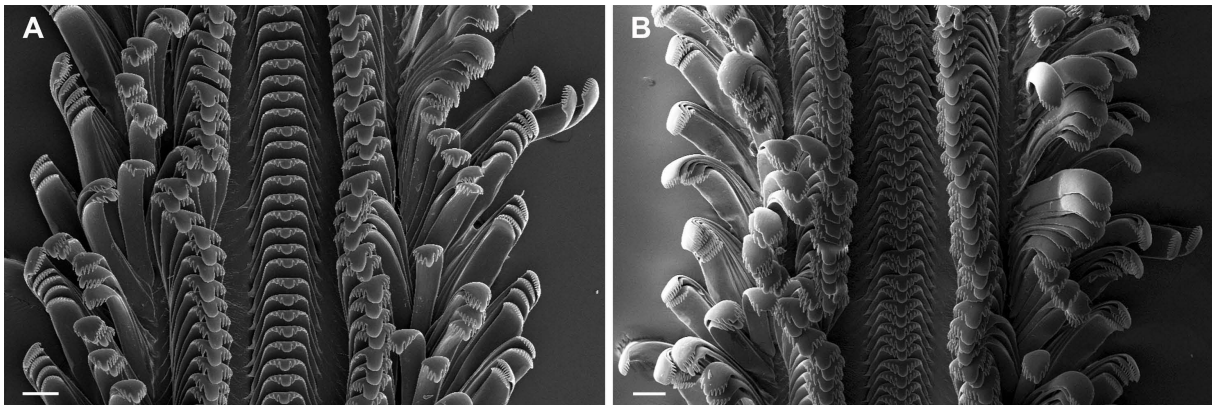


Abbildung 3.39. *Cipangopaludina chinensis*, Radula. **A.** ZMB 192694-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 192694-1, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μ m.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanioides* (siehe Abb. 3.40).

Der Radulasack (Rs) ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge (Sr) sind groß und deutlich zu erkennen. Die rechte Buccalfalte (Dorsalfalte/Df) ist über dem Bereich der Odontophoren, im Vergleich zur Linken, breiter ausgebildet. Die Buccalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus gibt es keinen Kontakt zwischen ihnen. Dieser kommt erst etwas weiter in Richtung distales Ende des Ösophagus zustande. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dichte Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.41). Dieser erstreckt sich linksseitig über etwa eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt wird Magenkammer genannt, deren posteriorer Bereich stark muskularisiert ist. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mit-

3 Ergebnisse

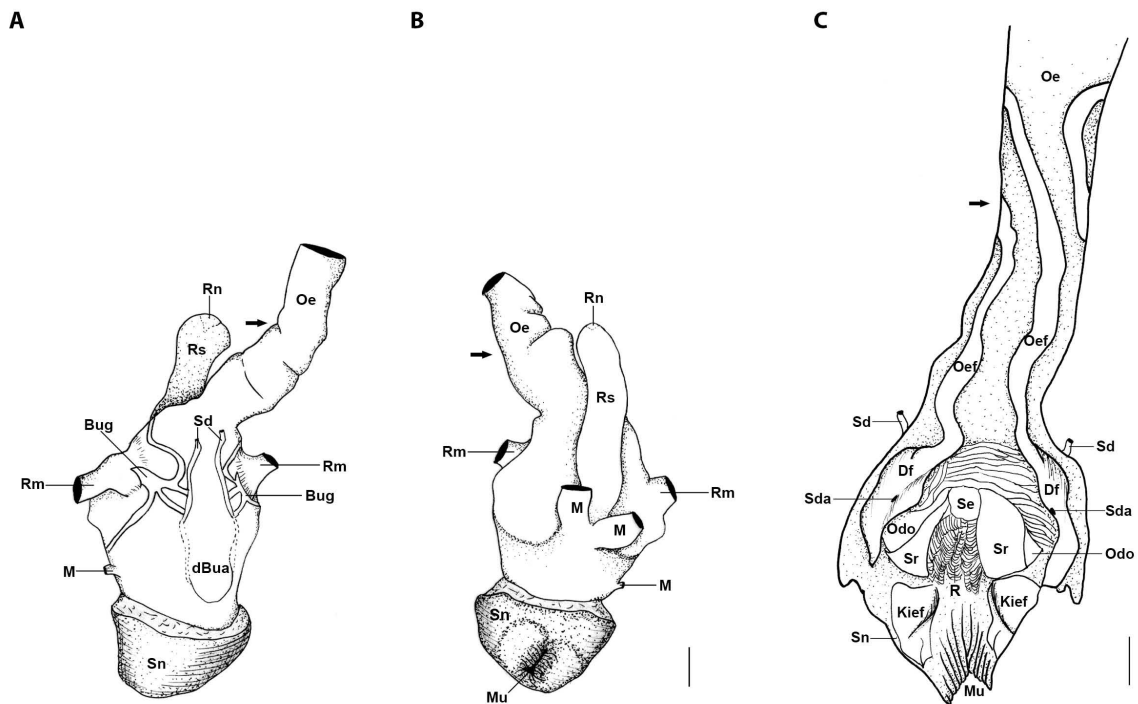


Abbildung 3.40. Anatomie von *Cipangopaludina chinensis*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

teldarmdrüsengänge (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anterioren Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich eine große Aussackung, das Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach Verlassen des Magens (nahe der Niere) macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche nicht an der Innenseite des Mantels anliegt, sondern frei in die Mantelhöhle ragt.

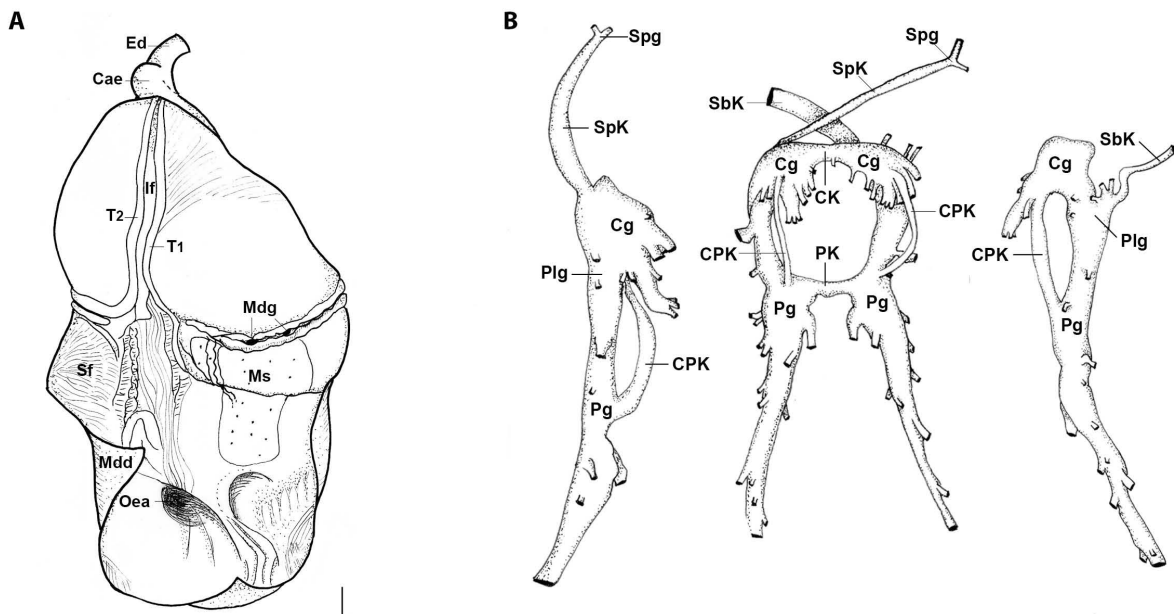


Abbildung 3.41. Anatomie von *Cipangopaludina chinensis*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circumösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die Öffnung der Ureterpapille (Urp) ist klein, papillenartig und liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) ist fragiler als bei *Margarya melanioides* und befindet sich ebenfalls am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.41). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen. An ihnen entspringen jeweils neun Nerven. Die breite etwas längere Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer langen schmalen Brücke (Pedal-Kommissur/PK), die sich sehr gut abgrenzen lässt, miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch sehr lange schmale Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil (Mantel) des Weichkörpers (siehe Abb. 3.42). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner glatten konkaven Seite, die keine Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner

3 Ergebnisse

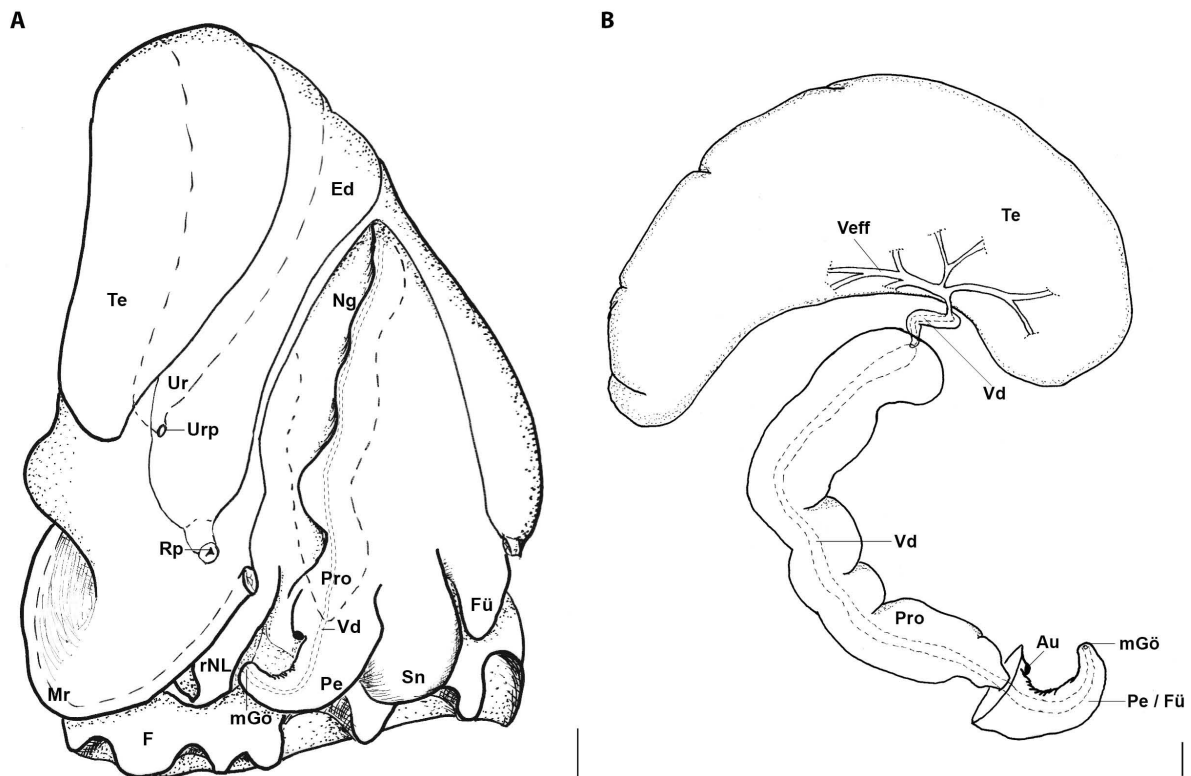


Abbildung 3.42. Anatomie von *Cipangopaludina chinensis*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

ventralen Seite hat er Kontakt mit dem Ureter. Die Vereinigung der Vasa efferentia (Veff) zum Vas deferens (Vd) erfolgt innerhalb des Testis. Daraufhin verlässt der Samenleiter (Vas deferens) den Testis an seiner konvexen Seite. Das kurze Vas deferens ist dabei von Bindegewebe umgeben und dadurch am Columellarmuskel befestigt. Dabei fällt auf, dass sich das Vas deferens direkt nach Verlassen des Testis deutlich verdickt (ähnlich wie bei *Margarya melanioides*). Diese Verdickung setzt sich bis direkt vor die Prostata fort. Dort wird der Samenleiter wieder schmal und tritt abrupt in die Prostata über. Die Prostata ist von dickerer Gestalt und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus, wo sie parallel zu ihm verläuft. Ihr posteriores Ende ist deutlich gekrümmt. In ihrem Verlauf werden einzelne Einschnürungen sichtbar. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan, ist dabei allerdings kompakt und nur etwas länger als der Linke.

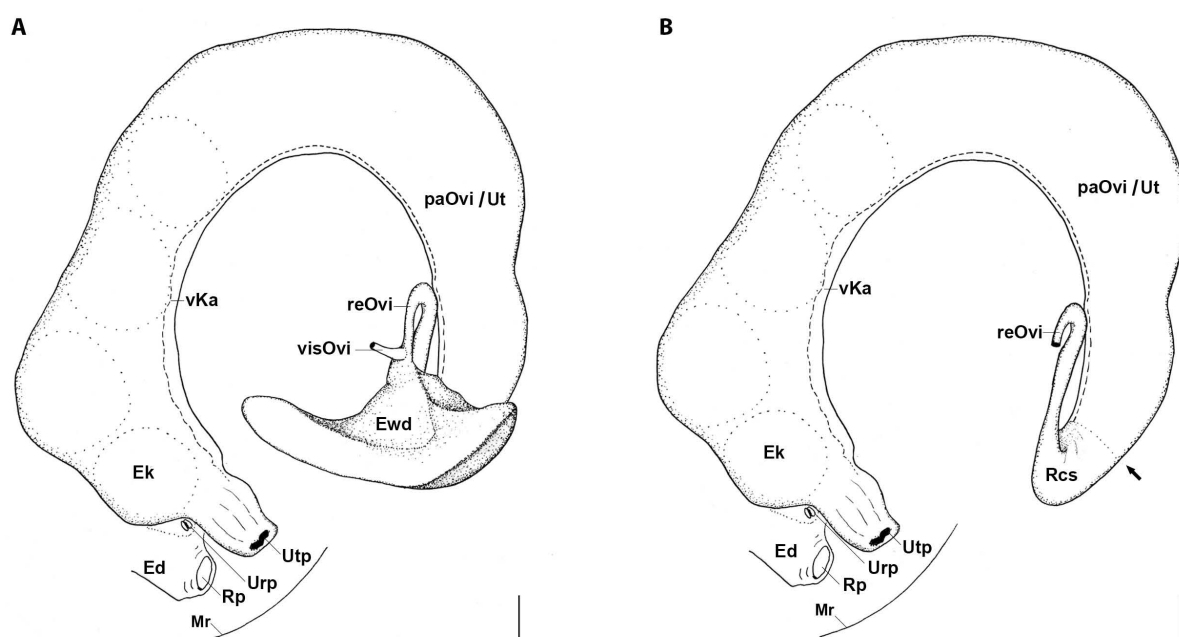


Abbildung 3.43. Anatomie von *Cipangopaludina chinensis*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eiweißdrüse entfernt. Pfeil kennzeichnet Übergang vom Receptaculum seminis in die Bruttasche. Mess-Balken = 1 mm.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidetasches und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (reOvi, siehe Abb. 3.43) der bereits teilweise von der Eiweißdrüse (Ewd) umschlossen ist.

Die Eiweißdrüse hat eine dreieckige Form. Sie ist in ihrem Verlauf leicht gekrümmt und somit dem Verlauf der Windung angepasst. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist sehr langgestreckt und vom Lumen her sehr dünn. Im linken Schenkel erweitert sich in einer 180°-Kurve langsam das Lumen. Der gewundene Ovidukt geht daraufhin ohne Ausbildung einer von außen ersichtlichen Abgrenzung in das Receptaculum seminis (Rcs) über. Es ist weder eine Biegung im Verlauf, noch eine Ausbildung einer Ampulle (wie bei den anderen untersuchten Arten) zu erkennen.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen längeren ventralen Schenkel mit geringem Lumen und einen sehr kurzen dorsalen Schenkel. Beide liegen durch eine 180°-Biegung eng aneinander. Direkt nach der Biegung erweitert sich der Durchmesser des Receptaculum deutlich. Entlang der Innenseite des dorsalen Schenkels sind

3 Ergebnisse

längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Am Weichkörper ist nur dieser von außen zu erkennen. Der gesamte ventrale Schenkel des Receptaculum seminis wird von der Eiweißdrüse überdeckt. Dabei überragt die Eiweißdrüse nur mit ihrem posterioren Teil den dorsalen Schenkel. Das Receptaculum seminis geht an der Grenze zwischen Eingeweidesack und Mantelhöhle in den pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), über. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält eine geringe Anzahl eingekapselter Jungtiere ($n < 10$). Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in einer Reihe angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Falten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. In unmittelbarer Nähe der Ureteröffnung, nahe dem Mantelrand, kommt es zu einer Querschnittsverengung. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3.3.6 *Cipangopaludina wisseli*

Cipangopaludina wisseli Jutting, 1963

Untersuchtes Material: Indonesien: Westpapua: Wissel Lakes: Lake Paniai: ZMB 127103a-1 (Schale, Embryo), ZMB 127103a-2 (Radula, Anatomie), ZMB 127103a-3 (Anatomie), ZMB 127105a-4 (Schale), ZMB 127106-1 (Anatomie), ZMB 127112a-1 (Schale, Radula), Westpapua: Wissel Lakes: Lake Tigi: ZMB 127104a-1 (Schale), Westpapua: Wissel Lakes: Lake Tage: ZMB 127106-1 (Schale, Embryo).

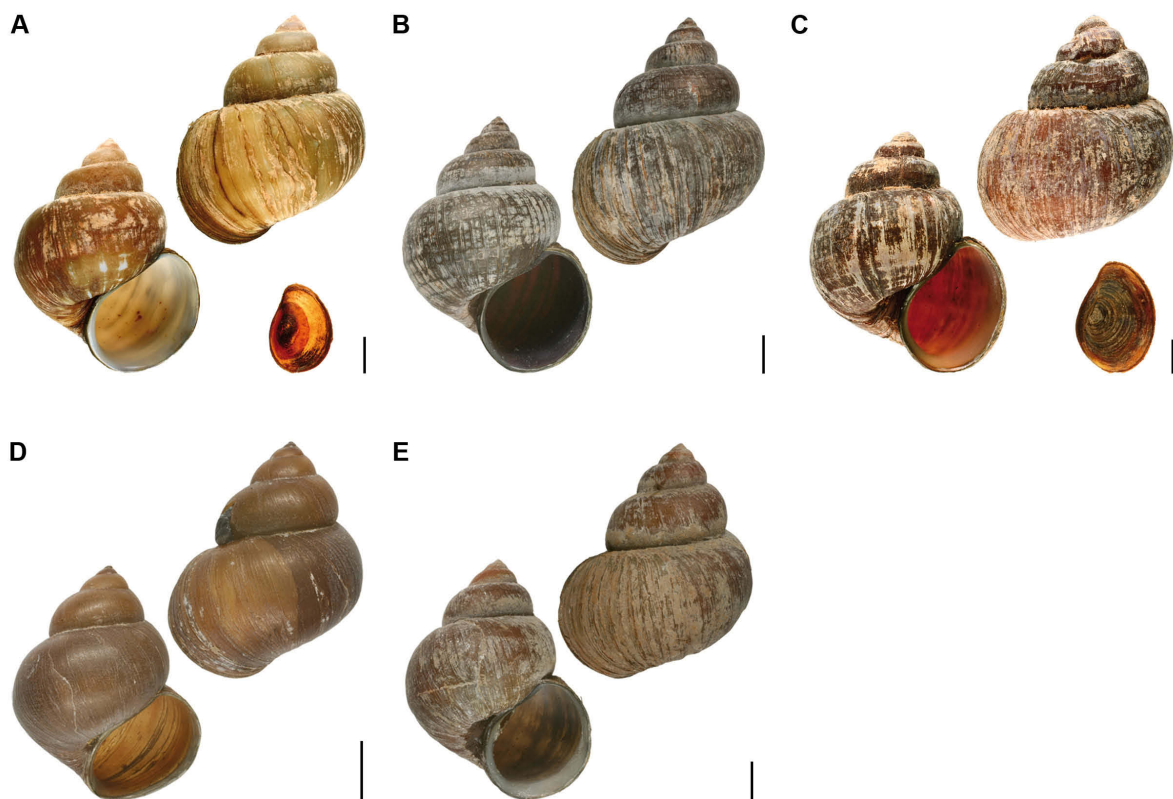


Abbildung 3.44. *Cipangopaludina wisseli*, Schalen. **A.** ZMB 127103-1. **B.** ZMB 127104a-1. **C.** ZMB 127105a-1. **D.** ZMB 127106-1. **E.** ZMB 127112a-1. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.46, 3.48, 3.49, 3.50 und 3.51 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.44) : sehr groß (bis 60 mm), dünnwandig, rotbraun bis dunkelbraun, ungebändert, kegelförmig bis rund, 5 Windungen, stark geschultert, glatt oder sehr leicht gehämmert.

Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.45): bis 10 mm groß, vier Windungen, ungebändert, kugel- bis kegelförmig, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, ist

3 Ergebnisse

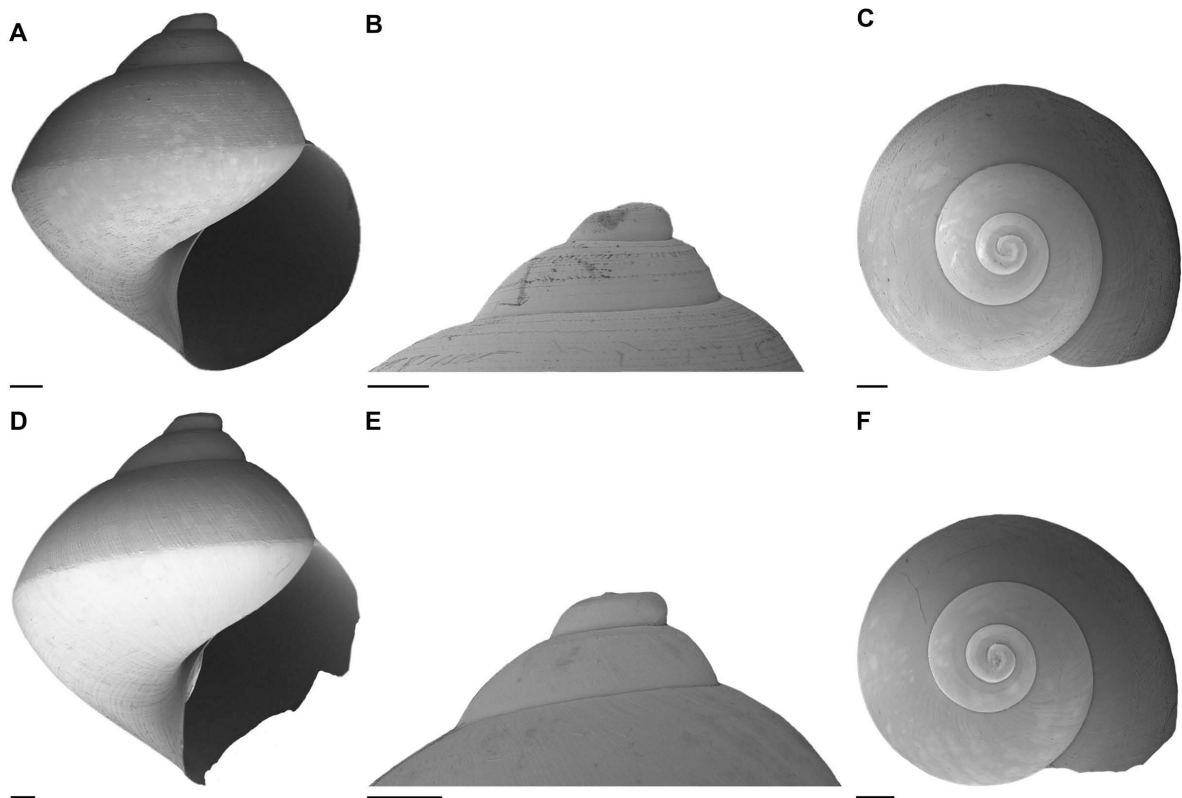


Abbildung 3.45. *Cipangopaludina wisseli*, Embryonen. **A-C.** ZMB 127103a-1. **D-F.** ZMB 127106-1. Mess-Balken = 1 mm.

nicht gestaucht, ab zweiter Windung Ausbildung von Mikroskulpturierung parallel zur Suture und 2-3 Reihen an Periostracalhaaren.

Operculum (siehe Abb. 3.44): dünn, verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, dezentraler Nukleus.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist blass gelb gefärbt, an dessen Schnauze (Sn) und den Fühlern (Fü) ist eine leichte hellgraue Pigmentierung zu erkennen. Der Mantelrand (Mr) ist glatt und besitzt keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), ist sowohl bei den männlichen, als auch den weiblichen Exemplaren etwas größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Ein langes schmales Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp,

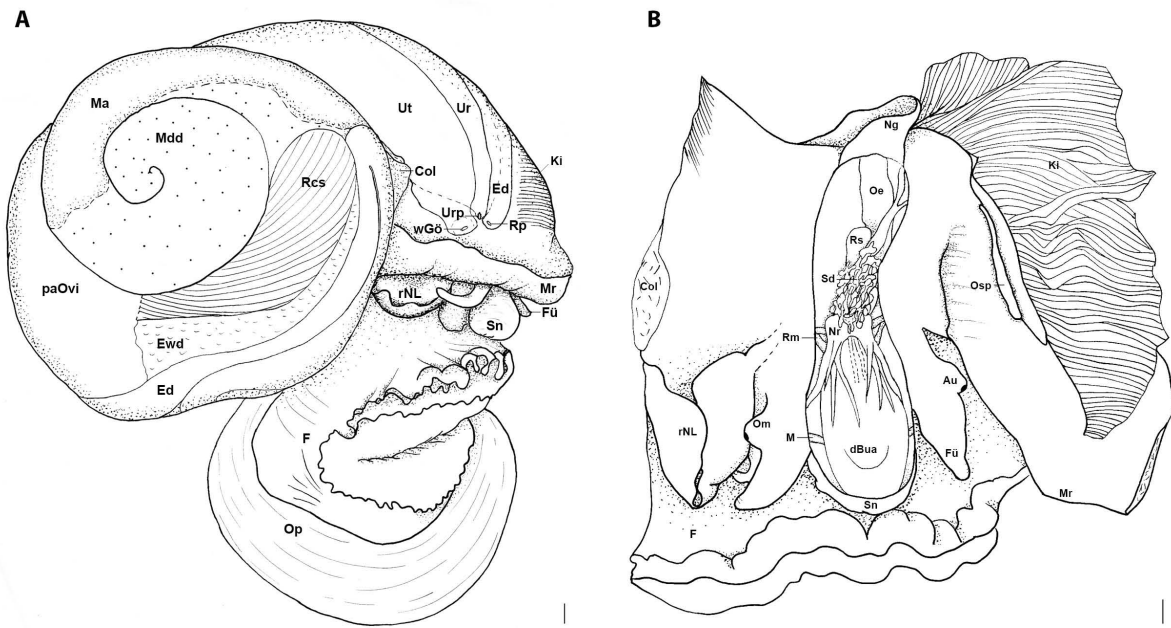


Abbildung 3.46. Anatomie von *Cipangopaludina wisseli*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Der Verlauf der Speicheldrüsen im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit fast vier Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler der Weibchen sind beide kurz mit kleinen spitz zulaufenden Enden. Bei männlichen Exemplaren hat der linke Tentakel die selbe kurze Form wie die der Weibchen. Der rechte Tentakel hingegen hat einen leicht verlängerten vorderen Bereich. An dessen Spitze befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Direkt an der Fühlerbasis befinden sich die Augen. Die Schnauze ist lang und fleischig (siehe Abb. 3.46).

Radula: Die Grundstruktur der abgebildeten Radulae (siehe Abb. 3.47 und Tab. 3.3) gleichen der von *Margarya melanioides*. Bei einer maximalen Länge von 6,2 mm konnten 133 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (5/1/5) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und abgerundet. Die ihn flankierenden fünf Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (5-7/1/3) ist ähnlich aufgebaut wie der Medianzahn, allerdings im Gesamten länger und leicht asymmetrisch. Der Haupt-Dentikel ist sehr prominent, breit und leicht in Richtung der fünf bis sieben Außen-Dentikel gebogen. Die Anzahl der Innen-Dentikel ist auf den REM-Bildern schwer zu erkennen (mehr als zwei bei Abb. 3.47 A. und B. bzw. drei bei Abb. 3.47 C. und D.). Es gibt jeweils zwei Reihen an Marginalzähnen. Die inneren Marginalzähne (5/1/4-5) der ersten Radula sind von leicht asymmetrischer Form. Die der

3 Ergebnisse

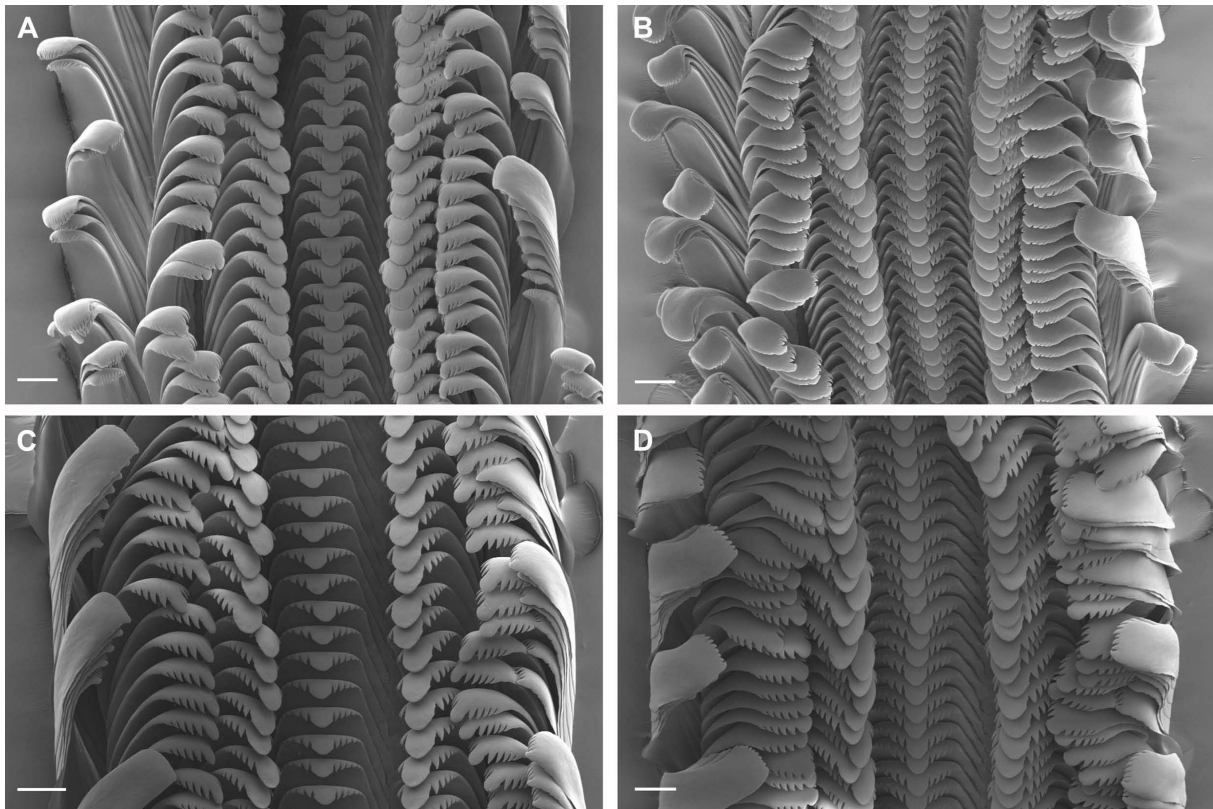


Abbildung 3.47. *Cipangopaludina wisseli*, Radula. **A.** ZMB 127103a-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 127103a-1, 45° Neigung. **C.** ZMB 127112-1, 0° Neigung. **D.** ZMB 127112-1, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μ m.

zweiten sind symmetrisch. Die Bezahnung ist ungleichmäßig. Es gibt fünf kleine Außen-Dentikel und vier bis fünf Innen-Dentikel. Die äußeren Marginalzähne (n=8-10) sind lang und spatelförmig mit kurzen Dentikeln, wobei der äußerste etwas breiter erscheint.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanioides* (siehe Abb. 3.48).

Der Radulasack (Rs) ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge (Sr) sind groß und deutlich zu erkennen. Die rechte Buccalfalte (Dorsalfalte/Df) ist über dem Bereich der Odontophoren in etwa genauso breit ausgebildet, wie die Linke. Die Buccalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus gibt es keinen Kontakt zwischen

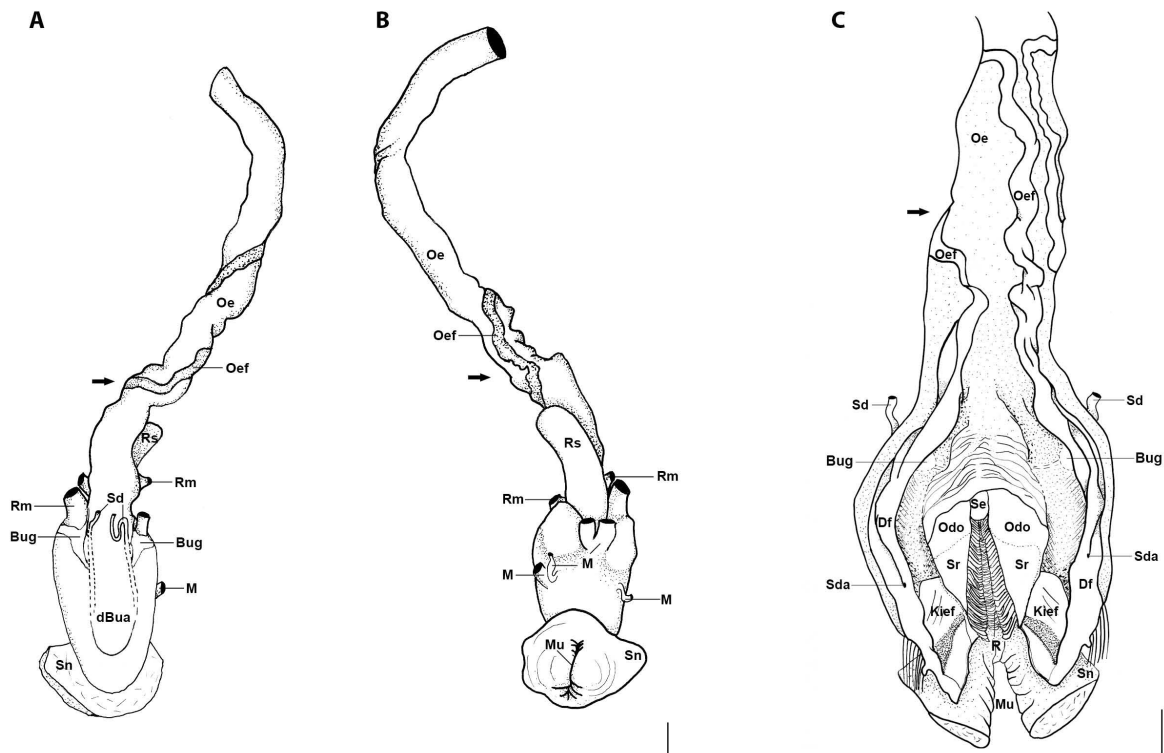


Abbildung 3.48. Anatomie von *Cipangopaludina wisseli*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

ihnen. Dieser kommt erst etwas weiter in Richtung distales Ende des Ösophagus zustande. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dichte Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus vom Cephalganglion (Cg) bis etwa unterhalb des Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.49). Dieser erstreckt sich linksseitig über etwa eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt wird Magenkammer genannt, deren posteriorer Bereich stark mit Muskelzellen durchsetzt ist. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsengänge (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anteriorer Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen.

3 Ergebnisse

Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich eine große Aussackung, das Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

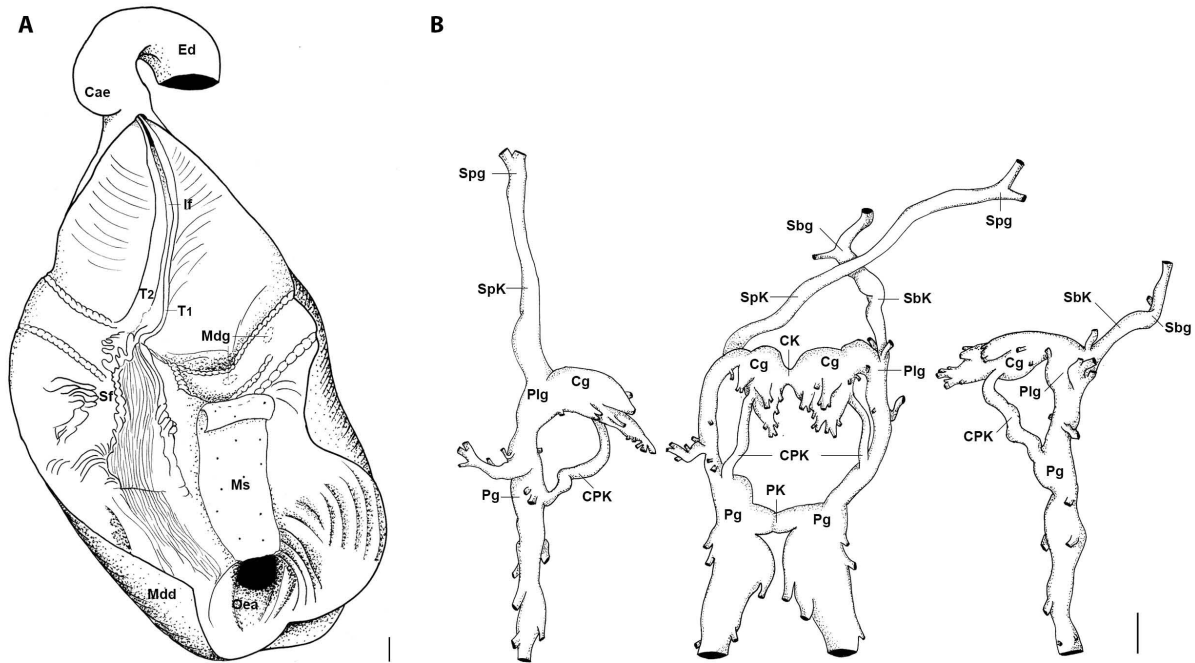


Abbildung 3.49. Anatomie von *Cipangopaludina wisseli*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circumösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach verlassen des Magens (nahe der Niere) macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche nicht an der Innenseite des Mantels anliegt, sondern frei in die Mantelhöhle ragt.

Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die Öffnung der Ureterpapille (Urp) ist groß, etwas geweitet und liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

3.3 Vergleichende Anatomie

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) befindet sich am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.49). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen. Dem rechten Cerebralganglion entspringen 10 Nerven, auf der linken Seite sind 12 Nerven zu erkennen. Die breite kurze Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die sehr breiten paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer gut zu erkennenden langen und breit ausgebildeten Brücke (Pedal-Kommissur/PK) miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch sehr lange schmale Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

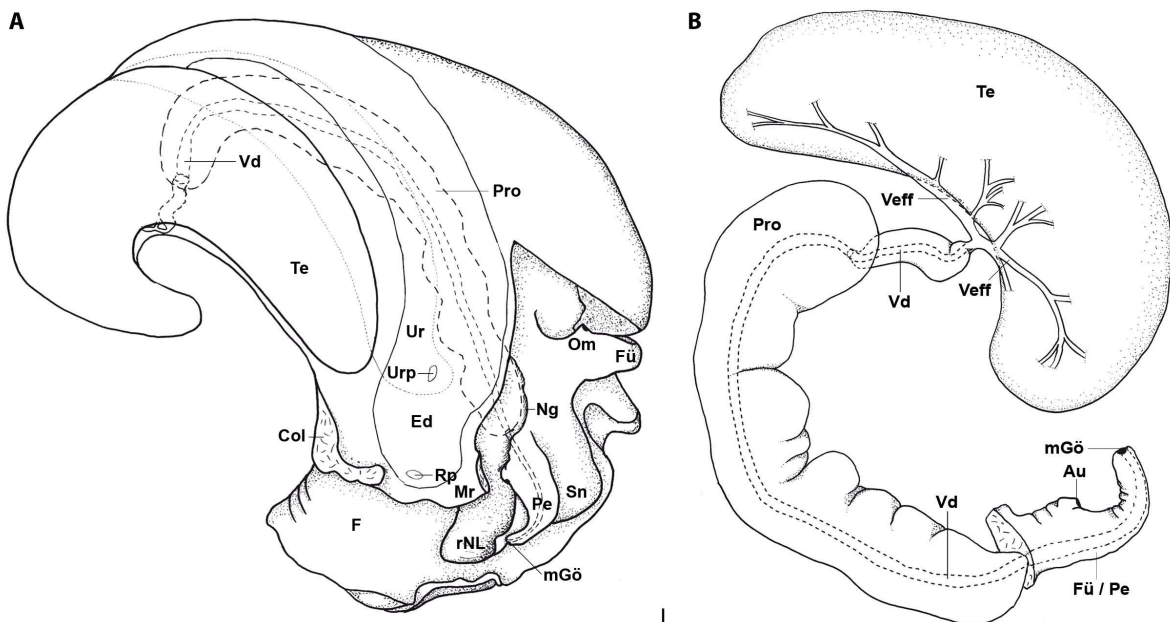


Abbildung 3.50. Anatomie von *Cipangopaludina wisseli*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil (Mantel) des Weichkörpers (siehe Abb. 3.50). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner glatten konkaven Seite, die keine Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner ventralen Seite hat er Kontakt mit dem Ureter. An seiner konvexen Seite verlassen mehr als zwei Vasa efferentia (Veff) den Testis und vereinigen sich somit

3 Ergebnisse

erst außerhalb zum Vas deferens (Vd, Samenleiter). Das kurze Vas deferens ist von Bindegewebe umgeben und dadurch am Columellarmuskel befestigt. Das Lumen des Samenleiters nimmt sofort nach der Vereinigung der verschiedenen Vasa efferentia deutlich zu. Und bleibt auch bis kurz vor dem Erreichen der Prostata (Pro) deutlich verdickt. Der Übergang zur Prostata geschieht abrupt. Die Prostata ist verdickt und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus, wo sie parallel zu ihm verläuft. Ihr posteriores Ende ist deutlich gekrümmt. Einige Einschnürungen sind entlang der konvexen Seite der Prostata zu erkennen. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan und ist in seiner Form im Vergleich zum linken Fühler etwas verlängert.

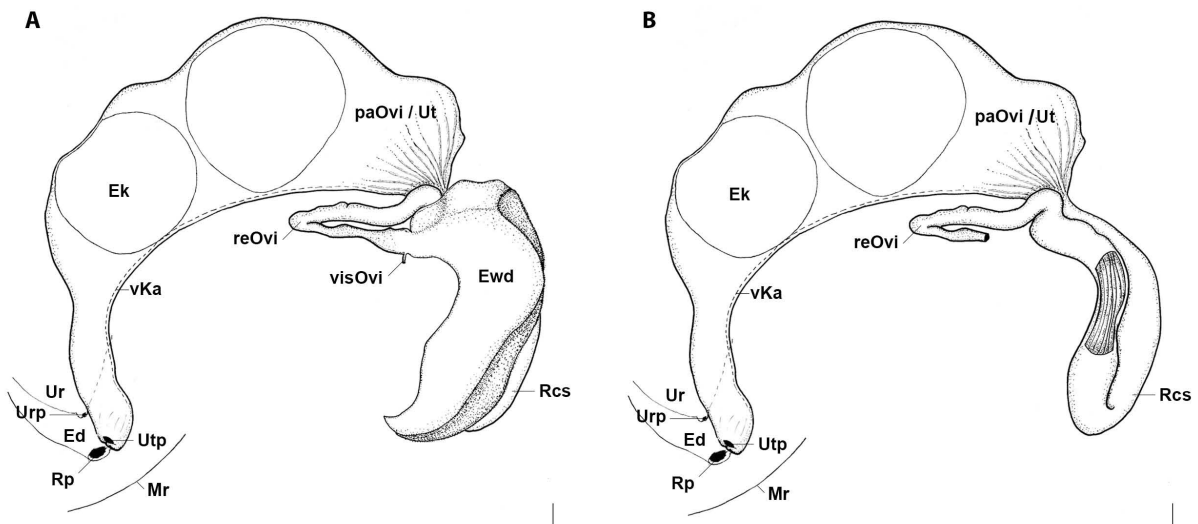


Abbildung 3.51. Anatomie von *Cipangopaludina wisseli*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eizellansatz entfernt. Mess-Balken = 1 mm.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidetraktes und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (reOvi, siehe Abb. 3.51) der bereits teilweise von der Eizellansatz (Ewd) umschlossen ist. Die Eizellansatz hat eine dreieckige Form. Sie ist in ihrem Verlauf leicht gekrümmt und somit dem Verlauf der Windung angepasst. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eizellansatz aus verläuft der gewun-

dene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist langgestreckt und im Lumen sehr dünn. Nach einer 180°-Kurve erweitert sich im linken Schenkel langsam das Lumen. Der gewundene Ovidukt mündet daraufhin ampullenartig in den ventralen Ast des Receptaculum seminis (Rcs). Der nun im Durchmesser vergrößerte Ovidukt verläuft weiter innerhalb des Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen dünneren ventralen Schenkel und einen dickeren dorsalen Schenkel, die etwa gleichlang sind und durch eine 180°-Biegung eng aneinander liegen. Entlang der Innenseiten beider Schenkel sind nach dem Öffnen längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Am Weichkörper ist nur der dorsal gelegene Schenkel von außen zu erkennen. Der gesamte ventrale Schenkel des Receptaculum seminis wird von der Eiweißdrüse bedeckt. Dabei überragt die Eiweißdrüse mit ihrem posterioren und anterioren Teil den dorsalen Schenkel des Receptaculum seminis. Der Durchmesser des Receptaculum seminis erweitert sich allmählich trichterförmig bevor es in den pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), übergeht. Der Übergang von Receptaculum seminis zum Uterus stellt die Grenze zwischen Eingeweidesack und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält eine geringe Anzahl eingekapselter Jungtiere ($n < 5$). Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in einer Reihe angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Falten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. In unmittelbarer Nähe der Ureteröffnung, nahe dem Mantelrand, kommt es zu einer Querschnittsverengung. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3 Ergebnisse

3.3.7 *Sinotaia quadrata*

Sinotaia quadrata (Benson, 1842)

Untersuchtes Material: Philippinen: Luzon: ZMB 113413-1 (Schale), ZMB 113413-3 (Schale), ZMB 113413-4 (Schale), ZMB 113416-1 (Schale), ZMB 113416-2 (Schale), ZMB 113416-3 (Schale), ZMB 113441-1 (Schale), ZMB 113442-1 (Schale, Embryo), Japan: Honshu: ZMB 192730-1 (Radula), ZMB 192731-1 (Radula, Embryo), ZMB 192732-1 (Radula), ZMB 192735-1 (Radula), China: Yunnan: Cibi Lake: ZMB 193455-1 (Schale), ZMB 193455-2 (Schale, Embryo), ZMB 193455-3 (Schale, Embryo), ZMB 193455-4 (Schale), China: Yunnan: Jiangxi: ZMB 193462-1 (Schale), ZMB 193462-2 (Schale), ZMB 193462-3 (Schale), ZMB 193462-4 (Schale), ZMB 193462-5 (Schale, Radula), ZMB 193462-6 (Schale).

