

Phylogenie hydrothermaler „Archaeogastropoden“ der Tiefsee - morphologische und molekulare Untersuchungen

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Kirstin Schwarzpaul

aus Bremerhaven

Marburg/Lahn 2002

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg als Dissertation
am 1.1.2003 angenommen.

Erstgutachter: HD Dr. L. A. Beck

Zweitgutachter: Prof. Dr. H.-W. Bohle

Tag der mündlichen Prüfung am 22.1.2003.

Inhaltsverzeichnis

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG	1
1.1	Fragestellungen.....	6
2	MATERIAL.....	7
3	METHODEN	14
3.1	Morphologische Methoden.....	14
3.2	Erläuterung morphologischer Merkmale	15
3.2.1	Schalenmorphologie.....	15
3.2.2	Weichkörpermorphologie.....	16
3.2.3	Radulamerkmale	17
3.3	Molekulare Methoden.....	18
3.3.1	DNA-Extraktion.....	18
3.3.2	Amplifikation	19
3.3.3	Klonierung in <i>E. coli</i>	21
3.3.4	Isolierung von Plasmid-DNA.....	21
3.3.5	Sequenzierung von klonierten 18S rDNA-Abschnitten	22
3.4	Datenanalyse	22
3.4.1	Analyse morphologischer Daten.....	22
3.4.2	Analyse der 18S rDNA-Sequenzen	23
3.4.3	Maximum Parsimony	24
3.4.4	Maximum Likelihood.....	25
3.4.5	Neighbour Joining.....	26
4	ERGEBNISSE.....	27
4.1	Codierung morphologischer Merkmale.....	27
4.1.1	Schalenform	27
4.1.2	Anzahl der Teleoconchwindungen	28
4.1.3	Lage des Apex: anterior-posterior	28
4.1.4	Lage des Apex: rechts-links	28
4.1.5	Septum im Schaleninnern	29
4.1.6	Schalenschlitz.....	29
4.1.7	Kopftentakel.....	29
4.1.8	Augen	30

4.1.9 Schnauzenform	30
4.1.10 Halslänge.....	30
4.1.11 Kieferanzahl.....	31
4.1.12 Schalenmuskelform.....	31
4.1.13 Mantelrandstruktur.....	31
4.1.14 Epipodium.....	32
4.1.15 Epipodialtentakel	32
4.1.16 Operculum	32
4.1.17 Nierenanzahl	33
4.1.18 Verlauf des Rektums	33
4.1.19 Herz	33
4.1.20 Kiementyp.....	33
4.1.21 Kiemenanzahl.....	34
4.1.22 Radulatyp	34
4.1.23 Die hypothetische Ahnenform („ancestor“) beider Radulatypen.....	34
4.1.24 Codierung docoglosser Radulamerkmale	35
4.1.25 Codierung rhipidoglosser Radulamerkmale	36
4.2 Charakterisierung der untersuchten Familien.....	37
4.2.1 Charakterisierung der Acmaeidae (Tafel 1, 17).....	37
4.2.2 Charakterisierung der Neolepetopsidae (Tafel 2-3, 17)	38
4.2.3 Charakterisierung der Phenacolepadidae (Tafel 4, 18).....	39
4.2.4 Charakterisierung der Pyropeltidae (Tafel 5, 19).....	40
4.2.5 Charakterisierung der Cyathermiidae (Tafel 6, 19)	40
4.2.6 Charakterisierung der Neomphalidae (Tafel 6-8, 19-20)	41
4.2.7 Charakterisierung der Peltospiridae (Tafel 8-11, 20-22)	41
4.2.8 Charakterisierung der Clypeosectidae (Tafel 12, 23).....	42
4.2.9 Charakterisierung der Fissurellidae (Tafel 12, 23)	43
4.2.10 Charakterisierung der Gorgoleptidae (Tafel 13, 24).....	43
4.2.11 Charakterisierung der Lepetodrilidae (Tafel 13-14, 24-25).....	44
4.2.12 Charakterisierung der Scissurellidae (Tafel 15, 25)	44
4.2.13 Charakterisierung der Trochidae (Tafel 15, 25).....	45
4.3 Stammbaumentwürfe auf Basis morphologischer Daten.....	46
4.3.1 Analyse I.....	46
4.3.2 Analyse II.....	48
4.3.3 Analyse III.....	49

4.3.4	Analyse IV	50
4.3.5	Zusammenfassung der Ergebnisse auf Basis morphologischer Daten	52
4.4	Stammbaumentwürfe auf Basis von 18S rDNA-Daten	53
4.4.1	Analyse A	53
4.4.1.1	MP-Analyse	53
4.4.1.2	ML-Analyse	55
4.4.1.3	NJ-Analyse	56
4.4.2	Analyse B	57
4.4.2.1	MP-Analyse	57
4.4.2.2	ML-Analyse	59
4.4.2.3	NJ-Analyse	60
4.4.3	Analyse C	60
4.4.3.1	MP-Analyse	61
4.4.3.2	ML-Analyse	62
4.4.3.3	NJ-Analyse	63
4.4.4	Zusammenfassung der Ergebnisse auf Basis von 18S rDNA-Daten	64
5	DISKUSSION	65
5.1	Methodendiskussion	65
5.1.1	Morphologische Merkmale und ihre Auswahl	65
5.1.1.1	Schalenmerkmale	66
5.1.1.2	Weichkörpermerkmale	67
5.1.1.3	Radulamerkmale	69
5.1.2	Molekulare Methoden	70
5.1.2.1	DNA-Extraktion und PCR	70
5.1.2.2	Klonierung und Sequenzierung	71
5.1.2.3	Alignierung	72
5.1.3	Phylogenetische Analyse	72
5.1.3.1	Phylogenetische Analyse morphologischer Daten	73
5.1.3.2	Phylogenetische Analyse molekularer Daten	74
5.1.3.3	Analyseverfahren	75
5.1.3.4	Bewertung phylogenetischer Analysen	76
5.2	Diskussion der Stammbaumentwürfe	77
5.2.1	Stammbaumentwürfe auf Basis morphologischer Daten	77
5.2.2	Stammbaumentwürfe auf