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.54, 3.56, 3.57, 3.58 und 3.59 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.53) : groß (bis 33,8 mm), dickwandig, gelblich bis braun, ungebändert, kegelförmig, nicht skulpturiert, flache Windungen, 6-7 Windungen, Apex teilweise korrodiert, Außenseite des Gehäuses oft mit Algen bewachsen.

Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.52 und im Anhang): bis 4,3 mm hoch, drei Windungen, ungebändert, kegelförmig, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, ist gestaucht, ab zweiter Windung Ausbildung von Mikroskulpturierung (Striae) parallel zur Sutur und Periostracalhaare.

Operculum (siehe Abb. 3.53): verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, zentraler Nukleus nicht mittig.

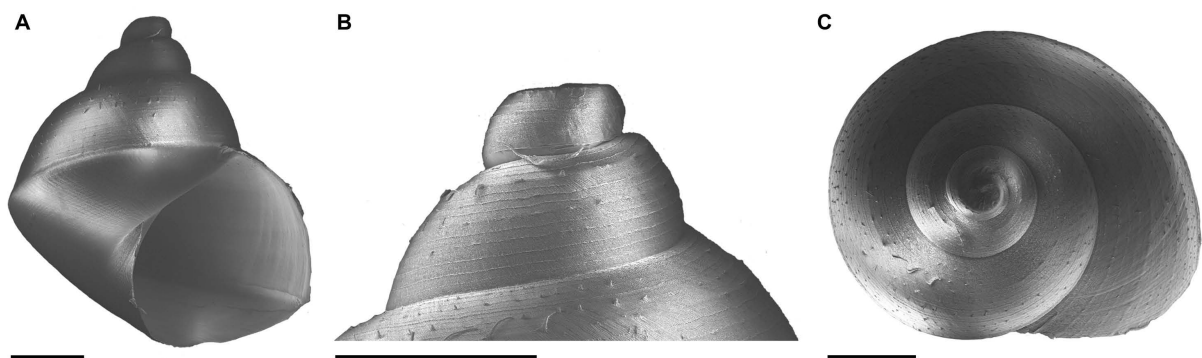


Abbildung 3.52. *Sinotaia quadrata*, Embryo. **A.-C.** ZMB 113442-1. Mess-Balken = 1 mm.

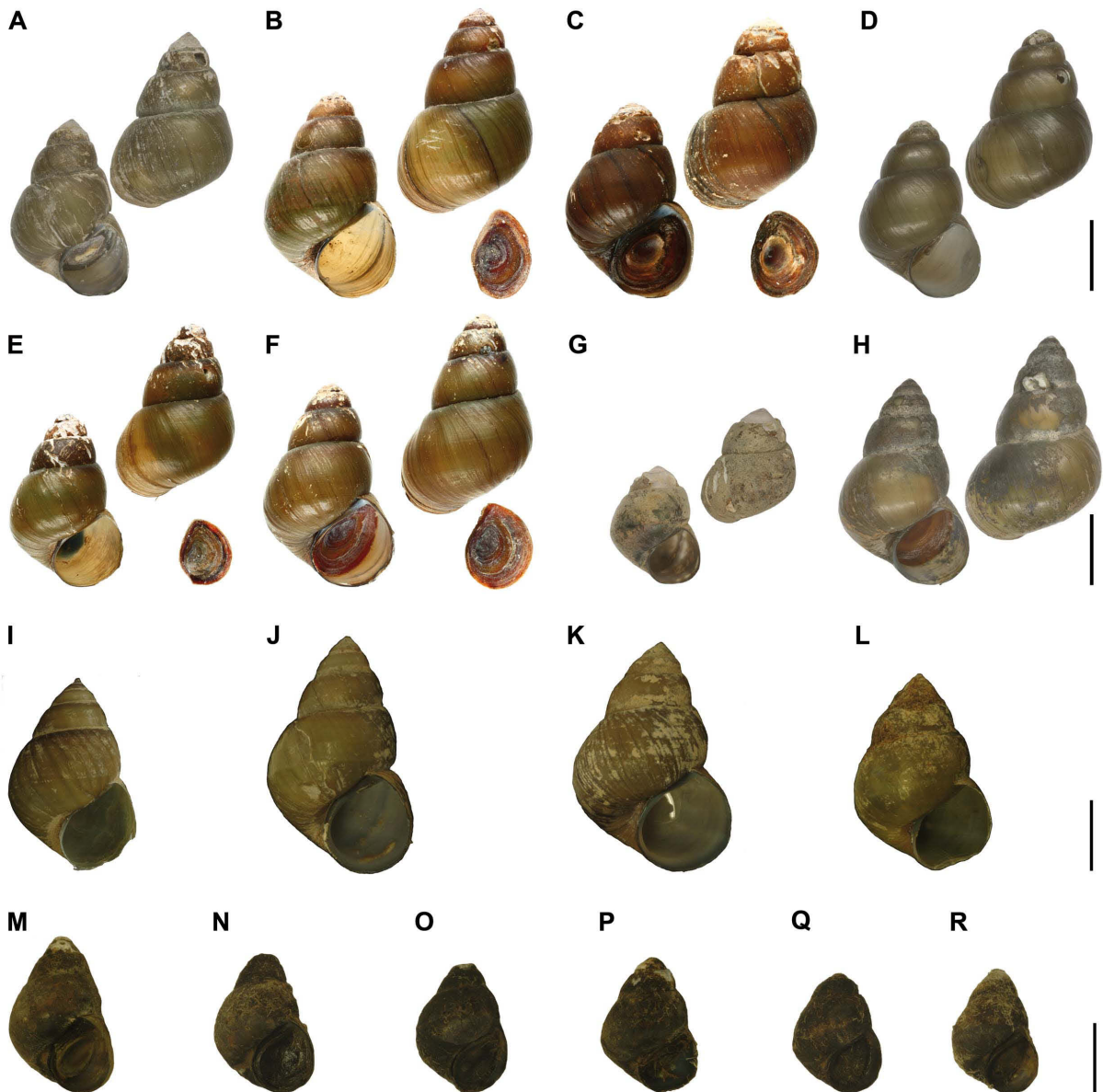


Abbildung 3.53. *Sinotaia quadrata*, Schalen. **A.** ZMB 113413-1. **B.** ZMB 113413-3. **C.** ZMB 113413-4. **D.** ZMB 113416-1. **E.** ZMB 113416-2. **F.** ZMB 113416-3. **G.** ZMB 113444-1. **H.** ZMB 113442-1. **I.** ZMB 193455-1. **J.** ZMB 193455-2. **K.** ZMB 193455-3. **L.** ZMB 193455-4. **M.** ZMB 193462-1. **N.** ZMB 193462-2. **O.** ZMB 193462-3. **P.** ZMB 193462-4. **Q.** ZMB 193462-5. **R.** ZMB 193462-6. Mess-Balken = 10 mm.

3 Ergebnisse

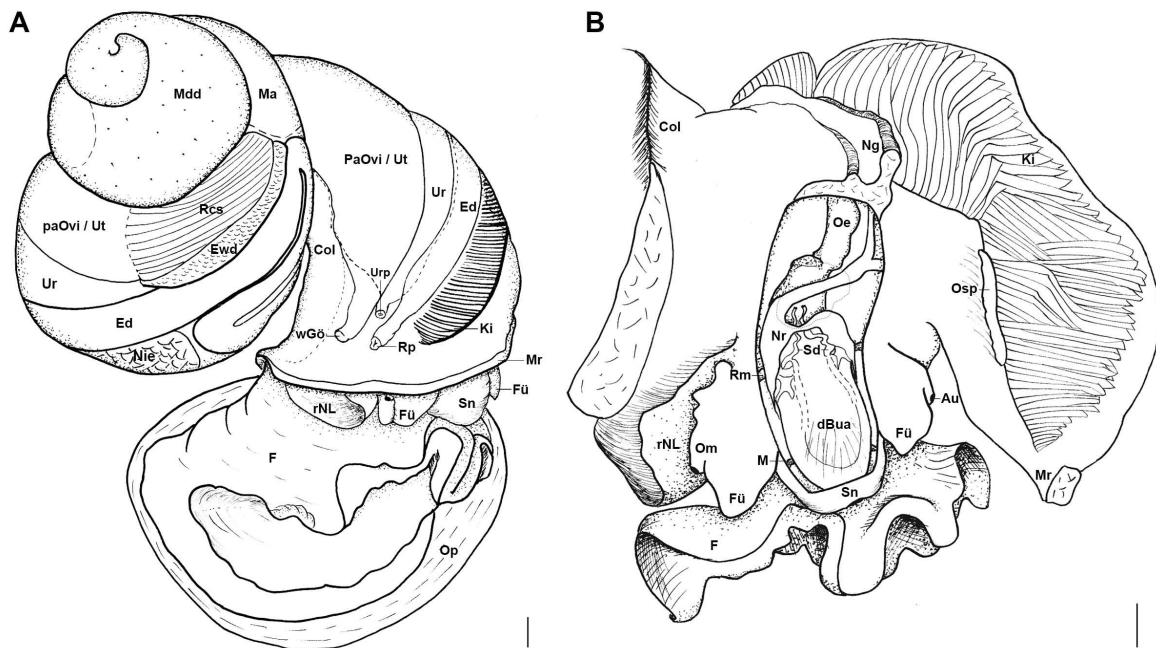


Abbildung 3.54. Anatomie von *Sinotaia quadrata*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Die Lage der Speicheldrüsen über dem Ösophagus ist mit einer dünnen Punktlinie gekennzeichnet. Ihr Verlauf im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist blass gelb gefärbt, an dessen Schnauze (Sn) und den Fühlern (Fü) ist eine leichte hellgraue Pigmentierung zu erkennen. Der Mantelrand (Mr) ist glatt und besitzt keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), ist sowohl bei den männlichen, als auch den weiblichen Exemplaren deutlich größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Das Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit fast drei Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler der Weibchen sind beide kurz und breit. Bei männlichen Exemplaren sind die Fühler langgestreckt. An der Spitze des rechten Fühlers, der deutlich länger ist als der Linke, befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Direkt an der Fühlerbasis befinden sich die Augen. Die Schnauze ist lang und fleischig. Der Columellarmuskel (Col) ist

stark ausgebildet (siehe Abb. 3.54).

Radula: Fünf Radulae wurden extrahiert und untersucht (siehe Abb. 3.55 und Tab. 3.3, weitere extrahierte Radulae siehe Anhang). Die Grundstruktur der abgebildeten Radulae gleicht der von *Margarya melanioides*. Bei einer maximalen Länge von 4,3 mm konnten 121 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (4-5/1/4-5) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und fast eckig. Die ihn flankierenden vier bis fünf Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (3/1/3) ist ähnlich aufgebaut wie der Medianzahn. Der Haupt-Dentikel ist sehr prominent. Die Anzahl der Innen- und Außen-Dentikel beträgt jeweils drei. Es gibt zwei Reihen an Marginalzähnen. Der innere Marginalzahn (3/1/4) ist leicht asymmetrisch. Es gibt drei kleine Außen-Dentikel und vier Innen-Dentikel. Die äußeren Marginalzähne ($n > 10$) sind symmetrisch, lang, spatelförmig und mit kurzen gleichartig aussehenden Dentikeln bestückt.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanioides* (siehe Abb. 3.56).

Der Radulasack (Rs) ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge (Sr) sind groß und deutlich zu erkennen. Die rechte und linke Buccalfalte (Dorsalfalte/Df) ist über dem Bereich der Odontophoren gleich dick. Die Dorsalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus treten beide Falten durch einen kurzen Steg in Kontakt. Danach verlaufen

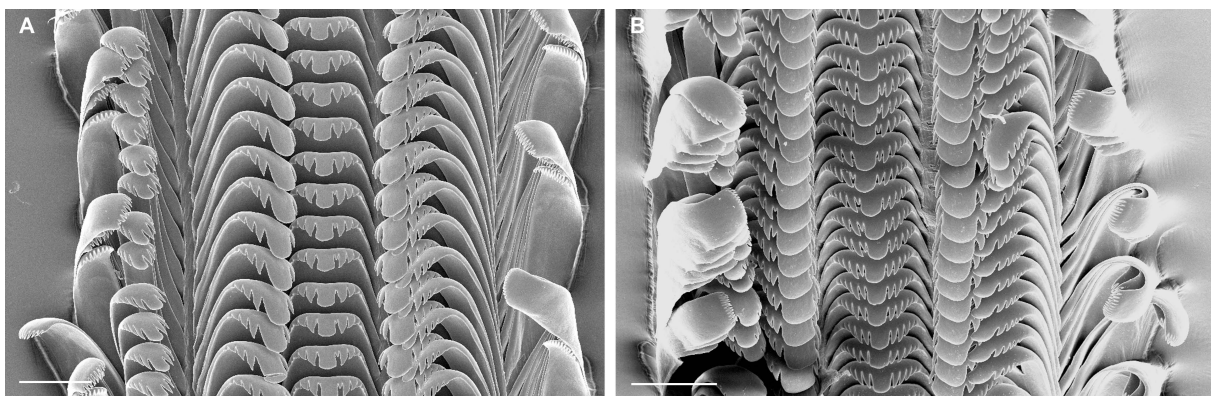


Abbildung 3.55. *Sinotaia quadrata*, Radula. **A.** ZMB 193462-5, 0° Neigung. **B.** ZMB 193462-5, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μ m.

3 Ergebnisse

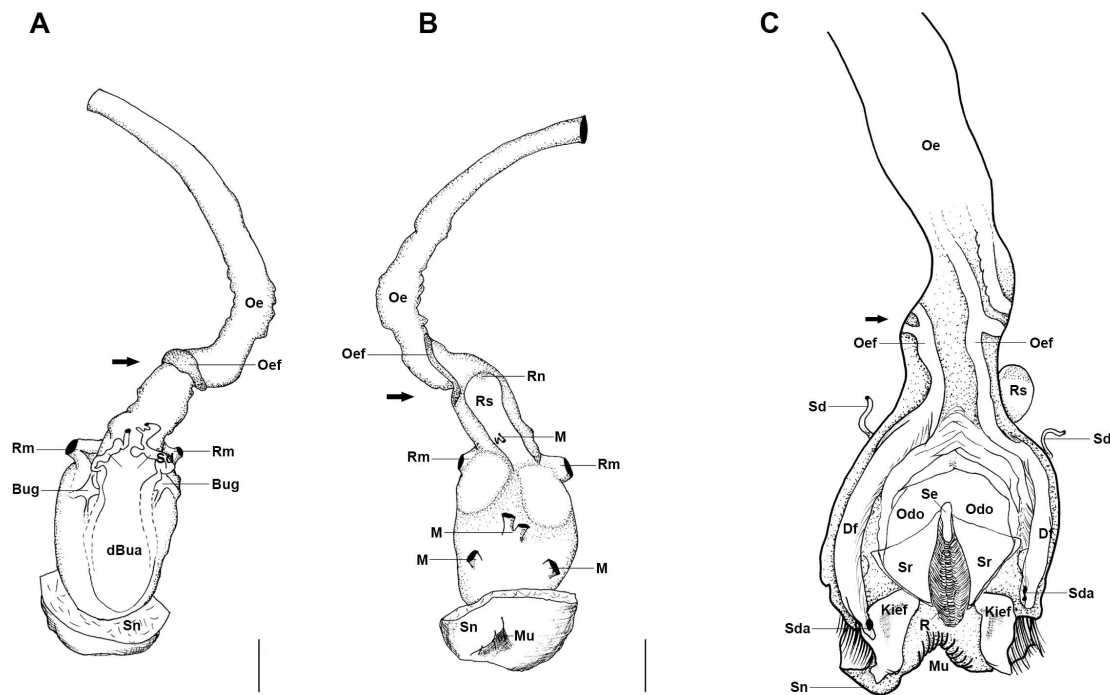


Abbildung 3.56. Anatomie von *Sinotaia quadrata*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

sie parallel zueinander weiter bis sie am distalen Ende des mittleren Ösophagus ohne eine erneute Fusion auslaufen. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dichte Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.57). Dieser erstreckt sich linksseitig über mehr als eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt, die Magenkammer, ist im posterioren Bereich stark mit Muskelzellen durchzogen. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsengänge (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anteriorer Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet

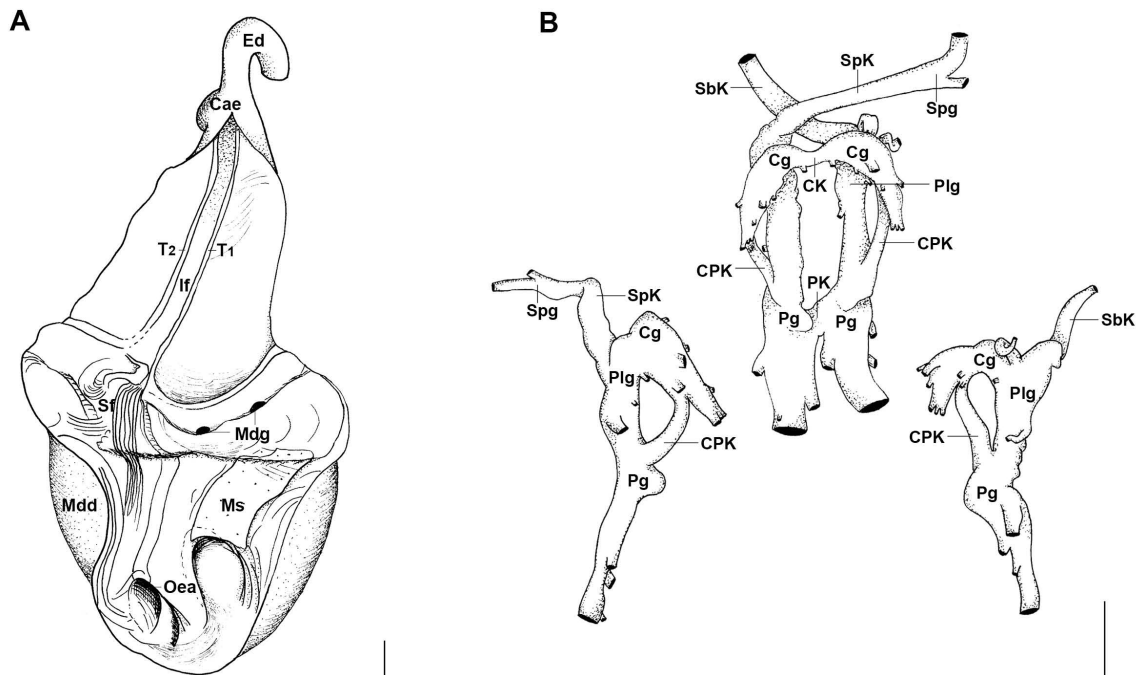


Abbildung 3.57. Anatomie von *Sinotaia quadrata*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circum-ösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

sich eine große Aussackung, das Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach verlassen des Magens (nahe der Niere) macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche nicht an der Innenseite des Mantels anliegt, sondern frei in die Mantelhöhle ragt.

Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die Öffnung der Ureterpapille (Urp) ist klein, papillenartig und liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

3 Ergebnisse

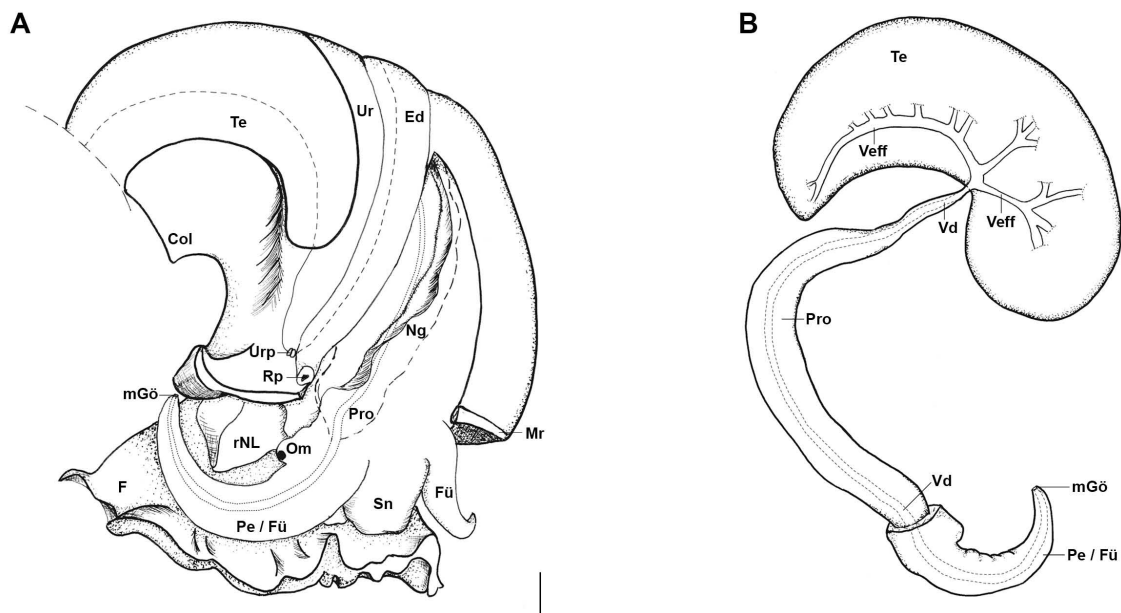


Abbildung 3.58. Anatomie von *Sinotaia quadrata*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) ist kompakter als bei *Margarya melanioides* und befindet sich ebenfalls am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.57). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen. An ihnen entspringen jeweils acht Nerven. Die breite etwas längere Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer breiten Brücke (Pedal-Kommissur/PK), die sich relativ schlecht abgrenzen lässt, miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch kurze kompakte Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil des Weichkörpers (siehe Abb. 3.58). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner glatten konkaven Seite, die keine Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner ventralen Seite hat er Kontakt mit dem Ureter. Außerhalb des Testis, an seiner konvexen Seite, vereinigen sich die Vasa efferentia (Veff) zum Vas deferens (Vd, Samenleiter). Das

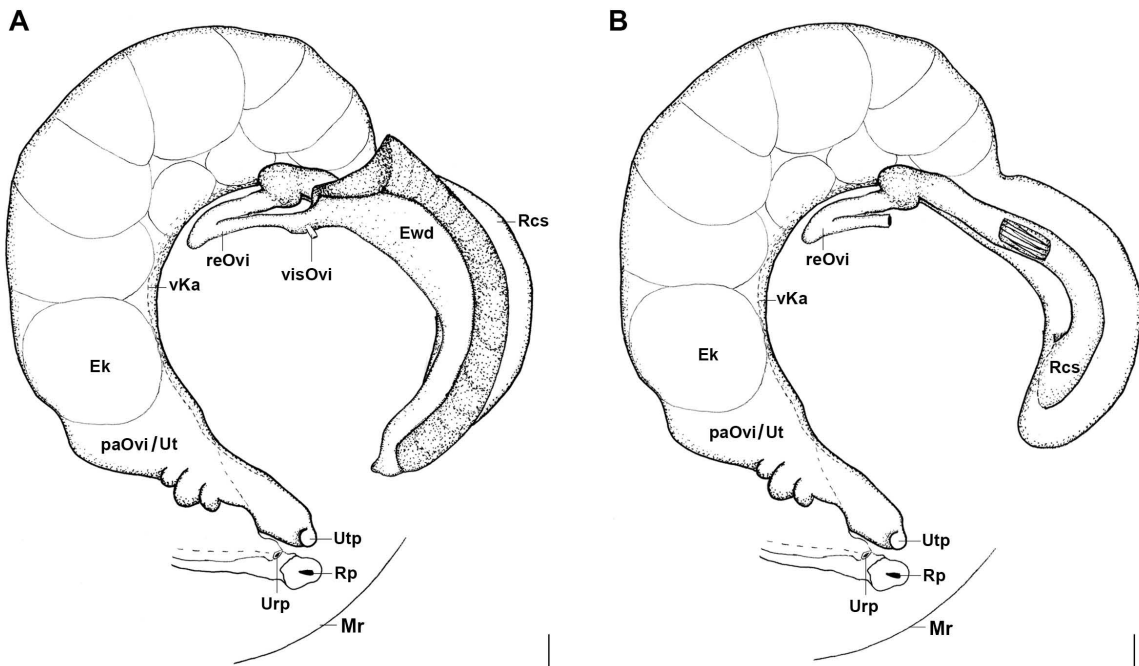


Abbildung 3.59. Anatomie von *Sinotaia quadrata*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eiweißdrüse entfernt. Pfeil kennzeichnet Übergang des Receptaculum seminis zur Bruttasche. Mess-Balken = 1 mm.

kurze Vas deferens ist von Bindegewebe umgeben und dadurch am Columellarmuskel befestigt. Zwischen Testis und Prostata ist am Vas deferens lediglich eine leichte Verdickung zu erkennen. Der Übergang zur Prostata geschieht allmählich. Die Prostata ist von dünnerer Gestalt und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus, wo sie parallel zu ihm verläuft. Ihr posteriores Ende ist leicht gekrümmt. Einschnürungen entlang der Prostata liegen nicht vor. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan und ist verlängert und dünn.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidetraktes und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (reOvi, siehe Abb. 3.59). Dieser Bereich ist keulenförmig aufgeblasen und bereits vom Drüsengewebe der Eiweißdrüse (Ewd) umgeben.

Die Eiweißdrüse ist von dreieckiger Gestalt. Sie hat einen leicht gekrümmten Verlauf. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl

3 Ergebnisse

mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist sehr langgestreckt und vom Lumen her noch sehr dünn. Im linken Schenkel erweitert sich in einer leichten Linkskurve langsam das Lumen. Der gewundene Ovidukt mündet daraufhin ampullenartig in das Receptaculum seminis (Rcs). Der nun im Durchmesser vergrößerte Ovidukt verläuft als nächstes im Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen dünnen ventralen Schenkel und einen dickeren dorsalen Schenkel, die etwa gleichlang sind und durch eine 180°-Biegung eng aneinander liegen. Entlang der Innenseiten beider Schenkel sind nach dem Öffnen längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Am Weichkörper ist nur der dorsal gelegene Schenkel von außen zu erkennen. Fast der gesamte ventrale Schenkel des Receptaculum seminis wird von der Eiweißdrüse bedeckt. Dabei überragt die Eiweißdrüse sowohl mit ihrem anterioren als auch mit dem posterioren Teil den dorsalen Schenkel des Receptaculum seminis. Der Durchmesser des Receptaculum seminis erweitert sich allmählich trichterförmig bevor es in den pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), übergeht. Der Übergang von Receptaculum seminis zum Uterus stellt die Grenze zwischen Eingeweidesack und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält eine große Anzahl eingekapselter Jungtiere ($n > 10$). Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in mehreren Reihen (> 2) angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Falten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. Nahe dem Mantelrand kommt es zu einer Querschnittsverengung des pallialen Ovidukts. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3.3.8 *Angulyagra costata*

Angulyagra costata Quoy & Gaimard, 1832

Untersuchtes Material: Philippinen: Cebu: ZMB 113429-1 (Schale). Indonesien: West-Papua: Lake Sentani: ZMB 127100-1 (Schale), ZMB 127109-1 (Schale, Radula), ZMB 127109-2 (Schale), ZMB 127109-3 (Schale). Indonesien: Sulawesi: ZMB 107071-1 (Schale, Embryonen), ZMB 191396a-1 (Anatomie, Embryonen, Radula), ZMB 191396a-2 (Schale, Anatomie), ZMB 191396a-3 (Schale, Anatomie).

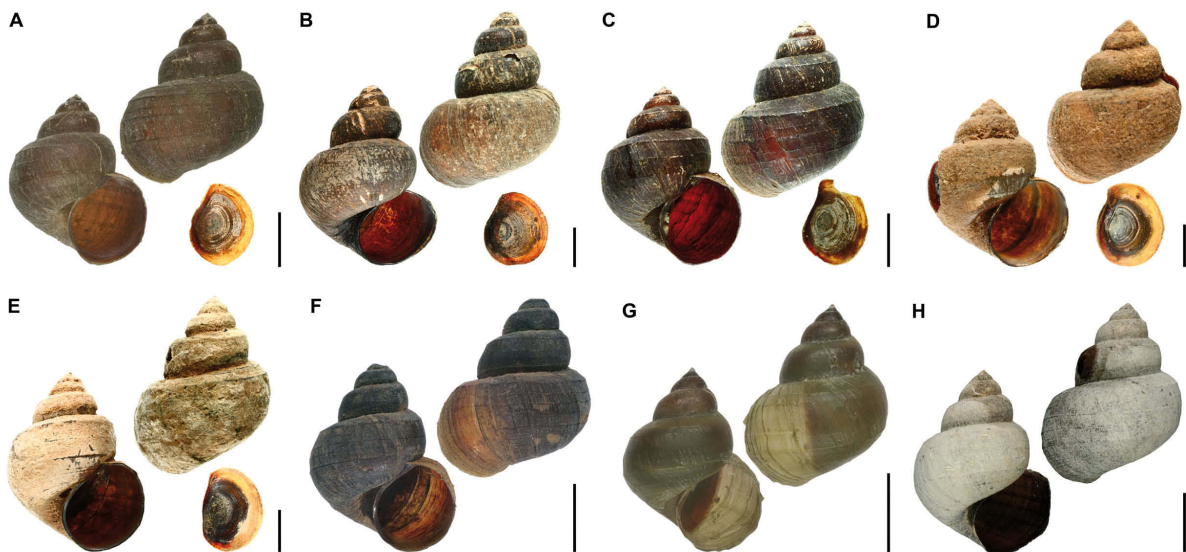


Abbildung 3.60. *Angulyagra costata*, Schalen. **A.** ZMB 127109-1. **B.** ZMB 127109-2. **C.** ZMB 127109-3. **D.** ZMB 191396a-2. **E.** ZMB 191396a-3. **F.** ZMB 107071-1. **G.** ZMB 113429-1. **H.** ZMB 127100-1. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.62, 3.64, 3.65, 3.66 und 3.67 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.

Schale (siehe Abb. 3.60): groß (bis 34,21 mm), dickwandig, gräulich bis dunkelbraun, ungebändert, kegelförmig, skulpturiert mit 3 leicht ausgebildeten parallel zur Suture verlaufenden dünnen Rippen, 5 Windungen, geschultert, Außenseite des Gehäuses oft mit Algen bewachsen.

Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.61): bis 6,3 mm, 3-4 Windungen, Schalenform kegelförmig, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, ist erhoben, ab zweiter Windung Ausbildung von Mikroskulpturierung parallel zur Suture, keine Periostracalhaare.

Operculum (siehe Abb. 3.60): dünn, verhornt, eiförmig, konzentrische Wuchslinien, dezentraler Nukleus.

3 Ergebnisse

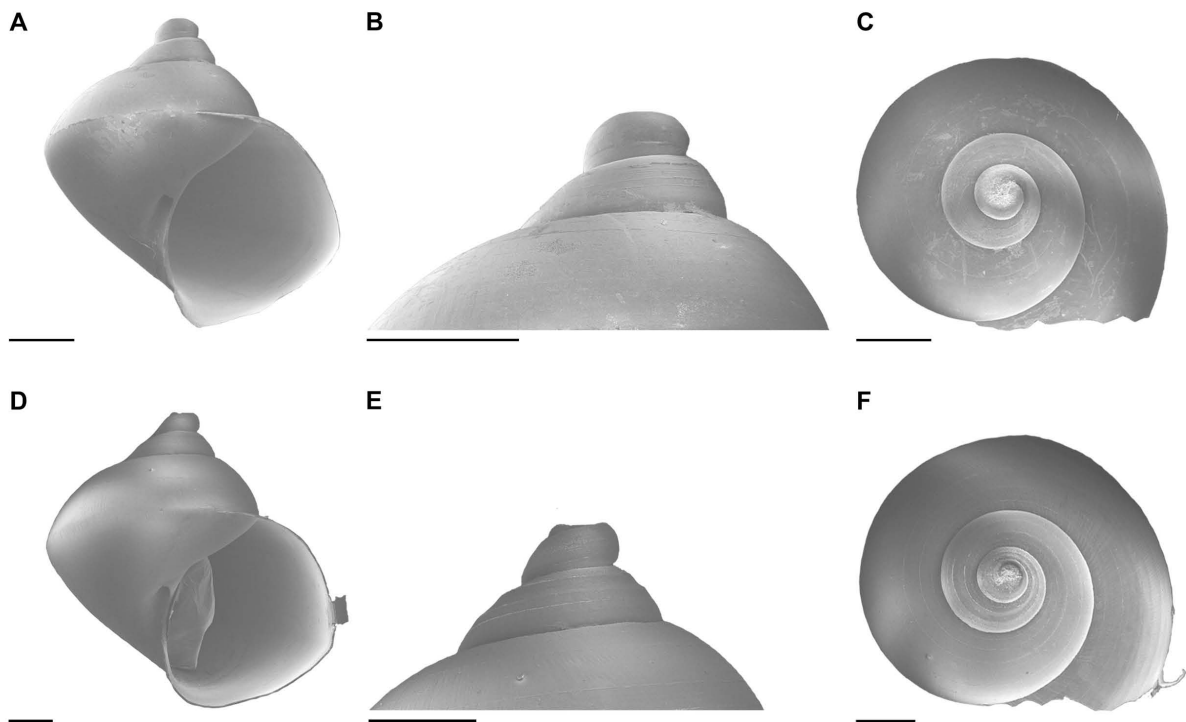


Abbildung 3.61. *Angulyagra costata*, Embryonen. **A.-C.** ZMB 107071-1. **D.-F.** ZMB 191396-1. Mess-Balken = 1 mm.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist gelblich blass gefärbt. Die Schnauze (Sn) und die Fühler (Fü) weisen eine hellgraue Pigmentierung auf. Der Mantelrand (Mr) ist leicht gewellt, besitzt aber keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), ist sowohl bei den männlichen, als auch den weiblichen Exemplaren etwas größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Das schmale, relativ kurze Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel. Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit fast vier Umgängen die obere Windung der Schale aus. Die Fühler der Weibchen sind schmal. Bei männlichen Exemplaren hat der linke Tentakel die selbe Form wie die der Weibchen. Der rechte Tentakel hingegen ist deutlich verlängert. An dessen Spitze befindet sich die punktförmige Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö). Direkt an der Fühlerbasis befinden sich die Augen. Die Schnauze ist lang und fleischig (siehe Abb. 3.62).

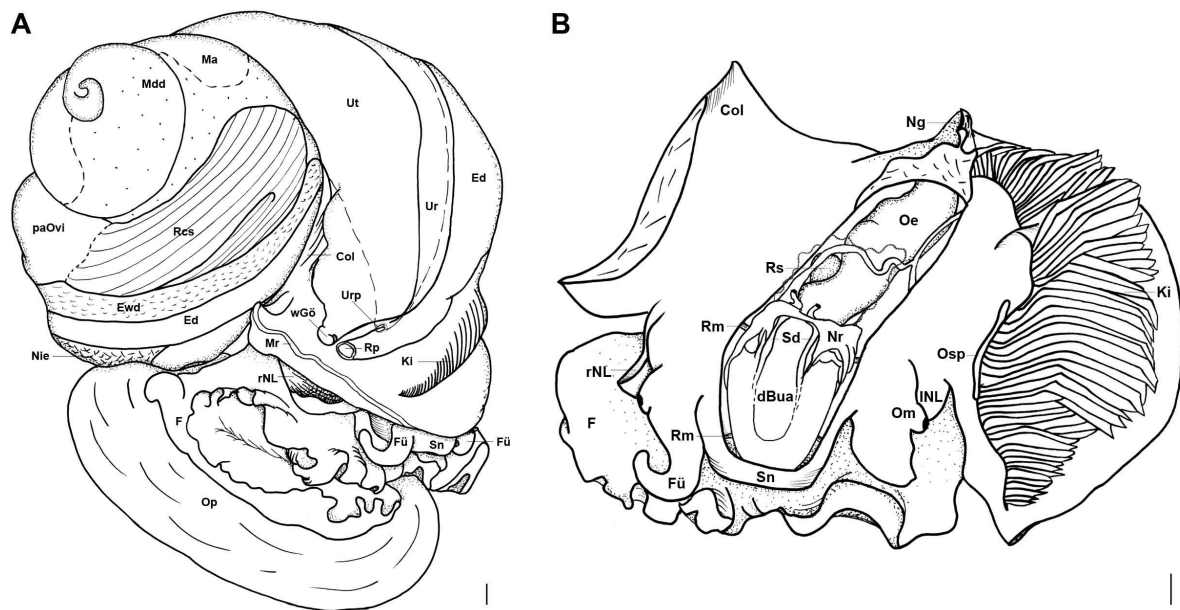


Abbildung 3.62. Anatomie von *Angulyagra costata*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers, **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des "Cephalic Haemocoel". Der Verlauf der Speicheldrüsen über im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

Radula: Zwei Radulae wurden extrahiert und untersucht (siehe Abb. 3.63 und Tab.3.3). Die Grundstruktur der abgebildeten Radulae gleicht der von *Margarya melanioides*. Bei einer maximalen Länge von 6,6 mm konnten 157 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (4/1/4) ist kurz, robust und trapezförmig. Sein Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide eher dreieckig und abgerundet. Die ihn flankierenden vier Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend und klein. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (3-4/1/3) ist ähnlich aufgebaut wie der Medianzahn, allerdings mit einer längeren Basis. Sein Haupt-Dentikel ist sehr breit und eher von ovaler Form. Es gibt drei bis vier kleine Außen- und wenigstens drei Innen-Dentikel (Anzahl der Innen-Dentikel im REM-Bild schlecht zu ermitteln). An Marginalzähnen gibt es jeweils zwei Reihen. Der innere Marginalzahn (3-4/1/3-4) ist schmal und länglich, mit drei bis vier Innen- und Außen-Dentikeln. Im Gesamten ist er allerdings leicht asymmetrisch. Die äußeren Marginalzähne (10-12) sind lang und spatelförmig mit kurzen Dentikeln, wobei der Äußerste etwas verbreitert ist. Die restlichen Dentikel haben eine gleichartige Form.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanioides* (siehe Abb. 3.64).

Der Radulasack (Rs) ist langgestreckt und liegt an der ventralen Seite des Buccal-

3 Ergebnisse

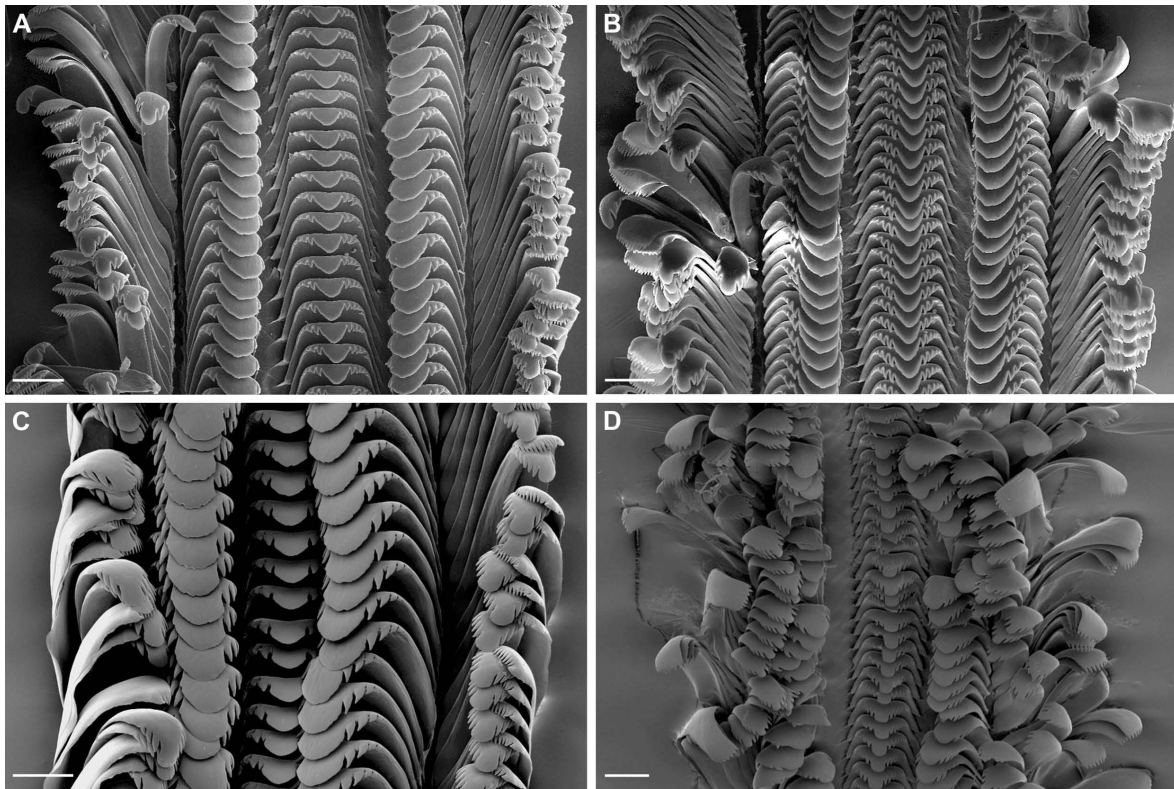


Abbildung 3.63. *Angulyagra costata*, Radula. **A.** ZMB 191396a-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 191396a-1, 45° Neigung. **C.** ZMB 127109-1, 0° Neigung. **D.** ZMB 127109-1, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μm .

apparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Von dorsal lässt sich sein posterior gelegener Teil erkennen, da in diesem Bereich der Ösophagus einen Twist um die eigene Achse macht und dadurch leicht gewunden ist. Im geöffneten Buccalapparat werden die Radula (R), die Odontophoren, das kurze Septum (Se) und die Kieferplatten (Kief) sichtbar. Die Radulaanhänge (Sr) sind sehr klein ausgebildet. Die rechte und linke Buccalfalte (Dorsalfalte/Df) sind über dem Bereich der Odontophoren gleichdick. Die Buccalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe). Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus treten beide Falten über eine sehr kurze Distanz durch einen kleinen Steg in Kontakt. Danach verlaufen sie parallel zueinander weiter, bis sie am distalen Ende des mittleren Ösophagus ohne eine erneute Fusion auslaufen. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dicke Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring (Nr) unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über den Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

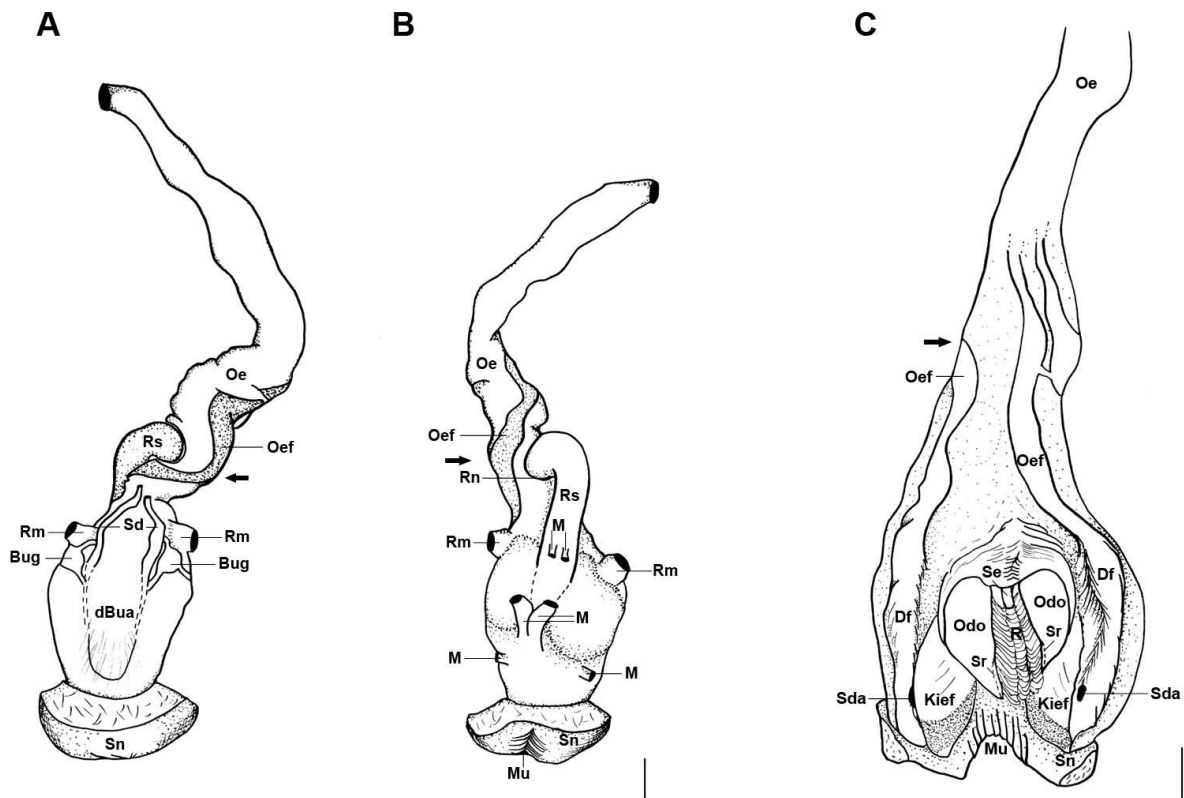


Abbildung 3.64. Anatomie von *Angulyagra costata*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, dorsale Ansicht, B. Buccalapparat mit Ösophagus, ventrale Ansicht, C. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich über der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.65). Dieser erstreckt sich linksseitig über etwa eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt, die Magenkammer, ist im posterioren Bereich stark mit Muskelzellen durchzogen. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsenengänge (Mdg). Im Bereich des Stielsacks (anteriorer Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If). Am anterioren Ende des Stielsacks befindet sich eine große Aussackung, das Caecum (Cae), hinter welchem der Enddarm (Ed) anknüpft. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenfläche.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach verlassen des Magens (nahe der Niere) macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren

3 Ergebnisse

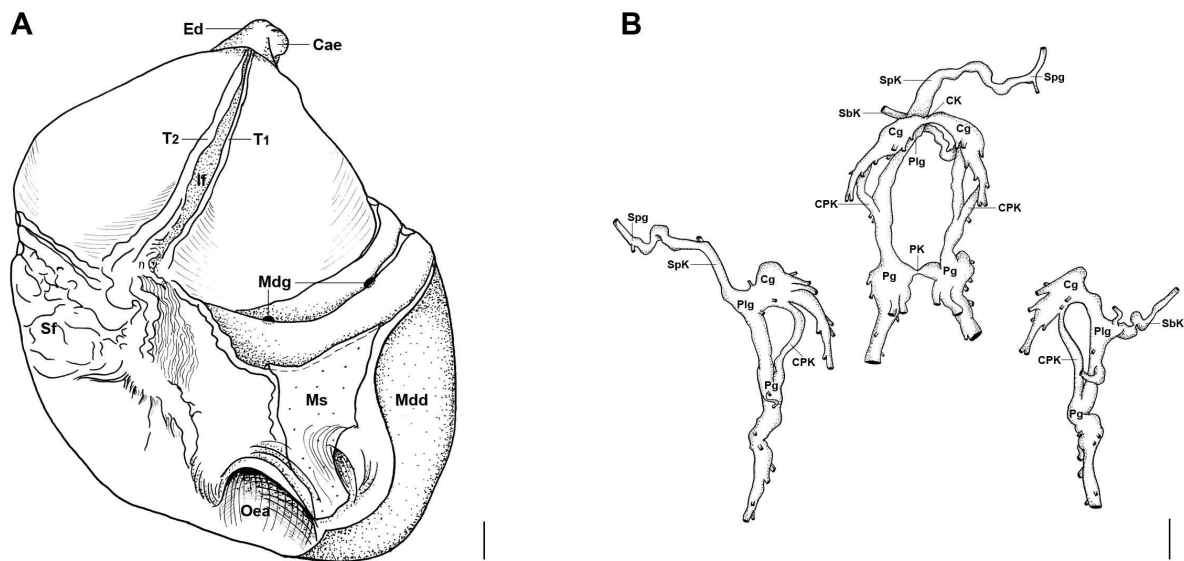


Abbildung 3.65. Anatomie von *Angulyagra costata*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circumösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer weiten Papille (Rp), welche nicht an der Innenseite des Mantels anliegt, sondern frei in die Mantelhöhle ragt.

Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die Öffnung der Ureterpapille (Urp) ist klein, papillenartig und liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) ist filigraner als bei *Margarya melanioides* und befindet sich am posterioren Ende des Buccalapparates (siehe Abb. 3.65). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen. An ihnen entspringen jeweils acht Nerven. Die schmale gut zu erkennende Cerebral-Kommissur (CK) verbindet beide Ganglien miteinander. Die Buccalganglien (Bug) befinden sich an den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die paarigen Pedalganglien (Pg) verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer kurzen schmalen Brücke (Pedal-Kommissur/PK), die sich recht gut abgrenzen lässt, miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglien durch lange dünne Cerebro-pedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an

den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

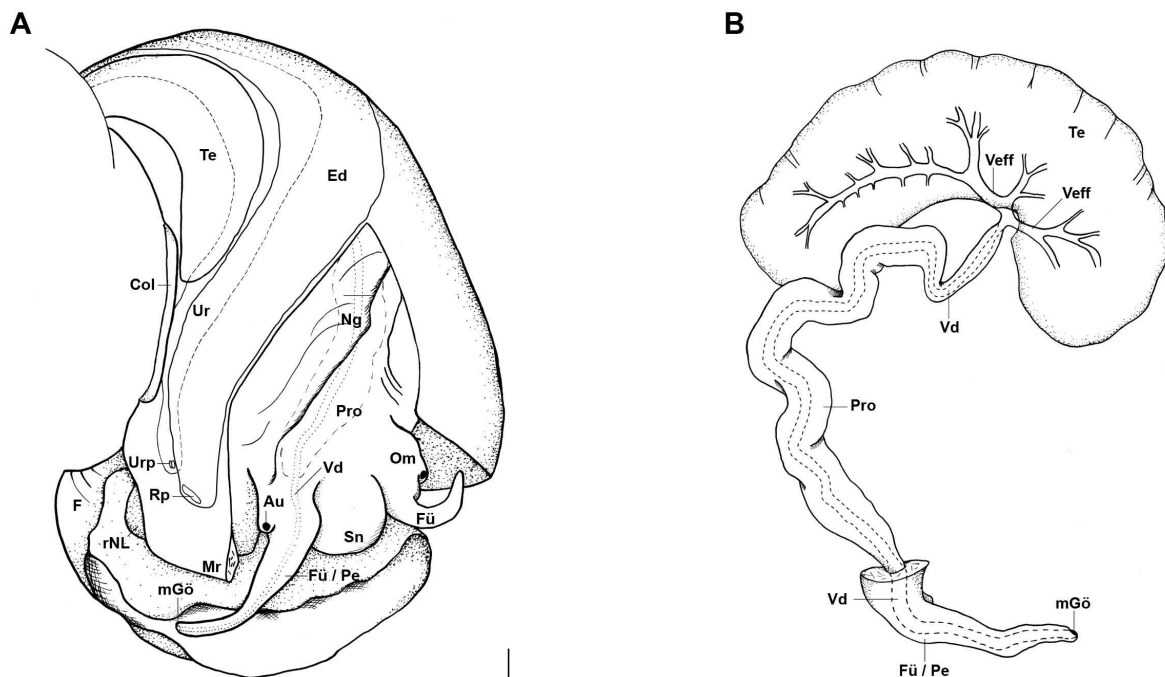


Abbildung 3.66. Anatomie von *Angulyagra costata*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der einlobige Testis (Te, Hoden) ist von bohnenförmiger Gestalt und liegt im pallialen Teil des Weichkörpers (siehe Abb. 3.66). Distal ist er mit dem Mantel verbunden. Er erstreckt sich von Höhe der Ureteröffnung bis zum posterioren Ende der Mantelhöhle. Mit seiner konkaven Seite, die Einfurchungen aufweist, verläuft er parallel zum Enddarm. An seiner ventralen Seite hat er Kontakt mit dem Ureter. An der konvexen Seite des Testis verlassen die Vasa efferentia (Veff) den Testis und vereinigen sich dort zu einem langen Vas deferens (Vd, Samenleiter). Auffällig an der Fusionsstelle ist eine deutliche Einbuchtung des Testis. Es ist eine leichte Verdickung des Vas deferens im Bereich zwischen Testis und Prostata erkennbar. In diesem Bereich ist der Samenleiter von Bindegewebe umgeben und damit locker am Columellarmuskel befestigt. Der Übergang zur Prostata geschieht allmählich. Die Prostata ist von schmaler Gestalt, ist in ihrem Verlauf deutlich gewunden und liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus. Ihr posteriores Ende ist deutlich gekrümmt. Einschnürungen entlang der Prostata liegen nicht vor. Dorsal zur Prostata befindet sich die Nahrungsgrube. Der Samenleiter verläuft innerhalb der Prostata mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Spitze. Der rechte Tentakel fungiert dabei als Begattungsorgan und hat eine deutlich langgestreckte Form.

3 Ergebnisse

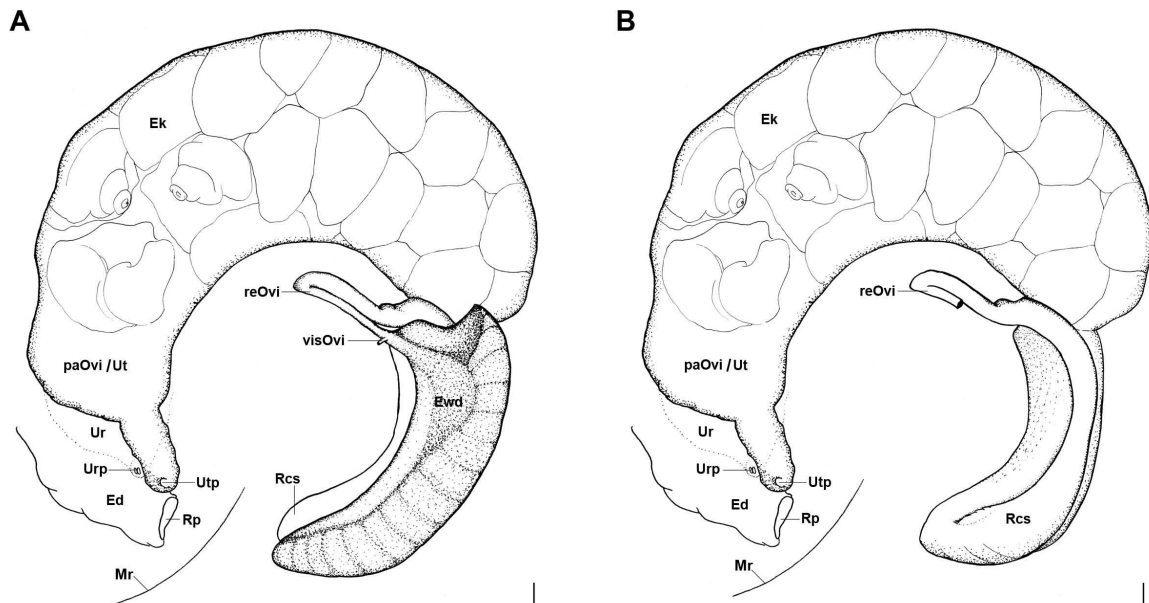


Abbildung 3.67. Anatomie von *Angulyagra costata*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eiweißdrüse entfernt. Mess-Balken = 1 mm.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidetasches und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (siehe Abb. 3.67) der bereits teilweise von der Eiweißdrüse (Ewd) umschlossen ist.

Die Eiweißdrüse hat eine dreieckige Form. Sie ist in ihrem Verlauf leicht gekrümmt und somit dem Verlauf der Windung angepasst. Ihr posteriores Ende läuft schmal zu, anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist sehr langgestreckt und vom Lumen her noch sehr dünn. Im linken Schenkel erweitert sich in einer 180°-Kurve langsam das Lumen. Der gewundene Ovidukt mündet daraufhin ampullenartig in das Receptaculum seminis (Rcs). Der nun im Durchmesser vergrößerte Ovidukt verläuft als nächstes innerhalb des Receptaculum seminis.

Das Receptaculum seminis ist unterteilt in einen dünneren ventralen Schenkel und einen dickeren dorsalen Schenkel, die etwa gleichlang sind und durch eine 180°-Biegung eng aneinander liegen. Entlang der Innenseiten beider Schenkel sind nach dem Öffnen längs verlaufende Lamellen zu erkennen. Am Weichkörper ist nur der dorsal gelegene Schenkel von außen zu erkennen. Fast der gesamte ventrale Schen-

kel des Receptaculum seminis wird hingegen von der Eiweißdrüse bedeckt. Dabei überragt die Eiweißdrüse sowohl den posterioren als auch den anterioren Teil des dorsalen Schenkels des Receptaculum seminis. Der Durchmesser des Receptaculum seminis erweitert sich allmählich trichterförmig bevor es in den pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die Bruttasche (Uterus/Ut), übergeht. Der Übergang von Receptaculum seminis zum Uterus stellt die Grenze zwischen Eingeweidesack und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält eine relativ hohe Anzahl eingekapselter Jungtiere ($n > 10$). Die Wände sind glatt, dünn und durchscheinend. Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in mehreren Reihen (> 2) angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit parallel verlaufenden Falten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis zum anterioren Ende des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. Nahe dem Mantelrand kommt es zu einer Querschnittsverengung des pallialen Ovidukts. Es schließt sich ein Abschnitt eines kurzen durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3 Ergebnisse

3.3.9 *Rivularia auriculata*

Rivularia auriculata Martens, 1875

Untersuchtes Material: China: Hunan: Dongting Lake: ZMB 116176-1 (Radula), ZMB 116176-2 (Radula), 116176-3 (Embryo, Anatomie), 116176-4 (Anatomie), 116176-5 (Schale, Anatomie), 116176-6 (Schale).

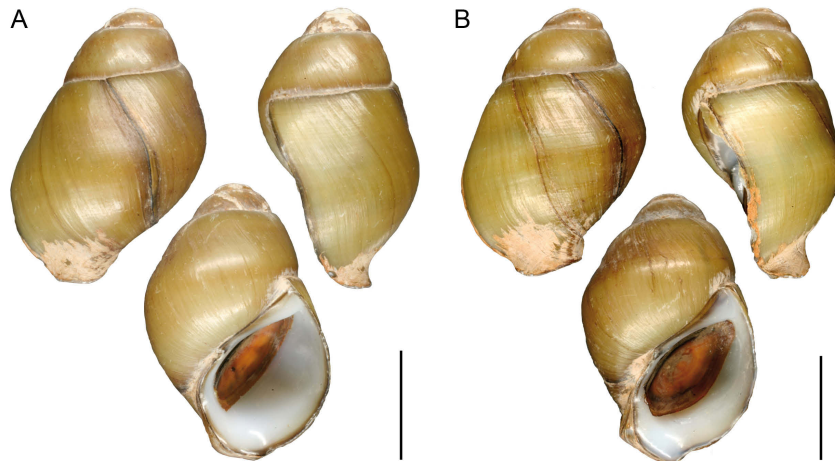


Abbildung 3.68. *Rivularia auriculata*, Schalen, Rücken-, Seiten- & Frontalansicht. **A.** ZMB 116176-5. **B.** ZMB 116176-6. Mess-Balken = 10 mm.

Die zu der Beschreibung gehörigen anatomischen Zeichnungen werden in den Abbildungen 3.70, 3.72, 3.73, 3.74 und 3.75 gezeigt. Die Abkürzungen werden im Kapitel Material und Methoden erläutert.



Abbildung 3.69. *Rivularia auriculata*, Embryo. **A-C.** ZMB 116176-3. Mess-Balken = 1 mm.

Schale (siehe Abb. 3.68): groß (bis 26,9 mm), dickwandig, gelblich, ungebändert, nicht skulpturiert, unterer Bereich der Apertur nach außen gebogen, Apex gestaucht. Schale der Embryonen (siehe Abb. 3.69): Höhe 4,7 mm, 3-4 Windungen, kugelförmig,

gestaucht, Protoconch erstreckt sich über erste Windung, stark gestaucht, ab zweiter Windung kaum Ausbildung von Mikroskulpturierung zu erkennen, keine Periostracalhaare.

Operculum: verhornt, oval, konzentrische Wuchslinien, dezentraler Nukleus.

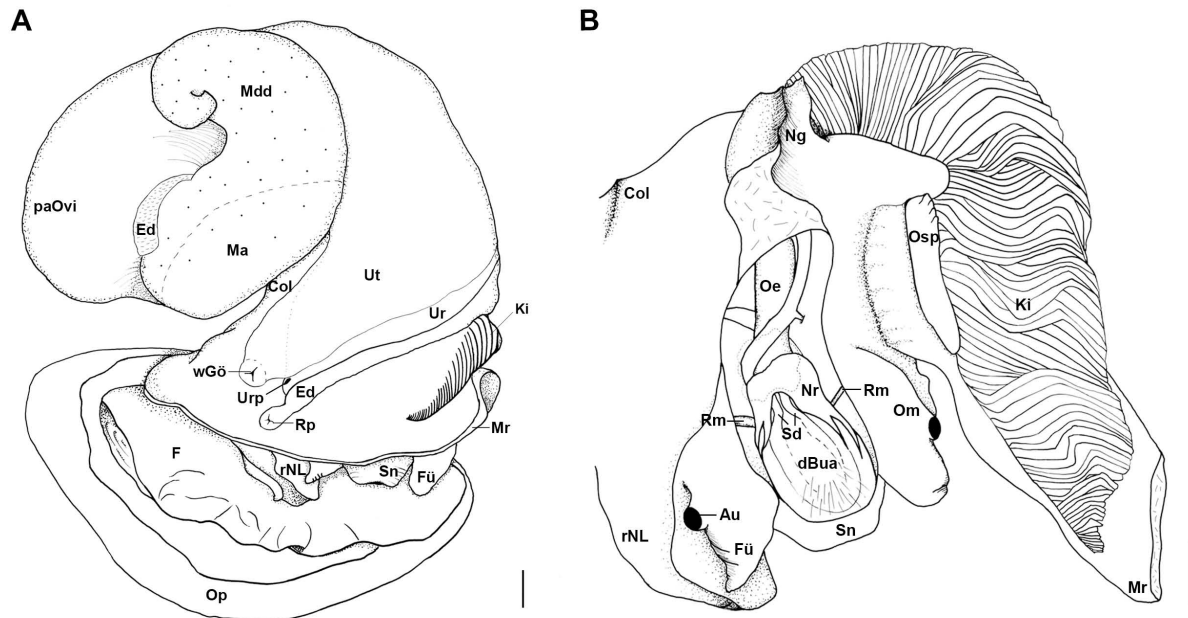


Abbildung 3.70. Anatomie von *Rivularia auriculata*. **A.** Übersicht der Organe des Weichkörpers (Weibchen). **B.** Mantelhöhle geöffnet, Kopfbereich dorsal geöffnet, Anatomie des Cephalic Haemocoel. Der Verlauf der Speicheldrüsen über im Buccalapparat ist durch eine Strichlinie dargestellt. Mess-Balken = 1 mm.

Äußere Anatomie: Der Weichkörper ist blass gelb blass gefärbt, während dessen die Schnauze (Sn) und Fühler (Fü) eine hellgraue Pigmentierung aufweisen. Der Mantelrand (Mr) ist glatt und besitzt keine Papillen. Die Mantelhöhle umschließt den Kriechfuß (F), den anterior gelegenen Kopf, die Tentakel (Fü), die Augen (Au) und die beiden Nackenloben (NL). Der rechte Nackenlobus (rNL), der zum Ausstoßen des Atemwassers dient, ist deutlich größer als der Linke (INL). Durch die dorsal im Nackenbereich ausgebildete Nahrungsgrube (Ng) wird die Mantelhöhle in zwei Abteilungen geteilt. Entlang der rechten Kopfseite führt eine schmale Rinne von der auf der dorsal des Fußes verlaufenden Nahrungsgrube direkt bis zum Mund (Mu). Das deutlich ausgeprägte Osphradium (Osp) befindet sich auf der linken Innenseite der Mantelhöhle unterhalb des Ctenidiums (Fiederkieme, Ki), vom Mantelrand aus gesehen etwa in dessen erstem Viertel (siehe Abb. 3.70). Auf der rechten Innenseite der Mantelhöhle, kurz vor dem Mantelrand, sind bei männlichen Exemplaren zwei Aperturen (Rektalpapille/Rp, Ureterpapille/Urp), bei Weibchen hingegen drei Aperturen (Rp, Urp, Uteruspapille/Utp) zu erkennen. Der Eingeweidesack füllt mit zwei Umgängen die oberen Windungen der Schale aus. Die Fühler haben bei beiden Geschlechtern eine stumpfe Form. An ihrer Basis befinden sich die Augen. Die Tentakel

3 Ergebnisse

der Weibchen sind kurz und von gleicher Länge. Bei den männlichen Exemplaren ist der rechte Tentakel dicker als der Linke und von hakenförmiger Gestalt, wobei sich dessen Spitze um 180° nach unten biegt. Diese Fühlerspitze mit der Austrittsstelle des Samenleiters (männliche Genitalöffnung/mGö) wird in einer taschenförmigen Aussparung gelagert. Die Schnauze ist kurz und fleischig. Der Columellarmuskel (Col) ist kräftig ausgebildet.

Radula: Zwei Radulae wurden extrahiert und untersucht (siehe Abb. 3.71 und Tab. 3.3). Die Grundstruktur der abgebildeten Radulae gleicht der von *Margarya melanooides*. Bei einer maximalen Länge von 2,9 mm konnten 62 horizontale Zahnreihen gezählt werden. Der Medianzahn (4/1/4) ist kurz, robust und trapezförmig. Der Haupt-Dentikel ist an seiner Schneide breit und leicht abgerundet, kann allerdings auch etwas schmaler ausfallen (vgl. Abb. 3.71 C. und D.). Die ihn flankierenden vier Seiten-Dentikel sind spitz zulaufend und klein. Weitere Anhänge finden sich keine. Der Lateralzahn (4/1/4) gleicht im Aufbau und der Breite dem Medianzahn, erscheint allerdings dabei im Gesamten etwas länger. Neben dem Haupt-Dentikel lassen sich vier kleinere Innen- und Außen-Dentikel erkennen. Es gibt jeweils zwei Reihen an langgestreckten schmalen Marginalzähnen. Der innere Marginalzahn (3-4/1/2) hat eine ungleichmäßige Bezahnung wobei die Anzahl der Innen-Dentikel geringer ist als die der Außen-Dentikel. Beim äußeren Marginalzahn (0/1/2-4) fehlen die Außen-Dentikel gänzlich.

Verdauungstrakt: VORDERDARM. Der direkt hinter der Schnauze liegende Buccalapparat ist von ovaler Form und zieht sich bis hinter die Basis der Fühler. Die Ansatzstellen für Muskeln, die den Buccalapparat umgeben, gleichen denen von *Margarya melanooides* (siehe Abb. 3.72).

Der Radulasack(Rs) ist länglich und liegt an der ventralen Seite des Buccalapparates, wo er zwischen den Odontophoren (Odo) mündet. Öffnet man den Buccalapparat an seiner dorsalen Seite, ist an dessen anteriorem Ende die eingebettete Radula (R) zu erkennen. An ihren Seitenrändern, die eine Verbindung mit den Odontophoren darstellen, sind zwei große Radulaanhänge (Sr) ausgebildet. Am Übergang der Radula in den Radulasack ist ein langes Septum (Se) zu erkennen. Des Weiteren befinden sich am anterioren Ende des geöffneten Buccalapparates zwei Kieferplatten (Kief), die direkt hinter der Öffnung der Schnauze liegen. In dessen Anschluss sind zwei breite Dorsalfalten (Df) ausgebildet, die in diesem Bereich Buccalfalten genannt werden, wobei die rechte Falte über dem Bereich der Odontophoren prominenter ist als die Linke. Die Buccalfalten werden zu Ösophagusfalten (Oef) und verlaufen weiter longitudinal bis in den Bereich des mittleren Ösophagus (Oe) wo sie in etwa die gleiche Dicke besitzen. Im Bereich des 90°-Twistes des Ösophagus laufen beide Falten langsam aus, ohne in Kontakt miteinander zu treten. Im posterioren Teil des Ösophagus finden sich keine weiteren Auffaltungen oder Taschen. Sein Lumen bleibt bis zum Mageneingang konstant. Schlauchförmige dichte Speicheldrüsen (Sd) verlaufen dorsal des Ösophagus auf einer Länge vom Cephalganglion (Cg) bis zum Supraösophagealganglion (Spg, Oberschlundganglion). Sie kreuzen den Nervenring unter der Kommissur der Cerebralganglien (CK) und öffnen sich über den

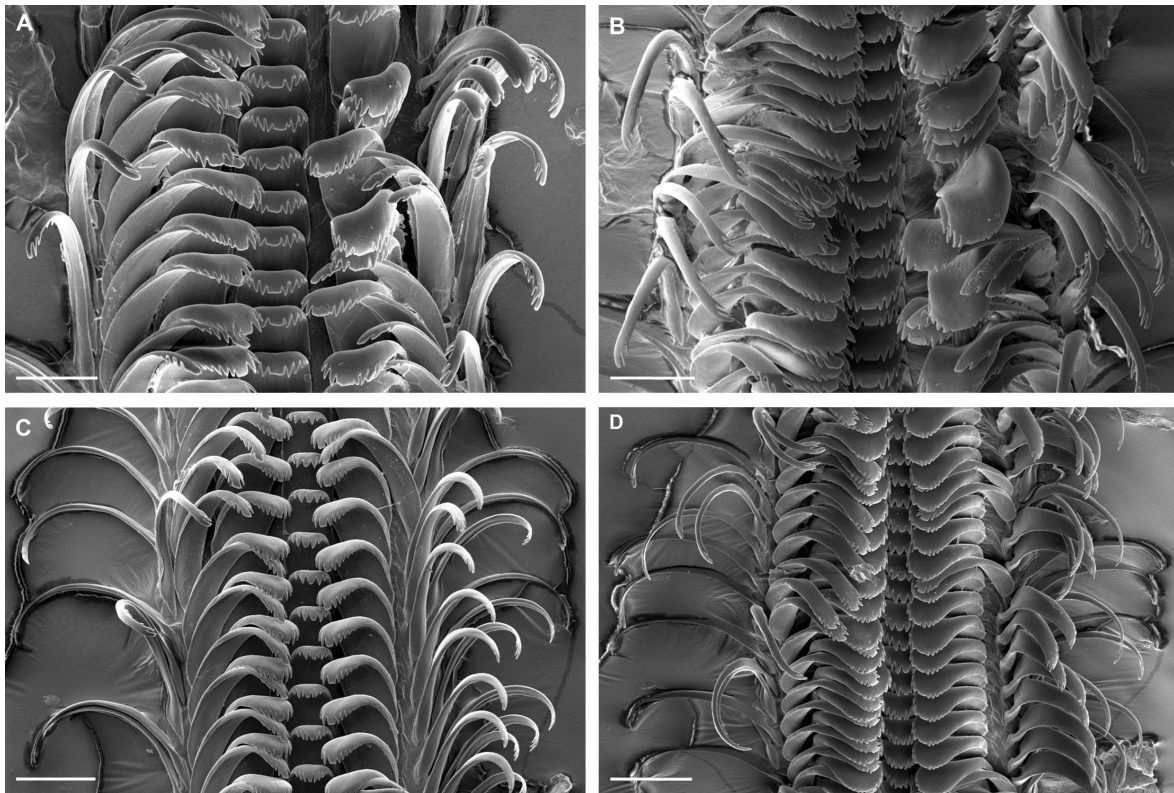


Abbildung 3.71. *Rivularia auriculata*, Radula. **A.** ZMB 116176-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 116176-1, 45° Neigung. **C.** ZMB 116176-2, 0° Neigung. **D.** ZMB 116176-2, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μm .

Speicheldrüsenaperturen (Sda) an den dorsolateralen Seiten der Buccalfalten nahe der Odontophoren.

MITTELDARM. Der Ösophagus verläuft ventral entlang der Columella nach distal und öffnet sich mit der Ösophagusapertur (Oea) an der ventro-posterioren Seite des Magens (Ma, siehe Abb. 3.73). Dieser erstreckt sich linksseitig über etwa eine halbe Körperwindung. Der posterior gelegene Magenabschnitt, die Magenkammer, ist im posterioren Bereich stark mit Muskelzellen durchzogen. Im weiteren Verlauf der Magenkammer ist ein Sortierfeld (Sf) mit gleichmäßig längs verlaufenden lamellenartigen Strukturen zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Seite befindet sich der Magenschild (Ms). An dessen anteriorem Ende münden in einer muldenartigen Vertiefung zwei Mitteldarmdrüsengänge (Mdg). Der anteriore Abschnitt des Magens wird Stielsack genannt. Im Bereich des Stielsacks (anteriorer Magenabschnitt) sind die große (T1) und kleine Typhlosolis (T2) zu erkennen. Zwischen ihnen verläuft die Intestinalfurche (If), die sich bis zum Magenausgang zieht. Eine Ausstülpung in Form eines Caecums ist im angrenzenden Enddarm (Ed) nicht zu erkennen. Die Mitteldarmdrüsen (Mdd) erstrecken sich vom Apex bis zum Magen und überziehen diesen fast auf seiner gesamten Außenseite.

3 Ergebnisse

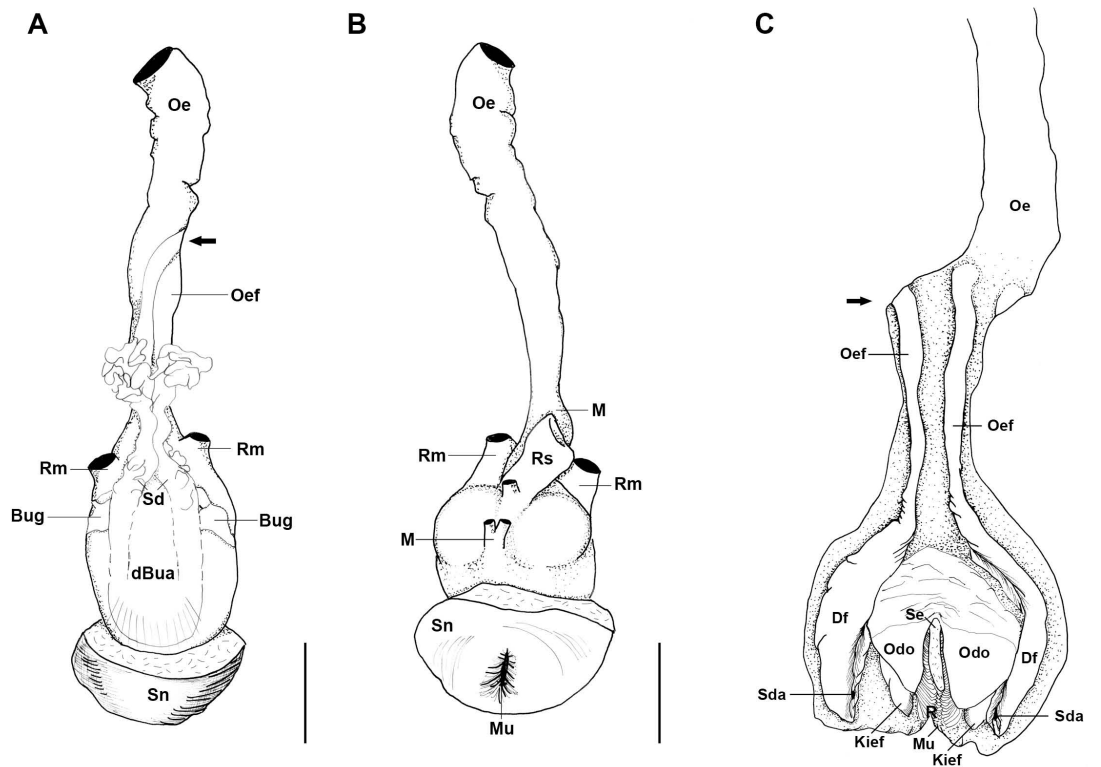


Abbildung 3.72. Anatomie von *Rivularia auriculata*, A. Buccalapparat mit Ösophagus, B. Buccalapparat dorsal geöffnet. Pfeile kennzeichnen Drehung (Twist) des Ösophagus. Mess-Balken = 1 mm.

ENDDARM. Der Enddarm erscheint als durchscheinender, mehrfach gewundener Schlauch. Direkt nach Verlassen des Magens macht er eine 180°-Wende und verläuft entgegen der Windungsrichtung an der distalen Seite des Magens zurück. Daraufhin folgt eine weitere 180°-Wende, die bei weiblichen Exemplaren etwa auf Höhe des posterioren Endes der Eiweißdrüse lokalisiert ist. Für den Verlauf dieses Darmabschnittes ist an der dorsalen Seite der Eiweißdrüse eine Rinne ausgeprägt, in welcher der Enddarm in Richtung Mantel verläuft und den Eingeweidesack verlässt. In der Mantelhöhle verläuft er weiter parallel mit dem Ureter und bei weiblichen Exemplaren auch parallel zum pallialen Ovidukt bis kurz vor den Mantelrand. Dort bildet er eine Öffnung in Form einer Papille (Rp), welche frei in die Mantelhöhle ragt und nicht an der Innenseite des Mantels anliegt.

Reno-pericardial System: Reno-pericardial System: In Anordnung und Lage ähnlich dem Reno-pericardial System von *Margarya melanioides*. Die schlitzförmige Öffnung der Ureterpapille (Urp) liegt der Außenseite des pallialen Ovidukts an.

Nervensystem: Der Circumösophageale Nervenring (Nr) ist kompakter als bei *Margarya melanioides* und befindet sich ebenfalls am posterioren Ende des Buccalapp-

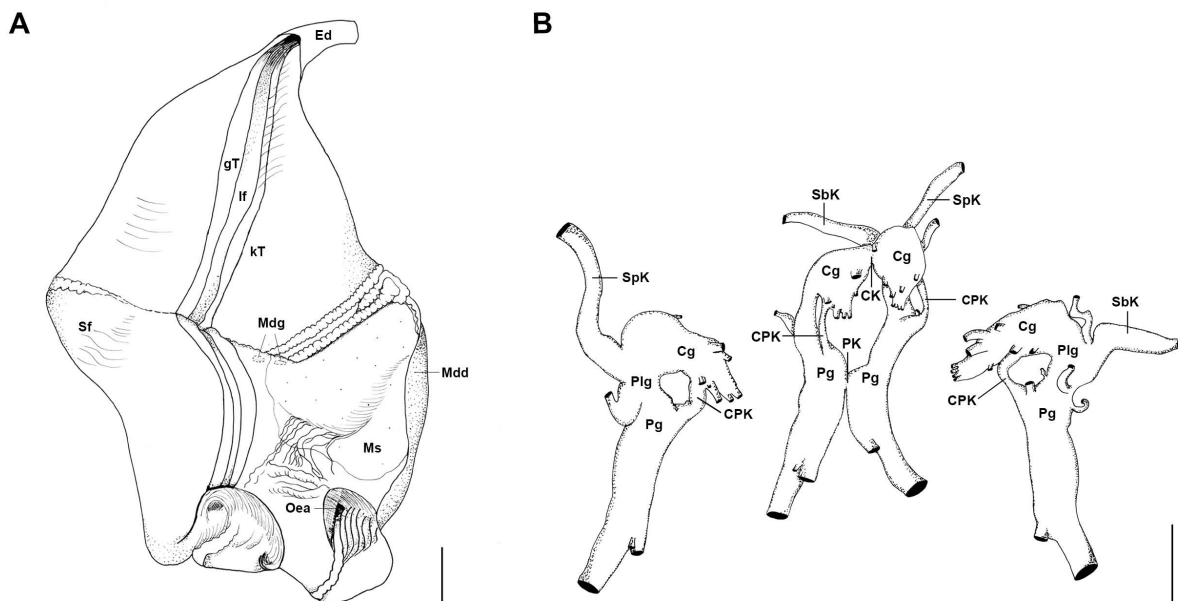


Abbildung 3.73. Anatomie von *Rivularia auriculata*, A. Magen, dorsal geöffnet, B. Circum-ösophagealer Nervenring, laterale Ansichten (links und rechts), dorsale Ansicht (mittig). Mess-Balken = 1 mm.

parates (siehe Abb. 3.73). Beide prominenten Cerebralganglien (Cg) sind dorsal gut zu erkennen und durch eine kaum abgrenzbare Brücke (Cerebral-Kommissur/CK) miteinander verbunden. Am rechten Cerebralganglion entspringen sieben Nerven, am Linken zehn. Paarige Buccalganglien (Bug) befinden sich auf den dorsolateralen Seiten des Buccalapparates. Die linken und rechten Pleuralganglien (Plg) stehen in direktem Kontakt mit den jeweiligen Cerebralganglien und sind dabei kaum von ihnen abgrenzbar. Die ebenfalls paarigen Pedalganglien (Pg), verlaufen unterhalb des Buccalapparates. Sie sind mittels einer kaum abgrenzbaren Brücke (Pedal-Kommissur/PK) miteinander verbunden. Die Cerebralganglien stehen wiederum mit den Pedalganglienen durch kurze kompakte Cerebropedal-Konnektive (CPK) in Verbindung. Sowohl das Subösophagealganglion (Sbg) als auch das Supraösophagealganglion (Spg) befinden sich an den gleichen Stellen, wie bei *Margarya melanioides*.

Fortpflanzungssystem: MÄNNCHEN. Der große zweilobige Testis (Te, Hoden) liegt komplett im Eingeweidesack und ist mit der Verdauungsdrüse verwachsen. Beide Organe sind aufgrund ihrer unterschiedlichen Gewebestruktur gut voneinander abgrenzbar (siehe Abb. 3.74). Sie erstrecken sich vom Apex etwa eine Körperwindung weiter bis zum Beginn der Mantelhöhle. Beide Einzelloben sind durch das dazwischen liegende Vas deferens (Vd) miteinander verbunden. Direkt nach dem Eintritt des Vas deferens in die Mantelhöhle kommt es zu einem abrupten Eintritt in die Samenblase (Sb, "seminal vesicle"). Nach Verlassen der Samenblase verläuft der nun palliale Abschnitt des Samenleiters in einer engen 180°-Kurve (ventral zur Samenblase) weiter, bis die Prostata (Pro) erreicht wird. Sie liegt eingebettet im Fuß-Nacken-Bereich des Tieres oberhalb des Ösophagus, wo sie parallel zu ihm verläuft. Ihr posteriores

3 Ergebnisse

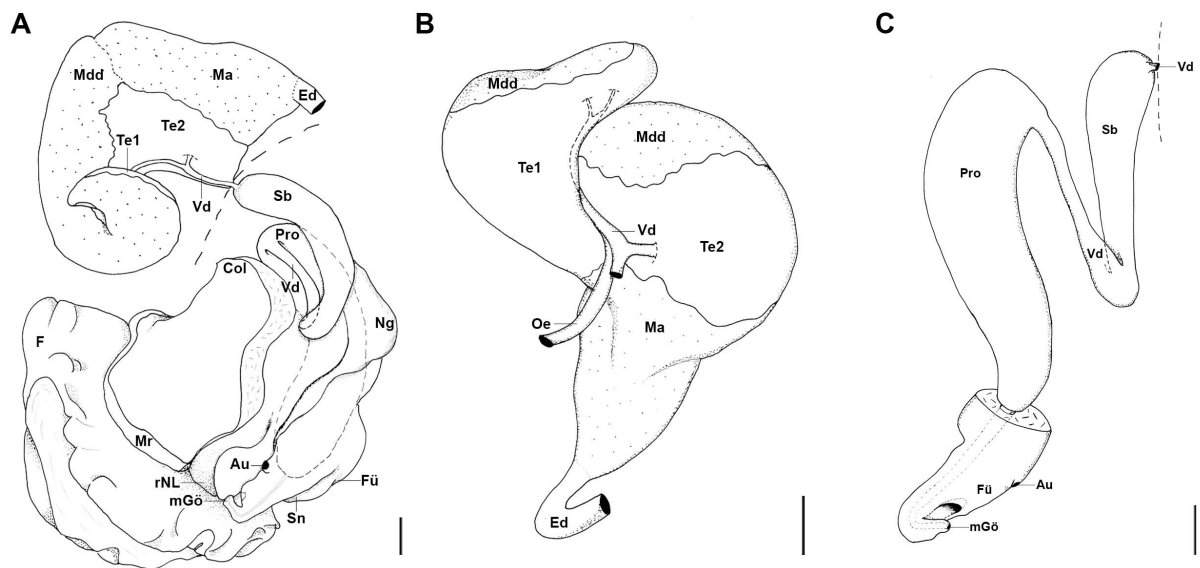


Abbildung 3.74. Anatomie von *Rivularia auticulata*, A. Männchen, Übersicht der Reproduktionsorgane, rechte laterale Ansicht des Kopfes, B. Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Testis 90° nach rechts gedreht um Verbindung zwischen Testis und Prostata sichtbar zu machen. Mess-Balken = 1 mm.

Ende verläuft gerade. Einschnürungen entlang der Prostata liegen nicht vor. Der Eintritt des Vas deferens in die Prostata erfolgt abrupt. Innerhalb der Prostata verläuft der Samenleiter mit gleichbleibendem Lumen und verlässt sie in Höhe der rechten Fühlerbasis. Dort verläuft er weiter im rechten Tentakel, welcher als Begattungsorgan fungiert. Die punktförmig ausgebildete Genitalöffnung (mGö) befindet sich an dessen Fühlerspitze. Diese ist als Hacken ausgebildet und wird in einer taschenförmigen Einstülpung an der ventralen Außenseite desselben Fühlers platziert.

WEIBCHEN. Das Ovar (Ov) erstreckt sich ventral entlang der Columella am apikalen Ende des Eingeweidesacks und besitzt astartige Verzweigungen. Von außen ist es in den konservierten Proben nicht oder nur sehr schlecht zu erkennen. Ein dünner Haupttubus fungiert dabei als Eileiter (visOvi) und verläuft entlang der Columella. Er mündet in den rechten Schenkel des gewundenen Ovidukts (siehe Abb. 3.75), der bereits teilweise von der Eiweißdrüse (Ewd) umschlossen ist.

Die Eiweißdrüse hat eine dreieckige Gestalt und ist nicht an der Außenseite des Weichkörpers zu erkennen, da sie komplett vom Verlauf des Enddarms verdeckt wird. Sie ist in ihrer Form leicht gekrümmt und somit der Wölbung der Windung angepasst. Anterior ist sie verbreitert. Dort steht sie sowohl mit dem gewundenen, als auch mit dem visceralen Ovidukt in Verbindung. Von der Eiweißdrüse aus verläuft der gewundene Ovidukt (reOvi) mit einer 180°-Biegung im Bereich des Columellarmuskels und bildet somit einen rechten und linken Schenkel. Beide Schenkel sind durch Bindegewebe am Columellarmuskel fixiert. Der rechte Schenkel ist langgestreckt mit einem geringen Lumen. Im linken Schenkel erweitert sich in einer weiteren

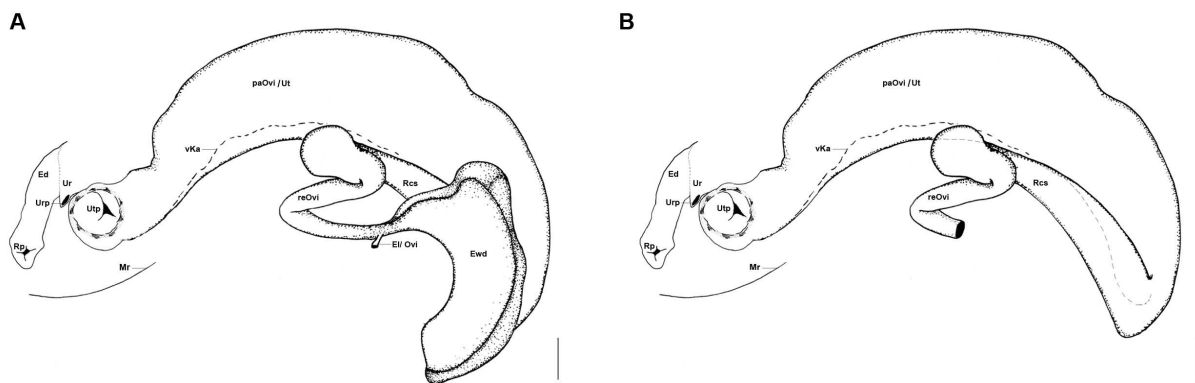


Abbildung 3.75. Anatomie von *Rivularia auriculata*, A. Anordnung der weiblichen Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, B. Weibliche Reproduktionsorgane, ventrale Ansicht, Eizelldrüse entfernt. Mess-Balken = 1 mm.

180°-Kurve der Durchmesser, woraufhin der gewundene Ovidukt ampullenartig in das Receptaculum seminis (Rcs) mündet. Dieses besteht nur aus einem Schenkel, welcher einem platten Schlauch ähnelt. Es erstreckt sich von der Ampulle bis zu einer schlitzförmigen Öffnung, die den Übergang zum pallialen Teil des Ovidukts (paOvi), die auch Bruttasche (Uterus/Ut) genannt wird, darstellt. Die Eizelldrüse grenzt mit einer Seite an das Receptaculum und überragt es mit seinem posterioren Teil.

Der Übergang von Receptaculum seminis zur Bruttasche stellt die Grenze zwischen Eingeweidetasche und Mantelhöhle dar. Bei reifen, voll ausgewachsenen Weibchen (wie in diesem Fall) ist die Bruttasche aufgebläht und enthält eine geringe Anzahl eingekapselter Jungtiere ($n < 5$). Zwischen den einzelnen Eikapseln (Ek), die in einer Reihe angeordnet sind, gibt es keine Trennwände. Die Wände des pallialen Ovidukts sind glatt, dünn und durchscheinend. Entlang der ventralen Seite der Bruttasche verläuft ein Kanal (vKa) mit dünnen parallel verlaufenden Längsfalten, die von der weiblichen Genitalöffnung bis in den dorsalen Schenkel des Receptaculum seminis reichen und somit den Spermientransport in Richtung Receptaculum seminis gewährleisten. In unmittelbarer Nähe der Ureteröffnung, nahe dem Mantelrand, kommt es zu einer Querschnittsverengung. Es schließt sich ein Abschnitt eines durch Muskelzellen verdickten Tubus an, der frei in die Mantelhöhle ragt. An dessen Ende befindet sich die weibliche Genitalöffnung.

3 Ergebnisse

Tabelle 3.3. Zahnformeln der anatomisch untersuchten Vivipariden.

Art	äußerer Marginalzahl**	innerer Marginalzahl**	Lateralzahn	Zentralzahn
<i>Margarya melanioides</i>	>15	3-4/1/3	4-5/1/4	5/1/5
<i>Margarya mansuyi</i>	1/6-8	4-5/1/3	4/1/3*	4/1/4
	1/6-8	4/1/4	5/1/4	4/1/4
<i>Cipangopaludina chinensis</i>	>10	3/1/5	4/1/4	4/1/4
<i>Cipangopaludina wisseli</i>	8-10	5/1/4-5	5-7/1/3*	5/1/5
<i>Celetaia persculpta</i>	>13	4-5/1/5	3/1/3-4	3/1/3
<i>Sinotaia quadrata</i>	>10	3/1/5	3/1/3	4-5/1/4-5
<i>Angulyagra costata</i>	10-12	3-4/1/3-4	3-4/1/3*	4/1/4
<i>Mekongia</i> sp.	>15	4/1/2*	4/1/3*	5/1/5
<i>Rivularia auriculata</i>	0/1/2-4	3-4/1/2	4/1/4	4/1/4

* Zahnformel aus Abbildung nicht exakt abzuleiten.

** gezählt von lateral nach medial.

3.4 Merkmalsanalyse

3.4.1 Rekonstruktion der Phylogenie durch morphologische Merkmale

Bei den anatomischen Untersuchungen der Weichkörper von männlichen und weiblichen Exemplaren (wenn vorhanden) konnte von insgesamt 10 Arten aus 8 verschiedenen Gattungen (alle 6 Gattungen des Subkladus A der Bellamyinae, ein Vertreter des Subkladus B der Bellamyinae und ein Vertreter der Viviparinae) aus 28 morphologischen Merkmalen unterschiedlicher Organe und Organsysteme eine Merkmalsmatrix erstellt werden.

Die hier ermittelten 28 morphologischen Merkmale und ihre Merkmalszustände sind in der folgenden Liste aufgeführt.

Folgende morphologische Merkmale wurden in die Matrix aufgenommen:

Männliche Fortpflanzungsorgane

- (1) Länge des rechten Tentakels im Vergleich zum Linken: 0 - kürzer als linker Tentakel; 1 - gleich bzw. geringfügig länger als linker Tentakel; 2 - deutlich länger als linker Tentakel und dabei schmal und dünn; 3 - keulenförmig ausgebildet und dicker als linker Tentakel
- (2) rechter Tentakels mit ausgebildeter Tasche und deutlichem Haken als Spitze: 0 - vorhanden; 1 - nicht vorhanden

3.4 Merkmalsanalyse

- (3) Dicke der Prostata: 0 - dick; 1 - dünn
- (4) Prostata mit deutlichen Einschnürungen: 0 - nicht vorhanden; 1 - vorhanden
- (5) Biegung am posterioren Ende der Prostata: 0 - nicht vorhanden; 1 - vorhanden
- (6) Kontakt Vas deferens mit Prostata: 0 - abrupt; 1 - allmählich
- (7) Länge des Vas deferens zwischen Testis und Prostata: 0 - sehr lang, länger als Prostata; 1 - lang, aber kürzer als die Prostata; 2 - kurz
- (8) Seminal vesikel: 0 - vorhanden; 1 - nicht vorhanden
- (9) Durchmesser des Vas deferens zwischen Testis und Prostata: 0 - gleichbleibend, keine Verdickung sichtbar; 1 - deutliche Verdickung; 2 - nur eine leichte Verdickung
- (10) Testis: 0 - zweilobig; 1 - einlobig mit glatter konkaver Seite; 2 - einlobig mit eingefurchter konkaver Seite
- (11) Testis: 0 - im Eingeweidesack liegend, verwachsen mit Mitteldarmdrüse; 1 - frei im Mantel liegend
- (12) Vasa efferentia vereinigen sich zu Vas deferens: 0 - zwischen dem erstem und zweitem Lobus des Testis; 1 - innerhalb des einlobigen Testis; 2 - zwei Vasa efferentia vereinigen sich außerhalb des einlobigen Testis; 3 - mehr als zwei Gefäße vereinigen sich außerhalb des einlobigen Testis
- (13) Einbuchtung am Testis an Austrittsstelle des Vas deferens bzw. der Vasa efferentia: 0 - nicht vorhanden; 1 - vorhanden

Weibliche Fortpflanzungsorgane

- (14) Anordnung der Eipakete in Reihen: 0 - 1 bis 2 Reihen; 1 - mehr als 2 Reihen
- (15) Receptaculum seminis deutlich zweischenklig: 0 - nein; 1 - ja
- (16) Eiweißdrüse geht posterior über das Receptaculum seminis hinaus: 0 - ja; 1 - nein
- (17) Eiweißdrüse geht anterior über das Receptaculum seminis hinaus: 0 - nein; 1 - ja
- (18) Übergang des Receptaculum seminis in Bruttasche: 0 - eng; 1 - weit
- (19) Form der weiblichen Geschlechtsöffnung: 0 - an kurzem Stiel, frei in Mantelhöhle mit gleichförmig runder Öffnung ; 1 - an kurzem Stiel, frei in Mantelhöhle, Öffnung besitzt eine vorgezogene Lippe

3 Ergebnisse

Buccal-Apparat

- (20) Ösophagusfalten: 0 - keine Fusion; 1 - Fusion am Ende, laufen zusammen; 2 - Fusion dazwischen, laufen danach als zwei Falten weiter; 3 - Fusion dazwischen, laufen danach als eine Falte weiter
- (21) Ösophagustaschen: 0 - nicht vorhanden; 1 - vorhanden
- (22) rechte Buccalfalte: 0 - breiter als die Linke; 1 - gleich der Linken; 2 - schmaler als die Linke
- (23) Radulaanhänge: 0 - groß, gut sichtbar; 1 - klein, schlecht erkennbar
- (24) Septum: 0 - lang; 1 - kurz

Verdauungstrakt

- (25) Caecum: 0 - nicht vorhanden; 1 - vorhanden, groß; 2 - vorhanden, klein
- (26) Ureterpapille beim Weibchen: 0 - schlitzförmig; 1 - papillär, klein; 2 - groß, weit

Nervensystem

- (27) Cerebropedal-Konnektive (CPK): 0 - kurz, kompakt; 1 - lang, schmal
- (28) Pedal-Kommissur (PK): 0 - nicht deutlich abgegrenzt; 1 - deutlich abgegrenzt

Die untersuchten Gattungen und die dazugehörigen Merkmalsausprägungen sind in Tabelle 3.4 dargestellt.

3.4.2 Vergleich: Merkmalsanalyse – molekulare Ergebnisse

Die Topologie der erneut berechneten Bayesian Inference-Phylogenie (BI-Baum), diesmal jedoch gekürzt auf die anatomisch untersuchten Arten, unterschied sich von der Topologie des bereits bekannten BI-Baumes (erhalten aus dem kompletten kombinierten Datensatz) nur darin, dass *Angulyagra costata* die Schwesterart zu einem Komplex bestehend aus den Arten *Margarya mansuyi* und *Sinotaia quadrata* darstellt (vgl. Abb. 3.76 mit Abb. 3.3). Die durchweg hohen Unterstützungswerte der einzelnen Knotenpunkte können dem Anhang entnommen werden (Anhang, siehe Abb. 6).

Auf diesen molekulargenetischen Baum wurden daraufhin mit Hilfe des Programms Mesquite die Merkmale der verschiedenen morphologisch untersuchten Taxa aufgetragen (siehe Abb. A. 3.76).

Zur Ergänzung wurde auf Grundlage der Merkmalsmatrix eine Maximum Parsimony-Analyse durchgeführt. Von den insgesamt 28 Merkmalen (ungeordnet) wurden 11 Merkmale als uninformativ und 18 als Parsimony-informativ eingestuft. Insgesamt

wurden sechs Bäume errechnet, woraus ein strikter Konsensus (MP-Baum) erstellt wurde (siehe Abb. B. 3.76). Die dazugehörigen Bootstrap-Werte können dem Anhang entnommen werden (Anhang, siehe Abb. 7).

Die hier durchgeführte kladistische Analyse auf Grundlage der morphologischen Merkmalsmatrix unterstützt die molekularen Ergebnisse hinsichtlich der Abgrenzung von *Rivularia auriculata* von den Bellamyinae. Die Arten, die den Bellamyinae angehören und auch im strikten Maximum Parsimony-Baum als Monophylum erschienen, konnten durch 13 morphologische Merkmale (1, 2, 5, 7, 8, 10, 11, 12, 15, 18, 24, 25, 27) unterstützt werden und grenzten sich somit deutlich von der hier gewählten Außengruppe (*Rivularia auriculata*) ab. Auf den BI-Baum konnten aufgrund einer weiteren Aufspaltung an vergleichbarer Stelle 12 Merkmale geplottet werden.

Die Gattung *Taia* erschien, im Vergleich zum BI-Baum, im strikt Konsensus-Baum nicht mehr basal. Sie bildete in diesem Fall Schwestergruppe zu einer Gruppe aus *Celetaia persculpta*, *Margarya mansuyi*, *Sinotaia quadrata* und *Angulyagra costata*, die durch fünf Merkmale gestützt wurde. Darunter fanden sich drei Merkmale, die den männlichen Reproduktionsorganen, im Besonderen dem Vas deferens, zuzuordnen sind (6, 9, 12). Ein weiteres Merkmal betraf die Form der Ureterpapille beim Weibchen (26). Für das Merkmal "Form des Cerebropedal-Konnektives (27)" lag eine Reversion vor. Das auf dem BI-Baum für den identischen Komplex geplottete Merkmal über die Dicke der Prostata (3) war im MP-Baum aufgrund der veränderten Topologie basaler lokalisiert (als Apomorphie dieser Gruppe plus *Taia*).

Celetaia persculpta erschien auch hier in direkter Verwandtschaft zu einem Komplex aus *Margarya mansuyi*, *Sinotaia quadrata* und *Angulyagra costata*. Eine weitere Aufspaltung konnte aufgrund geringer Unterstützungswerte nicht erreicht werden. Diese Gruppe wurde durch vier morphologische Merkmale gestützt (1, 14, 17, 20). Das im BI-Baum geplottete Merkmal über die Größe der Buccalfalten (22) fand sich, aufgrund der veränderten Verwandtschaftsbeziehungen, im MP-Baum basaler wieder.

Des Weiteren fand sich auch in strikt Konsensus-Baum eine Gruppe, bestehend aus *Cipangopaludina chinensis*, *C. wisseli* und *Margarya melanioides* wieder, welche durch fünf Merkmale (7, 9, 20, 26, 28) gestützt wurde. Im BI-Baum erschien das Merkmal über die Form der weiblichen Ureterpapille (26) als Apomorphie des *Cipangopaludina wisseli*-*Margarya melanioides* Komplexes. Diese Aufspaltung konnte im MP-Baum nicht erreicht werden.

Reversionen von Merkmalszuständen in den Zustand, der für die Außengruppe beschrieben wurde, traten dreimal auf (20, 23, 27). Berücksichtigt man die weiteren Aufspaltungen des BI-Baumes, so konnten dort vier Reversionen (4, 20, 23, 27) identifiziert werden.

3 Ergebnisse

Tabelle 3.4. Matrix der Merkmalsausprägungen (erhalten aus den anatomischen Untersuchungen ausgewählter Arten).

Art	Merkmal													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Rivularia auriculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mekongia rattei</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Cipangopaludina chinensis</i>	1	1	0	1	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0
<i>Cipangopaludina wisseli</i>	1	1	0	1	1	0	2	1	1	1	1	3	0	0
<i>Margarya melanioides</i>	3	1	0	0	1	0	2	1	1	2	1	2	0	0
<i>Celetaia persculpta</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0
<i>Margarya mansuyi</i>	3	1	1	0	1	1	2	1	2	2	1	2	0	?
<i>Sinotaia quadrata</i>	2	1	1	0	1	1	2	1	2	1	1	2	0	1
<i>Angulyagra costata</i>	2	1	1	0	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Taia sp.*</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	0	2	1	1	0	0
	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<i>Rivularia auriculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mekongia rattei</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0
<i>Cipangopaludina chinensis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Cipangopaludina wisseli</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	1
<i>Margarya melanioides</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1
<i>Celetaia persculpta</i>	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0	0
<i>Margarya mansuyi</i>	?	?	?	?	?	2	0	1	1	1	1	?	0	0
<i>Sinotaia quadrata</i>	1	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Angulyagra costata</i>	1	0	1	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Taia sp.*</i>	1	0	1	1	0	3	0	1	1	1	1	0	1	1

Bei mit ? markierten Merkmalen lagen für diese Art keine Informationen vor, da kein Weibchen zur Untersuchung zur Verfügung stand. *(ohne Zeichnungen und Text) - *Taia sp.* wurde als zusätzlicher Vertreter der Bellamyinae (Subkladus B) in die Analyse integriert.

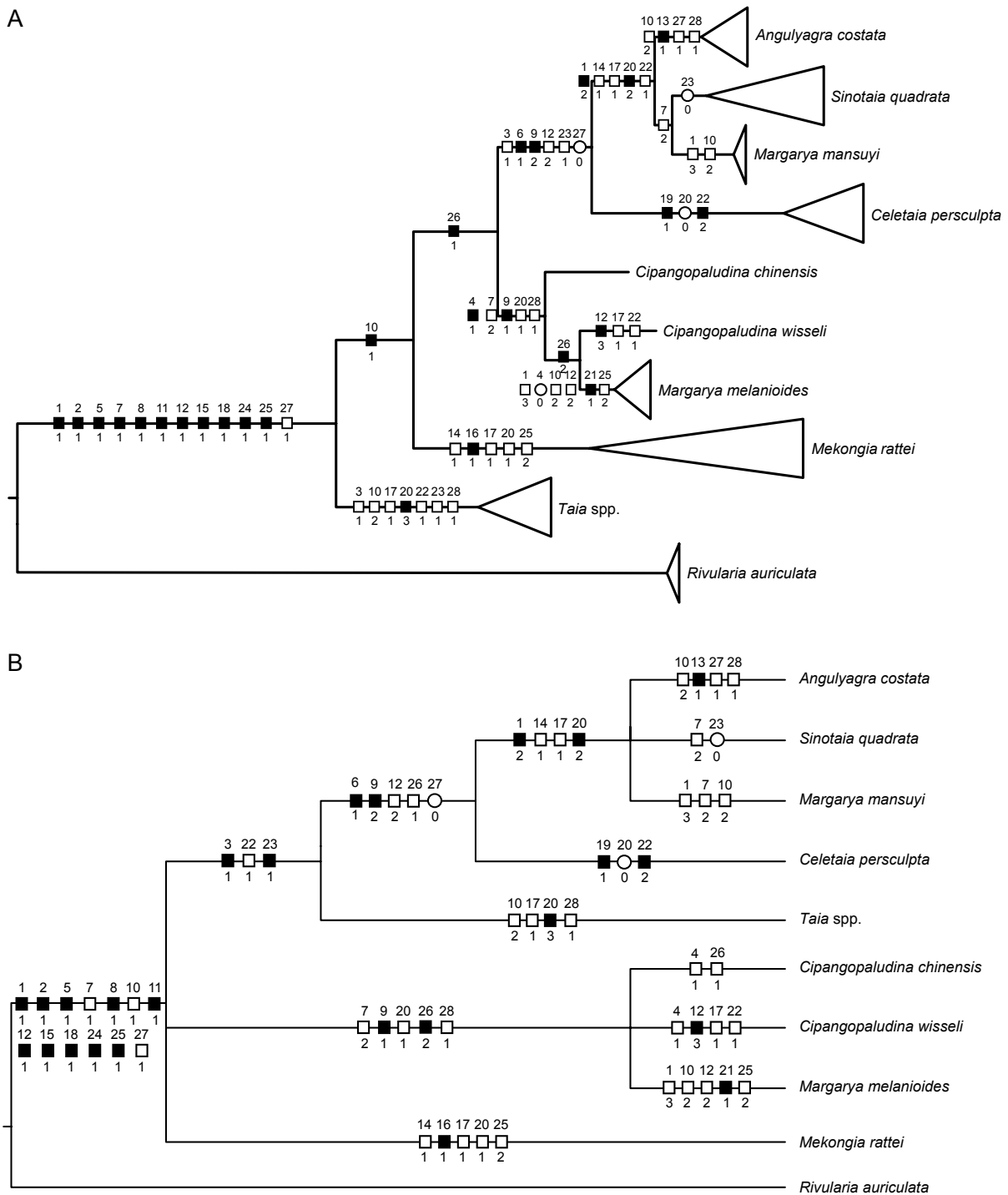


Abbildung 3.76. Merkmalsanalysen. **A.** Bayesian Inference-Phylogramm (kombinierter Datensatz) der morphologisch untersuchten Arten mit aufgetragenen Merkmalsausprägungen. **B.** Strikt Konsensus-Baum der morphologischen Merkmale. Markierungen geben das Merkmal (oben) und den Merkmalszustand (unten), sowie Apomorphien (schwarze Quadrate), Homoplasien (weiße Quadrate) und Reversionen (weiße Kreise) an.

4 Diskussion

4.1 Molekulare Phylogenie

Die Auswahl der genetischen Marker orientierte sich an vergleichbaren phylogenetischen Studien anderer Gastropoden, bei denen mitochondriale und nukleäre Marker für Einzelgen-Analysen, aber auch in kombinierten Datensätzen verwendet wurden (siehe z. B. Armbruster et al., 2005; Albrecht et al., 2007; Colgan et al., 2007; Jorgensen et al., 2008; Williams et al., 2009; Sengupta et al., 2009; Schultheiß et al., 2011; Schultheiß et al., 2014). Die Einzelgen-Analysen von H3 und 28S (vgl. Abb. 3.2) ermöglichen bei den Vivipariden eine Auflösung bis auf Unterfamilien-Ebene. Auf Art-Ebene war mit diesen molekularen Markern keine genauere Aufschlüsselung möglich, da sie für eine Einzelgen-Analyse aufgrund ihrer langsamen Mutationsrate zu unspezifisch sind. Allerdings bildete die Kombination aus den konservierten Kerngenen H3 und 28S und dem schneller evolvierenden mitochondrialen COI eine gute Grundlage für die Berechnung der Phylogenie dieser Familie.

Bei der Verwendung des COI-Gens in einer sehr alten Gruppe sollte man sich allerdings über die mögliche Sättigung des Datensatzes bewusst sein. Obwohl durch den Sättigungstest nach Xia et al. (2003) nur eine geringe Sättigung nachgewiesen wurde, ist davon auszugehen, dass bei solch einer alten Gruppe eine Sättigung für diesen mitochondrialen Marker stattgefunden haben müsste. Nichtsdestotrotz wurde er für die Berechnung der Phylogenie der Vivipariden genutzt, da dadurch eine sehr gute Auflösung innerhalb der einzelnen Gattungen erreicht werden konnte. Für zukünftige Untersuchungen an ausgewählten Gattungen oder Art-Komplexen stellen die hier ermittelten Sequenzen des COI-Fragmentes eine gute Ausgangsbasis dar.

Die klassische Einteilung in drei Unterfamilien (Bouchet et al., 2005), die bisher nur aufgrund von morphologischen Merkmalen gebildet wurden, konnte in den hier durchgeführten Berechnungen erstmalig molekular unterstützt werden. Sowohl die Untersuchungen der Einzelgen-Datensätze als auch die des kombinierten Datensatzes lassen die einzelnen Unterfamilien erkennen.

Da die Vertreter der Unterfamilie Lioplacinae (Gattungen *Campeloma* und *Lioplax*) in allen Untersuchungen eine gemeinsame Gruppe bilden, bestätigte sich auf molekularer Ebene deren nähere verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit, die bereits durch conchologische und anatomische Untersuchungen angenommen wurde (Vail, 1977). Das direkte Schwesterverhältnis der Lioplacinae zu den Viviparinae, welches Vail (1977) ebenfalls bereits durch anatomische Untersuchungen bekräftigte, wurde mit den hier erhobenen molekularen Daten untermauert.

Kritisch zu sehen ist die Zugehörigkeit des nordamerikanischen Vertreters *Viviparus georgianus* zur Gattung *Viviparus* bzw. die Möglichkeit, dass sich die Gattung

4 Diskussion

Viviparus in einem größeren Datensatz als polyphyletisch herausstellen könnte, da die hier durchgeführten Einzelgen-Analysen der COI- und H3-Datensätze zeigten, dass die Gattung *Viviparus (sensu lato)* nicht monophyletisch zu sein scheint. Aufgrund des unvollständigen Datensatzes von *Viviparus georgianus* (Fehlen der 28S-Sequenz) lassen sich zu diesem Zeitpunkt keine endgültige Aussagen treffen. Obwohl molekulargenetische Unterschiede zwischen den nordamerikanischen und den europäischen Vertretern der Gattung *Viviparus* gefunden wurden und somit keine nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den hier untersuchten Proben zu erkennen sind, konnten bis jetzt keine anatomischen Unterschiede zwischen ihnen identifiziert werden (Vail, 1977).

Des Weiteren war es bisher nicht möglich alle in Nordamerika vorkommenden Gattungen in den molekularen Datensatz aufzunehmen. Die Sequenzierung des zur Verfügung stehenden Materials von *Tulotoma magnifica* lieferte kein zufriedenstellendes Ergebnis, da es sich um zu schlecht konserviertes Probenmaterial handelte. Bis zum jetzigen Zeitpunkt gibt es in der Literatur nur vage Aussagen darüber, dass die monotypische Gattung *Tulotoma* der Unterfamilie Viviparinae zugeordnet werden kann (Vail, 1977). Somit bleibt die Frage über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Tulotoma* und den restlichen nordamerikanischen Gattungen im Moment ebenfalls noch nicht vollständig geklärt.

Für die in Europa verbreiteten Viviparinae ergab sich allerdings, im Bezug auf die Größe ihres Verbreitungsgebietes, eine neue Erkenntnis. Da sich in der hier erstellten Phylogenie die nur in Teilen Chinas vorkommende Art *Rivularia auriculata* als nächster Verwandter der in Europa beheimateten Gattung *Viviparus* herausstellte, muss angenommen werden, dass es sich bei der jetzigen Verbreitung von *Rivularia* um ein reliktäres Vorkommen der Viviparinae in Asien handelt und somit das bisher bekannte Verbreitungsgebiet der Viviparinae erweitert werden muss. *Rivularia auriculata* ist endemisch in Hunan (China) und wurde bisher in der Literatur im Wesentlichen aufgrund fehlender Daten keiner Unterfamilie zugeordnet. Das enge Verwandtschaftsverhältnis der Gattungen *Viviparus* und *Rivularia* konnte nicht allein durch hohe Unterstützungswerte in den Phylogenien (kombinierter Datensatz, 28S- und H3-Datensatz), sondern ebenso durch Ähnlichkeiten in verschiedenen anatomischen Strukturen (siehe Kapitel 3.4.1) bestärkt werden. Obwohl bereits 1996 eine Untersuchung über die Reproduktionsbiologie von *Rivularia auriculata* veröffentlicht wurde (Zhou, 1996), erfolgte darin keine Aussage über die Zuordnung zu einer der Unterfamilien der Viviparidae. Die Ergebnisse über die untersuchten Organsysteme wurden nicht mit den entsprechenden Strukturen bei anderen Vivipariden verglichen und die deutlichen morphologischen Übereinstimmungen mit der Gattung *Viviparus* daher nicht erkannt.

Betrachtet man die hier erhaltenen Ergebnisse über die Bildung von Unterfamilien (Viviparinae, Bellamyinae), so unterstützt eine Untersuchung von Sengupta et al. (2009), die ihren Fokus auf der Phylogenie der afrikanischen Vivipariden hatte, ebenfalls diese Einteilung. Der dort verwendete Datensatz enthielt zusätzlich zu den afrikanischen Bellamyinae einige weitere Vertreter der Viviparidae, sowohl mit europäischer, nordamerikanischer als auch asiatischer Herkunft.

Allerdings ergaben sich durch die hier erstellte Phylogenie nicht nur neue Erkenntnisse über Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Gattungen, sondern es bleiben auch weiterhin Fragen offen, bspw. betreffend der in der Literatur bereits mehrfach diskutierten Monophylie der Gattung *Bellamyia* bzw. der Verwandtschaftsbeziehung der afrikanischen Gattungen *Bellamyia* und *Neothauma*. Eine mögliche Ursache für die unaufgelösten Verwandtschaftsverhältnisse dieser Gattungen (*Bellamyia*, *Neothauma*) kann auf ein nicht ausreichend ausgedehntes Sampling zurückgehen, da nicht aus allen Seen des Verbreitungsgebietes, in denen die Gattung *Bellamyia* vorkommt, Proben für diese Untersuchung zur Verfügung standen. In der Arbeit von Sengupta et al. (2009) wurde *Bellamyia* als polyphyletische Gattung dargestellt. *Neothauma* erschien dort innerhalb eines basalen *Bellamyia*-Komplexes. Allerdings fehlten dem Datensatz weitere Proben nahe verwandter Arten asiatischen Ursprungs, wie bspw. *Idiopoma*, *Trochotaia* und *Anulotaia*.

Schultheiß et al. (2014) erhielt für seinen größeren Multilokus-Datensatz (mit asiatischen Vertretern) ebenfalls unaufgelöste Verwandtschaftsverhältnisse für beide Gattungen und konnte ebenfalls keine Monophylie der Gattung *Bellamyia* bzw. der gesamten afrikanischen Vivipariden (*Bellamyia* und *Neothauma*) bestätigen.

In beiden Untersuchungen wurden sowohl nukleäre als auch mitochondriale Marker verwendet. Allerdings lag kein Datensatz für alle Proben vollständig sequenziert vor. Zum jetzigen Zeitpunkt kann keine endgültige Aussage über die Verwandtschaftsbeziehung zwischen *Bellamyia* und *Neothauma* getroffen werden. Bei einer Erweiterung des *Bellamyia*-Datensatzes mit vollständig durchsequenzierten Genfragmenten aller Proben könnte es zu einer besseren Unterstützung und Auflösung dieses Komplexes kommen. Dadurch könnte man der Beantwortung der Fragen über das fragliche Monophylum *Bellamyia* und der Stellung der Gattung *Neothauma* etwas näher kommen.

Da bisher keine umfassenden gattungsübergreifenden taxonomischen Untersuchungen über Vivipariden vorliegen, ist es nicht überraschend, dass sich in dieser Untersuchung einzelne Gattungen (*Angulyagra* und *Margarya*) als polyphyletisch herausgestellt haben. Alle hier untersuchten Gattungen gründen sich allein auf die Verwendung von Schalenmerkmalen. Die Zuordnung von Arten zu bestimmten Gattungen wurde bisher selten durchgeführt oder relativ willkürlich gewählt (Gattungszugehörigkeit für asiatische Arten: oft *Bellamyia* oder sogar *Viviparus*), was sich durch einen steten Wechsel der Gattungszugehörigkeiten von Autor zu Autor bemerkbar macht.

So wurde bei der in der Phylogenie polyphyletisch erscheinenden Gattung *Angulyagra* die Gattungszugehörigkeit der beiden hier verwendeten Arten (*Angulyagra costata* und *Angulyagra polyzonata*) mehrmals im Verlauf der Zeit in der Literatur geändert (Sarasin und Sarasin, 1898; Bartsch, 1909; Yen, 1943; Clements et al., 2006; Du et al., 2013). Beispielsweise wurde in der Untersuchung von Sengupta et al. (2009) eine Probe von *A. polyzonata* als *Taia polyzonata* bezeichnet, für Zilch (1955) wiederum gehörte diese Art allerdings der Gattung *Sinotaia* an. Da diese beiden Arten in der Phylogenie innerhalb der Bellamyinae in verschiedenen Subkladen (A und B) erschienen, stehen sie somit in keiner direkten verwandtschaftlichen Beziehung zueinander. Des Weiteren haben sie verschiedene Verbreitungsschwer-

4 Diskussion

punkte: *Angulyagra polyzonata* kommt ausschließlich auf dem südostasiatischen Festland (Vietnam, Laos, Singapur) vor, während *Angulyagra costata* auf verschiedenen australo-asiatischen Inseln (Neuguinea, Sulawesi, Philippinen) verbreitet ist. Die Typusart *Angulyagra oxytropis* (Typuslokalität: Indien) war in diesem Datensatz nicht enthalten, so dass eine endgültige Aussage über die Gattungszugehörigkeit dieser beiden Arten zum jetzigen Zeitpunkt nicht möglich ist.

Margarya war die zweite Gattung, die mit zwei einbezogenen Arten (*Margarya melanioides* und *Margarya mansuyi*) in den hier erstellten Stammbäumen nicht monophyletisch erschien. Diese Gattung ist in China endemisch und beide Arten kommen getrennt voneinander in verschiedenen Seen Yunnans vor. Die Gattung *Margarya* mit ihrer Typusart *Margarya melanioides* wurde auf Basis ihrer stark ausgeprägten Skulpturierung beschrieben Nevill, 1877.

Die hier erzielten molekularen Ergebnisse bestätigen die Aussage, die über die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen *Margarya mansuyi* und *Margarya melanioides* bereits vor kurzem in einer anderen Studie (Du et al., 2013) aufgrund mitochondrialer Sequenzen beschrieben wurde. Demnach ist *Margarya melanioides* näher verwandt mit *Cipangopaludina chinensis* als mit *Margarya mansuyi*. Für *Margarya mansuyi* wiederum konnte eine nahe Verwandtschaft zu Vertretern der Gattung *Sinotaia* nachgewiesen werden. Bei den hier durchgeführten anatomischen Untersuchungen der Organe und Organsysteme konnten ebenfalls Gemeinsamkeiten zwischen *Margarya melanioides* und *Cipangopaludina chinensis* ermittelt werden, welche die Annahme über deren nähere Verwandtschaft unterstützen (siehe Ergebnisse: Vergleichende Anatomie).

Es sollte im Kontext der polyphyletisch erscheinenden Gattungen ebenfalls kurz die Gattung *Filopaludina* erwähnt werden. Im hier dargestellten Datensatz erschien diese zwar monophyletisch, allerdings nur, weil die Gattung *Siamopaludina* in dieser Untersuchung als Untergattung von *Filopaludina* angesehen wurde (siehe *Filopaludina (Siamopaludina) martensi* und *Filopaludina (Siamopaludina) tricostata*). Die Vertreter der Gattung *Filopaludina (Siamopaludina)* erschienen in der Phylogenie an verschiedenen Stellen innerhalb des *Filopaludina*-Komplexes.

Die Arten der Gattungen *Filopaludina* (Bellamyinae) zählen zu den am weitesten verbreitetsten Vivipariden. Ihr Vorkommen erstreckt sich von Indien über Südostasien (Indochina, Sundaland, Wallacea, Philippinen) bis nach Neuguinea. Allein aufgrund von Unterschieden in der Schalenmorphologie beschrieb Brandt (1968) die Gattung *Siamopaludina*, um Arten mit gebänderter Schale von der Gattung *Filopaludina* (Arten mit ungebänderter Schale) abzugrenzen. Allerdings zeigen die hier erzielten Ergebnisse, dass die Validität von *Siamopaludina* in Frage gestellt werden muss. Auch in der Literatur findet sich keine einheitliche Verwendung dieser beiden Gattungen (Berry, 1974; Vail, 1977; Vaught, 1989 verwenden *Siamopaludina*; Clements et al., 2006 verwendet nur *Filopaludina*).

Somit konnte für die Viviparidae die Polyphyly von zwei schalenmorphologisch begründeten Gattungen nachgewiesen werden. Zusätzlich zu bereits erwähnten polyphyletischen Gattungen kommen noch die Gattung *Viviparus*, der *Bellamya-Neothauma*-Komplex und der *Filopaludina*-Komplex als nicht hundertprozentig ge-

sicherte monophyletische Gattungen hinzu. Nur über eine gattungsbasierte Revision der Familie können genauere Aussagen über die Zugehörigkeiten einzelner Arten oder deren Synonymisierung getroffen werden. Dazu sollten sowohl anatomische Untersuchungen als auch molekulargenetische Analysen mit einem ausgedehnteren Sampling genutzt werden.

4.2 Biogeographie und Evolution

Eine umfangreiche molekulare Phylogenie kann dazu verwendet werden, um Diversifikationsmuster durch die Zeit aufzudecken. Bei der Datierung von Aufspaltungseignissen können gesetzte Kalibrierungspunkte, wie Fossilbelege oder auch zeitlich datierte geologische Veränderungen hilfreich sein, wenn für den Datensatz keine Mutationsrate vorliegt. Da die Viviparidae über einen guten Fossilbeleg verfügen (obwohl für viele Gebiete in Südostasien Fossilien fehlen), konnten für diese Untersuchung ausgewählte gesicherte Fossilien zur Kalibrierung der Molekularen Uhr verwendet werden.

Dabei wurde gezeigt, dass die heutige Vivipariden-Vielfalt nicht auf eine alte Radiation zurückzuführen ist. Es gab demnach keine schnelle Aufspaltung in kurzer Zeit im Jura oder in der Kreide, sondern eine Abfolge allmählicher Aufspaltungsereignisse bis in die heutige Zeit. Bei der Ausbreitung der einzelnen Linien spielten sowohl Vikarianz- als auch Dispersal-Ereignisse eine Rolle.

Obwohl Süßwasserorganismen eingeschränkte Ausbreitungsmöglichkeiten haben, da sowohl das Land als auch der Ozean (Salzwasser) offensichtliche Barrieren darstellen (Page et al., 2007a), sind sie doch oft weltweit verbreitet. Einige Vertreter, deren adulte Form ausschließlich im Süßwasser lebt, haben sich insofern angepasst, dass sie ein marines Lavalstadium durchschreiten, welches es ihnen erlaubt, sich über den Seeweg auszubreiten (Page et al., 2007a). Bei den Vivipariden ist das nicht der Fall. Ihre Ausbreitungsfähigkeiten sind sowohl durch ihre extrem langsame Fortbewegung (Kappes und Haase, 2012) als auch aufgrund ihrer speziellen Fortpflanzungsstrategie (lebendgebärend) sehr gering. Aufgrund ihrer Ontogenie sind sie somit komplett unabhängig vom Salzwasser. Dadurch ist die Ausbreitung dieser Süßwassergastropoden-Familie aktiv nur innerhalb existierender Fluss- bzw. Drainagesysteme möglich und bisher konnte noch kein "long distance"-Dispersal über weite Ozeanstrecken nachgewiesen werden (vgl. Schultheiß et al., 2014).

Die Ausbreitung von Vivipariden über Barrieren hinweg muss also passiver Art sein. Figuerola und Green (2002) erwähnen in ihrer Arbeit Wasservögel als Ausbreitungsmöglichkeit für Invertebraten ("nicht zu vernachlässigender Vektor"), da es sich oft um Zugvögel mit gleichen Flugrouten handelt. Somit wären Verfrachtungen über weitere Strecken (See- oder Landweg) durch Vögel (innerhalb des Intestinaltraktes und außerhalb am Gefieder, den Füßen oder dem Schnabel, bzw. durch mitgeschleppte Wasserpflanzen) aber auch durch Treibgut bzw. in Fischernetzen denkbar und nicht komplett auszuschließen (vgl. Wesselingh et al., 1999; Figuerola et al., 2005).

An Land wäre es möglich, dass es zwischen eigentlich getrennten Wasserrefugien

4 Diskussion

durch starke Regenfälle und damit einhergehenden Überflutungen zur Verfrachtung von Süßwasserorganismen kommen kann. Die meisten Dispersal-Ereignisse lassen sich sicherlich mit der Neubildung von Land oder Landbrücken mit einhergehender Bildung von Drainagesystemen durch Absinken des Meeresspiegels oder plattentektonischen Vorgänge erklären.

4.2.1 Biogeographische Muster – Vikarianz oder Dispersal

Verbreitungsmuster zusammen mit den Datierungen aus der molekularen Uhr lassen sowohl Vikarianz- als auch Dispersal-Ereignisse erkennen. Wie bereits erwähnt, erfolgte die Aufspaltung der Viviparinae/Lioplacinae-Linie in eine nordamerikanische (Lioplacinae, beinhaltet die Gattungen *Lioplax* und *Campeloma*) und eine eurasische (Viviparinae, zusammengesetzt aus den Gattungen *Viviparus* und *Rivularia*) Gruppe vor ca. 136 mya (Untere Kreide), noch vor der Öffnung des Nordatlantiks (70-90 mya; Funnell und Smith, 1968). Damit ergibt sich eine mögliche Kolonisationsroute der asiatischen Vorfahren der Lioplacinae nach Nordamerika, wenn man von einem asiatischen Ursprung (laut DEC-Modell) ausgeht, da zu diesem Zeitpunkt Europa und Nordamerika noch miteinander in Verbindung standen (Scotese, 2002). Die Öffnung des Nordatlantiks unterband daraufhin den Genfluss zwischen diesen beiden Linien (europäische und nordamerikanische) und die molekulargenetischen Unterschiede wuchsen. Eine andere mögliche Migrations-Route von Asien nach Nordamerika kann über die Landbrücke Beringia (vgl. mit Brikiatis, 2014) bestanden haben und ist nicht ganz auszuschließen. Es wurden Fossilien aus den Eozän-Schichten (53-55 mya) Alaskas gefunden und als Viviparidae (Vertreter der Gattung *Campeloma* und möglicherweise auch *Lioplax*) identifiziert (Wolfe et al., 1966), was die Hypothese über diese Verbreitungsroute unterstützt. Des Weiteren war die Gattung *Campeloma* laut Fossilienfunden (Tozer, 1956) auch in Kanada und im mittleren und westlichen Teil Nordamerikas verbreitet. Wahrscheinlich aufgrund von klimatischen Veränderungen sind Vivipariden heute in diesen Gebieten ausgestorben und nur noch an Nordamerikas Ostküste zu finden.

Bisher wurde davon ausgegangen, dass es in den Verbreitungsgebieten zwischen den Viviparinae und Bellamyinae eine strikte Trennung gibt. Allerdings konnte diese Annahme durch ein hier erzieltetes Untersuchungsergebnis widerlegt werden, nämlich die nahe verwandtschaftliche Beziehung und doch deutlich voneinander getrennte (disjunkte) Verbreitung der europäischen (Gattung *Viviparus*) und asiatischen (Gattung *Rivularia*) Viviparinae. Die Aufspaltung ihrer gemeinsamen Linie vollzog sich vor etwa 62 mya (Paläozän) und kann möglicherweise auch auf ein Vikarianz-Szenario zurückgeführt werden. Die Kollision der Indischen mit der Asiatischen Platte während des Eozäns vor 50-55 mya (Chatterjee und Scotese, 1999; Scotese, 2002; Briggs, 2003) resultierte in der Auffaltung des Himalaja-Gebirges und der Hebung des Tibet-Plateaus. Die damals über Europa und Asien verbreiteten Viviparinae wurden möglicherweise durch diese geologischen Veränderungen räumlich getrennt (Ausbreitungsbarriere), wodurch sich beide Linien isoliert voneinander weiterentwickelten. Des Weiteren bildete sich eine klimatische Ausbreitungsbarriere (kälteres

und trockeneres Klima) im Norden Asiens (Sibirien) heraus. Die asiatische Linie (*Rivularia*) war demnach sowohl klimatisch als auch räumlich isoliert und bildet somit ein Relikt-Vorkommen der Viviparinae in einem Gebiet, im dem heute sonst ausschließlich Vertreter der Bellamyinae zu finden sind. Seit diesem Zeitpunkt lag das Hauptverbreitungsgebiet der Unterfamilie Viviparinae mit der Gattung *Viviparus* in Europa. Nördlich des tibetischen Hochplateaus sind keine Vivipariden zu finden. Dass der Himalaja als Ausbreitungsbarriere für Süßwassergastropoden fungieren kann, wurde bereits durch von Oheimb et al. (2013) gezeigt. Ein ähnliches Szenario (Isolation einer Population durch die Auffaltung des Himalajas) wurde ebenfalls für Süßwasserkrabben der Familie Potamidae (Shih et al., 2009) beschrieben.

Neben diesem Aufspaltungsereignis aufgrund der Entstehung einer Ausbreitungsbarriere können noch weitere Besiedlungsszenarien aus den hier durchgeführten Analysen abgeleitet werden, die auf Vikarianz-Ereignisse schließen lassen. Die Kolonisierung der südostasiatischen Inseln wurde beispielsweise durch große geotektonische Veränderungen in dieser Region zu Beginn des frühen Eozäns erleichtert (Hall, 2002). So trennte sich etwa vor 45 mya der westliche Teil des heutigen Sulawesi von Borneo ab, dabei bildete sich die Straße von Makassar (siehe z. B. Hall et al., 2009; Hall, 2009a,b; Michaux, 2010; Lohman et al., 2011). Aufgrund dieses Vikarianz-Ereignisses wurden Populationen von Tieren und Pflanzen voneinander getrennt, die sich daraufhin isoliert voneinander weiterentwickelt haben. Die frühesten Besiedlungen Sulawesi durch Vivipariden fanden laut den hier durchgeführten Berechnungen im Paläogen statt (siehe Abb. 3.5) und waren ostasiatischen (für die Gattung *Celetaia*) bzw. indochinesischen (für die Gattung *Filopaludina*) Ursprungs. Die Entstehung der auf Sulawesi endemischen Gattung *Celetaia* (siehe Abb. 3.5 *6, pink gefärbter Ast, Subkladus A) soll vor 47 mya (Konfidenzintervall: 27,6-70,52) stattgefunden haben. In etwa den gleichen Zeitrahmen fällt die Besiedlung Sulawesi durch *Filopaludina javanica* (siehe Abb. 3.5, pink gefärbter Ast, Subkladus B, datiert auf 31 mya, Konfidenzintervall: 19,55-43,76). Bezieht man das Konfidenzintervall (siehe Crisp et al., 2011) im zweiten Fall mit ein, könnten beide Kolonisierungen im Eozän stattgefunden haben und korrelieren dadurch mit den bereits erwähnten geologischen Veränderungen in dieser Region zu dieser Zeit (Abtrennung des westlichen Teils Sulawesi von Borneo und Entstehung der Straße von Makassar). Daher ist für diese beiden Arten, insbesondere aber für *Celetaia*, ein Vikarianz-Szenario entlang der Straße von Makassar nicht auszuschließen. Solch eine "Trans-Makassar-Strait Vikarianz-Hypothese" wurde bereits für eine Gruppe von Weberknechten (mit *harvestmen*) durch Clouse und Giribet (2010) postuliert und von Stelbrink et al. (2012) unterstützt.

Eine weitere Besiedlung Sulawesi vor 2,4 mya (Konfidenzintervall: 0,42-5,21) durch *Filopaludina javanica* vollzog sich höchstwahrscheinlich über Dispersal. Eine räumliche Ausbreitung und somit die Besiedlung neuer Territorien während dieser Periode wurde unter anderem durch Meeresspiegelschwankungen in dieser Region begünstigt (Haq et al., 1987). Des Weiteren gelangte laut den hier erhobenen Daten ein asiatischer Vorfahr von *Angulyagra costata* während des Miozäns (12,6 mya, Konfidenzintervall: 3,79-21,31) möglicherweise ebenfalls durch Dispersal bis nach Sulawesi und konnte sich dort etablieren. Somit wurde belegt, dass Linien beider

4 Diskussion

Bellamyinae-Subkladen mit asiatischem bzw. indochinesischem Ursprung wiederholt Sulawesi besiedeln konnten, einerseits möglicherweise als Ergebnis eines Vikarianz-Ereignisses, andererseits aber auch klar durch Dispersal.

Aufgrund der hier vorliegenden Ergebnisse kann ebenfalls die Aussage unterstützt werden, dass die Fauna Sulawesi überwiegend asiatischen Ursprungs ist, wie es bereits in verschiedenen Untersuchungen zuvor festgestellt wurde (siehe z. B. Sarasin und Sarasin, 1901a,b; Wallace, 1910; de Beaufort, 1926; Stresemann, 1939; Whitmore, 1987; Holloway, 1990; Whitten et al., 2002). Eine Kombination aus australo-asiatischen und asiatischen Arten, wie ihn Michaux (2010) für Sulawesi beschrieb, ist für die Familie der Viviparidae nicht zu erkennen.

Wie bereits erwähnt, hatte der Subkladus B laut den durchgeführten Berechnungen sein Ursprungsgebiet in Indochina (siehe Abb. 3.5 *5). Im Paläogen vollzog sich die Diversifikation dieses Subkladus zuerst einmal weiter entlang des indochinesischen Festlandes. Zu dieser Zeit waren die Großen Sundainseln (Sumatra, Java, Borneo, Sulawesi) noch mit dem südlichen Ende Eurasiens verbunden (Hall und Blundell, 1996). Aufgrund dieser geologischen Voraussetzungen konnten diese Gebiete bis zum Beginn des Miozäns durch die Vivipariden kolonisiert werden (siehe Abb. 3.5, Bellamyinae, Subkladus B, dunkelgrüner Ast, *11).

Die Besiedlung von Australien und Neuguinea durch die Vivipariden ist aufgrund der hier gewonnenen Ergebnisse schwer erklärbar. Vor etwa 45 mya löste sich Australien von der Antarktis und begann relativ rasch nach Norden zu driften (Hall, 2002). Erst im frühen Miozän kollidierte die Australische Platte mit der Eurasischen Platte (Hall und Asia, 2001; Hall, 2009b; Lohman et al., 2011; Hall, 2012). Teile Neuguineas (Teile des "Bird's Head") lagen zu diesem Zeitpunkt möglicherweise bereits über dem Meeresspiegel (Hall und Asia, 2001; Hall, 2009b). Im weiteren Verlauf formierten sich auch Sulawesi, die Molukken und die Inselgruppe um Timor. Dabei konnten diese Inseln als "stepping stones" gedient haben, um die westlichsten Teile Neuguineas und auch Australien zu besiedeln.

Die Besiedlung Australiens durch Vivipariden indonesischer Herkunft (laut AAR mit Mesquite und DEC-Modell) könnte demnach nur via "long distance"-Dispersal mit Überquerungen der Wallace- und Lydekker-Linie stattgefunden haben, da die für die australischen Linien errechneten Abspaltungszeitpunkte sowie die dazugehörigen Konfidenzintervalle länger zurück liegen als das Miozän. Australien wurde demnach bereits im Paläogen durch Vorfahren der Gattungen *Notopala*, *Centrapala* und *Larina* besiedelt (siehe Abb. 3.5, gelbe gefärbte Äste, *9 und Tab. 3.1). Da die Unterstützungswerte für die australischen Linien allerdings moderat ausfallen, sollte der geschätzte Zeitpunkt (56 mya) und das dazugehörige Konfidenzintervall (40,37-77,30) dieser Besiedlung mit Vorsicht betrachtet werden.

Von der Süßwasserfauna Australiens gibt es einige wenige Untersuchungen über Crustaceen und Mollusken (z. B. Murphy und Austin, 2004; de Bruyn et al., 2004; Page et al., 2005; Carini et al., 2006; Page et al., 2007b; Schultz und Wolf, 2009; Glaubrecht et al., 2009), in denen von einer asiatischen Herkunft der untersuchten Taxa mit einer Kolonisierung Australiens durch Dispersal erst ab dem Miozän ausgegangen wird. Die einzige Ausnahme bildet eine Untersuchung von Schultz und Wolf

(2009), in der für die untersuchten Taxa (Süßwasserkrebse) ein Gondwana-Ursprung und somit Vikarianz angenommen wurde.

Eine weitere geologische Veränderung während des Miozäns war die Kollision Afrikas mit Eurasien und die damit einhergehende Schließung der Tethys-See (Rögl, 1998; Scotese, 2002; Harzhauser et al., 2002). Die dadurch gebildeten Landbrücken erleichterten den Austausch von Flora und Fauna entlang dieser neu entstandenen Kolonisationsrouten. Betrachtet man jetzt die afrikanischen Linien in der mittels BEAST gewonnenen Topologie, so wird darin eine Besiedlung Afrikas durch indochinesische Vorfahren unterstützt (*Bellamya*, *Neothauma*, siehe Abb. 3.5, blau gefärbte Äste, *8). Der errechnete Besiedlungszeitraum (Konfidenzintervall: 22,05-53,5) passt in das Szenario der veränderten geologischen Gegebenheiten in dieser Region zu dieser Zeit. Zudem stammen die ältesten in Afrika gefundenen Fossilien, die als Vivipariden (*Bellamya unicolor*, KP3) identifiziert worden sind, ebenfalls aus dem Miozän (Van Damme und Pickford, 1999). Eine frühere Untersuchung an Vivipariden (Sengupta et al., 2009) kam ebenfalls zu dem Ergebnis, dass sich die Kolonisation Afrikas durch diese Familie während des Miozäns vollzogen haben könnte. Auch für andere Tiergruppen, wie etwa Tigerfrösche (Kosuch et al., 2001), Ratten (Marivaux et al., 2001) und Süßwassermuscheln (Kat, 1987) wurde bereits die gleiche Besiedlungsrichtung (aus Indochina nach Afrika) nachgewiesen.

Betrachtet man die Vivipariden, die in Indien verbreitet sind, so stellt sich natürlich auch bei ihnen die Frage, wie alt sie sind und von wo aus ihre Vorfahren Indien besiedelt haben. Da für die Fauna Indiens sowohl afrikanische (Blanford, 1876; Macey et al., 2000; Bossuyt und Milinkovitch, 2001; Gower et al., 2002; Karanth, 2006) aber auch asiatische Einflüsse (Wallace, 1876; Clyde et al., 2003; Van Bocxlaer et al., 2009; Datta-Roy et al., 2012) nachgewiesen werden konnten, sind verschiedene Besiedlungsszenarien denkbar. Bei den Rekonstruktionen der Ursprungsgebiete wird die "Out of Asia-into India" Hypothese (Hedges et al., 1993) unterstützt. Ein aus Indochina stammender Vorfahr von *Filopaludina bengalensis* (siehe Abb. 3.5, hellgrün gefärbte Äste, *10) hat laut der molekularen Uhr-Analyse vor etwa 34 mya (Konfidenzintervall: 21,78-48,01) Indien kolonisiert. Diese Annahme passt zu geologischen Daten, da seit dem Frühen Eozän (50-55 mya) die Indische Platte bereits in Kontakt mit der Eurasischen Platte stand (Rowley, 1996; Chatterjee und Scotese, 1999; Scotese, 2002; Briggs, 2003). Für andere Süßwassergastropoden konnte bereits ein ähnliches Ausbreitungsszenario nachgewiesen werden (Köhler und Glaubrecht, 2007). Eine Verbreitung aufgrund von Vikarianz als Resultat der Floß-Hypothese mit einem Gondwana-Ursprung ("biotic ferry hypothesis"; Briggs, 2003) kann für die Vivipariden nicht bestätigt werden. Andere Tiergruppen, die ebenso von Asien aus Indien kolonisiert haben sollen, sind zum Beispiel Süßwasserfische (Hora, 1949), Säugetiere (Clyde et al., 2003), Amphibien (Van Bocxlaer et al., 2009) und Reptilien (Datta-Roy et al., 2012).

Im Gegensatz dazu steht die Hypothese von Prashad (1928), dass Asiens Kolonisierung durch Vivipariden durch eine alte Gondwana-Linie von Indien aus über die Indo-Ganges-Ebene nach Myanmar stattgefunden haben muss, und zwar früher als im Miozän. Dabei stützt er sich auf in Indien gefundene und den Vivipariden zugeord-

4 Diskussion

nete Fossilien (siehe 4.2.2). Allerdings kann laut den hier erzielten Ergebnissen nicht davon ausgegangen werden, dass die in Indien vorkommenden Vivipariden näher mit afrikanischen Vertretern verwandt sind und somit eine alte Gondwana-Gruppe bilden, die Asien über Indien besiedelt hat. Vielmehr kann aus den vorliegenden Phylogenien eine Rückbesiedlung Asiens von Indien aus für das späte Miozän abgeleitet werden. Demnach nahmen Vorfahren von *Filopaludina doliaris* vor etwa 16 mya (Konfidenzintervall: 8,15-25,31) eine Kolonisationsroute von Indien aus (möglicherweise über die Indo-Ganges-Ebene) zurück nach Asien (Myanmar).

Aufgrund der besonderen geologischen Geschichte der Philippinen und der daraus resultierenden Faunenzusammensetzung aus Sundaschelf-Elementen und Elementen des asiatischen Festlandes, stellt sich natürlich auch für die Viviparidae die Frage, auf welchen Wegen sie die verschiedenen Inseln besiedelt haben könnten. Die Inselgruppe der Philippinen formiert sich seit dem Mesozoikum an der Grenze zwischen Eurasischer und Philippinischer Platte. Die Inseln Palawan und Mindoro entstammen der Küstenregion des asiatischen Festlandes (kontinentale Fragmente), die mit der Öffnung des Südchinesischen Meeres (30 mya; "sea floor spreading") nach Süden drifteten (Hall, 2002; Blackburn et al., 2010; Esselstyn et al., 2010; Siler et al., 2012). Alle anderen Inseln sind Teile der Philippinischen Platte, die durch plattentektonische Prozesse mit einhergehenden Subduktionen und Faltungen, verbunden mit vulkanischen Aktivitäten, entstanden sind (Hall, 2002; Blackburn et al., 2010; Siler et al., 2012). Somit bleibt zu überprüfen, ob sich die Besiedlung der Philippinen durch Vikarianz über den sogenannten "Palawan-Raft" ("Palawan Ark-Hypothese"; Blackburn et al., 2010) oder über Dispersal entlang des Sundaschelfs vollzogen hat, als aufgrund von periodischen Meeresspiegelschwankungen während des Pleistozän wiederholt die Inseln des Sundaschelfs (Borneo, Java, Sumatra) mit dem asiatischen Festland in Kontakt standen (Karns et al., 2000; Siler et al., 2010).

Die auf den philippinischen Inseln Luzon und Palawan vorkommenden Arten, wie etwa *Filopaludina luzonica* (siehe Abb. 3.5, rot gefärbte Äste, Subkladus B; 15,77 mya, Konfidenzintervall: 8,31-24,22) stammen laut den Untersuchungsergebnissen mit hoher Wahrscheinlichkeit von einer Sundaschelf-Population (MCRA) ab. Während des Miozäns, als sich auch Palawan und Luzon bereits sehr nahe an Borneo befanden (<15 mya; Hall, 2002), konnten sich die Vivipariden somit bis auf die Philippinen (über Palawan weiter bis nach Luzon) ausbreiten. Das wurde möglicherweise noch durch periodische Meeresspiegelschwankungen während des Pleistozäns unterstützt ("Periode des Mobilismus"; Michaux, 2010; Bildung des PAIC: "pleistocene aggregate island complex"; Heaney, 1985; Siler et al., 2010; Su et al., 2014). Für die Besiedlung der Philippinen durch *Filopaludina luzonica* kann demnach die Vikarianz-Hypothese ("Palawan Ark-Hypothese") nicht nachgewiesen werden. Ähnliche Schlussfolgerungen wurden ebenfalls aus den Einwanderungen von Spitzmäusen auf die Philippinen gezogen, die auf das Neogen datiert worden sind (Esselstyn und Brown, 2009).

Über die Besiedlungsrouten der philippinischen Vertreter des Subkladus A, *Angulyagra costata* und *Sinotaia quadrata* (siehe Abb. 3.5, rot gefärbte Äste, Subkladus A) konnten keine eindeutigen Aussagen gemacht werden. Bei der Rekonstruktion des Ursprungsgebietes von *Angulyagra costata* wurde bei der AAR mit Mesquite mit hoher Sicherheit für den MRCA eine ostasiatische Herkunft ermittelt. Das DEC-Modell hin-

gegen gibt neben dem ostasiatischen Festland ebenfalls eine Wallacea-Verbreitung als Ursprungsgebiet an. Die einfache Rekonstruktion des Ursprungsgebietes der *Angulyagra costata*-Linie ist laut Parsimony- und Likelihood-Algorithmus ohne Ergebnis (gestrichelter Ast). Allerdings entspringt diese Linie dem Paläogen (siehe Abb. 3.5, 31,2 mya, Konfidenzintervall: 17,89-47,75), was auch die Hypothese eines tektonischen Transports von asiatischen Festlandsarten unterstützen könnte. Allerdings konnten nicht alle auf den philippinischen Inseln verbreiteten Vivipariden, dazu gehören auch zwei für Mindanao endemische Gattungen (*Acanthotropis* und *Torotaia*), in diese Untersuchung mit einbezogen werden, da die derzeitige politische Lage eine Sammlungsreise in diese Region unmöglich macht.

Als relativ gesichert können wohl rezente Ausbreitungsereignisse (Dispersal) gelten, die auf das späte Miozän und Pliozän zurückgehen. Dazu zählen unter anderem Kolonisierungen der Philippinen, der Großen Sunda-Inseln oder Balis durch die Bellamyinae. Für diesen Zeitabschnitt konnten für Südostasien häufige Meeresspiegelschwankungen nachgewiesen werden (Haq et al., 1987; Mercer und Roth, 2003), wodurch der Faunenaustausch zwischen Inseln begünstigt wurde. So lässt sich aus den Untersuchungsergebnissen ableiten, dass wahrscheinlich sowohl die Route von Indochina aus über Sundaland und weiter entlang des Sundabogens eingeschlagen wurde (*Filopaludina decipiens*), als auch eine Besiedlung von Ostasien über die Philippinen (*Angulyagra costata*) stattgefunden haben könnte (Holloway und Jardine, 1968; Smith, 1986).

Die Kolonisierung Neuguineas scheint ebenfalls erst möglich, nachdem die Australische Platte in Kontakt mit der Eurasischen Platte trat. Daher ist der hier errechnete Besiedlungszeitraum für *Filopaludina tricostata* ebenfalls mit Vorsicht zu betrachten, wofür auch die geringen Unterstützungswerte und eine unterschiedliche Position dieses Astes innerhalb der verschiedenen BEAST-Phylogenien (A-D) sprechen. Weitere Besiedlungen Neuguineas durch Vivipariden konnten allerdings ebenfalls für das Miozän (*Cipangopaludina wisseli*) und Pliozän (*Angulyagra costata*, *Filopaludina decipiens*) nachgewiesen werden, was sich mit den geologischen Gegebenheiten dieser Region zu diesem Zeitraum deckt. So wurde durch die Abnahme des Meeresspiegels während des frühen Pliozäns (5 mya) ein "Trans-Makassar-Dispersal" nach Neuguinea und auch Sulawesi erleichtert (Woodruff, 2003). Laut Alfaro et al. (2008) förderte der darauf folgende Anstieg des Meeresspiegels die allopatrische Artbildung zwischen den alt und neu besiedelten Gebieten, zumindest für Gruppen, die sich nicht durch Salz- oder Brackwasser verbreiten konnten, da dadurch der Genfluss wieder unterbunden wurde.

Im hier vorliegenden Datensatz konnten für das Neogen (ca. 2,6-23 mya) allein vier Ereignisse für die Kolonisation Neuguineas durch Vivipariden nachgewiesen werden, welche sich wahrscheinlich auf wiederholende Dispersal-Ereignisse, beispielsweise über "stepping stones", zurückführen lassen. Das bedeutet letztendlich, dass es eine wiederholte Überquerung von verschiedenen "faunalen Grenzen" (faunal borders), wie der Wallace-Linie und der Lydekker-Linie, durch Arten der Gattungen *Cipangopaludina*, *Angulyagra* und *Filopaludina* gegeben hat. Die Permeabilität dieser sogenannten Barrieren wurde bereits für Vögel (Jönsson et al., 2011), aber auch für flugunfähige Rüsselkäfer (Tänzler et al., 2014) und Schwimmkäfer (Balke et al., 2009) nachgewiesen.

sen.

4.2.2 Weitere Fossilien im Kontext der Ausbreitungstheorien

Um einen umfassenderen Eindruck zu bekommen, wie und wann sich einzelne Linien der Viviparidae ausgebreitet haben könnten, müssen zu den bereits einbezogenen Fossilien (siehe Tab. 2.4) noch weitere mögliche Viviparidenfossilien diskutiert werden. Im westlichen Indien gefundene Fossilien aus dem Maastrichtian (Obere Kreide) (Hislop, 1860) wurden in neueren Untersuchungen der Gattung *Bellamyia* (Hartman et al., 2008) zugeordnet (siehe Tab. 4.1). Das würde bedeuten, dass Vivipariden in Indien verbreitet waren, lange bevor Indien und Asien in Kontakt miteinander standen. Hartman et al. (2008) gingen dabei, genau wie Prashad (1928), von einem Gondwana-Ursprung dieser Fossilien aus. Die heutigen bekannten Muster über rezente in Indien vorkommende Vivipariden sprechen allerdings für einen asiatischen Ursprung dieser Linie und somit für eine Kolonisation Indiens von Asien aus. Allerdings kann die Möglichkeit des Vorkommens einer heute ausgestorbenen Linie von Vivipariden in Indien nicht ausgeschlossen werden. In diesem Fall hätte diese Linie ihren Ursprung in Gondwana und Indien über Afrika besiedelt haben können. Allerdings steht diese Hypothese im Widerspruch zu den in Afrika bekannten fossilen Vivipariden, da das älteste in Afrika gefundene Vivipariden-Fossil der Gattung *Bellamyia* angehört und aus dem Miozän (19 mya) stammt.

Ein weiteres fragliches Fossil der Viviparidae stammt aus Australien. Dieses gilt als der dort älteste bekannte Süßwasser-Gastropod, stammt aus der Unteren Kreide und wurde laut Kear et al. (2003) der Gattung *Notopala* zugeordnet (*Notopala albascopularis*; siehe Tab. 4.1). *Notopala albascopularis* ist als Vertreter der Viviparidae allerdings kritisch zu betrachten, da es sich um ein einzelnes Exemplar ohne Operculum, intakte Apertur und Protoconch handelt, welches in marinen Ablagerungen gefunden wurde und allein durch biometrische Ähnlichkeiten der Gattung *Notopala* zugeordnet wurde (Kear et al., 2003). Die Autoren gingen davon aus, dass es sich um einen Süßwassergastropoden handelt, der in marines Gebiet verdriftet wurde. Ein fehlendes Operculum ist ein Indiz dafür, dass die Schale noch nach dem Tod des Tieres transportiert worden ist (Van Damme und Pickford, 1999). Wenn diese Annahmen stimmen, und es sich tatsächlich um eine Viviparidae handelt, so wäre dies eine weitere Linie von Vivipariden (wie die indischen Fossilien), die ihren Ursprung ebenfalls in Gondwana gehabt haben müsste und im weiteren Verlauf ausstarb. Anhand der an den rezenten Vivipariden gewonnenen Daten ergab sich jedoch, wie bereits erwähnt, eine Besiedlung Australiens von Asien aus durch Vorfahren der Gattung *Notopala*.

Ob Vivipariden früher einmal in Südamerika verbreitet waren, wie allgemein angenommen wird (Prashad, 1928; Ovando und Cuzzo, 2012), ist aufgrund der hier rekonstruierten Ursprungsgebiete der einzelnen Linien fraglich. Die südamerikanischen Fossilien aus der Kreide (siehe Tab. 4.1), die als Vertreter der Viviparidae identifiziert worden sind (Jurado, 1922; Philippi, 1887), müssen im Kontext der hier erhobenen Ergebnisse in ihrer Zuordnung als nicht gesichert angesehen werden.

Während der Kreide war die Einwanderung von Eurasien und Nordamerika nach Südamerika nicht möglich, da Nord- und Südamerika nicht durch Mittelamerika miteinander verbunden waren (Scotese, 2002). Auch bei der Sichtung der einzelnen Publikationen und Überprüfung der Fossilien kann deren Zuordnung zu den Viviparidae nicht einwandfrei bestätigt werden.

Tabelle 4.1. Weitere Fossilien der Familie Viviparidae, deren Herkunft, geschätztes Alter und Status.

Fossil	Erdzeitalter	mya	Fundort / Formation	Referenz	Status
<i>Viviparus reesei</i>	Oberer Jura	142-152	Nordamerika / Morrison Formation	Yen, 1950	mögl. gesichert
<i>Viviparus</i> spp.	Übergang Jura-Kreide	137-146	Europa / Purbeck Group	Bandel, 1991	gesichert
<i>Campeloma edmontonensis</i>	Obere Kreide	65-70	Alberta, Canada / Edmonton Formation	Tozer, 1956	gesichert
<i>Bellamyia normalis</i>	Obere Kreide (Maastrichtian)	65-70	Indien / Deccan Plateau	Hartman, 2008	fraglich
<i>Notopala albascopularis</i>	Untere Kreide (Aptian)	112-125	Australien / Wallumbilla Formation	Kear, 2003	fraglich
<i>Viviparus wichmanni</i>	Obere Kreide	65-100	Argentinien, Südamerika / k.A.	Juando, 1922	fraglich
<i>Paludina araucana</i>	Tertiär	k.A.	Chile, Südamerika / k.A.	Philippi, 1922	fraglich

4.3 Evolution der Schale

In der Literatur gibt es verschiedene Untersuchungen, die sich mit der Schalenevolution bei Gastropoden und ihren möglichen Mechanismen beschäftigen. Dabei wurde sowohl auf unterschiedliche Schalendicken, -strukturen und -formen eingegangen (siehe bspw. Annandale, 1919; Vermeij und Covich, 1978; West et al., 1991; Reid et al., 1992; Vermeij, 1993; West und Cohen, 1996; von Rintelen et al., 2004; Posilović und Bajraktarević, 2010).

Die Arten, die nur eine geringe oder gar keine Skulpturierung aufweisen, kommen sowohl in lotischer als auch in lentischer Umgebung vor. Vertreter mit glatter Schale aus fluvialer Umgebung (Verbreitung entnommen aus der Fundortliste, siehe Anhang)

4 Diskussion

haben eine Stromlinienform und somit auch keine stark vergrößerte Angriffsfläche, die der Strömung ausgesetzt ist. Vertreter mit einer sehr stark ausgeprägten Skulpturierung kommen nur in Seen vor. Ihre Schalen sind, im Vergleich zu Flussformen, meist größer und stabiler. Allerdings gibt es innerhalb der Viviparidae auch große glatte Formen mit einer verdickten Schale mit lakustriner Verbreitung. Ein Aspekt, der für einen Vorteil der Skulpturierung gegenüber glatten Schalen spricht, wäre, dass bei diesen Vertretern, aufgrund ihrer vergrößerten Oberfläche, ein schnelles und zu tiefes Einsinken in den Sand (Schlick) verhindert wird. Bereits Annandale (1919) hat einen Zusammenhang zwischen lakustrinen Habitaten und der Ausbildung von Schalensulptur beschrieben und ging dabei von den im Wasser enthaltenen Mineralsalzen und einem dauerhaft gemäßigttem Klima als mögliche Auslöser für die vermehrte Skulpturierung aus.

Besondere Anpassungen an Habitat oder Umweltbedingungen in Bezug auf die Ausbildung von Farbbändern wurden bisher noch nicht im Besonderen untersucht. Allerdings ist ersichtlich, dass selbst innerhalb der gleichen Art die Stärke der Farbbänder schwankt (innerartliche Variation).

Gastropoden sind oft durch Fressfeinde gefährdet, die ihre Schalen beschädigen oder zerstören, um an den Weichkörper zu gelangen. Zu ihnen gehören Fische, Crustaceen oder Vögel (Posilović und Bajraktarević, 2010). Um diesem Prädatorendruck entgegenzuwirken, haben Gastropoden unterschiedliche Strategien entwickelt, wie zum Beispiel die Ausbildung einer größeren und/oder dickeren Schale (West et al., 1991; West und Cohen, 1996) oder die Bildung von Skulpturierungen auf der Schalenoberfläche, wie etwa Rippen (spiralförmig oder längs), Knoten oder Grate (Vermeij und Covich, 1978; Reid et al., 1992; Vermeij, 1993). Mit einer erhöhten Schalendicke bzw. einer Skulpturierung steigt die Robustheit der Schale gegenüber räuberischen Angriffen. Dabei kann auch von einer Räuber-Beute-Coevolution ("predator-prey coevolution") gesprochen werden, die beispielsweise bereits für verschiedene Arten des Tanganyika-Sees (Afrika) dargestellt wurde (West et al., 1991). Die dort vorkommenden endemischen Vivipariden und Thiariden durchleben seit ca. 7 mya zusammen mit molluskivoren Krabben einen coevolutiven Prozess (West et al., 1991). In der erwähnten Untersuchung wurden unter anderem die Schalendicke und Schalenstabilität der endemischen monotypischen Gattung *Neothauma* mit anderen Vivipariden (mehrere afrikanische *Bellamya*-Arten, *Viviparus viviparus* aus Europa, *Viviparus japonicus* aus Asien) verglichen. Dabei stellte sich *Neothauma tanganyicense* als deutlich dickschaliger und dadurch auch stabiler heraus, obwohl es sich um eine glattschalige Art handelt. Eine ähnlich hohe Schalenstabilität wurde für die in diesem See endemischen Thiariden festgestellt, die allerdings eine skulpturierte Schale aufweisen. Für aus den "alten Seen" Sulawesi stammende Süßwassergastropoden der Familie Pachychilidae (*Tylomelania*) konnte eine ähnliche Anpassung (Ausbildung von Schalensulpturierung) aufgrund von erhöhtem Prädatorendruck (molluskivore Krabben) gezeigt werden (von Rintelen et al., 2004).

Aus Flusseinzugsgebieten ("ancient river basins") ist bekannt, dass bei dort verbreiteten Gastropoden ebenfalls extrem skulpturierte Schalen zu finden sind (Vermeij und Covich, 1978), so auch bei den Vivipariden. Die in Amerika in einem alten Flusseinzugsgebiet (Coosa River, Alabama) verbreitete monotypische Gattung *Tulotoma*

(allerdings nicht Teil dieser Untersuchung) hat ebenfalls eine stark skulpturierte und vor allem dicke Schale entwickelt (Vermeij und Covich, 1978). Das Gleiche (extrem dicke Schale) gilt für die im Mekong beheimateten Vivipariden der Gattung *Mekongia*.

In der hier durchgeführten Untersuchung wurde nur auf rezente Arten eingegangen. Über welche Zwischenformen (evtl. aus ausgestorbenen Linien) sich die Entwicklung von glatten zu skulpturierten Schalen vollzogen hat und aufgrund welcher Faktoren, ist nicht vollständig nachvollziehbar. Für Vivipariden wurden allerdings bereits in anderen Untersuchungen die Herausbildung von Skulpturierungen mit der Änderung des Umgebungshabitates (von fluvial zu lakustrin) bzw. als Reaktion auf einen erhöhten Prädatorendruck (molluskivore Krabben) in Verbindung gebracht (Vermeij und Covich, 1978; Willmann, 1985; Rust, 1997; Geary et al., 2002; Posilović und Bajraktarević, 2010). So untersuchten beispielsweise Posilović und Bajraktarević (2010) fossile Schalen entlang einer angenommenen phylogenetischen Linie von einer Art bzw. Form zu einer anderen. Dabei vollzog sich die Veränderung im Aussehen der Schale von einer glatten unskulpturierten (*Viviparus neumayri*) zu einer deutlich gerippten Form (*Viviparus ornatus*). Ähnliche Änderungen in der Schalenskulpturierung (von *Viviparus calverti* zu *Viviparus brevis*) innerhalb einer zeitlichen Abfolge wurden ebenfalls von Willmann (1985) beschrieben. Dabei wurde die Herausbildung von Schalenskulpturierungen an verschiedenen sich graduell morphologisch verändernden Linien (Pliozän bis Quartär) aus fluvialen und lakustrinen Sedimenten der Insel Kos (Griechenland) untersucht. Aus den erhaltenen Ergebnissen wurde auch dort geschlussfolgert, dass Gastropoden mit glatter Schale öfter in fließenden Gewässern zu finden sind und Vertreter mit einer gerippten Schale eher in stehenden Gewässern vorkommen. Somit wird auch in dieser Untersuchung die Anpassung an veränderte Umweltbedingungen dargestellt (untere Sedimente fluvial, obere Sedimente lakustrin). Ein ähnliches Beispiel für die Ausbildung von Rippen lieferten Geary et al. (2002), als sie eine Vivipariden-Linie aus dem Lake Pannon (von *Viviparus loczyi* zu *Viviparus gracilis*) untersuchten. Allerdings führten sie die Veränderung in der Schalenmorphologie auf einen Anstieg des Prädatorendrucks zurück.

Als besonders interessant erwiesen sich in dieser Untersuchung daher die rezenten Vivipariden, die eine stark skulpturierte Oberfläche ausgebildet haben, da sie in ihrem Verbreitungsgebiet als Endemiten gelten und dabei vorwiegend in "alten Seen" (ancient lakes) beheimatet sind (vgl. *Taia*, *Margarya*, *Celetaia* in Abb. 3.6; gelb und rosa markiert). Diese "alten Seen" sind durch ein über eine sehr lange Zeitspanne stabiles Süßwassermilieu charakterisiert (Urabe, 2003; Wilson und Daly, 2004). Mit hoher Wahrscheinlichkeit waren die direkten Vorfahren der dort verbreiteten Vivipariden glattschalig (vgl. mit Abb. 3.6). So wäre es auch hier möglich, dass die Ausbildung einer skulpturierten Schale als Anpassung an dort herrschende Umweltfaktoren, wie zum Beispiel den Schutz vor Räubern, anzusehen ist.

Ob sich die dickeren Schalen von *Rivularia auriculata*, *Mekongia* spp. oder *Cipangopaludina wisseli* ebenfalls aufgrund eines erhöhten Prädatorendrucks herausgebildet haben, kann hier nicht beantwortet werden, da zu wenig über die jeweiligen Umweltfaktoren in ihren Verbreitungsgebieten bekannt ist.

4 Diskussion

Annandale (1924) beschäftigte sich ebenfalls mit der Entstehung von skulpturierten Schalen verschiedener Gattungen (*Tulotoma*, *Taia*, *Margarya*) und stellte fest, dass die Ausbildung von ähnlichen Mustern auf eine parallele Evolution dieser distinkten und nicht unbedingt nahe verwandten Arten zurückzuführen ist. Aufgrund der hier erhobenen Daten kann ebenfalls nicht davon ausgegangen werden, dass schalenmorphologische Ähnlichkeiten unbedingt auch auf nahe verwandtschaftliche Beziehungen schließen lassen, was beispielsweise bei der Gattung *Margarya* gut nachzuvollziehen ist. So sind sich die beiden hier untersuchten Arten, *Margarya melanioides* und *Margarya mansuyi*, in ihrer Schalenmorphologie sehr ähnlich. *Margarya mansuyi* wurde anfangs sogar aufgrund ihrer ähnlich skulpturierten Schale als Variation von *Margarya melanioides*, und später dann als eigenständige Art angesehen (Dautzenberg, 1905; Yen, 1939; Tchang und Tsi, 1949). In einer Untersuchung von Shu et al. (2010) wurden bereits beide Arten anhand von Schalen- und Radulamerkmale miteinander verglichen. Dabei wurde festgestellt, dass es sich aus schalenmorphologischer Sicht um zwei deutlich voneinander distinkte Arten handeln muss. In der hier ermittelten Phylogenie zeigt sich zudem keine direkte Verwandtschaft zwischen beiden Arten (vgl. Ergebnisse: Molekulare Phylogenie). Die glattschalige *Cipangopaludina wisseli* stellt laut der drei hier verwendeten genetischen Marker die Schwesterart von *Margarya melanioides* dar. Auch aufgrund der anatomischen Untersuchung (siehe Ergebnisse: Vergleichende Anatomie) konnte nachgewiesen werden, dass *Margarya melanioides* näher mit Arten der Gattung *Cipangopaludina* verwandt ist, als mit *Margarya mansuyi*.

Mittels der hier durchgeführten Analysen und dem Vergleich von Schalenmerkmalen konnte festgestellt werden, dass sich die Skulpturierung der Schale innerhalb der Viviparidae mehrmals unabhängig voneinander entwickelt haben muss. Die Gleichartigkeit einiger Schalen (starke Skulpturierung der Arten aus alten Seen), die sich als nicht näher miteinander verwandt herausgestellt haben, kann wahrscheinlich als Reaktion auf ähnliche Umweltbedingungen (z. B. Schutz vor Prädatoren) gewertet werden. Wenn das Aussehen der Schale von verschiedenen Umweltbedingungen abhängig ist, wie es hier durch verschiedene Beispiele erläutert und unterstützt wurde, dann bleibt allerdings deren Verwendung als aussagekräftiges Merkmal bei der Abgrenzung von Gattungen fragwürdig. Dennoch kann sie, im Bezug auf die Verwendung von Fossilien für die Kalibrierung von Stammbäumen, ein wichtiges Hilfsmittel darstellen wobei Probleme mit der Zuordnung zu einzelnen Gattungen schwer vermeidbar sind.

Bisher ist die Systematik der Viviparidae ausschließlich durch einen conchologischen Ansatz geprägt. Deren derzeitige systematische Gliederung geht auf Versuche zurück, aufgrund von Schalenmerkmalen Ähnlichkeitsgruppen (Formenkreise) zu bilden (Kobelt, 1909; Annandale, 1920; Annandale und Prashad, 1924; Prashad, 1928; Rohrbach, 1937; Haas, 1939; Zilch, 1955; Brandt, 1974). Wie aber die Untersuchungsergebnisse zeigen, funktioniert dieser schalenmorphologische Ansatz innerhalb der Vivipariden kaum, wenn man die wiederholte Entstehung von Farbbändern oder Skulpturierungen berücksichtigt.

4.4 Vergleichende Anatomie

4.4.1 Morphologische Merkmale

Bisher liegen keine umfassenden vergleichenden Studien über asiatische Vivipariden vor. Allerdings gibt es etliche einzelne Untersuchungen, die für die Bewertung der morphologischen Ergebnisse herangezogen werden konnten. Bei den Veröffentlichungen über einzelne Arten asiatischen Ursprungs mit anatomischem Bezug (u. a. Annandale und Sewell, 1921; Rao, 1925; Li, 1935; Taki, 1941; Smith, 2000; Ovando und Cuezco, 2012) liegt der Fokus vor allem auf den Gattungen *Filopaludina*, *Cipangopaludina* und *Sinotaia*. Leider sind sie oft unvollständig und verschiedene Organe oder Organsysteme werden gar nicht oder nur teilweise besprochen. Rohrbach (1937) konzentrierte sich in seiner Studie vor allem auf die Reproduktionsbiologie von afrikanischen Vivipariden, zog allerdings zu Vergleichszwecken asiatische, europäische und nordamerikanische Arten hinzu. Aktuellere vergleichende Studien von Vail (1977) und Simone (2004) über nordamerikanische (*Campeloma geniculum*, *Lioplax pilsbryi*, *Viviparus georgianus*), europäische (*Viviparus contectus*, *Viviparus acerosus*) und australische Arten (*Notopala ampullaroides*, *Notopala essingtonensis*) geben bereits einen wesentlich umfangreicheren Einblick in die Anatomie der Vivipariden.

Schale: Durch die morphologische Untersuchung konnte erneut festgestellt werden, dass die Vivipariden über eine äußerst vielfältige Schalendiversität verfügen. So konnten bereits bei der relativ kleinen Gruppe der hier untersuchten Arten verschiedenste Formen, Größen und Schalenbeschaffenheiten gefunden werden. Bei den hier untersuchten Arten variieren die Schalen innerartlich nur geringfügig. Die Schale als Merkmal wurde nicht in die Merkmalsmatrix aufgenommen, da sich die Skulpturierung der Schale, wie bereits im Kapitel über die Evolution der Schale beschrieben, innerhalb der Vivipariden mehrmals unabhängig voneinander entwickelt haben muss und sich somit nicht als Merkmal zur Bestimmung von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen Gattungen eignet.

Embryonen: Bei den hier untersuchten Arten sind Unterschiede in der Position des Protoconch (erhoben oder gestaucht) und der Oberflächenbeschaffenheit der Embryonen-Schale (Skulpturierung, Periostracalhaare) zu erkennen. Diese Unterschiede wurden bereits von verschiedenen Autoren zur Abgrenzung von Arten herangezogen und untersucht (Falniowski et al., 1996a; Bandel und Riedel, 1998; Smith, 2000). Periostracalhaare kommen laut Jokinen (1984) eher bei Arten vor, die sich vermehrt bewegen (*Viviparus*, *Cipangopaludina*). An diese feinen Härchen lagern sich Schwebpartikel an, wodurch die Jungtiere vor Fressfeinden geschützt werden. Bei immobilen Arten (*Campeloma*), die bereits mit Bodenpartikeln bedeckt sind, findet man an Embryonen ohne Periostracalhaare. Da allerdings bei drei der neun hier untersuchten Arten (*Cipangopaludina chinensis*, *Margarya mansuyi*, *Taia* sp.) keine REM-Aufnahmen von Embryonen gemacht werden konnten, wurden diese Merkmale nicht mit in die Merkmalsmatrix aufgenommen. Jokinen (1984) und Smith (2000) konnten in ihren Untersuchungen mittels REM-Aufnahmen für *Cipangopalu-*

4 Diskussion

dina chinensis zwei Formen (lang und kurz) von Periostracalhaaren bei Embryonen nachweisen. Für *Viviparus* wurde durch Prashad (1928), Kessel (1933) und Jokinen (1984) nur eine Form dieser Härchen beschrieben. Eine gezeichnete Abbildung eines Embryos zeigt für *Taia naticoides* ebenfalls das Auftreten von Periostracalhaaren (Anandale, 1924). So scheint es, dass sich zwischen den verschiedenen Unterfamilien der Viviparidae Unterschiede bei den Embryonen und Jungtieren im Vorhandensein und der jeweiligen Form der Periostracalhaare herausgebildet haben könnten (Viviparinae, *Viviparus*: ausschließlich kurze Härchen; Lioplacinae, *Campeloma*: ohne Härchen; Bellamyinae, *Cipangopaludina*: kurze und lange Härchen). Allerdings muss darauf hingewiesen werden, dass bei der Vorbereitung der Embryonen für die rasterelektronische Untersuchung die Periostracalhaare sehr leicht abbrechen können und somit dieses Merkmal erst bei Vorliegen eines größeren Datensatzes genutzt werden sollte.

Bei den morphologisch untersuchten Arten, die eine stark ausgeprägte skulpturierte Schale besitzen (*Celetaia persculpta*, *Margarya melanioides*), lassen sich diese Oberflächenstrukturen bereits bei den Embryonen erkennen. Bei den leicht skulpturierten Vertretern (*Sinotaia quadrata*, *Angulyagra costata*) zeigen die Embryonen, bis auf die Ausprägung der Mikroskulpturierung, keinerlei Anzeichen der später vorhandenen leicht skulpturierten Oberflächenbeschaffenheit.

Die unterschiedliche Anzahl der in den Bruttaschen gezählten Embryonen ist laut verschiedener Autoren wahrscheinlich Ausdruck von innerartlicher Variation, und sollte daher nicht als informatives Merkmal für die Abgrenzung von Arten einbezogen werden (Jokinen, 1982; Smith, 2000; Jakubik, 2006). Um dieses Argument zu widerlegen oder zu bestätigen, muss in weiteren Untersuchungen eine größere Probenzahl von Weibchen untersucht werden.

Prashad (1928) ging von einer Abhängigkeit der Anzahl der Embryonen vom Habitat (Fluss-, See- oder Sumpf-Formen) aus, was Rohrbach (1937) bei seinen Untersuchungen ebenfalls unterstützte. Diese Aussage trifft nur auf einige der hier untersuchten Arten zu. Die Arten, die eine geringe Anzahl (<10) an Embryonen aufweisen (*Margarya melanioides*, *Celetaia persculpta*, *Cipangopaludina chinensis*, *Cipangopaludina wisseli*, *Rivularia auriculata*), stammen aus Seen. Bei den Arten mit einer größeren Anzahl (>10) an Embryonen gibt es Exemplare (*Angulyagra costata*, *Sinotaia quadrata*), die aus Seen oder aus Flüssen stammen. Die einzige reine Flussform der hier anatomisch untersuchten Arten ist *Mekongia rattei*, für die ebenfalls eine erhöhte Embryonenzahl festgestellt werden konnte.

Durch die reihenförmige Anlage der Eipakete in der Bruttasche kann zumindest für die Arten mit wenigen Embryonen von einer kontinuierlichen Abgabe von reifen Jungtieren ausgegangen werden. In der Literatur gibt es einige Untersuchungen (Rohrbach, 1937; Jakubik, 2006) in denen für tropische Arten eine kontinuierliche Reproduktion beobachtet wurde. Für Arten aus gemäßigteren Breiten (Europa, Nordamerika) konnte hingegen eine saisonal abhängige Abgabe der reifen Jungtiere (Ruhephase im Winter) nachgewiesen werden.

Radula: Troschel (1857) etablierte die Radula als ein zentrales Merkmal für die Bestimmung und Beschreibung von Gattungen. Allerdings sei sie für die Abgrenzung zwischen Arten derselben Gattung als nicht ausreichend variabel zu betrachten.

Auch für andere Autoren (Brot, 1874; Westerlund, 1892; van Benthem Jutting, 1934) galt sie lange als wichtiges Merkmal, um Unterschiede zwischen Gattungen festlegen zu können. Sarasin und Sarasin (1898) zogen bei der Bildung von Gruppen und letztendlich bei der Abgrenzung von Gattungen neben der Radula ebenso die Schale und das Operculum als weitere wichtige Unterscheidungsmerkmale hinzu. Die Radula kann allerdings auch innerartlich in ihrer Gesamtlänge, der Anzahl der Zahnreihen und Dentikel, aufgrund von Abnutzung, Asymmetrie, ökophänotypischer Plastizität, ontogenetischer Variation oder sexuellem Dimorphismus, variieren (Van Cleave und McDavid Richey, 1936; Kerth, 1983; Falniowski et al., 1996b; Reid, 2000; Smith, 2000), und wurde daher nicht als informatives Merkmal für die Unterscheidung von Gattungen einbezogen.

In dieser Untersuchung konnte für alle Vivipariden eine taenioglosse Radula nachgewiesen werden, die in ihrer Grundstruktur (2+1+1+1+2) zwischen den verschiedenen Gattungen nicht variiert. Dieses Ergebnis deckt sich mit den bisher an Vivipariden untersuchten Radulae (z. B. bei Brandt, 1974; Falniowski et al., 1996b; Smith, 2000; Shu et al., 2010). Es gibt eine Reihe an Medianzähnen und links bzw. rechts davon je eine Reihe an Lateralzähnen. Darauf folgen je zwei Reihen an Marginalzähnen (innere Marginalzähne, äußere Marginalzähne). Der Medianzahn (Rachis-Zahn) ist der breiteste und prominenteste Zahn der Radula. Er besteht aus einem Haupt-Dentikel und mehreren Seiten-Dentikeln. Der Lateralzahn und der innere Marginalzahn bestehen ebenfalls aus einem deutlich abgegrenzten Haupt-Dentikel und mehreren kleineren Seiten-Dentikeln. Die Anzahl der Seiten-Dentikel kann zwischen der Außen- (Außen-Dentikel) und Innenseite (Innen-Dentikel) des Zahns gleich oder unterschiedlich sein. Die Dentikel des äußeren Marginalzahns haben bei den hier untersuchten Bellamyinae annähernd die gleiche Form. Deren Anzahl liegt zwischen 8 und 20 (Dentikel). Bei den untersuchten Exemplaren der Viviparinae (*Rivularia auriculata*) weichen die Dentikel des äußeren Marginalzahns allerdings im Vergleich zu den Vertretern der Bellamyinae in ihrer Gestalt ab (Haupt- und Seiten-Dentikel vorhanden). Ebenso konnten bei fast allen Radulae Unterschiede in der Dentikelanzahl (innerhalb einer Art) beschrieben werden. Daher ist es ratsam, bei der Verwendung der Radula als Merkmal zur Abgrenzung von Arten eine ausreichend große Stichprobe zu verwenden, um diese Unterschiede zu zeigen.

Die hier erzielten Ergebnisse bestätigen die untergeordnete Rolle der Radula als Abgrenzungsmerkmal innerhalb der Viviparidae. Im Gegensatz zu anderen Süßwassergastropoden, wie beispielsweise den Thiaridae, ernähren sich die Vivipariden nicht ausschließlich durch das Abraspeln von Nahrung (Algen, Dendritus), sondern filtrieren ("filter feeder") vorrangig mittels ihrer langen Kieme Nährstoffe aus dem Wasser (Cook, 1949; Berry, 1974; Brown et al., 1989; Thorp und Covich, 2009). Dadurch kann von einem geringeren Selektionsdruck, die Radula betreffend, ausgegangen werden. Unterschiede in der Radulastruktur, wie sie bei einigen Pachychiliden auftreten können (von Rintelen et al., 2004; von Rintelen et al., 2011), die auf verschiedene Substrate spezialisiert zu sein scheinen, wurden bisher für die Vivipariden nicht nachgewiesen. Auch Unterschiede zwischen den Radulae von Fluss- und Seeformen sind weder in der Literatur beschrieben, noch konnten sie in dieser Untersuchung festgestellt werden.

4 Diskussion

Weichkörper: Bei der morphologischen Untersuchung konnten für verschiedene Organe deutlich abgrenzbare Ausprägungen einzelner Merkmale festgestellt werden. Die meisten Unterschiede konnten in der Morphologie der Reproduktionsorgane gefunden werden und dort mehr Merkmale für die Männchen als für die Weibchen.

Männliche Reproduktionsorgane: Alle Merkmale, die bereits von Rohrbach (1937) und Vail (1977) als bezeichnend für die Bellamyinae herausgestellt wurden (u.a. Lage des Testis, Form der Prostata, Position der Vereinigung der Vasa efferentia zum Vas deferens, Übergang des Vas deferens in die Prostata), konnten bei den hier untersuchten Vertretern der Viviparidae, mit Ausnahme von *Rivularia auriculata* nachgewiesen und dargestellt werden (vgl. mit 3.4: Merkmale 1–13). *Rivularia* wies hingegen einen deutlich abweichenden Bau in den männlichen Reproduktionsorganen auf. Bei dieser Gattung befindet sich der Testis nicht frei in der Mantelhöhle, sondern er ist mit der Verdauungsdrüse verwachsen. Der Testis weist ebenso eine deutliche Zweilobigkeit auf. Es konnte einzig für *Rivularia* eine Samenblase nachgewiesen werden. Der Samenleiter ist bei dieser Gattung ebenfalls viel länger als bei den anderen untersuchten Gattungen. Des Weiteren hat der zum Kopulationsorgan umgewandelte rechte Tentakel eine im Vergleich zu den anderen Gattungen abweichende Form (Haken an der Spitze mit Tasche). Die anatomischen Besonderheiten von *Rivularia auriculata* stimmen mit denen der Viviparinae überein (Vail, 1977), wodurch die Abgrenzung dieser Art von den Bellamyinae auf morphologischer Ebene ebenfalls bestätigt kann. Obwohl Zhou (1996) fast alle diese Merkmale in seiner Veröffentlichung abbildete, setzte er diese jedoch nicht in den Kontext mit anderen Vertretern der Viviparinae oder Bellamyinae. Daher wurde die nahe Verwandtschaft dieser nur in China verbreiteten Art mit europäischen Vivipariden nicht erkannt. Durch diese Untersuchung nimmt *Rivularia auriculata* im asiatischen Verbreitungsgebiet als einziger Vertreter der Viviparinae eine ganz besondere Stellung ein.

Ein weiteres Merkmal aus dem männlichen Reproduktionstrakt, welches die Bildung einer morphologisch unterstützten Gruppe, bestehend aus den Arten *Cipangopaludina chinensis*, *Cipangopaludina wisseli* und *Margarya melanioides*, zur Folge hat, ist die deutlich zu erkennende Verdickung des Vas deferens zwischen Testis und Prostata (nicht zu verwechseln mit der Samenblase bei *Rivularia auriculata*). Von Smith (2000) wurde diese Struktur ebenfalls in anatomischen Zeichnungen der Gattung *Cipangopaludina* abgebildet. Bei der hier untersuchten *Margarya mansuyi* konnte diese Struktur nicht gefunden werden. Dies spricht gegen eine nähere Verwandtschaft beider *Margarya*-Arten, wenn es sich, wie hier angenommen, um ein informatives Merkmal handelt. Dieses Ergebnis, über eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Cipangopaludina* zu *Margarya melanioides* deckt sich mit den im molekularen Teil erhaltenen genetischen Daten.

Weibliche Reproduktionsorgane: Betrachtet man die vorhandene Literatur, die sich mit morphologischen Untersuchungen von Vivipariden befassen, so wurde bisher weniger Fokus auf die weibliche Reproduktionsbiologie der Viviparidae gelegt als auf die der Männchen. Allerdings finden sich Unterschiede in der Bezeichnung von bestimmten weiblichen anatomischen Strukturen. So wird der palliale Teil des Ovidukts unter anderem als Bruttasche, "pallial oviduct", "brood-pouch" oder "uterus" (Bottke,

1972; Berry, 1974; Van Damme und Pickford, 1999; Smith, 2000) und das Receptaculum seminis als "receptaculum seminis", "spermatheca", "bursa seminis", "egg shell gland" oder "seminal receptacle" (Annandale und Sewell, 1921; Baker, 1928; Neumann, 1928; Anderson, 1966; Vail, 1977) bezeichnet. In der Veröffentlichung von Li (1935) wird die Eiweißdrüse sogar fälschlicherweise als Ovarium betitelt.

Die von Rohrbach (1937) dargestellten Unterschiede (Anordnung und Anzahl der Embryonen, der Längen- und Dickenunterschied der Eiweißdrüse) konnten für die hier untersuchten weiblichen Exemplare ebenfalls dargestellt werden (3.4: Merkmale 14–18). Für die Form der weiblichen Geschlechtsöffnung konnte ein weiterer Merkmalszustand festgestellt werden (3.4: Merkmal 19), durch welchen *Celetaia persculpta* von allen anderen der hier untersuchten Vivipariden abgegrenzt wird. Ein von Fretter et al. (1962), Berry (1974), Vail (1977) und Simone (2011) erwähnter "gonopericardial duct" (bei *Viviparus viviparus*, *Viviparus acerosus*, *Viviparus connectus*, *Filopaludina sumatrensis*, *Siamopaludina martensi*, *Lioplax pilsbryi*, *Notopala ampullaroides*, *Notopala essingtonensis* und *Larina* cf. *strangei*) konnte in dieser Untersuchung bei keinem der untersuchten Weibchen nachgewiesen werden. Allerdings ist gut denkbar, dass in weiteren anatomischen und histologischen Studien unter Einbeziehung zusätzlicher Arten weitere informative Merkmale der weiblichen Reproduktionsorgane gefunden werden (z. B. Faltung der Innenseiten des Receptaculum, Auskleidung der Bruttasche, "gonopericardial duct"), um Gruppen zu bilden und Gattungen oder sogar Arten auf morphologischer Ebene zu unterscheiden und abgrenzen zu können.

Verdauungstrakt: Der Buccalapparat mit dem angrenzenden Vorderdarm (Ösophagus) ist bei den hier untersuchten Arten im Grundaufbau uniform. Merkmale, die sich als informativ herausgestellt haben, betreffen Unterschiede in der Dicke und im Verlauf der Buccal- und Ösophagusfalten (3.4: Merkmale 20, 22). Der Mitteldarm (Magen) ist ebenfalls bei allen untersuchten Arten ähnlich gebaut. Es sind allerdings Unterschiede in der Größe des Magenschildes und der Magenrube zu erkennen, sowie in der Lokalisation der Ausgänge der Verdauungsdrüsen. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass bei den Bellamyinae eine Struktur zu finden ist, die hier als Caecum identifiziert wurde (3.4: Merkmal 25). Diese Struktur findet sich bei *Rivularia auriculata*, dem Vertreter der Viviparinae, nicht. Ob es sich bei den hier erwähnten Merkmalen nur um Variationen oder um informative Merkmale handelt, lässt sich zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht abschließend beurteilen. Dazu müssen in weiteren Untersuchungen nahe verwandte Arten morphologisch untersucht und miteinander verglichen werden. Allerdings hat sich der Magen in letzter Zeit für andere Gastropoden-Familien (marine Taxa sowie Brack- und Süßwasser-Vertreter der Cerithioidea) als Organ mit hohem Potenzial für phylogenetische Studien herausgestellt (Strong, 2011). In bisherigen Veröffentlichungen wurde der Verdauungstrakt der Vivipariden entweder nur mit anderen Familien im Hinblick auf den allgemeinen Aufbau, der Anzahl der Ausgänge der Mitteldarmdrüsen, der Form der Speicheldrüsen und dem Vorhandensein eines Caecums bzw. von Ösophagustaschen untersucht (Simone, 2011; Strong et al., 2011), bzw. einzelne Strukturen (z. B. Auskleidung des Magens) nur kurz erwähnt (Rao, 1925; Simone, 2004) und meist auch ohne dazugehörige Abbildungen.

4 Diskussion

Nervensystem: Über Unterschiede im Nervensystem zwischen Gattungen oder Arten ist relativ wenig bekannt, da sich die Veröffentlichungen meist nur auf die anatomische Beschreibung einer einzelnen Art beschränken (Annandale und Sewell, 1921; Taki, 1941). Bisher wurden diesbezüglich nur wenige vergleichende Studien durchgeführt (Bouvier, 1887; Rao, 1925; Vail, 1977; Simone, 2004). Die Grundstruktur des Nervenringes ist bei den hier untersuchten Arten gleich. Die in dieser Arbeit herausgestellten Unterschiede beziehen sich vor allem auf die Anzahl der den Cerebralganglien entspringenden Nerven, der Länge und Kompaktheit der Cerebropedal-Konnektive und der Abgrenzbarkeit der Pedal-Kommissur (3.4: Merkmale 27, 28). Rao (1925) stellte bereits in seiner Studie über "Orientalische Vivipariden" einige der hier erwähnten Unterschiede zwischen *Margarya*, *Cipangopaludina* und *Taia* fest.

4.4.2 Evaluierung der morphologischen Merkmale

Durch die Evaluierung der morphologischen Merkmale ist es möglich, die Bellamyinae deutlich von den Viviparinae abzugrenzen, und somit deren Stellung in der zuvor erhaltenen Phylogenie, basierend auf genetischen Merkmalen, zu unterstützen. Des Weiteren kann durch die Ermittlung von morphologischen Übereinstimmungen die nahe Verwandtschaft der Arten *Cipangopaludina chinensis*, *Cipangopaludina wisseli* und *Margarya melanioides* zueinander erneut bestätigt werden. Die bisher bekannten und als Apomorphien bestätigten, sowie die hier neu ermittelten Merkmale zur Abgrenzung einzelner Gattungskomplexe und der Unterfamilien, bilden eine gute Grundlage für weitere morphologische Untersuchungen. Allerdings bleibt zu überprüfen, ob allein morphologische Merkmale ausreichen, um Gattungen voneinander abgrenzen zu können, welche bisher allein aufgrund von Schalenmerkmalen beschrieben wurden. Dazu ist es notwendig, das Spektrum der untersuchten Arten auszudehnen und weitere geeignete morphologische Strukturen zu finden (Auskleidung des Magens, Form der Kiemenfilamente, Histologie). Durch die Erhöhung der Anzahl phylogenetisch informativer Merkmale können weitere Unterschiede und Gemeinsamkeiten zwischen Arten sichtbar gemacht werden. Die kladistische Auswertung der Merkmale über eine Maximum Parsimony-Analyse ist eine gute Möglichkeit, um unabhängig von genetischen Daten diese Gruppe zu revidieren, wie es bereits für andere Gastropoden durchgeführt wurde (u.a. Simone, 2001; Simone, 2011; Strong, 2011; Strong et al., 2011). Wenn genetische Daten vorliegen, ist die Zusammenführung der morphologischen und genetischen Daten die beste Möglichkeit um ein umfassendes Verständnis von Phylogenie und Merkmalsevolution zu erzielen.

5 Synopsis

In dieser Arbeit wurde die Systematik und Evolution der Süßwasserschnecken-Familie Viviparidae (Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda) mit einem Fokus auf asiatische Gattungen untersucht. Die asiatisch-australische Region ist aufgrund ihrer beschriebenen enormen Vivipariden-Vielfalt ein Diversitäts-Hotspot dieser Familie.

Es wurde die erste umfassende gattungsübergreifende Phylogenie der Gruppe mit Vertretern von mehr als 70% der bekannten Viviparidengattungen durch die Analyse eines molekularen Datensatzes aus mitochondrialen (COI) wie auch nukleären (28S, H3) Sequenzen rekonstruiert. Die Einteilung in die aufgrund von anatomischen Merkmalen beschriebenen Unterfamilien (Lioplacinae Gill, 1863, Viviparinae Gray, 1847 und Bellamyinae Rohrbach, 1937) konnte durch die genetischen Untersuchungen bestätigt werden. Da Arten bis jetzt nur aufgrund von schalenmorphologischen Merkmalen zu Gattungen zusammengefasst wurden, ist es nicht überraschend, dass sich diese Gattungen in wenigstens zwei Fällen (*Margarya*, *Angulyagra*) als polyphyletisch und sich die bisher darin zusammengefassten Arten – auch aufgrund anatomischer Untersuchungen – als nicht näher miteinander verwandt erwiesen. Des Weiteren wurde die taxonomische Zuordnung von Gattungen beleuchtet, die bisher noch keiner Unterfamilie zugeordnet waren. Anhand der genetischen und anatomischen Ergebnisse konnte etwa für *Margarya*, eine in China (Yunnan) endemische Gattung mit großer extrem skulpturierter Schale, eine Zugehörigkeit zu den Bellamyinae bestätigt werden. Die Gattung *Rivularia*, die ebenfalls nur in China (Hunan) vorkommt, ist überraschender Weise die Schwestergattung zur europäischen Gattung *Viviparus* (siehe Molekulare Phylogenie) und somit die einzige asiatische Gattung innerhalb der Viviparinae/Lioplacinae-Gruppe, welche bis jetzt nur europäische und nordamerikanische Vertreter beinhaltet.

Neben der molekularen Systematik wurde in dieser Arbeit auch die historische Biogeographie der Viviparidae beleuchtet. Mithilfe von Fossilbelegen und der Anwendung einer molekularen Uhr wurde die Diversifikation dieser Familie in Raum und Zeit diskutiert. Abschätzungen über das Alter der Abspaltungen der wichtigsten Abstammungslinien innerhalb der Viviparidae mittels der molekularen Uhr lassen sowohl Vikarianz- als auch Dispersal-Ereignisse am Zustandekommen heutiger Verbreitungsmuster erkennen. Die Aufspaltung von nordamerikanischen und europäischen Linien ist zum Beispiel auf lang zurückliegende Vikarianz-Ereignisse (hier: Öffnung des Atlantischen Ozeans) zurückzuführen. Für die Viviparinae konnte gezeigt werden, dass ihr Verbreitungsgebiet ausgedehnter ist als bisher bekannt. In diesem Zusammenhang kann angenommen werden, dass *Rivularia* ein Reliktvorkommen der Viviparinae darstellt, welches von den europäischen Vivipariden isoliert wurde als es durch die Kollision der Indischen mit den asiatischen Platten im Eozän zu geologischen (Himalaja-Auffaltung) und klimatischen Veränderungen kam. Die Untersuchung zeigt ebenfalls, dass die Vorfahren der afrikanischen und australischen

5 Synopsis

Vivipariden jeweils aus Südostasien (Indochina) stammen. Somit kann von einem laurasischen Ursprung dieser Familie ausgegangen werden. Die Kolonisation der südostasiatischen Inseln ist eng mit großen geologischen Veränderungen während des mittleren Känozoikums (Kollision von Australien mit Asien) verbunden. Während Dispersal eine gute Erklärung für den Ursprung der meisten Viviparidenlinien auf diesen Inseln sein mag, ist dennoch ein Vikarianz-Ereignis (Abspaltung Sulawesi von Borneo vor 45 mya) für die auf Sulawesi endemische Gattung *Celetaia* nicht auszuschließen. Wenn die Datierung der Aufspaltungsereignisse mithilfe der Fossilien korrekt ist, lässt sich das heutige Vorkommen der australischen Arten auf einen möglichen "long distance"-Dispersal von Asien nach Australien zu einem sehr frühen Zeitpunkt zurückführen.

Die bisherige systematische Gliederung der Viviparidae ist ausschließlich durch einen conchologischen Ansatz geprägt. Bei der Untersuchung zur Evolution der Schale, unter Berücksichtigung der molekularen Ergebnisse, zeigt sich jedoch, dass eine klare Ordnung innerhalb der Vivipariden, bezogen auf die Entstehung von Farbbändern oder Skulpturierungen auf der Schalenoberfläche nicht zu erkennen ist. Im Vergleich zur Schale bildet jedoch die Untersuchung von anatomischen Merkmalen einen besseren Ansatz für die Unterstützung von bereits durch die genetische Untersuchung begründeten Gattungen.

6 Ausblick

Die im Rahmen dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse schaffen die Grundlage für eine in Zukunft dringend benötigte Revision der Viviparidae auf Gattungsebene. Diese ist nötig, um das Verständnis der Evolution der Gruppe, in Raum und Zeit weiter zu vertiefen. Wie hier gezeigt, ist es höchst unwahrscheinlich, dass die bis heute verwendete conchologisch basierte Taxonomie der Vivipariden, besonders der asiatischen Gruppen, Phylogenie und wahre biologische Diversität auch nur annähernd widerspiegelt, bedingt durch die in dieser Familie extrem hohe Variabilität der Schale.

Für weitere Untersuchungen ist es unabdingbar, weitere Arten aus möglichst allen bekannten Gattungen, insbesondere auch die Typusarten, einzubeziehen. Auch eine Erweiterung des Repertoires an genetischen Markern zur Erzielung einer besser aufgelösten oder besser unterstützten Phylogenie auf allen taxonomischen Ebenen ist anzustreben und angesichts des rasanten Fortschritts genomischer Techniken auch machbar.

Auch würde ein Fokus auf lokalen Radiationen (Lake Inle, Lake Lanao, Mekong) zu einem besseren Verständnis von Artbildungsprozessen bei den Vivipariden führen. Die Einbeziehung weiterer Fossilien (nach Überprüfung ihrer Zuordnung) kann die Datierung der Aufspaltungsereignisse innerhalb der Gruppe verbessern.

Danksagung

Ich möchte mich hiermit recht herzlich bei Frau Prof. Dr. Hannelore Hoch bedanken, die mir die Durchführung dieser Doktorarbeit am Naturkundemuseum Berlin ermöglichte.

Für die Übernahme des Korreferats danke ich Herrn Prof. Dr. Thomas Wilke und Prof. Dr. Frank Riedel.

Den weiteren Mitgliedern der Prüfungskommission danke ich vielmals für ihr Interesse an meiner Arbeit und ihre Bereitschaft, während der Prüfung zur Verfügung zu stehen.

Ganz besonders möchte ich mich bei Dr. Thomas von Rintelen bedanken, der mir dieses Thema zur Verfügung stellte und mich in seiner Arbeitsgruppe sehr gut betreute. Ebenso danke ich ihm für seine konstruktiven Anregungen und die Ermöglichung meiner Auslands- und Forschungsaufenthalte.

Sehr herzlich bedanke ich mich bei Ellen Strong, die mich in Ihre Arbeitsgruppe ans National Museum of Natural History, Washington, D.C. einlud, um meine zeichnerische Leidenschaft zu erwecken.

Diese Arbeit konnte nur realisiert werden, durch die unzähligen Beiträge verschiedener Wissenschaftler in Form von Sammlungsarbeit und die damit verbundene Bereitstellung des Probenmaterials. Hier seien einige, wenn auch bestimmt nicht alle, genannt: Matthias Glaubrecht (Hamburg), Christian Albrecht (Gießen), Björn Stelbrink (Gießen), Frank Riedel (Berlin), Roland Schultheiß (Turku), David Aldridge (Cambridge), Tim Page (Brisbane), Giovanella Carini (Brisbane), Arthur Bogan (Raleigh, NC), Frank Köhler (Sydney), Ristiyanti M. Marwoto (Bogor), Daisy Wowor (Bogor), Suriani Surbakti (Jayapura), Du Lina (Kunming), Reuben Clements (Singapur), David Dudgeon (Hongkong).

Bei den Mitgliedern beider Arbeitsgruppen der Malakologischen Abteilung bedanke ich mich für die gute kollegiale Arbeitsatmosphäre.

Des Weiteren gilt mein Dank Frau Zeller und Frau Sänger für ihre Unterstützung am REM und im Labor.

Ein großes Dankeschön auch an Björn Stelbrink, für seine Gesellschaft während der Labortage, seine offenen Ohren und die Hilfs- und Diskussionsbereitschaft während der gesamten Promotion. Du warst mir eine große Hilfe.

Danksagung

Meinen Eltern danke ich für ihre Motivation, ihr immerwährendes Interesse an meiner Arbeit und ihrer großen Unterstützung in jeder Lebenslage. Ohne euch wäre ich nicht dort, wo ich heute bin. Danke, dass ihr an mich glaubt!

Im Besonderen möchte ich mich bei Tim Böttiger bedanken – für seine Unterstützung, seinen Glauben an mich und dass er mir immer mal wieder den Kopf gerade gerückt hat, was mich hat durchhalten lassen!

Der Deutschen Forschungsgesellschaft (DFG) danke ich für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit.

Anhang

Tabelle 1. Verwendetes Probenmaterial, deren Herkunft (Museum), Fundpunkte und Haplotypen.

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
<i>Angulyagra</i>						
<i>costata</i>						
107071	1	Indonesia: North Sulawesi: Minahasa; 1°29,553'N, 124°52,04'E	16	90	4	9
113429	1	Philippines: Cebu, Matutinao, Matutinao River, Kawasan Falls; 9°47,978'N, 123°22,532'E	17 *	6	4	10
113431	1	Philippines: Bohol, Bilar, small tributary to river at Bilar Bridge; 9°42,698'N, 124°6,462'E	15	7	4	11
127100	1	Indonesia: West Papua: Lake Sentani: N shore, E of Sentani; 2°37,279'S, 140°31,631'E	12	8	4	12
127101	1	Indonesia: West Papua: Lake Sentani: S shore, W of Sentani; 2°37,993'S, 140°29,556'E	14	9	4	13
127102	1	Indonesia: West Papua: Lake Sentani: N shore, W od Sentani; 2°37,456'S, 140°29,403'E	14		4	
127108	1	Indonesia: West Papua: Timika; 4°32,959'S, 136°55,447'E	13			
127109	1	Indonesia: West Papua: Lake Sentani, outlet; 2°41,399'S, 140°35,017'E	17	11	4	14
127110	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai; 3°55,185'S, 136°22,09'E	14	10		
191038	1	Indonesia: North Sulawesi: Minahasa: tributary of Lake Tondano; 1°11,228'N, 124°52,192'E	16			
191396	1	Indonesia: Central Sulawesi: Luwuk Peninsula: Biak River, cascades; 0°50,303'S, 122°52,536'E	17	11	4	14
192084	1	Indonesia: West Papua: Lake Sentani; 2°35,333'S, 140°35,583'E			4	
<i>A. polyzonata</i>						
112750	1	Malaysia: Sarawak: River at road Kuching - Serian; 1°15,28'N, 110°28,67'E		49	1	
114132	1	Vietnam: Ninh Binh: Reservoir nr Dang, Cuc Phuong N.P.; 20°15,459'N, 105°42,5'E	2	1	1	1
114150	1	Vietnam: Hoa Binh: Tan Lac district: Ngoc Ly; 20°30,978'N, 105°21,35'E	3	1	1	
114171	1	Vietnam: Bac Kan: Phu Luong District: Dong Dang in Yen Ninh; 21°50,86'N, 105°43,89'E	1	4	1	2
114175	1	Vietnam: Bac Kan: Cho Moi; 21°52,922'N, 105°46,47'E	4	49	1	3

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
114189	1	Vietnam: Bac Kan: Ba Be Lakes, ferry port; 22°24,099'N, 105°37,45'E	5	3	1	4
114202	1	Vietnam: Cao Bang: Bang River, in Cao Bang; 22°20'N, 106°15,5'E	6	2	1	5
114206	1	Vietnam: Ha Quang River nr Pac Bo at Chinese border - market in Cao Bang; 22°20'N, 106°30'E	6	49	2	
114402	1	Vietnam: Nghê An: Tân Duong District: Tam Quang, Truong Son Mts.; 19° 3.41'N, 104° 32.53'E	7	3	1	
114403	1	Vietnam: Quang Nam: Phuoc Son District: Kham Duc, Cai River drainage; 15°27,71'N, 107°48,11'E	8	49	1	6
114406	1	Vietnam: Nghê An: Tân Duong District: Tam Quang, Truong Son Mts.; 19° 3.41'N, 104° 32.53'E	9	49	3	
114407	1	Vietnam: Nghê An: Ca River drainage; 19°21'N, 105°28,13'E		4		
114411	1	Laos: Bolikhamsay: Kiniac River in Pakha, bridge 1, highway 8; 18°14,67'N, 104°41,21'E	10	5	3	7
192077	1	Singapore: Canal at Springleaf Rd; 1°24,06'N, 103°49,29'E	11	49	1	8
<i>Anulotaia</i>						
sp.						
114963	1	Laos: Savannakhet Prov.: river Xe Xangxoy below rapids; 16°39,48'N, 105°33,83'E	18	12	5	15
114964	1	Laos: Savannakhet Prov.: clear creek Houay Thakao, 23 km W Xen; 16°41,5'N, 105°10,6'E	19		6	
<i>Bellamyia</i>						
<i>capillata</i>						
220101a	1	Africa: East Africa: Zambia: Lake Mweru: Kalungwishi Bridge; 9°2,743'S, 29°2,729'E		13	7	
220101a	2	Africa: East Africa: Zambia: Lake Mweru: Kalungwishi Bridge; 9°2,743'S, 29°2,729'E	20 *	13	7	16
220101	3	Africa: East Africa: Zambia: Lake Mweru: Kalungwishi Bridge; 9°2,743'S, 29°2,729'E	22		7	
220101	6	Africa: East Africa: Zambia: Lake Mweru: Kalungwishi Bridge; 9°2,743'S, 29°2,729'E	21		7	
<i>B. jeffreysi</i>						
(c)	18	Africa: East Africa: Lake Malawi; 18 AM.06.59	23	14	8	17
(c)	26a	Africa: East Africa: Lake Malawi; 26a AM.07.32 UGSB 1319	24		8	
<i>B. monardi</i>						
192603	4	Africa: Botswana: Sedudu Rapids nr Kasane; 17°46,511'S, 25°9,554'E	25		7	
192605	3	Africa: Namibia: Popa Falls, Okavango above the delta; 18°7,092'S, 21°40,352'E	27	15	9	19
192605	5	Africa: Namibia: Popa Falls, Okavango above the delta; 18°7,092'S, 21°40,352'E	39	17	9	18

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
192605	1	Africa: Namibia: Popa Falls, Okavango above the delta; 18°7,092'S, 21°40,352'E	34 *	20	7	20
192605	2	Africa: Namibia: Popa Falls, Okavango above the delta; 18°7,092'S, 21°40,352'E	35 *		7	
192607	2	Africa: Zambia: Zambesi, above the Victoria Falls; 17°55,131'S, 25°50,521'E	26		7	
<i>B. pagodiformis</i>						
220103	2	Africa: East Africa: Zambia: Lake Mweru: Nchlenge (0-2m); 9°20,866'S, 28°43,886'E	28		10	
220103a	1	Africa: East Africa: Zambia: Lake Mweru: Nchlenge (0-2m); 9°20,866'S, 28°43,886'E			7	
<i>B. robertsoni</i>						
(c)	13	Africa: East Africa: Lake Malawi; 13 AM.06.09	29	16	11	21
(c)	5i	Africa: East Africa: Lake Malawi; 5i AM.06.09	30		11	
<i>B. sp.</i>						
192603	1	Africa: Botswana: Sedudu Rapids nr Kasane; 17°46,511'S, 25°9,554'E	33 *			
192603	2	Africa: Botswana: Sedudu Rapids nr Kasane; 17°46,511'S, 25°9,554'E	42	19	7	23
192604	1	Africa: Botswana: Cuando River; 17°47,264'S, 23°20,395'E		22	7	
192604	3	Africa: Botswana: Cuando River; 17°47,264'S, 23°20,395'E	41	18	9	22
192606	1	Africa: Namibia: Zambezi, bridge nr Katima Mulilo; 17°29,125'S, 24°15,255'E	36 *	21	7	24
192606	7	Africa: Namibia: Zambezi, bridge nr Katima Mulilo; 17°29,125'S, 24°15,255'E	40		7	
192607	1	Africa: Zambia: Zambezi, above the Victoria Falls; 17°55,131'S, 25°50,521'E		22	7	
192608	1	Africa: Namibia: Zambezi, bridge nr Katima Mulilo; 17°29,125'S, 24°15,255'E	37 *	22	7	25
192695	1	Africa: Botswana: Thamalakane River, Okavango Delta; 19°56,319'S, 23°29,447'E	31 *	22	9	26
192695	2	Africa: Botswana: Thamalakane River, Okavango Delta; 19°56,319'S, 23°29,447'E	32 *			
192695	3	Africa: Botswana: Thamalakane River, Okavango Delta; 19°56,319'S, 23°29,447'E	38		9	
<i>Campeloma limum</i>						
(a)	1	United States: Georgia: Ogeechee River, Ogeechee Basin, NCSM 27484; 32°26,5'N, 81°50'W	45	24	13	28
<i>Celetaia persculpta</i>						
190992	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: W shore, Cape Bancea; 1°59,023'S, 120°35,108'E	51	27	4	30

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
190992a	2	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: W shore, Cape Bancea; 1°59,023'S, 120°35,108'E	47 *			
190992a	3	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: W shore, Cape Bancea; 1°59,023'S, 120°35,108'E	50	26	4	
190993	5	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore, S of Cape Tolambu; 1°57,928'S, 120°40,536'E	53	28	4	31
191078	5	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore, S of Cape Pant; 1°55,277'S, 120°40,281'E	52	28	4	32
191078a	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore, S of Cape Pant; 1°55,277'S, 120°40,281'E	48 *			
191550	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore; 1°53,748'S, 120°39,939'E	53		4	
192209a	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore; 1°49,71'S, 120°38,156'E	54 *	29	4	33
192209a	2	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore; 1°49,71'S, 120°38,156'E	54	30	4	
192210a	1	Indonesia: Central Sulawesi: Poso River: E bank, calm sidearm; 1°44,571'S, 120°39,121'E	56 *	31	4	34
192210a	2	Indonesia: Central Sulawesi: Poso River: E bank, calm sidearm; 1°44,571'S, 120°39,121'E	55	31	4	
192211a	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: N shore; 1°46,263'S, 120°37,493'E	56	33	4	35
192212a	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: W shore of outlet bay; 1°46,275'S, 120°38,205'E	56	33	4	35
192213a	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore, S of Tentena; 1°46,394'S, 120°38,327'E	57	32	4	36
192213a	2	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore, S of Tentena; 1°46,394'S, 120°38,327'E	49 *	33	4	
<i>Centrapala</i>						
<i>lirata</i>						
192040	1	Australia: Queensland: Lake Eyre drainage: Cooper Creek; 25°26,2'S, 142°43,62'E				14
192040	2	Australia: Queensland: Lake Eyre drainage: Cooper Creek; 25°26,2'S, 142°43,62'E	46	25	14	29
<i>Cipangopaludina</i>						
<i>chinensis</i>						
192390	1	Korea, South: Jeollanam-do: Hae Nam; 34° 52.074'N, 126° 59.46'E				15
192688	1	Korea, South: Jeollanam-do: river S Sunchang betw. Sunchang and Damyang; 35°22,2'N, 127°6,3'E		34	15	
192689	1	Korea, South: Jeollanam-do: river S Gwangju betw. Nampyong and Naju; 35°2,8'N, 126°50,3'E		121	4	
192690	1	Korea, South: Jeollanam-do: Migok-cheon river nr Michon; 35°21,1'N, 128°4,6'E		34	15	
192694	1	Korea, South: Jeollanam-do: river in Naju; 35°1,96'N, 126°43,26'E	58 *	34	15	37

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
<i>C. wisseli</i>						
127103a	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai, E shore, Enarotali; 3°56,157'S, 136°22,097'E		38		
127103a	2	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai, E shore, Enarotali; 3°56,157'S, 136°22,097'E		37		
127104a	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Tigi, NW bay; 4°2,177'S, 136°12,551'E		39	15	
127104a	2	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Tigi, NW bay; 4°2,177'S, 136°12,551'E		40		
127105a	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai; 3°55,185'S, 136°22,09'E		35	15	
127106	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Tage, E of outlet; 3°56,364'S, 136°18,719'E		36	15	
127111	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai; 3°55,185'S, 136°22,09'E	59		16	
127112a	1	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai; 3°55,185'S, 136°22,09'E			15	
127112a	2	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai; 3°55,185'S, 136°22,09'E	59			
127112a	3	Indonesia: West Papua: Wissel Lakes: Lake Paniai; 3°55,185'S, 136°22,09'E	59	36	15	38
<i>Filopaludina bengalensis</i>						
112780	1	Nepal: Rapti: Dang Deukhuri: Rehar Khola below Highway bridge; 27°54,11'N, 82°28,16'E			17	
113662	1	India: Karnataka: Gangavalia: Rangapulli; 14°47,78'N, 74°35,45'E		42		
113662	2	India: Karnataka: Gangavalia: Rangapulli; 14°47,78'N, 74°35,45'E	62	44	17	39
113663	1	India: Karnataka: Gangavalia: 2nd bridge; 14°40,87'N, 74°29,67'E		45	17	
113664	1	India: Karnataka: Jog Falls; 14°13,7'N, 74°48,72'E	61	41	17	40
113664	2	India: Karnataka: Jog Falls; 14°13,7'N, 74°48,72'E		43		
113664	3	India: Karnataka: Jog Falls; 14°13,7'N, 74°48,72'E	63	45	17	41
113664	4	India: Karnataka: Jog Falls; 14°13,7'N, 74°48,72'E	64	45	17	42
113664	5	India: Karnataka: Jog Falls; 14°13,7'N, 74°48,72'E	64	45	17	42
113664	6	India: Karnataka: Jog Falls; 14°13,7'N, 74°48,72'E	60	46	17	43
<i>F. decipiens</i>						
127090	1	Indonesia: West Papua: Dam Klameseu SP1, S of Sorong; 1°0,093'S, 131°21,451'E	65	60		
127091	1	Indonesia: West Papua: River close to Dam Majaran, Klatapop; 1°6,49'S, 131°17,553'E	81	60	19	44
127107	1	Indonesia: West Papua: Timika; 4°32,959'S, 136°55,447'E	66	47	19	45

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
<i>F. doliaris</i>						
113658	2	Myanmar: Kachin State: Lake Indawgyi: W shore; 25°10,41'N, 96°18,53'E		48	17	
113665	1	Myanmar: Kachin State: Lake Indawgyi: inflowing river, NE shore; 25°14,03'N, 96°23,4'E		48	17	
113665	3	Myanmar: Kachin State: Lake Indawgyi: inflowing river, NE shore; 25°14,03'N, 96°23,4'E			17	
113665	4	Myanmar: Kachin State: Lake Indawgyi: inflowing river, NE shore; 25°14,03'N, 96°23,4'E	67	48	17	46
113665	5	Myanmar: Kachin State: Lake Indawgyi: inflowing river, NE shore; 25°14,03'N, 96°23,4'E	68	48	17	47
113666	1	Myanmar: Kachin State: Lake Indawgyi: N shore; 25°14,44'N, 96°22,33'E		48	17	
114415	1	Laos: Bolikhamsay: Khiao River 24 km W of Lak Sao, bridge 2; 18°13,42'N, 104°46,34'E		49	1	
<i>F. filosa</i>						
114012	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River, Kaeng Song rapids; 16°52,012'N, 100°37,9'E	69 *	77	20	48
114049	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River, Thung Salaeng Luang rapids; 16°50,625'N, 100°51,403'E	70	77	20	49
114052	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Reservoir N of Highway 12; 16°51,497'N, 100°58,59'E	71			
114219	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Small tributary 8km SE of Kaek River; 16°49,811'N, 100°36,581'E		77	20	
114952	1	Thailand: Tak Prov.: Route 1167, Maenam Khlong 5 km N Umphang; 16°2,94'N, 98°50,73'E	72			
192078	1	Singapore: Poyan Reservoir; 1°22,319'N, 103°39,671'E	73	77	20	50
<i>F. javanica</i>						
112753	1	Malaysia: Borneo: Sarawak: Stream at road Kuching - Serian; 1°11,84'N, 110°32,84'E	81	50	20	51
127082	1	Indonesia: West Java: Lake Situ Gede, Bogor; 6°33,329'S, 106°44,967'E	74	51	20	52
127083	1	Indonesia: West Java: Bogor, Botanical Garden; 6°36,07'S, 106°47,87'E	75		20	
127084	1	Indonesia: West Java: Bogor, Botanical Garden; 6°36,07'S, 106°47,87'E	76		19	
127085	1	Indonesia: West Java: Bogor, Botanical Garden; 6°36,05'S, 106°47,92'E	77	60	19	53
127086	1	Indonesia: West Java: Kampung Muara, Ciomas district; 6°35,88'S, 106°46,664'E	78	60	21	54
127093	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: East Kalimantan: Tau Lumbis; 4°18,44'N, 116°13,05'E	79	53	19	56
127096	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: East Kalimantan: Mansalong; 3°41,38'N, 116°43,83'E	80	52	19	55
127097	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: East Kalimantan: close to Malinau; 3°31,02'N, 116°35,67'E	79	53	19	56

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
127098	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: East Kalimantan: Malinau; 3°33,113'N, 116°37,431'E	80	53	19	
191097	1	Indonesia: South Sulawesi: Larona catchment; 2°34,656'S, 121°16,135'E	82	53	22	58
191398	3	Indonesia: Southeast Sulawesi: Stream in Labela, E of Pundidaha; 3°57,897'S, 122°20,739'E	83	70	19	59
191400	1	Indonesia: Southeast Sulawesi: Aopa River, W of Landono; 4°6,537'S, 122°11,549'E		54	23	
191401	1	Indonesia: Southeast Sulawesi: Stream in Puriala (Mulyocinta); 4°3,67'S, 122°6,845'E		55	23	
191403	1	Indonesia: Southeast Sulawesi: Asole River; 4°18,596'S, 122°25,066'E		70	23	
191406	1	Indonesia: South Bali: Stream N of Antap; 8°30,746'S, 115°1,37'E	84	56	19	60
191702	2	Indonesia: Sumatra: Lampung: River; 5°0,529'S, 104°27,889'E	85	60	21	61
191702	3	Indonesia: Sumatra: Lampung: River; 5°0,529'S, 104°27,889'E	86	60	21	62
191889	1	Indonesia: North Bali: Saba River, Seririt; 8°11,576'S, 114°58,919'E		57	19	
192080	1	Indonesia: West Java: Bantarjaya village, Kec. Bekasi; 6°9,198'S, 107°14,901'E	87	60	19	63
<i>F. luzonica</i>						
113414	1	Philippines: Luzon, Laguna, San Pablo City, Lake Pandin; 14°6,804'N, 121°21,886'E	93	58	19	66
113417	1	Philippines: Luzon, Batangas, Banaga, Lake Taal, W shore; 14°0,91'N, 120°57,25'E	89	60	19	67
113427	1	Philippines: Negros Oriental, Sandulot, Siaton, Lake Balanan; 9°8,271'N, 122°59,842'E	94		24	
113428	1	Philippines: Negros Oriental, Sandulot, Siaton, Lake Balanan; 9°8,04'N, 122°0,115'E	94		19	
113437	1	Philippines: Luzon, Laguna, San Pablo City, Lake Kalibato; 14°6,372'N, 121°22,554'E	95	59	19	68
113438	1	Philippines: Luzon, Laguna, San Pablo City, Lake Yambo; 14°7,038'N, 121°22,105'E	90 *	60	19	69
113439	1	Philippines: Luzon, Laguna, San Pablo City, Lake Mojikab; 14°7,345'N, 121°20,198'E	91 *	61	19	70
(c)	1	Philippines: Palawan: 15km ENE Narra, Tarateon River, FLMNH 113451; 9°18'N, 11°17,15'E	88	60	19	64
<i>F. martensi</i>						
113166	1	Laos: Champasak Prov.: creek Houay Phaluang nr ban Phaluang; 14°43,47'N, 105°57,09'E	111	63	25	105
113176	1	Thailand: Ubon Ratchthani Prov.; 14°57,13'N, 105°0,55'E	148 *	91	26	106
113178	1	Laos: Champasak Prov.: pond at Ubmung; 14°48,5'N, 105°55,2'E		62		
113178	2	Laos: Champasak Prov.: pond at Ubmung; 14°48,5'N, 105°55,2'E	92 *	91	25	65

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
114000	1	Thailand: Phetchabun: Pa Sak River nr Chai Badan at highway 205; 15°15,86'N, 101°11,62'E	98	79	19	71
114019	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River; 16°50,27'N, 100°31,81'E	101 *	79	19	74
114024	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River; 16°51,25'N, 100°36,6'E		79	19	
114036	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River, Poi waterfall (above); 16°50,74'N, 100°45,016'E	99	79	19	72
114120	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River, c. 35km E of Phitsanulok; 16°50,38'N, 100°32,318'E	100	79	19	73
114126	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Small tributary 8km SE of Kaek River; 16°49,811'N, 100°36,581'E	101	79	19	74
114412	1	Laos: Bolikhamsay: Stream at highway 8 nr Viang Kham; 18°8,65'N, 104°22,52'E	102	79	19	75
114951	1	Thailand: Kanchanaburi: Chalaerm Rattanakosin NP, creek; 14°40,05'N, 99°19,1'E	96 *	79	27	76
193437	1	Laos: Vientiane: Chin River in Phônông, highway 13; 18°31,657'N, 102°23,54'E	103	64	19	77
<i>F. polygramma</i>						
113167	1	Laos: Champasak Prov.: Bolaven Plateau, creek Houay Pa Lai; 15°20,12'N, 105°58,91'E	105	65	19	78
113168	1	Laos: Savannakhet Prov.: small muddy river Xe Champhone; 16°41,95'N, 105°17,3'E	110			
113170	1	Laos: Savannakhet Prov.: Route 13, creek Houay Plane; 16°1,86'N, 105°26,32'E	106	66	19	79
113180	1	Laos: Savannakhet Prov.: clear creek Houay Thakao; 16°41,5'N, 105°10,6'E	104			
114947	1	Laos: Savannakhet Prov.: clear creek Houay Ngoa nr Tam-mixai; 16°36,95'N, 105°39,01'E	107			
114948	1	Laos: Champasak Prov.: creek in Ban Beng; 15°33,85'N, 106°17,49'E	108	66	19	80
114959	1	Laos: Savannakhet Prov.: Route 13, creek; 16°10,46'N, 105°18,51'E	109	67	19	81
<i>F. sp.</i>						
127088	1	Indonesia: West Java: Kampung Muara, Ciomas district; 6°35,88'S, 106°46,664'E		68	19	
127095	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: East Kalimantan: Mansalong, pond; 3°48,04'N, 116°49,33'E		81	19	
191404a	1	Indonesia: Southeast Sulawesi: River at road to Moramo waterfalls; 4°13,811'S, 122°42,969'E		70	19	
<i>F. sumatrensis</i>						
112692	1	Sumatra: North Sumatra: Lake Toba: Samosir Island, Tuk Tuk; 2°40,25'N, 98°51,73'E		72	29	
113443	1	Malaysia: Sungai Pinang, Pahang, 10 km from Luatan Pahang; 3°50,607'N, 103°15,611'E	115			
113444	1	Malaysia: Lake Kenyir, Kg. Dawi, Terengganu; 5°8,247'N, 102°48,138'E	116	74	19	88

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
113447a	1	Malaysia: Lake near Lake Pedu, E of Alor Star (Setar), Ke- dah; 6°11,389'N, 100°47,76'E	118			
113447b	1	Malaysia: Lake near Lake Pedu, E of Alor Star (Setar), Ke- dah; 6°11,389'N, 100°47,76'E	118	76	19	89
114037	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River, Kaeng Song ra- pids; 16°52,012'N, 100°37,9'E		77		
114070	1	Thailand: Loei: Tributary of Mekong River; 18°0,073'N, 101°53,18'E	112 *	78	32	90
114955	1	Laos: Savannakhet Prov.: clear creak Houay Ki; 16°40,7'N, 106°7,77'E	120			
127099	1	Indonesia: Sumatra.; 2°40,578'N, 98°41,429'E	114		29	
193970	1	Laos: Champasak Prov.: Ban Beng-Attapeu road; 14°47,16'N, 106°7,08'E	123		33	
200195	1	Thailand: Phitsanulok Prov.: Kaek River, Kaeng Song ra- pids; 16°51,96'N, 100°37,83'E		79		
113175	1	Thailand: Ubon Ratchthani Prov.: Phuchong Nayoi Loi NP; 14°26,11'N, 105°6,3'E	113 *	73	30	83
114405	1	Vietnam: Gia Lai: River at Ho-Chi-Minh Highway; 13°24,54'N, 108°4,49'E	119	71	31	84
113446	1	Malaysia: River Lepok, Hulu Langat, Selangor; 3°12,644'N, 101°52,046'E	117	75	19	85
191654	1	Indonesia: West Java: Lake Cangkuang; 7°6,012'S, 107°55,036'E	121	72	19	86
192076	1	Singapore: Canal at Springleaf Rd; 1°24,06'N, 103°49,29'E	122	72	32	87
<i>F. tricostata</i>						
127114	1	Indonesia: West Papua: Lake Sentani: N shore, E of Sen- tani; 2°37,279'S, 140°31,631'E	97	69	28	82
<i>Idiopoma</i> sp.						
113172	1	Laos: Bolikhamsay: Route 13, 5 km W of Naxay; 18°20,8'N, 103°0,56'E	125	80	34	91
113174	1	Laos: Bolikhamsay: Route 13, creek in Phonchaleun; 18°26,5'N, 103°31'E	124 *		34	
192469	1	Myanmar: pet market	127	82	6	92
<i>Larina</i> cf. <i>strangei</i>						
192393	1	Australia: Queensland: Dawson River; 25°10,815'S, 150°11,022'E	128	83	14	93
<i>Lioplax</i> <i>subcarinata</i> (a)						
	1	United States: North Carolina: Tar River, NCSM 40332; 35°48,906'N, 77°32,791'W	129	84	35	94

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
<i>Margarya</i>						
<i>bicostata</i>						
193469	1	China: Yunnan: Fuxian Lake (Fujian Lake); 24°25,89'N, 102°51,9'E	130 *	85	4	95
<i>mansuyi</i>						
193466	1	China: Yunnan: Xingyun Lake; 24°19,78'N, 102°46,17'E	137 *	90	4	96
193466	3	China: Yunnan: Xingyun Lake; 24°19,78'N, 102°46,17'E	134 *	89	4	97
193466	4	China: Yunnan: Xingyun Lake; 24°19,78'N, 102°46,17'E	135 *	86	4	
193466	5	China: Yunnan: Xingyun Lake; 24°19,78'N, 102°46,17'E	138	87	4	98
193466	6	China: Yunnan: Xingyun Lake; 24°19,78'N, 102°46,17'E	136 *	87	4	
193467	1	China: Yunnan: Qilu Lake; 24°9,85'N, 102°45,53'E	131 *	88	4	99
193467	2	China: Yunnan: Qilu Lake; 24°9,85'N, 102°45,53'E	139		4	
193467	4	China: Yunnan: Qilu Lake; 24°9,85'N, 102°45,53'E	132 *		4	
193467	5	China: Yunnan: Qilu Lake; 24°9,85'N, 102°45,53'E	133 *	89	4	100
<i>M. melanoides</i>						
193463	1	China: Yunnan: Dianchi Lake; 24°48,03'N, 102°40,28'E	143 *		36	
193463	2	China: Yunnan: Dianchi Lake; 24°48,03'N, 102°40,28'E	140 *	90	36	101
193463	3	China: Yunnan: Dianchi Lake; 24°48,03'N, 102°40,28'E	141 *	90		
193463	5	China: Yunnan: Dianchi Lake; 24°48,03'N, 102°40,28'E	142 *	90	36	
193463	7	China: Yunnan: Dianchi Lake; 24°48,03'N, 102°40,28'E	144	90	36	102
193463	8	China: Yunnan: Dianchi Lake; 24°48,03'N, 102°40,28'E	143 *	90	36	103
193468	1	China: Yunnan: Cibi Lake, Dali; 26°8,81'N, 99°57,15'E	145	90	37	104
<i>Mekongia</i>						
sp.						
114062	1	Thailand: Phetchabun: Stream at road Dan Sai - Loei; 17°23,561'N, 101°17,05'E	149	92	38	107
114084	1	Thailand: Phetchabun: Nam Nao N.P., at Highway 12; 16°39,37'N, 101°43,9'E		93	38	
114956	1	Laos: Champasak Prov.: Mekong river, Dong Kong island); 14°7'N, 105°51,3'E	146 *	94	39	108
114958	1	Laos: Sekong Prov.: Route 16, small river 4 km SE Sekong; 15°15,36'N, 106°44,13'E	147 *	95	39	109
192085	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: Central Kalimantan: Bohoi River; 0°37,85'S, 114°47,27'E	126	96	40	110
192086	1	Indonesia: Borneo: Kalimantan: Central Kalimantan; 0°16,57'S, 115°50,86'E		97	40	
<i>Neothauma</i>						
<i>tanganyicense</i>						
(c)	1	Zambia: Lake Tanganyika; 1 RM.07.265	150	98	42	111
107101	1	Zambia: Lake Tanganyika: Wonzye Point (2-5m), sandy bottom; 8°43,48'S, 31°7,98'E	151	99	42	112
107101	4	Zambia: Lake Tanganyika: Wonzye Point (2-5m), sandy bottom; 8°43,48'S, 31°7,98'E		99	42	

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
220022	1	Zambia: Lake Tanganyika: Mpulungu Field Station (7m); 8°46,5'S, 31°5,05'E		99	42	
220066	1	Zambia: Lake Tanganyika: Mpulungu Field Station (5-7m); 8°45,992'S, 31°6,402'E		99	42	
<i>Notopala</i>						
<i>ampullaroides</i>						
106669	1	Australia: Northern Territory: Top End: Daly River; 14°4,24'S, 131°15,056'E	156	105	43	117
106691	1	Australia: West Australia: Kimberley Reg.: Lake Kununur- ra; 15°47,529'S, 128°43,053'E	157	106	43	118
<i>N. essingtonensis</i>						
106602	1	Australia: Northern Territory: Top End: Manton River; 12°50,282'S, 131°7,998'E	152	101	44	113
106638	1	Australia: Northern Territory: Top End: Roper River; 14°42,802'S, 134°30,474'E	154	103	44	115
106647	1	Australia: Northern Territory: Top End: Finnis River; 13°1,316'S, 130°57,093'E	155	104	43	116
192707	1	Australia: Northern Territory: Top End: Roper River; 14°57,158'S, 133°13,29'E	162	109	43	123
<i>N. sp.</i>						
106358	1	Australia: Queensland: Laura River; 15°34,68'S, 144°27,41'E		110	43	
106601	1	Australia: Northern Territory: Top End: Darwin River; 12°49,089'S, 130°57,634'E		100	44	
106604	1	Australia: Northern Territory: Top End: Creek nr Adelaide River; 13°13,12'S, 131°9,616'E		102	45	
106620	1	Australia: Northern Territory: Top End: Victoria River; 15°34,862'S, 131°6,142'E	153	106	43	114
106694	1	Australia: West Australia: Kimberley Region: Fitzroy River; 18°12,653'S, 125°34,74'E	158	107	43	119
106695	1	Australia: West Australia: Kimberley Region: Fitzroy River; 18°6,521'S, 125°41,891'E	159	107	43	120
192041	1	Australia: Queensland: Lake Eyre drainage: Georgina Ri- ver; 24°55'S, 139°38,93'E		108	46	
192042	1	Australia: Queensland: Lake Eyre drainage: Diamantina River; 23°42,22'S, 141°5,75'E	160	108	46	121
192392	1	Australia: Queensland: Dawson River, Theodore; 24°57,417'S, 150°4,443'E	161	108	47	122
192703	1	Australia: Queensland: Gilbert River; 17°10,117'S, 141°45,999'E		110	43	
192704	1	Australia: Queensland: Einasleigh River; 18°30,938'S, 144°6,682'E		110	43	
192705	1	Australia: Northern Territory: Top End: Roper River; 14°42,795'S, 134°30,575'E		109	43	
192706	1	Australia: Northern Territory: Wearyan River; 16°10,02'S, 136°45,481'E		110	43	

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	COI	Haplotyp		
				28S	H3	3Gen
192708	1	Australia: Queensland: Normanton River, Glenmore; 15°51,199'S, 141°8,048'E		110	43	
<i>Rivularia</i>						
<i>auriculata</i>						
116176	1	China: Hunan: Dongting Lake; 29°15,81'N, 112°50,28'E	164 *	112	49	126
116176	2	China: Hunan: Dongting Lake; 29°15,81'N, 112°50,28'E	166 *	113	50	125
116176	3	China: Hunan: Dongting Lake; 29°15,81'N, 112°50,28'E	165	114	51	127
<i>Sinotaia</i>						
<i>aeruginosa</i>						
114131	1	Vietnam: Ninh Binh: Mac Lake, Cuc Phuong N.P.; 20°15,459'N, 105°43,5'E	167	115	4	128
<i>S. quadrata</i>						
108316	1	Japan: Honshu: Shiga: Hino River in Terajiri, Hino-chó; 35°0,06'N, 136°15,17'E	168 *	116	4	129
113413	1	Philippines: Luzon, Laguna, San Pablo City, Lake Bunot; 14°4,695'N, 121°20,538'E	173	117	4	130
113416	1	Philippines:: Luzon, Laguna, San Pablo City, Lake Palakpa- kin; 14°6,826'N, 121°20,29'E	171 *	118	4	131
113441	1	Philippines:: Luzon, Laguna, Cavite, Lake Caldiraya; 14°17,209'N, 121°30,35'E	172 *			
113442	1	Philippines: Luzon, Laguna, Brgy. Quisao, Lake Laguna de Bay; 14°25,66'N, 121°20,22'E	172 *	119	4	132
114207	1	Vietnam: Ha Quang River nr Pac Bo at Chinese border; 22°20'N, 106°30'E		120	4	
192692	1	Japan: Honshu: Shiga: paddy field, Kitatsudachó; 35°8,125'N, 136°5,93'E	169	121	4	133
192730	1	Japan: Honshu: Shiga Prefecture: Lake Biwa, Nagahama beach; 35°23'N, 136°15,2'E	174	122	4	134
192731	1	Japan: Honshu: Yamaguchi Prefecture; 34°2,5'N, 131°17'E	175	123	4	135
192732	1	Korea, South: Jeollanam-do: river in Jangheung; 34°41,14'N, 126°51,7'E	176	137	4	136
192735	1	Japan: Honshu: Shiga Prefecture: Lake Biwa; 35°3,2'N, 135°52,5'E	169 *	124	4	137
193455	4	China: Yunnan: Cibi Lake, Dali; 26°8,81'N, 99°57,15'E	170 *			
193462	5	China: Yunnan: Jiangxi; 28° 40.47'N, 115° 54.55'E	177		4	
<i>S. sp.</i>						
193457	1	China: Yunnan: Ge River; 24°22,573'N, 102°48,98'E		125	4	
193457	2	China: Yunnan: Ge River; 24°22,573'N, 102°48,98'E	178	126	4	138
193457	3	China: Yunnan: Ge River; 24°22,573'N, 102°48,98'E		127		
193457	4	China: Yunnan: Ge River; 24°22,573'N, 102°48,98'E		128	4	
193457	5	China: Yunnan: Ge River; 24°22,573'N, 102°48,98'E	178 *	129	4	139

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
<i>Taia</i>						
sp.						
113650	1	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off W shore; 20°33,54'N, 96°54,18'E	185	136	52	140
113654	1	Myanmar: Shan State: Lake Inle: outlet bay, river; 20°25,26'N, 96°53,2'E	188	137	52	141
113654	2	Myanmar: Shan State: Lake Inle: outlet bay, river; 20°25,26'N, 96°53,2'E	185	131	52	142
113654	4	Myanmar: Shan State: Lake Inle: outlet bay, river; 20°25,26'N, 96°53,2'E	188	136	52	143
113654	5	Myanmar: Shan State: Lake Inle: outlet bay, river; 20°25,26'N, 96°53,2'E	188	132	52	
113654	7	Myanmar: Shan State: Lake Inle: outlet bay, river; 20°25,26'N, 96°53,2'E	191	136	52	144
113654	10	Myanmar: Shan State: Lake Inle: outlet bay, river; 20°25,26'N, 96°53,2'E	188	130	52	
113660	1	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	182	136	52	
113660	2	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	183	136	52	
113660	3	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	184	136	52	
113660	4	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	186	136	52	145
113660	5	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	187	136	52	
113660	6	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	189	136	52	
113660	7	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	190	134	52	146
113660	8	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	192	135	52	147
113660	9	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	193	136	52	148
113660	10	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	179	136	52	
113660	11	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	180	133	52	
113660	12	Myanmar: Shan State: Lake Inle: off N shore; 20°36,45'N, 96°54,21'E	181	136	52	
<i>Trochotaia</i>						
sp.						
192998	1	China: Yunnan: Houhu Village, Er-Yuan Town; 26°7,107'N, 99°56,87'E			15	
<i>trochoides</i>						
113179	1	Thailand: Si Saket Prov.: rice paddy N Si Sa Ket; 15°9,66'N, 104°17,97'E	194	137	53	149

Fortsetzung siehe nächste Seite

Tabelle 1 – Fortsetzung

Sammlungs- nummer ZMB	Tier	Fundpunkt	Haplotyp			
			COI	28S	H3	3Gen
113179	2	Thailand: Si Saket Prov.: rice paddy N Si Sa Ket; 15°9,66'N, 104°17,97'E		138		
<i>Viviparus</i>						
<i>acerosus</i>						
(c)		Hungary; UGSB 2927.45	195	139	54	150
(c)		Hungary; RM.05.245	204		54	
<i>V. cf. contectus</i>						
(c)		Macedonia: Lake Ohrid; BA.04.07	201	140	54	151
(c)		Macedonia: Lake Ohrid; ALB.09.018	200		54	
<i>V. cf. viviparus</i>						
(c)		Russia: Rostov; UGSB 2731	197	142	54	152
<i>V. georgianus</i>						
(b)	1	United States: Alabama, Jackson Co. , FLMNH 241090	207		55	
<i>V. hellenicus</i>						
(c)		Greece: Lake Trichonis; BA.07.58	205		54	
<i>V. mammilatus</i>						
(c)		Montenegro: Spring lake near Skutari; MNE.09.42	196	141	54	153
sp.						
(c)		Greece: Lake Pamvotis; BA.05.09	203	146	54	157
(c)		Greece: Lake Pamvotis; BA.05.21	202	145	54	156
(c)		Turkey: Lake Sapanca; RM.09.81	198	143	54	154
(c)		Romania; ROU.09.001	199	144	54	155
<i>V. viviparus</i>						
114637	1	Europe: Germany: Brandenburg: Oder River nr Hohenwutzen; 52°50,5'N, 14°6,95'E	206 *	147	54	158
114637	2	Europe: Germany: Brandenburg: Oder River nr Hohenwutzen; 52°50,5'N, 14°6,95'E			54	
outgroup						
<i>Bithynia</i>						
sp.						
191079	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore; 1°56,25'S, 120°40,443'E	43		12	
191552	1	Indonesia: Central Sulawesi: Lake Poso: E shore; 1°53,748'S, 120°39,939'E	44	23	12	27
<i>Pomacea</i>						
<i>canaliculata</i>						
191395a	1	Indonesia: South Sulawesi: Stream at Palleko; 5°21,549'S, 119°28,655'E	163	111	48	124

(a) Leihgabe des NCSM.

(b) Leihgabe des FLMNH.

(c) Leihgabe des JLUG.

* 454-Sequenzierung.

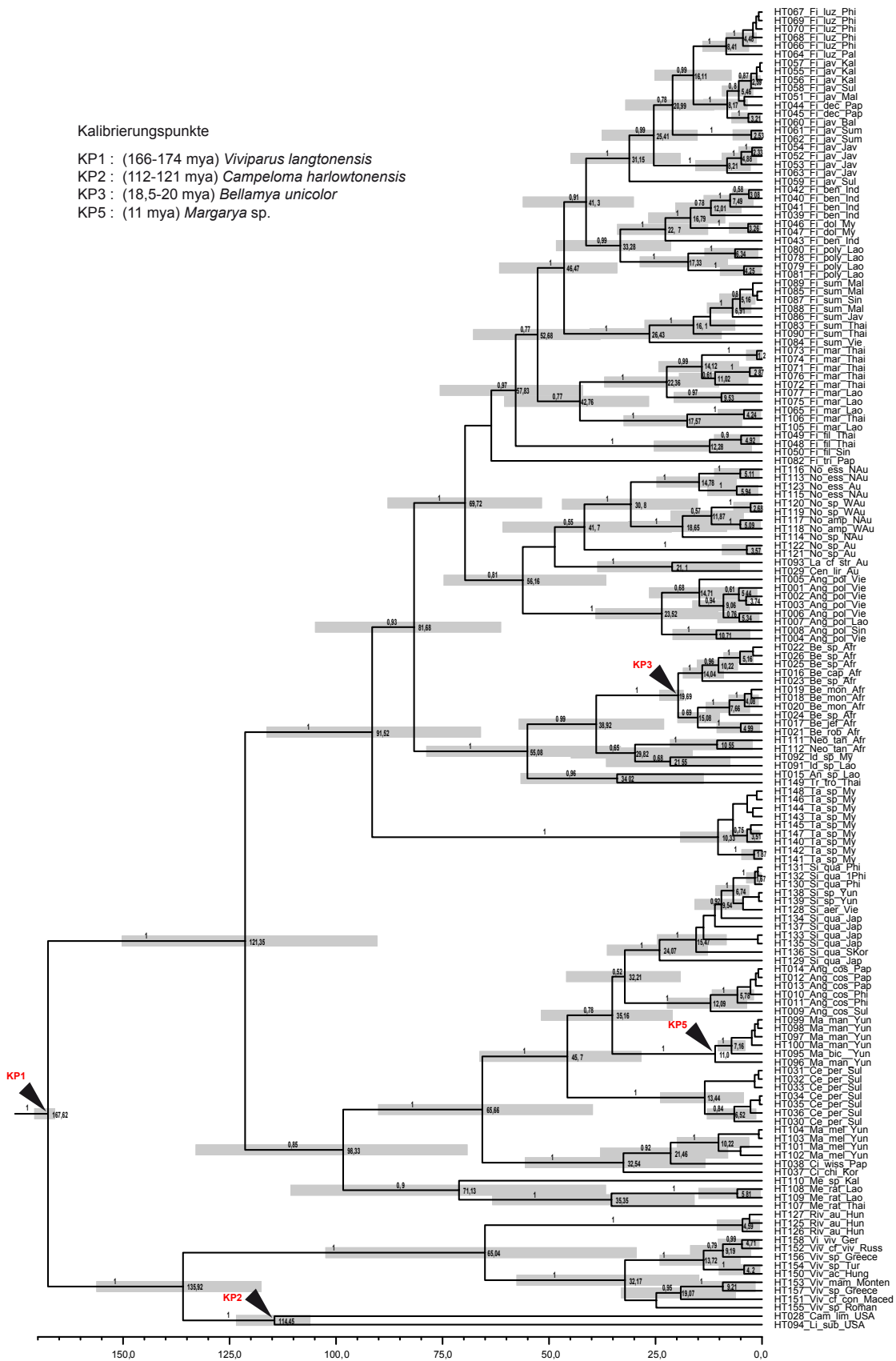


Abbildung 1. Molekulare Uhr-Analyse mit vier Fossil-Kalibrierungspunkten. KP1. *Viviparus langtonensis* (166-174 mya). KP2. *Campeloma harlowtonensis* (112-121 mya). KP3. *Bellamyia unicolor* (18,5-20 mya). (10-11 mya). KP5. *Margarya sp.* (11 mya). Balken zeigen Konfidenzintervalle an. Werte an den Knotenpunkten geben errechnetes Alter an. Werte an Ästen sind Unterstützungswerte (posterior probability). Nur Werte >0.5 BPP sind angegeben.

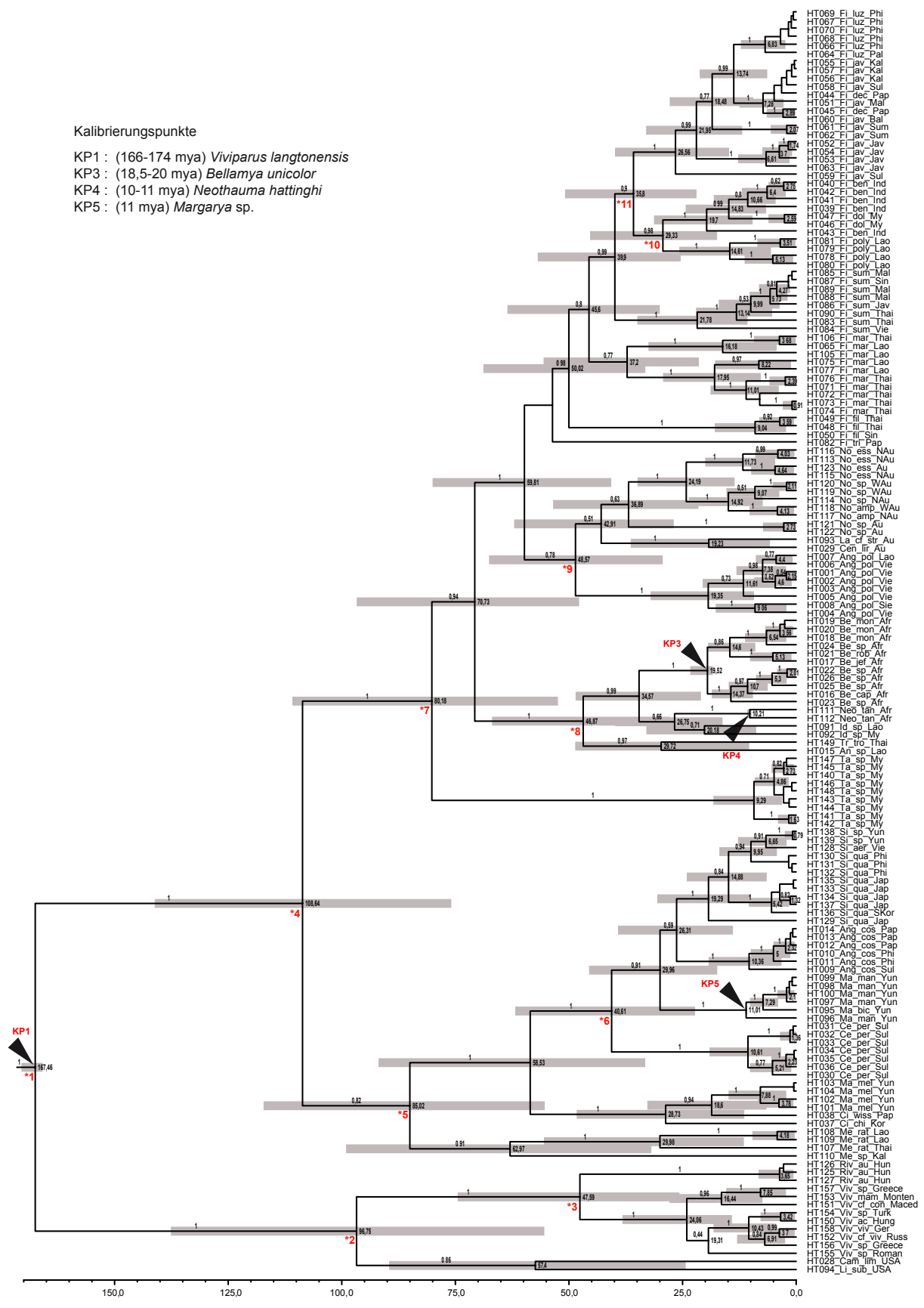
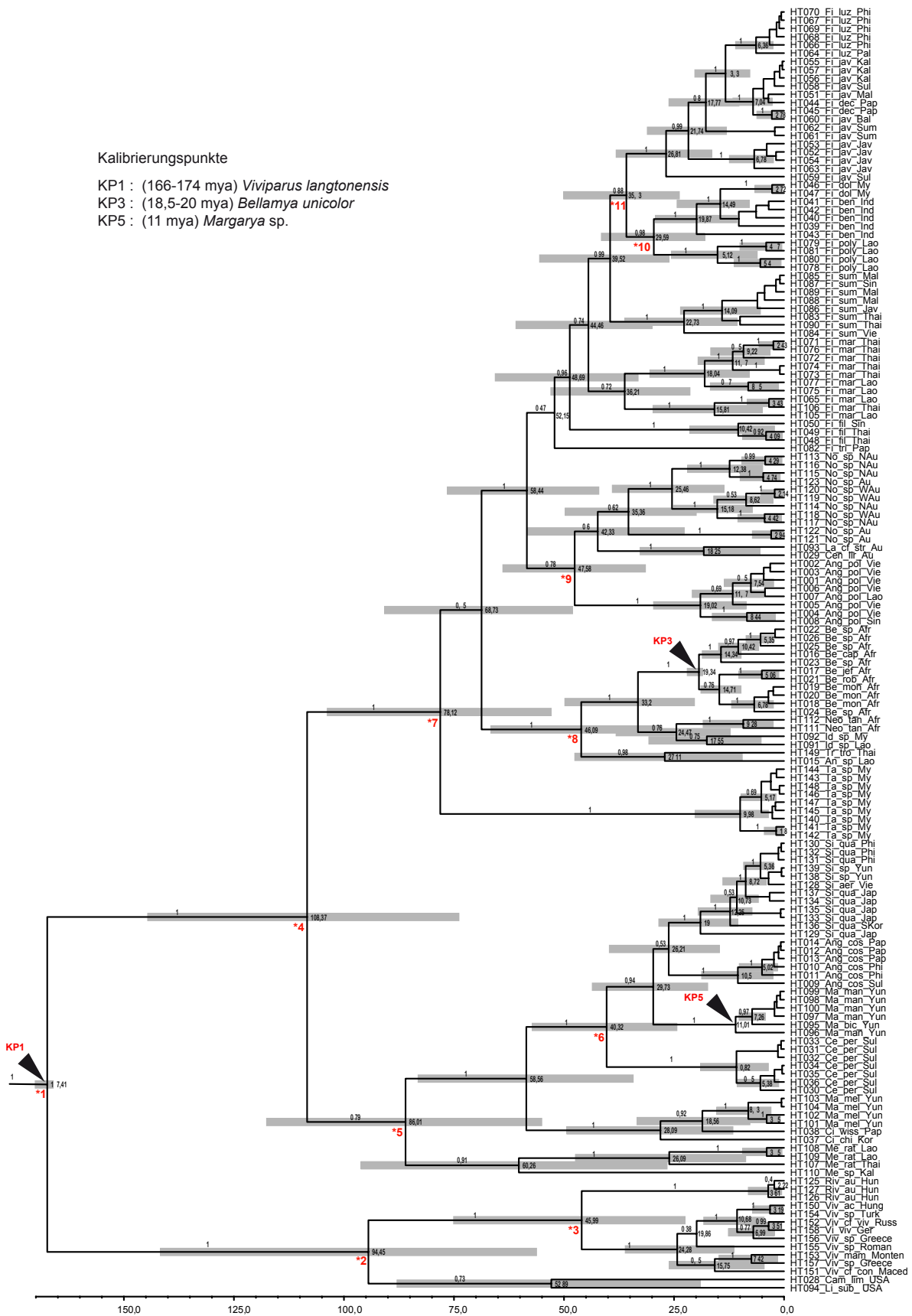


Abbildung 2. Molekulare Uhr-Analyse mit vier Fossil-Kalibrierungspunkten. KP1. *Viviparus langtonensis* (166-174 mya). KP3. *Bellamyia unicolor* (18,5-20 mya). KP4. *Neothauma hattinghi* (10-11 mya). KP5. *Margarya* sp. (11 mya). Balken zeigen Konfidenzintervalle an. Werte an den Knotenpunkten geben errechnetes Alter an. Werte an Ästen sind Unterstützungswerte (posterior probability). Nur Werte >0.5 BPP sind angegeben.



Kalibrierungspunkte
 KP1 : (166-174 mya) *Viviparus langtonensis*
 KP3 : (18,5-20 mya) *Bellamya unicolor*
 KP5 : (11 mya) *Margarya* sp.

Abbildung 3. Molekulare Uhr-Analyse mit drei Fossil-Kalibrierungspunkten. KP1. *Viviparus langtonensis* (166-174 mya). KP3. *Bellamya unicolor* (18,5-20 mya). KP5. *Margarya* sp. (11 mya). Balken zeigen Konfidenzintervalle an. Werte an den Knotenpunkten geben errechnetes Alter an. Werte an Ästen sind Unterstützungswerte (posterior probability). Nur Werte >0.5 BPP sind angegeben.

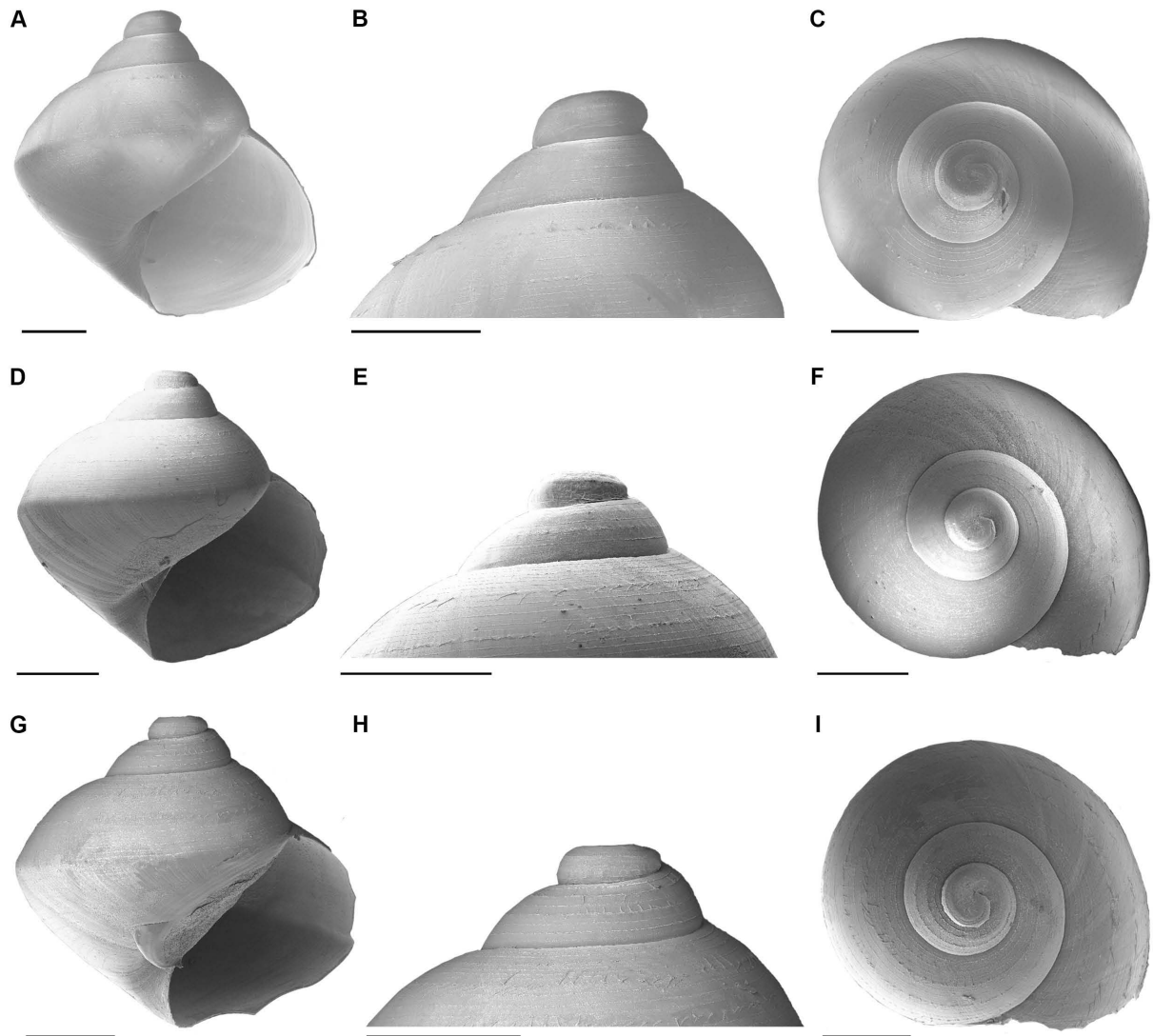


Abbildung 4. *Sinotaia quadrata*, Embryonen. **A-C.** ZMB 192731-1, **D-F.** ZMB 193455-2, **G-I.** ZMB 193455-3. Mess-Balken = 1 mm.

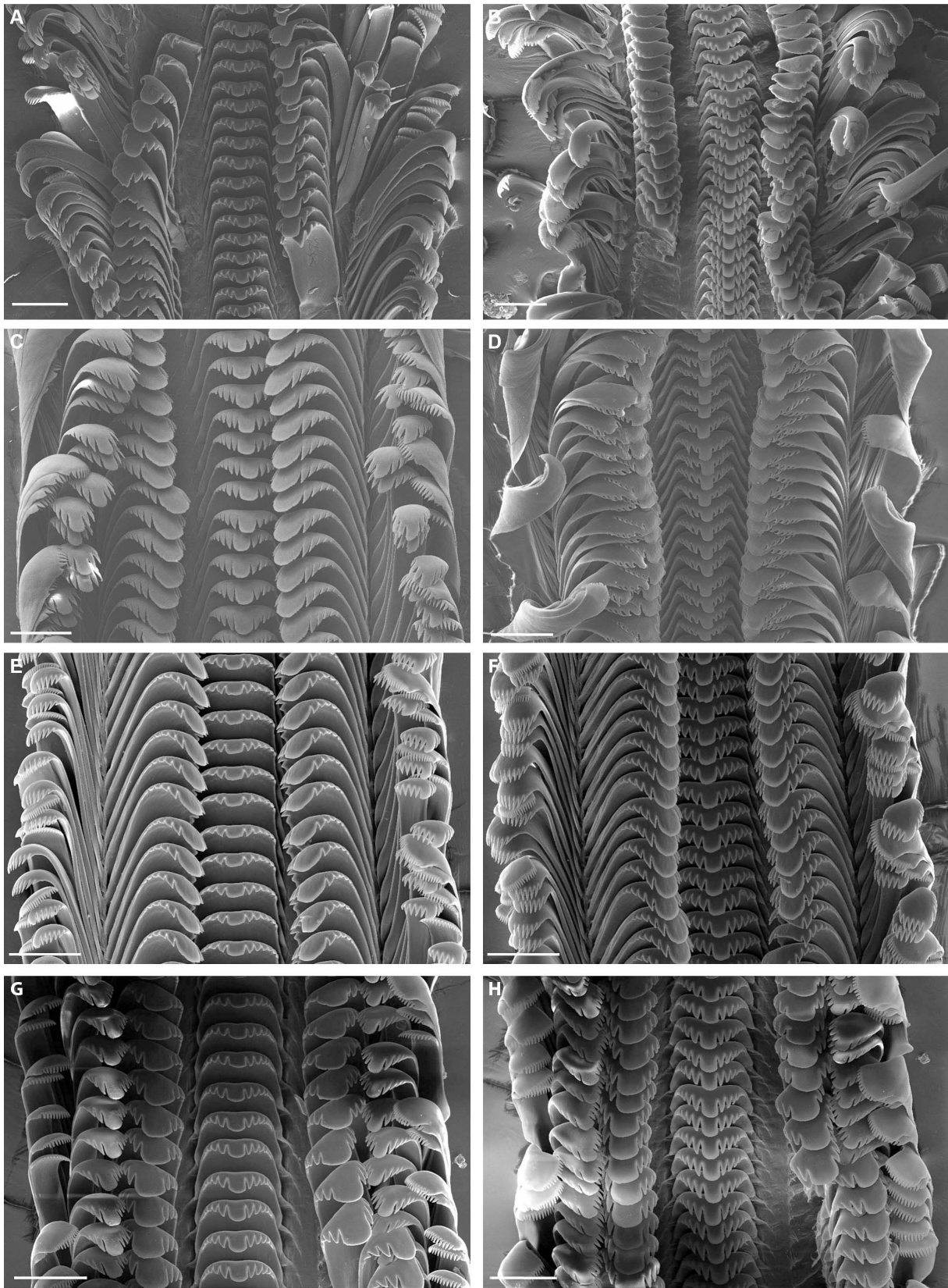


Abbildung 5. *Sinotaia quadrata*, Radula. **A.** ZMB 192730-1, 0° Neigung. **B.** ZMB 192730-1, 45° Neigung, **C.** ZMB 192731-1, 0° Neigung. **D.** ZMB 192731-1, 45° Neigung, **E.** ZMB 192732-1, 0° Neigung. **F.** ZMB 192732-1, 45° Neigung, **G.** ZMB 192735-1, 0° Neigung. **H.** ZMB 192735-1, 45° Neigung. Mess-Balken = 100 μ m.

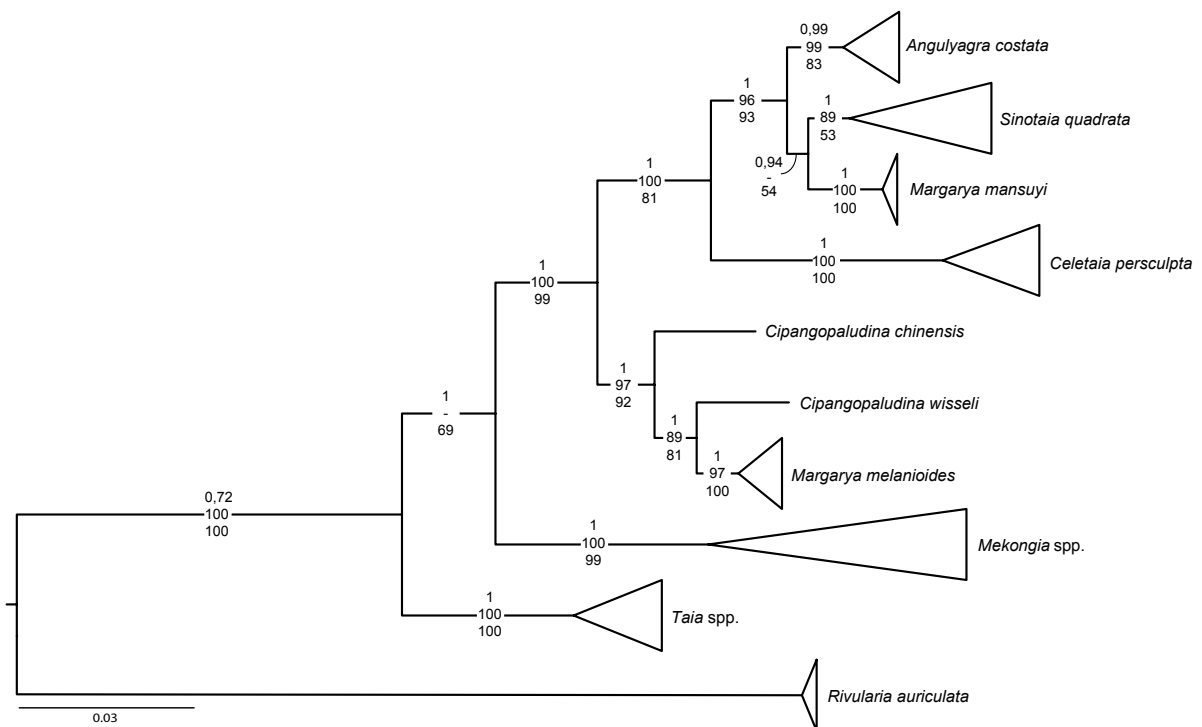


Abbildung 6. Bayesian Inference-Phylogramm (kombinierter Datensatz) der morphologisch untersuchten Arten. Unterstützungswerte von oben nach unten: BI, RAXML, MP.

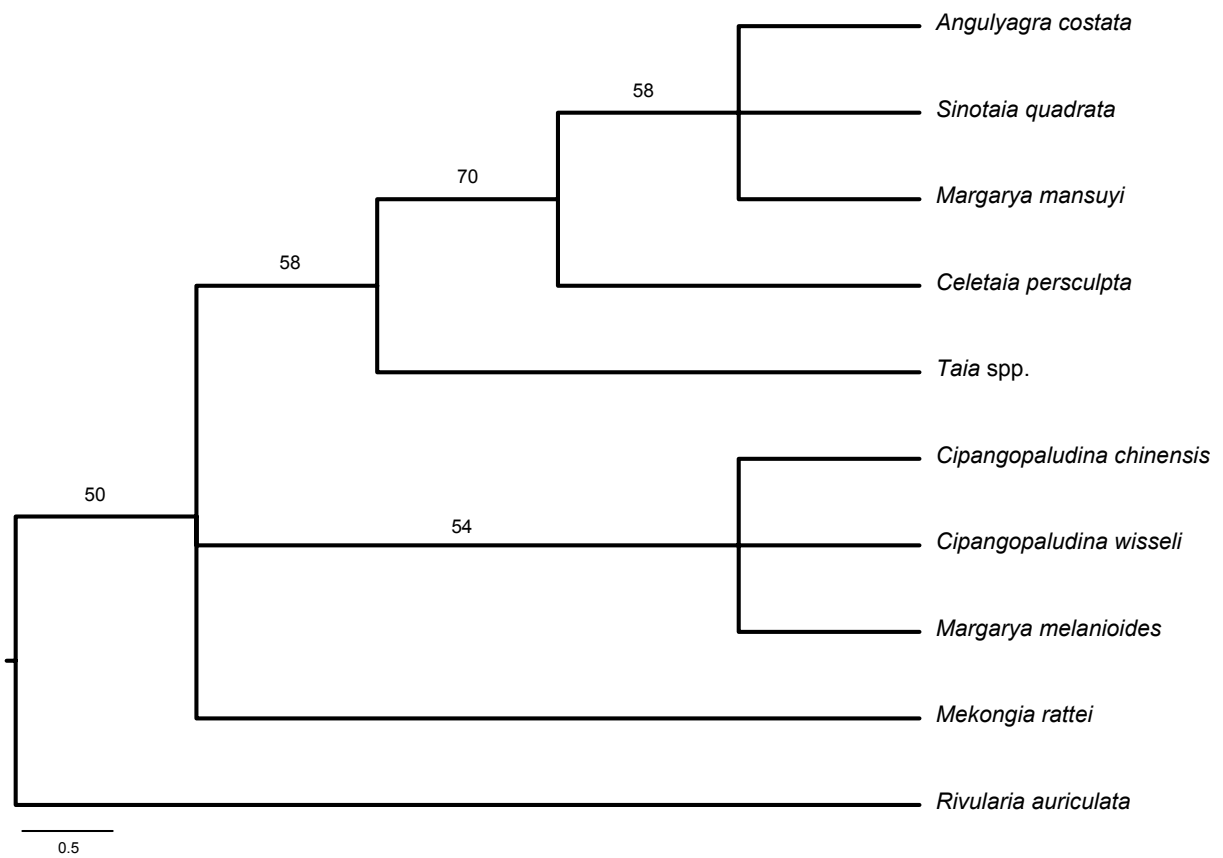


Abbildung 7. Strikter Konsensus-Baum der MP-Analyse erstellt aus morphologischen Merkmalen. Bootstrap-Werte sind an den Ästen angegeben.

Literaturverzeichnis

- Albrecht, C., R. Schultheiß, T. Kevrekidis, B. Streit & T. Wilke (2007). Invaders or endemics? Molecular phylogenetics, biogeography and systematics of *Dreissena* in the Balkans. *Freshwater Biology* 52, 1525–1536.
- Albrecht, C., S. Trajanovski, K. Kuhn, B. Streit & T. Wilke (2006). Rapid evolution of an ancient lake species flock: freshwater limpets (Gastropoda: Ancyliidae) in the Balkan Lake Ohrid. *Organisms, Diversity & Evolution* 6, 294–307.
- Alfaro, M. E., D. R. Karns, H. K. Voris, C. D. Brock & B. L. Stuart (2008). Phylogeny, evolutionary history, and biogeography of Oriental-Australian rear-fanged water snakes (Colubroidea: Homalopsidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46(2), 576–593.
- Anderson, B. E. (1966). *Studies on the Molluscan Genus Campeloma Rafinesque, 1819*. Ph.D thesis, Ohio State University.
- Annandale, N. (1918). Aquatic molluscs of the Inlé Lake and connected waters. *Records of the Indian Museum* 14, 103–182.
- Annandale, N. (1919). The gastropod fauna of old lake-beds in Upper Burma. *Records of the Geological Survey of India* 50, 209–240.
- Annandale, N. (1920). Materials for a generic revision of the freshwater gastropod molluscs of the Indian Empire. *Records of the Indian Museum* 19, 107–115.
- Annandale, N. (1921). The genus *Temnotaia* (Viviparidae). *Records of the Indian Museum* 22, 293–295.
- Annandale, N. (1924). The Evolution of the shell-sculpture in fresh-water snails of the family Viviparidae. *Proceedings of the Royal Society of London B* 96, 60–76.
- Annandale, N. & B. Prasad (1924). Report on a small collection of molluscs from the Chekiang Province of China. *Proceedings of the Malacological Society London* 16, 27–49.
- Annandale, N. & R. B. S. Sewell (1921). The banded pond-snail of India (*Vivipara bengalensis*). *Records of the Indian Museum* 22, 215–292.
- Armbruster, G. F. J., M. Böhme, D. Bernhard & M. Schlegel (2005). The H3/H4 histone gene cluster of land snails (Gastropoda: Stylommatophora): TS/TV ratio, GC3 drive and signals in stylommatophoran phylogeny. *Journal of Molluscan Studies* 71, 339–348.
- Audley-Charles, M. G. & T. C. Whitmore (1987). Dispersal of Gondwanaland: relevance to evolution of the angiosperms. In *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*, S. 5–25. Oxford: Clarendon Press.
- Avise, J. C. (2004). What is the field of biogeography, and where is it going? *Taxon* 53(4), 893–898.
- Avise, J. C. (2006). *Evolutionary pathways in nature*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Baker, F. (1928). *The fresh water Mollusca of Wisconsin*, Volume 70(2) of *Bulletin of the Wisconsin Geological and Natural History Survey*, Chapter Part. I. Gastropoda, S. i–xx, 1–507, pls. 1–28. University of Wisconsin.
- Balke, M., I. Ribera, L. Hendrich, M. A. Miller, K. Sagata, A. Posman, A. P. Vogler & R. Meier (2009). New Guinea highland origin of a widespread arthropod supertramp. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276, 2359–2367.
- Bandel, K. (1991). Gastropods from brackish and fresh water of the Jurassic-Cretaceous transition (a systematic reevaluation). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen* 134, 9–55.
- Bandel, K. (1993). Caenogastropoda during Mesozoic times. *Scripta Geologica Spec. Iss.*, 7–56.
- Bandel, K. (1999). On the origin of the carnivorous gastropod group Naticoidea (Mollusca) in the Cretaceous with description of some convergent but unrelated groups. *Greifswalder Geowissenschaftliche Beiträge* 6, 143–175.

Literaturverzeichnis

- Bandel, K. & F. Riedel (1998). Ecological zonation of gastropods in the Matutinao River (Cebu, Philippines), with focus on their life cycles. *Annales de Limnologie* 34, 171–191.
- Bartsch, P. (1907). The Philippine pond snails of the genus *Vivipara*. *Proceedings of the United States National Museum* 32, 135–150.
- Bartsch, P. (1909). Notes on the Philippine pond snails of the genus *Vivipara*, with descriptions of new species. *Proceedings of the United States National Museum* 37, 365–367.
- Berry, A. J. (1974). Reproductive condition in two Malayan freshwater viviparid gastropods. *Journal of Zoology* 174, 357–367.
- Blackburn, D. C., D. P. Bickford, A. C. Diesmos, D. T. Iskandar & R. M. Brown (2010). An ancient origin for the enigmatic flat-headed frogs (Bombinatoridae: *Barbourula*) from the islands of Southeast Asia. *PLoS ONE* 5, e12090.
- Blanford, W. . (1876). The African element in the fauna of India: a criticism of Mr. Wallace's views as expressed in the 'Geographical Distribution of Animals'. *Annals and Magazine of Natural History* 4(18), 277–294.
- Boss, K. J., V. Fretter & J. F. Peake (1978). On the evolution of gastropods in ancient lakes. In *Systematics, Evolution and Ecology*, S. 385–428. London: Academic Press.
- Bossuyt, F. & M. C. Milinkovitch (2001). Amphibians as indicators of Early Tertiary „Out-of-India“ dispersal of vertebrates. *Science* 292, 93–95.
- Bottke, W. (1972). Zur Morphologie des Ovars von *Viviparus contectus* (Millet 1813), (Gastropoda, Prosobranchia). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* 133(1), 103–118.
- Bouchet, P., J. P. Rocroi, J. Fryda, B. Hausdorf, W. Ponder, A. Valdes & A. Waren (2005). Classification and nomenclature of gastropod families. *Malacologia* 47(1-2), 1–368.
- Bouvier, E. L. (1887). Systême nerveux, morphologie générale et classification des gastéropodes prosobranches. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 7(3), 1–510.
- Bovbjerg, R. V. (1952). Ecological aspects of dispersal of the snail *Campeloma decisum*. *Ecology* 33(2), 169–176.
- Brandt, R. A. M. (1968). Description of new non-marine mollusks from Asia. *Archiv für Molluskenkunde* 98, 213–289.
- Brandt, R. A. M. (1974). The non-marine aquatic Mollusca of Thailand. *Archiv für Molluskenkunde* 105, 1–423.
- Briggs, J. C. (2003). The biogeographic and tectonic history of India. *Journal of Biogeography* 30, 381–388.
- Brikiatis, L. (2014). The De Geer, Thulean and Beringia routes: key concepts for understanding early Cenozoic biogeography. *Journal of Biogeography* 41(6), 1036–1054.
- Bromham, L. & D. Penny (2003). The modern molecular clock. *Nature Reviews Genetics* 4, 216–224.
- Brookes-Knight, J., R. L. Batten, E. L. Yochelson, L. R. Cox & R. C. Moore (1960). Supplement Paleozoic and some Mesozoic Caenogastropoda and Opisthobranchia . In *Treatise on Invertebrate Paleontology*, S. 1310–1331. Lawrence: University of Kansas Press.
- Brot, A. (1874). *Die Melaniaceen (Melanidae) in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen*. Nürnberg: Bauer & Raspe.
- Brown, D. S. (1994). *Freshwater snails of Africa and their medical importance*. London: Taylor and Francis.
- Brown, K. M., J. E. Alexander & J. H. Thorp (1998). Differences in the ecology and distribution of lotic pulmonate and prosobranch gastropods. *American Malacological Bulletin* 14, 91–101.
- Brown, K. M., D. Varza & T. D. Richardson (1989). Life histories and population dynamics of two subtropical snails (Prosobranchia: Viviparidae). *Journal of the North American Benthological Society* 8, 222–228.
- Browne, R. A. (1978). Growth, mortality, fecundity, biomass and productivity of four lake populations of the prosobranch snail, *Viviparus georgianus*. *Ecology* 59, 742–750.

- Bruyn, M. D., T. von Rintelen, K. von Rintelen, P. B. Mather & G. R. Carvalho (2012). Molecular biogeography and phylogeography of the freshwater fauna of the Indo-Australian Archipelago. In D. J. Gower, K. G. Johnson, J. E. Richardson, B. R. Rosen, L. Rüber, & S. T. Williams (Hrsgg.), *Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia*, S. 316–346. Cambridge University Press.
- Carini, G. & J. M. Hughes (2006). Subdivided population structure and phylogeography of an endangered freshwater snail, *Notopala sublineata* (Conrad, 1850) (Gastropoda: Viviparidae), in Western Queensland, Australia. *Biological Journal of the Linnean Society* 88, 1–16.
- Carini, G., J. M. Hughes & S. E. Bunn (2006). The role of waterholes as 'refugia' in sustaining genetic diversity and variation of two freshwater species in dryland river systems (Western Queensland, Australia). *Freshwater Biology* 51, 1434–1446.
- Chatterjee, S. & C. Scotese (1999). The breakup of Gondwana and the evolution and biogeography of the Indian plate. *Proc. Indian Nat. Sci Acad.* 65A, 397–425.
- Chiu, Y. W., C. A. Chen & H. C. Chen (2002). Genetic variation of the viviparid snail, *Sinotaia quadrata* (Gastropod: Viviparidae), in Taiwan. *Acta Zoologica Taiwanica* 13, 1–10.
- Chiu, Y. W., H. C. Chen, S. C. Lee & C. A. Chen (2002). Morphometric analysis of shell and operculum variations in the viviparid snail, *Cipangopaludina chinensis*. *Zoological Studies* 41, 321–331.
- Clements, R., L. P. Koh, T. M. Lee, R. Meier & D. Li (2006). Importance of reservoirs for the conservation of freshwater molluscs in a tropical urban landscape. *Biological Conservation* 128(1), 136–146.
- Clouse, R. M. & G. Giribet (2010). When Thailand was an island - the phylogeny and biogeography of mite harvestmen (Opiliones, Cyphophthalmi, Stylocellidae) in Southeast Asia. *Journal of Biogeography* 37, 1114–1130.
- Clyde, W., I. Khan & P. Gingerich (2003). Stratigraphic response and mammalian dispersal during initial India- Asia collision: evidence from the Ghazij Formation, Balochistan, Pakistan. *Geology* 31, 1097–1100.
- Colgan, D. J., W. F. Ponder, E. Beacham & J. Macaranas (2007). Molecular phylogenetics of Caenogastropoda (Gastropoda: Mollusca). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42, 717–737.
- Cook, P. M. (1949). A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.). *Proc. malac. Soc. Lond.* 27, 265–271.
- Cowie, R. (1998). Patterns of introduction of non-indigenous non-marine snails and slugs in the Hawaiian Islands. *Biodiversity and Conservation* 7(3), 349 – 368.
- Cowie, R. (2005). Alien non-marine molluscs in the islands of the tropical and subtropical Pacific: a review. *American Malacological Bulletin* 20(1/2), 95–103.
- Crisp, M. D., S. A. Trewick & L. G. Cook (2011). Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 66–72.
- Datta-Roy, A., M. Singh, C. Srinivasulu & K. Karanth (2012). Phylogeny of the Asian Eutropis (Squamata: Scincidae) reveals an 'into India' endemic Indian radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63(3), 817–824.
- Dautzenberg, P. & Fischer, H. (1905). Liste de mollusques récoltés par M. Mansuy en Indo-Chine et description d'espèces nouvelles. *Journal de Conchyliologie* 53, 343–471.
- Davis, G. M. (1982). Historical and ecological factors in the evolution, adaptive radiation, and biogeography of freshwater mollusks. *American Zoologist* 22, 375–395.
- Dayrat, B., A. Tillier, G. Lecointre & S. Tillier (2001). New clades of euthyneuran gastropods (Mollusca) from 28S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19, 225–235.
- de Beaufort, L. F. (1926). *Zoögeographie van den Indischen Archipel*. Haarlem: Bohn.
- de Bruyn, M., J. A. Wilson & P. B. Mather (2004). Huxley's line demarcates extensive genetic divergence between eastern and western forms of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30, 251–257.
- Dembski, W. J. (1968). Histochemische Untersuchungen über Funktion und Verbleib eu- und oligopyrener Spermien von *Viviparus contectus* (Millet 1813), (Gastropoda, Prosobranchia). *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* 89(2), 151–179.

Literaturverzeichnis

- Dillon, R. T. (2004). *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Drummond, A. J. & A. Rambaut (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7, 214.
- Du, L., J. Yang, T. Rintelen, X. Chen & D. Aldridge (2013). Molecular phylogenetic evidence that the Chinese viviparid genus *Margarya* (Gastropoda: Viviparidae) is polyphyletic. *Chinese Science Bulletin* 58(18), 2154–2162.
- Esselstyn, J. A. & R. M. Brown (2009). The role of repeated sea-level fluctuations in the generation of shrew (Soricidae: Crocidura) diversity in the Philippine Archipelago. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53, 171–181.
- Esselstyn, J. A., C. H. Oliveros, R. G. Moyle, A. T. Peterson, J. A. McGuire & R. M. Brown (2010). Integrating phylogenetic and taxonomic evidence illuminates complex biogeographic patterns along Huxley's modification of Wallace's Line. *Journal of Biogeography* 37, 2054–2066.
- Falniowski, A., K. Mazan & M. Szarowska (1996a). Embryonic shells of *Viviparus*—what they may tell us about taxonomy and phylogeny?(Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae). *Malakologische Abhandlungen. Staatliches Museum Für Tierkunde Dresden* 18, 35–42.
- Falniowski, A., K. Mazan & M. Szarowska (1996b). Tracing the viviparid evolution: radular characters (Gastropoda: Architaenioglossa: Viviparidae). *Malakologische Abhandlungen* 18, 43–52.
- Falniowski, A., K. Mazan, M. Szarowska & A. Kozik (1997). Tracing the viviparid evolution: soft part morphology and opercular characters (Gastropoda: Architaenioglossae: Viviparidae). *Malakologische Abhandlungen* 18, 193–211.
- Figuerola, J. & A. Green (2002). Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47, 483–494.
- Figuerola, J., A. J. Green & T. C. Michot (2005). Invertebrate eggs can fly: evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *American Naturalist* 165, 274–280.
- Fretter, V., A. Graham et al. (1962). British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. *British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology*.
- Frömring, E. (1940). Beiträge zur Lebensweise unserer Deckelsumpfschnecke *Viviparus viviparus* L. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 40(3-4), 346–358.
- Frömring, E. (1956). *Biologie der mitteleuropäischen Süß wasserschnecken*. Berlin: Duncker & Humblot.
- Funnell, B. M. & A. G. Smith (1968). Opening of the Atlantic Ocean. *Nature* 219, 1328–1333.
- Geary, D. H., A. W. Staley, P. Müller & I. Magyar (2002, June). Iterative changes in Lake Pannon Melanopsis reflect a recurrent theme in gastropod morphological evolution. *Paleobiology* 28(2), 208–221.
- Gillespie, R. G., B. G. Baldwin, J. M. Waters, C. I. Fraser, R. Nikula & G. K. Roderick (2012). Long-distant dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology & Evolution* 27, 47–56.
- Glaubrecht, M. (1996). *Evolutionsökologie und Systematik am Beispiel von Süß- und Brackwasserschnecken (Mollusca: Caenogastropoda: Cerithioidea): Ontogenese-Strategien, paläontologische Befunde und historische Zoogeographie*. Leiden: Backhuys.
- Glaubrecht, M. (2006). Independent evolution of reproductive modes in viviparous freshwater Cerithioidea (Gastropoda, Sorbeoconcha) - a brief review. *Basteria Suppl.* 3, 23–28.
- Glaubrecht, M., N. Brinkmann & J. Pöppe (2009). Diversity and disparity 'down under': systematics, biogeography and reproductive modes of the 'marsupial' freshwater Thiaridae (Caenogastropoda, Cerithioidea) in Australia. *Zoosystematics and Evolution* 85, 199–275.
- Glaubrecht, M., T. von Rintelen & A. V. Korniushev (2003). Toward a systematic revision of brooding freshwater Corbiculidae in southeast Asia (Bivalvia, Veneroidea): on shell morphology, anatomy and molecular phylogenetics of endemic taxa from Islands in Indonesia. *Malacologia* 45, 1–40.
- Gower, D. J., A. Kupfer, O. V. Oommen, W. Himstedt, R. A. Nussbaum, S. P. Loader, B. Presswell, H. Muller, S. B. Krishna, R. Boistel & M. Wilkinson (2002). A molecular phylogeny of ichthyophiid caecilians (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae): out of India or out of South East Asia? *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 1563–1569.

- Haas, F. (1939). Malacological notes. *Zoological Series of Field Museum of Natural History* 24, 93–103.
- Hall, R. (1998). The plate tectonics of Cenozoic SE Asia and the distribution of land and sea. In R. Hall & J. D. Holloway (Hrsgg.), *Biogeography and geological evolution of SE Asia*, S. 99–131. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Hall, R. (2001). Cenozoic reconstructions of SE Asia and the SW Pacific: changing patterns of land and sea. In I. Metcalfe, J. M. B. Smith, M. Morwood, & I. Davidson (Hrsgg.), *Faunal and floral migrations and evolution in SE Asia-Australasia*, S. 35–56. Lisse: Balkema.
- Hall, R. (2002). Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations. *Journal of Asian Earth Sciences* 20, 353–431.
- Hall, R. (2009a). Indonesia, Geology. In *Encyclopedia of Islands*, S. 454–460. Berkeley, California: University of California Press.
- Hall, R. (2009b). Southeast Asia's changing palaeogeography. *Blumea* 54, 148–161.
- Hall, R. (2011). Australia-SE Asia collision: plate tectonics and crustal flow. In R. Hall, M. A. Cottam, & M. E. J. Wilson (Hrsgg.), *The Southeast Asian Gateway: history and tectonics of Australia-Asia collision*, Volume 355, S. 75–109. London: The Geological Society of London.
- Hall, R. (2012). Sundaland and Wallacea: geology, plate tectonics and palaeogeography. In D. J. Gower, K. G. Johnson, J. E. Richardson, B. R. Rosen, L. Rüber, & S. T. Williams (Hrsgg.), *Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia*, S. 32–78. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hall, R. & S. E. Asia (2001). Extension during late Neogene collision in east Indonesia and New Guinea. *Journal of the Virtual Explorer* 4.
- Hall, R. & D. Blundell (1996). *Tectonic evolution of Southeast Asia*. London: Geological Society.
- Hall, R., B. Clements & H. R. Smyth (2009). Sundaland: basement character, structure and plate tectonic development. *Proceedings Indonesian Petroleum Association 33th Annual*, 1–27.
- Hall, R., I. R. Cloke, S. Nur'aini, S. D. Puspita, S. J. Calvert & C. F. Elders (2009). The North Makassar Straits: what lies beneath? *Petroleum Geoscience* 15, 147–158.
- Hall, R. & J. D. Holloway (1998). *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41, 95–98.
- Hallam, A. (1994). *An outline of Phanerozoic biogeography*. Oxford: Oxford University Press.
- Hanson, J., J. Randall & S. Bayley (1952). The microstructure of the spermatozoa of the snail *Viviparus*. *Experimental Cell Research* 3(1), 65–78.
- Haq, B. U., J. Hardenbol & P. R. Vail (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235, 1156–1167.
- Hartman, J. H., D. N. Erickson & A. Bakken (2008). Stephen Hislop and his 1860 Cretaceous continental molluscan new species descriptions in Latin from the Deccan Plateau, India. *Palaeontology* 51, 1225–1252.
- Harzhauser, M., W. Piller & F. Steininger (2002). Circum-Mediterranean Oligo-Miocene biogeographic evolution-the gastropods' point of view. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183(1), 103–133.
- Hayes, K. A., R. H. Cowie & S. C. Thiengo (2009). A global phylogeny of apple snails: Gondwanan origin, generic relationships, and the influence of outgroup choice (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 98, 61–76.
- Heaney, L. R. (1985). Zoogeographic evidence for middle and late Pleistocene land bridges to the Philippines. *Modern Quaternary Research in Southeast Asia* 9, 127–144.
- Heaney, L. R. (1999). Historical biogeography in S.E. Asia: integrating paradigms and refining the details. *Journal of Biogeography* 26, 435–437.

Literaturverzeichnis

- Hedges, S., R. Nussbaum & L. Maxson (1993). Caecilian phylogeny and biogeography inferred from mitochondrial DNA sequences of the 12S rRNA and 16S rRNA genes (Amphibia: Gymnophiona). *Herpetological Monographs* 7, 64–76.
- Higashi, M., K. Miura, K. Tanimizu & Y. Isawa (1981). Effect of the feeding activity of snails on the biomass and productivity of an algal community attached to a reed stem. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 21, 590–595.
- Hislop, S. (1860). On the Tertiary deposits, associated with trap-rock, in the East Indies - with descriptions of the fossil shells. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 16, 154–182, 188, 189, pls. V–IX.
- Holloway, J. D. (1990). Sulawesi biogeography - discussion and summing up. In W. J. Knight & J. D. Holloway (Hrsgg.), *Insects and the rain forests of South East Asia (Wallacea)*, S. 95–102. London: Royal Entomological Society.
- Holloway, J. D. & N. Jardine (1968). Two approaches to zoogeography: a study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the Indo-Australian area. *Proceedings of the Linnean Society of London* 179, 153–188.
- Holznagel, W. E. (1998). A nondestructive method for cleaning gastropod radulae from frozen, alcohol-fixed, or dried material. *American Malacological Bulletin* 14, 181–183.
- Hora, S. (1949). Satpura hypothesis of the distribution of Malayan fauna and flora of peninsular India. *Proceedings of the National Institute of Science of India* 15, 309–314.
- Jakubik, B. (2006). Reproductive pattern of *Viviparus viviparus* (Linnaeus 1758) (Gastropoda, Viviparidae) from littoral aggregations in a through-flow reservoir (Central Poland). *Polish Journal of Ecology* 54, 39–55.
- Jobb, G., A. von Haeseler & K. Strimmer (2004). TREEFINDER: a powerful graphical analysis environment for molecular phylogenetics. *BMC Evolutionary Biology* 4, 18.
- Johnson, S. G. & E. Bragg (1999). Age and polyphyletic origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the southeastern United States. *Evolution* 53, 1769–1781.
- Johnson, S. G. & W. R. Leefe (1999). Clonal diversity and polyphyletic origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the south-eastern United States. *Journal of Evolutionary Biology* 12(6), 1056–1068.
- Jokinen, E. H. (1982). *Cipangopaludina chinensis* (Gastropoda: Viviparidae) in North America, review and update. *Nautilus* 96(3), 89–95.
- Jokinen, E. H. (1984). Periostracal morphology of viviparid snail shells. *Transactions of the American Microscopical Society* 103, 312–316.
- Jønsson, K. A., M. Irestedt, R. C. K. Bowie, L. Christidis & J. Fjeldså (2011). Systematics and biogeography of Indo-Pacific ground-doves. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59, 538–543.
- Jorgensen, A., T. K. Kristensen & H. Madsen (2008). A molecular phylogeny of apple snails (Gastropoda, Caenogastropoda, Ampullariidae) with an emphasis on African species. *Zoologica Scripta* 37, 245–252.
- Jurado, M. (1922). Una especie de “*Viviparus*” del Cretaceo superior de Rio Negro. *Physis (Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales)* 5, 328–330.
- Kano, Y., S. Chiba & T. Kase (2002). Major adaptive radiation in neritopsine gastropods estimated from 28S rRNA sequences and fossil records. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 2457–2465.
- Kappes, H. & P. Haase (2012). Slow, but steady: dispersal of freshwater molluscs. *Aquatic Science* 74, 1–14.
- Karanth, K. P. (2006). Out-of-India Gondwanan origin of some tropical Asian biota. *Current Science* 90, 789–792.
- Karlin, A. A., V. A. Vail & W. H. Heard (1980). Parthenogenesis and biochemical variation in southeastern *CCampeloma geniculum* (Gastropoda: Viviparidae). *Malacological Review* 13(1-2), 7–15.
- Karns, D. R., A. O'Bannon, H. K. Voris & L. A. Weigt (2000). Biogeographical implications of mitochondrial DNA variation in the Bockadam snake (*Cerberus rynchops*, Serpentes: Homalopsinae) in Southeast Asia. *Journal of Biogeography* 27, 391–402.

- Kat, P. W. (1987). Biogeography and evolution of African freshwater molluscs: implications of a Miocene assemblage from Rusinga Island, Kenya. *Palaeontology* 39, 733–742.
- Katoh, K. & H. Toh (2008). Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics* 9(4), 286–298.
- Kear, B. P., R. J. Hamilton-Bruce, B. J. Smith & K. L. Gowlett-Holmes (2003). Reassessment of Australia's oldest freshwater snail, *Viviparus* (?) *albascopularis* Etheridge, 1902 (Mollusca : Gastropoda : Viviparidae), from the Lower Cretaceous (Aptian, Wallumbilla Formation) of White Cliffs, New South Wales. *Molluscan Research* 23, 149–158.
- Kerth, K. (1983). Radulaapparat und Radulabildung der Mollusken. II. Zahnbildung, Abbau und Radulawachstum. *Zoologische Jahrbücher / Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 110, 239–269.
- Kessel, E. (1933). Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* Müll. *Zoomorphology* 27(1), 129–198.
- Khan, R. A. & S. Chaudhuri (1984). The population and production ecology of the freshwater snail *Bellamya bengalensis* (Lamarck) (Gastropoda: Viviparidae) in an artificial lake of Calcutta, India. *Bulletin of the Zoological Survey of India* 5(2-3), 59–76.
- Kobelt, W. (1909). Die Gattung *Paludina* Lam. (*Vivipara* Montfort). In *Systematisches Conchylien-Cabinet*, S. 98–430. Nürnberg: Bauer & Raspe.
- Köhler, F. & M. Glaubrecht (2007). Out of Asia and into India: on the molecular phylogeny and biogeography of the endemic freshwater gastropod *Paracrostoma* Cossmann, 1900 (Caenogastropoda: Pachychilidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 627–651.
- Köhler, F. & M. Glaubrecht (2010). Uncovering an overlooked radiation: molecular phylogeny and biogeography of Madagascar's endemic river snails (Caenogastropoda: Pachychilidae: *Madagasikara* gen. nov.). *Biological Journal of the Linnean Society* 99, 867–894.
- Köhler, F., T. von Rintelen, A. Meyer & M. Glaubrecht (2004). Multiple origin of viviparity in Southeast Asian gastropods (Cerithioidea: Pachychilidae) and its evolutionary implications. *Evolution* 58(10), 2215–2226.
- Kosuch, J., M. Vences, A. Dubois, A. Ohler & W. Böhme (2001). Out of Asia: mitochondrial DNA evidence for an Oriental origin of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21, 398–407.
- Lewis, P. O. (2001). Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 30–37.
- Li, F.-C. (1935). Anatomie von *Paludina*. *Chin. J.* 27, 265–271.
- Lohman, D. J., M. De Bruyn, T. Page, K. von Rintelen, R. Hall, P. K. L. Ng, H. T. Shih, G. R. Carvalho & T. von Rintelen (2011). Biogeography of the Indo-Australian archipelago. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 42, 205–226.
- Lydeard, C., W. E. Holznagel, M. Glaubrecht & W. F. Ponder (2002). Molecular phylogeny of a circum-global, diverse gastropod superfamily (Cerithioidea: Mollusca: Caenogastropoda): pushing the deepest phylogenetic limits of mitochondrial LSU rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22, 399–406.
- Macey, J. R., J. A. Schulte, A. Larson, N. B. Ananjeva, Y. Wang, R. Pethiyagoda, N. Rastegar-Pouyani & T. J. Papenfuss (2000). Evaluating trans-Tethys migration: an example using acrodont lizard phylogenetics. *Systematic Biology* 49, 233–256.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison (2011). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>.
- Magurran, A. E. & R. M. May (1999). *Evolution of biological diversity*. Oxford: Oxford University Press.
- Margulies, M., M. Egholm, W. E. Altman, S. Attiya, J. S. Bader, L. A. Bemben, J. Berka, M. S. Braverman, Y. J. Chen, Z. Chen, S. B. Dewell, L. Du, J. M. Fierro, X. V. Gomes, B. C. Godwin, W. He, S. Helgesen, C. H. Ho, G. P. Irzyk, S. C. Jando, M. L. Alenquer, T. P. Jarvie, K. B. Jirage, J. B. Kim, J. R. Knight, J. R. Lanza, J. H. Leamon, S. M. Lefkowitz, M. Lei, J. Li, K. L. Lohman, H. Lu, V. B. Makhijani, K. E. McDade, M. P. McKenna, E. W. Myers, E. Nickerson, J. R. Nobile, R. Plant, B. P. Puc, M. T. Ronan, G. T. Roth, G. J. Sarkis, J. F. Simons, J. W. Simpson, M. Srinivasan, K. R. Tartaro, A. Tomasz, K. A. Vogt, G. A. Volkmer, S. H. Wang, Y. Wang, M. P. Weiner, P. Yu, R. F. Begley & J. M. Rothberg (2005). Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature* 437, 376–380.

Literaturverzeichnis

- Marivaux, L., M. Vianey-Liaud, J.-P. Welcomme & J.-J. Jaeger (2001). The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta* 31(3), 225–239.
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr, E. (1988). *Towards a new philosophy of biology: observations of an evolutionist*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Mayr, E. (2001). *What evolution is*. New York: Basic Books.
- Mercer, J. M. & V. L. Roth (2003). The effects of cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299, 1568–1572.
- Metcalf, I., J. M. B. Smith, M. Morwood & I. Davidson (2001). *Faunal and floral migrations and evolution in SE Asia-Australasia*. Lisse: Balkema.
- Meyer, M., U. Stenzel, S. Myles, K. Prüfer & M. Hofreiter (2007). Targeted high-throughput sequencing of tagged nucleic acid samples. *Nucleic Acids Research* 35, e97.
- Michaux, B. (2010). Biogeology of Wallacea: geotectonic models, areas of endemism, and natural biogeographic units. *Biological Journal of the Linnean Society* 101, 193–212.
- Moss, S. J. & M. E. J. Wilson (1998). Biogeographic implications of the Tertiary palaeogeographic evolution of Sulawesi and Borneo. In R. Hall & J. D. Holloway (Hrsgg.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, S. 133–163. Leiden: Backhuys Publishers.
- Murphy, N. P. & C. M. Austin (2004). Multiple origins of the endemic Australian *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) based on 16s rRNA mitochondrial sequences. *Australian Journal of Zoology* 52, 549–559.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. d. Fonseca & J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Neumann, G. (1928). Zur Kenntnis des Baues der Mantelorgane und des Mantelrandes von *Paludina vivipara* Lamarck und *Paludina ceylonica* Dohrn. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 63, 181–236.
- Nevill, G. (1877). List of the mollusca brought back to Mr. Anderson from Yunnan and upper Burma with descriptions of new species. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* 46, 14–41.
- Nylander, J. A. (2004). MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Oppliger, a., D. J. Hosken & G. Ribi (1998). Snail sperm production characteristics vary with sperm competition risk. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265(1405), 1527–1534.
- Ovando, X. & M. Cuezco (2012). Discovery of an established population of a non-native species of Viviparidae (Caenogastropoda) in Argentina. *Molluscan Research* 32(3), 121–131.
- Page, T. J., A. M. Baker, B. D. Cook & J. M. Hughes (2005). Historical transoceanic dispersal of a freshwater shrimp: the colonization of the South Pacific by the genus *Paratya* (Atyidae). *Journal of Biogeography* 32, 581–593.
- Page, T. J., K. von Rintelen & J. M. Hughes (2007a). An island in the stream: Australia's place in the cosmopolitan world of Indo-West Pacific freshwater shrimp (Decapoda: Atyidae: Caridina). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 645–659.
- Page, T. J., K. von Rintelen & J. M. Hughes (2007b). Phylogenetic and biogeographic relationship of subterranean and surface genera of Australian Atyidae (Crustacea: Decapoda: Caridea) inferred with mitochondrial DNA. *Invertebrate Systematics* 21, 137–145.
- Pagel, M. (1994). Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London B* 255, 37–45.
- Passamanek, Y. J., C. Schander & K. M. Halanych (2004). Investigation of molluscan phylogeny using large-subunit and small-subunit nuclear rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32, 25–38.
- Philippi, R. A. (1887). *Die Tertiären und Quartären Versteinerungen Chiles*. Leipzig: F.A. Brockhaus.
- Pickford, M. (2004). Palaeoenvironments of Early Miocene hominoid-bearing deposits at Napak, Uganda, based on terrestrial molluscs. In *Annales de paléontologie*, Volume 90, S. 1–12. Elsevier.

- Ponder, W. F., D. J. Colgan, J. M. Healy, A. Nützel, L. R. L. Simone & E. E. Strong (2008). Caenogastropoda. In W. F. Ponder & D. R. Lindberg (Hrsgg.), *Phylogeny and evolution of the Mollusca*, Chapter 13, S. 331–383. Berkeley: University of California Press.
- Posilović, H. & Z. Bajraktarević (2010). Functional morphological analysis of evolution of ribbing in pliocene viviparid shells from Croatia. *Lethaia* 43(4), 457–464.
- Prashad, B. (1928). Recent and fossil Viviparidae. A study in distribution, evolution and palaeogeography. *Memoirs of the Indian Museum* 8, 153–251.
- Rao, H. S. (1925). On the comparative anatomy of oriental Viviparidae. *Records of the Indian Museum* 27, 129–135.
- Ree, R. H. & S. A. Smith (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* 57, 4–14.
- Rees, W. (1965). The aerial dispersal of Mollusca. *Proceedings of the Malacological Society London* 36, 269–282.
- Reid, D. G. (1986). *The littorinid molluscs of mangrove forests in the Indo-Pacific region*. London: British Museum (Natural History).
- Reid, D. G. (1996). *Systematics and evolution of Littorina*. Andover: The Ray Society.
- Reid, D. G. (2000). The use of the radula in the taxonomy and phylogeny of gastropods: cautionary cases of convergence, intraspecific variation and plasticity. *Phuket Marine Biological Center Special Publication* 21, 329–345.
- Reid, D. G., J. Grahame & P. J. Mill (1992). Predation by crabs on *Littoraria* species (Littorinidae) in a Queensland mangrove forest. In *Proceedings of the third international symposium on littorinid biology*, S. 141–151. London: Malacological Society of London.
- Ribi, G. & H. Arter (1986). Sex related difference of movement speed in the freshwater snail *Viviparus ater*. *Journal of molluscan studies* 52(2), 91–96.
- Riedel, F. (1993). Early ontogenetic shell formation in some freshwater gastropods and taxonomic implications of the protoconch. *Limnologica* 23, 349–368.
- Rögl, F. (1998). Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Mioocene). *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 99A, 279–310.
- Rohrbach, F. (1937). Oekologische und morphologische Untersuchungen an *Viviparus (Bellamya) capillatus* Frauenfeld und *Viviparus (Bellamya) unicolor* Olivier, unter Berücksichtigung anderer tropischer Formen und im Hinblick auf phyletische Beziehungen. *Archiv für Molluskenkunde* 69, 177–218.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46, 195–203.
- Ronquist, F. & J. P. Huelsenbeck (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572–1574.
- Ronquist, F. & I. Sanmartín (2011). Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 42, 441–464.
- Rowley, D. B. (1996). Age of collision between India and Asia: A review of stratigraphic data. *Earth and Planetary Science Letters* 145, 1–13.
- Rust, J. (1997). Evolution, Systematik, Paläoökologie und stratigraphischer Nutzen neogener Süß- und Brackwasser-Gastropoden im Nord-Ägäis-Raum. *Palaeontographica Abteilung A* A243(1-6), 37–180.
- Sarasin, P. & F. Sarasin (1898). *Die Süßwassermollusken von Celebes*, Volume 1. Wiesbaden: Kreidel.
- Sarasin, P. & F. Sarasin (1901a). *Entwurf einer geographisch-geologischen Beschreibung der Insel Celebes*, Volume 4. Wiesbaden: Kreidel.
- Sarasin, P. & F. Sarasin (1901b). *Ueber die geologische Geschichte der Insel Celebes auf Grund der Thierverbreitung*, Volume 3. Wiesbaden: Kreidel.
- Schluter, D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press.

Literaturverzeichnis

- Schultheiß, R., B. Van Bocxlaer, F. Riedel, T. von Rintelen & C. Albrecht (2014). Disjunct distributions of freshwater snails testify to a central role of the Congo system in shaping biogeographical patterns in Africa. *BMC evolutionary biology* 14(1), 42.
- Schultheiß, R., T. Wilke, A. Jorgensen & C. Albrecht (2011). The birth of an endemic species flock: demographic history of the *Bellamya* group (Gastropoda, Viviparidae) in Lake Malawi. *Biological Journal of the Linnean Society* 102, 130–143.
- Schultz, J. & M. Wolf (2009). ITS2 sequence-structure analysis in phylogenetics: a how-to manual for molecular systematics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52, 520–523.
- Scotese, C. (2002). <http://www.scotese.com>, (PALEOMAP website).
- Sengupta, M. E., T. K. Kristensen, H. Madsen & A. Jorgensen (2009). Molecular phylogenetic investigations of the Viviparidae (Gastropoda: Caenogastropoda) in the lakes of the Rift Valley area of Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52, 797–805.
- Shih, H. T., D. C. J. Yeo & P. K. L. Ng (2009). The collision of the Indian plate with Asia: molecular evidence for its impact on the phylogeny of freshwater crabs (Brachyura: Potamidae). *Journal of Biogeography* 36, 703–719.
- Shu, F., F. Köhler & H. Wang (2010). On the shell and radular morphology of two endangered species of the genus *Margarya* Nevill, 1877 (Gastropoda: Viviparidae) from lakes of the Yunnan Plateau, Southwest China. *Molluscan Research* 30(1), 17–24.
- Siler, C. D., J. R. Oaks, J. A. Esselstyn, A. C. Diesmos & R. M. Brown (2010). Phylogeny and biogeography of Philippine bent-toed geckos (Gekkonidae: *Cyrtodactylus*) contradict a prevailing model of Pleistocene diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 699–710.
- Siler, C. D., J. R. Oaks, L. J. Welton, C. W. Linkem, J. C. Swab, A. C. Diesmos & R. M. Brown (2012). Did geckos ride the Palawan raft to the Philippines? *Journal of Biogeography* 39, 1217–1234.
- Simone, L. R. L. (2001). Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca, Caenogastropoda) based on comparative morphology. *Arquivos de Zoologia* 36(2), 147–263.
- Simone, L. R. L. (2004). Comparative morphology and phylogeny of representatives of the superfamilies of Architaenioglossans and the Annulariidae (Mollusca, Caenogastropoda). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 62, 387–504.
- Simone, L. R. L. (2011). Phylogeny of the Caenogastropoda (Mollusca), based on comparative morphology. *Arquivos de Zoologia* 42(4), 161–323.
- Smith, D. G. (2000). Notes on the taxonomy of introduced *Bellamya* (Gastropoda: Viviparidae) species in northeastern North America. *Nautilus* 114(2), 31–37.
- Smith, J. M. B. (1986). *Origin and history of the Malesian high mountain flora*. In 'High Altitude Tropical Biogeography', S. 469–477. F. Vuilleumier and M. Monasterio.
- Songtham, W., H. Ugai, S. Imsamut, S. Maranate, W. Tansathien, A. Meesook & W. Saengsrichan (2005). Middle Miocene molluscan assemblages in Mae Moh Basin, Lampang Province, Northern Thailand. *ScienceAsia* 31, 183–191.
- Spakman, W. & R. Hall (2010). Surface deformation and slab-mantle interaction during Banda arc subduction rollback. *Nature Geoscience* 3, 562–566.
- Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22, 2688–2690.
- Stelbrink, B., C. Albrecht, R. Hall & T. von Rintelen (2012). The biogeography of Sulawesi revisited: is there evidence for a vicariant origin of taxa on Wallace's „anomalous island“? *Evolution* 66, 2252–2271.
- Stiller, M., M. Knapp, U. Stenzel, M. Hofreiter & M. Meyer (2009). Direct multiplex sequencing (DMPS)—a novel method for targeted high-throughput sequencing of ancient and highly degraded DNA. *Genome Research* 19, 1843–1848.
- Stresemann, E. (1939). Die Vögel von Celebes. *Journal für Ornithologie* 87, 299–425.
- Strong, E., O. Gargominy, W. Ponder & P. Bouchet (2008). Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia* 595(1), 149–166.

- Strong, E. E. (2011). More than a gut feeling: utility of midgut anatomy in phylogeny of the Cerithioidea (Mollusca: Caenogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* 162, 585–630.
- Strong, E. E., D. J. Colgan, J. M. Healy, C. Lydeard, W. F. Ponder & M. Glaubrecht (2011). Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162, 43–89.
- Su, Y.-C., J.-F. Wang, R. J. T. Villanueva, O. M. Nuneza & C.-P. Lin (2014). Hopping out of Mindanao: Miocene-Pliocene geological processes and cross-island dispersal as major drivers of diversity for Philippine treehoppers. *Journal of Biogeography* 41(7), 1277–1290.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP* (version 4.0). Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods).
- Taki, I. (1941). Anatomical study of *Cipangopaludina migagii*, Kuroda. *Venus* 16, 131–134.
- Tänzler, R., E. F. Toussaint, Y. R. Suhardjono, M. Balke & A. Riedel (2014). Multiple transgressions of Wallace's Line explain diversity of flightless *Trigonopterus* weevils on Bali. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1782), 20132528.
- Tchang, S. & C. Y. Tsi (1949). A revision of the genus *Margarya* of the family Viviparidae. *Contributions from the Institute of Zoology, Beijing* 5(1), 1–25.
- Therriault, T. W. & E. Kott (2002). *Cipangopaludina chinensis malleata* (Gastropoda: Viviparidae) in southern Ontario: an update of the distribution and some aspects of life history. *Malacological Review* 35-36, 111–121.
- Thiele, J. (1929). *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde*. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Thorp, J. & A. Covich (2009). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Access Online via Elsevier.
- Tozer, E. (1956). *Uppermost Cretaceous and Paleocene non-marine molluscan faunas of western Alberta*. Department of Mines and Technical Surveys, Canada.
- Tracey, S., J. A. Todd & D. H. Erwin (1993). Mollusca: Gastropoda. In M. J. Benton (Hrsg.), *The Fossil Record*, S. 131–167. London: Chapman and Hall.
- Troschel, F. H. (1857). *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification*. Berlin: Nicolaische Verlagsbuchhandlung.
- Urabe, M. (2003). Trematode fauna of prosobranch snails of the genus *Semisulcospira* in Lake Biwa and the connected drainage system. *Parasitol.Int.* 52, 21–34.
- Vail, V. A. (1977). Comparative anatomy of three viviparid gastropods. *Malacologia* 16, 519–540.
- van Benthem Jutting, W. S. S. (1934). Über den Bau der Radula und ihre Bedeutung für die Nahrungsaufnahme bei einigen Javanischen Süßwassergastropoden. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 6, 325–330.
- Van Bocxlaer, I., S. Biju, S. P. Loader & F. Bossuyt (2009). Toad radiation reveals into-India dispersal as a source of endemism in the Western Ghats-Sri Lanka biodiversity hotspot. *BMC evolutionary Biology* 9(1), 131.
- Van Cleave, H. J. & E. McDavid Richey (1936). Studies on the radula in snails of the genus *Viviparus*. *Transactions of the American Microscopical Society* 55, 223–229.
- Van Damme, D. & M. Pickford (1999). The late Caenozoic Viviparidae (Mollusca, Gastropoda) of the Albertine Rift Valley (Uganda-Congo). *Hydrobiologia* 390, 171–217.
- Vaught, K. C. (1989). *A classification of the living Mollusca*. Melbourne, Florida: American Malacologists Inc.
- Vermeij, G. J. (1993). *A natural history of shells*. Princeton: Princeton University Press.
- Vermeij, G. J. & A. P. Covich (1978). Coevolution of freshwater gastropods and their predators. *American Naturalist* 112, 833–843.
- von Oheimb, P. V., C. Albrecht, F. Riedel, U. Bössneck, H. Zhang & T. Wilke (2013). Testing the role of the Himalaya Mountains as a dispersal barrier in freshwater gastropods (*Gyraulus* spp.). *Biological Journal of the Linnean Society* 109(3), 526–534.

Literaturverzeichnis

- von Rintelen, T. & M. Glaubrecht (2005). Anatomy of an adaptive radiation: a unique reproductive strategy in the endemic freshwater gastropod *Tylomelania* (Cerithioidea: Pachychilidae) on Sulawesi, Indonesia and its biogeographical implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 85(4), 513–542.
- von Rintelen, T., B. Stelbrink, R. M. Marwoto & M. Glaubrecht (2014). A Snail Perspective on the Biogeography of Sulawesi, Indonesia: Origin and Intra-Island Dispersal of the Viviparous Freshwater Gastropod *Tylomelania*. *PLoS one* 9(6), e98917.
- von Rintelen, T., K. von Rintelen, M. Glaubrecht, C. D. Schubart & F. Herder (2011). Aquatic biodiversity hotspots in Wallacea: the species flocks in the ancient lakes of Sulawesi, Indonesia. *Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia*, 290–315.
- von Rintelen, T., A. B. Wilson, A. Meyer & M. Glaubrecht (2004). Escalation and trophic specialization drive adaptive radiation of viviparous freshwater gastropods in the ancient lakes on Sulawesi, Indonesia. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, 2541–2549.
- Vonnemann, V., M. Schrödl, A. Klussmann-Kolb & H. Wägele (2005). Reconstruction of the phylogeny of the Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) by means of 18S and 28S rRNA gene sequences. *Journal of Molluscan Studies* 71, 113–125.
- Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals*. New York: Harper & Brothers.
- Wallace, A. R. (1910). *The world of life*. London: Chapman & Hall.
- Wenz, W. & O. H. Schindewolf (1938). Gastropoda. Allgemeiner Teil und Prosobranchia. In *Handbuch der Paläozoologie*, S. 1–1639. Berlin: Borntraeger.
- Wesselingh, F. P., G. C. Cadée & W. Renema (1999). Flying high: on the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. *Geologie en Mijnbouw* 78, 165–174.
- West, K. & A. Cohen (1996). Shell microstructure of gastropods from Lake Tanganyika, Africa: adaptation, convergent evolution, and escalation. *Evolution*, 672–681.
- West, K., A. S. Cohen & M. Baron (1991). Morphology and behavior of crabs and gastropods from Lake Tanganyika, Africa: implications for lacustrine predator-prey coevolution. *Evolution* 45, 589–607.
- Westerlund, C. A. (1892). *Fundamenta Malacologia*. Lund: H. U. Ohlsson.
- Whitmore, T. C. (1981). *Wallace's line and plate tectonics*. Oxford: Clarendon Press.
- Whitmore, T. C. (1987). *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Oxford: Clarendon Press.
- Whitten, A. J., M. Mustafa & G. S. Henderson (2002). *The ecology of Sulawesi*. Singapore: Periplus.
- Wilke, T., R. Schultheiß & C. Albrecht (2009). As time goes by: a simple fool's guide to molecular clock approaches in invertebrates. *American Malacological Bulletin* 27, 25–45.
- Williams, S. E., E. E. Bolitho & S. Fox (2003). Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 1887–1892.
- Williams, S. E., Y. M. Williams, J. Vanderwal, J. L. Isaac, L. P. Shoo & C. N. Johnson (2009). Ecological specialization and population size in a biodiversity hotspot: How rare species avoid extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(Supplement 2), 19737–19741.
- Williams, S. T., D. G. Reid & D. T. Littlewood (2003). A molecular phylogeny of the Littorininae (Gastropoda: Littorinidae): unequal evolutionary rates, morphological parallelism, and biogeography of the Southern Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28, 60–86.
- Willmann, R. (1985). Responses of the plio-pleistocene freshwater gastropods of Kos (Greece, Aegean sea) to environmental changes. *Lecture Notes in Earth Sciences* 1, 295–321.
- Wilson, M. & M. Daly (2004). Do pretty women inspire men to discount the future? *Proceedings of the Royal Society of London B* 271 (Suppl), S177–S179.
- Wilson, M. E. J. & B. R. Rosen (1998). Implications of paucity of corals in the Paleogene of SE Asia: plate tectonics or Centre of Origin? In R. Hall & J. D. Holloway (Hrsgg.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*, S. 165–195. Leiden: Backhuys Publishers.

- Winnepenninckx, B., T. Backeljau & R. De Wachter (1993). Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. *Trends in Genetics* 9(12), 407.
- Wolfe, J. A., D. M. Hopkins & E. B. Leopold (1966). *Tertiary stratigraphy and paleobotany of the Cook Inlet region, Alaska*. US Government Printing Office.
- Wollscheid, E. & H. Wägele (1999). Initial results on the molecular phylogeny of the Nudibranchia (Gastropoda, Opisthobranchia) based on 18S rDNA data. *Molecular phylogenetics and evolution* 13(2), 215–226.
- Wollscheid-Lengeling, E., J. Boore, W. Brown & H. Wägele (2001). The phylogeny of Nudibranchia (Opisthobranchia, Gastropoda, Mollusca) reconstructed by three molecular markers. *Organisms, Diversity & Evolution* 1, 241–256.
- Woodruff, D. S. (2003). Neogene marine transgressions, palaeogeography and biogeographic transitions on the Thai-Malay Peninsula. *Journal of Biogeography* 30, 551–567.
- Xia, X. & P. Lemey (2009). Assessing substitution saturation with DAMBE. In P. Lemey, M. Salemi, & A.-M. Vandamme (Hrsgg.), *The phylogenetic handbook: a practical approach to DNA and protein phylogeny*, S. 615–630. Cambridge: Cambridge University Press.
- Xia, X. & Z. Xie (2001). DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *Journal of Heredity* 92, 371–373.
- Xia, X., Z. Xie, M. Salemi, L. Chen & Y. Wang (2003). An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26, 1–7.
- Yen, T. C. (1939). Die chinesischen Land- und Süßwasser-Gastropoden des Natur-Museums Senckenberg. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 444, 1–233.
- Yen, T. C. (1943). A preliminary revision of the recent species of Chinese Viviparidae. *Nautilus* 56(4), 124–130.
- Yen, T.-C. (1950). Fresh-water mollusks of Cretaceous age from Montana and Wyoming. *Geological Survey Professional Paper* 233-A, 1–20.
- Zhou, Y.-C. (1996). Morphological studies on the reproductive organs and spermatozoa of *Rivularia auriculata* Martens (Gastropoda). *Acta Zoologica Sinica* 42(4), 349–355.
- Zilch, A. (1955). Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 14: Mollusca, Viviparidae. *Archiv für Molluskenkunde* 84, 45–86.
- Zuckerkindl, E., L. Pauling, V. Bryson & H. J. Vogel (1965). Evolutionary divergence and convergence in proteins. In *Evolving Genes and Proteins*, S. 97–166. New York: Academic Press.

Abbildungsverzeichnis

1.1	Verbreitungsgebiete der Viviparidae.	5
1.2	Asiatisch-australisches Zentrum der Vivipariden-Diversität.	6
1.3	Einteilung in Unterfamilien aufgrund von Unterschieden in den Fortpflanzungsorganen (Männchen).	9
3.1	Streudiagramme von Substitutionen versus genetischer Distanz von COI.	29
3.2	Bayesian Inference-Phylogramme der Einzelgen-Datensätze.	30
3.3	Bayesian Inference-Phylogramm des kombinierten Datensatzes (COI, 28S, H3).	32
3.4	Molekulare Uhr-Analyse A.	34
3.5	Ancestral State-Rekonstruktion auf Grundlage der BEAST-Analyse A.	39
3.6	BI-Topologie mit Ancestral State-Rekonstruktionen (MP).	42
3.7	<i>Margarya melanioides</i> , Schalen.	44
3.8	<i>Margarya melanioides</i> , Embryonen.	45
3.9	<i>Margarya melanioides</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	46
3.10	<i>Margarya melanioides</i> , Radula.	47
3.11	<i>Margarya melanioides</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	48
3.12	<i>Margarya melanioides</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	49
3.13	<i>Margarya melanioides</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	50
3.14	<i>Margarya melanioides</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	51
3.15	<i>Margarya mansuyi</i> , Schalen.	52
3.16	<i>Margarya mansuyi</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	53
3.17	<i>Margarya mansuyi</i> , Radula.	54
3.18	<i>Margarya mansuyi</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	55
3.19	<i>Margarya mansuyi</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	56
3.20	<i>Margarya mansuyi</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	57
3.21	<i>Celetaia persculpta</i> , Schalen.	59
3.22	<i>Celetaia persculpta</i> , Embryonen.	60
3.23	<i>Celetaia persculpta</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	61
3.24	<i>Celetaia persculpta</i> , Radula.	62
3.25	<i>Celetaia persculpta</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	63
3.26	<i>Celetaia persculpta</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	64
3.27	<i>Celetaia persculpta</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	65
3.28	<i>Celetaia persculpta</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	66
3.29	<i>Mekongia rattei</i> , Schalen.	67
3.30	<i>Mekongia rattei</i> , Embryonen.	68
3.31	<i>Mekongia rattei</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	69
3.32	<i>Mekongia rattei</i> , Radula.	70
3.33	<i>Mekongia rattei</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	71
3.34	<i>Mekongia rattei</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	72
3.35	<i>Mekongia rattei</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	73
3.36	<i>Mekongia rattei</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	74
3.37	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Schalen.	75
3.38	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	76
3.39	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Radula.	77
3.40	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	78
3.41	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	79
3.42	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	80
3.43	<i>Cipangopaludina chinensis</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	81
3.44	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Schalen.	83
3.45	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Embryonen.	84
3.46	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	85
3.47	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Radula.	86
3.48	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	87
3.49	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	88
3.50	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	89
3.51	<i>Cipangopaludina wisseli</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	90
3.52	<i>Sinotaia quadrata</i> , Embryonen.	92
3.53	<i>Sinotaia quadrata</i> , Schalen.	93

Abbildungsverzeichnis

3.54	<i>Sinotaia quadrata</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	94
3.55	<i>Sinotaia quadrata</i> , Radula.	95
3.56	<i>Sinotaia quadrata</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	96
3.57	<i>Sinotaia quadrata</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	97
3.58	<i>Sinotaia quadrata</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	98
3.59	<i>Sinotaia quadrata</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	99
3.60	<i>Angulyagra costata</i> , Schalen.	101
3.61	<i>Angulyagra costata</i> , Embryonen.	102
3.62	<i>Angulyagra costata</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. "Cephalic Haemocoel".	103
3.63	<i>Angulyagra costata</i> , Radula.	104
3.64	<i>Angulyagra costata</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	105
3.65	<i>Angulyagra costata</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	106
3.66	<i>Angulyagra costata</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	107
3.67	<i>Angulyagra costata</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	108
3.68	<i>Rivularia auriculata</i> , Schalen.	110
3.69	<i>Rivularia auriculata</i> , Embryonen.	110
3.70	<i>Rivularia auriculata</i> , Anatomie A. Weichkörper, B. Cephalic Haemocoel.	111
3.71	<i>Rivularia auriculata</i> , Radula.	113
3.72	<i>Rivularia auriculata</i> , Anatomie A. Buccalapparat Übersicht, B. Buccalapparat geöffnet.	114
3.73	<i>Rivularia auriculata</i> , Anatomie A. Magen, B. Circumösophagealer Nervenring.	115
3.74	<i>Rivularia auriculata</i> , Anatomie männliche Reproduktionsorgane.	116
3.75	<i>Rivularia auriculata</i> , Anatomie weibliche Reproduktionsorgane.	117
3.76	Merkmalsanalysen.	123
1	Molekulare Uhr-Analyse B.	167
2	Molekulare Uhr-Analyse C.	168
3	Molekulare Uhr-Analyse D.	169
4	<i>Sinotaia quadrata</i> , Embryonen.	170
5	<i>Sinotaia quadrata</i> , Radula.	171
6	Bayesian Inference-Phylogramm der morphologisch untersuchten Arten.	172
7	Strikter Konsensus-Baum der MP-Analyse erstellt aus morphologischen Merkmalen.	173

Tabellenverzeichnis

1.1	Typus-Arten der Vivipariden-Gattungen.	11
2.1	Primer für molekulare Analysen.	18
2.2	PCR-Bedingungen.	18
2.3	Parameter für molekulare Analysen.	20
2.4	Fossile Vivipariden (Kalibrierungspunkte).	21
3.1	Vergleich der BEAST-Analysen A bis D.	35
3.2	Merkmalszustände der Haplotypen des Drei-Gen-Datensatzes.	40
3.3	Zahnformeln der anatomisch untersuchten Vivipariden.	118
3.4	Matrix der Merkmalsausprägungen (Anatomie).	122
4.1	Fossile Vivipariden.	137
1	Verwendetes Probenmaterial.	153

Selbständigkeitserklärung

Ich erkläre, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel angefertigt habe.

Hannover, den 21.10.2014

Romy Richter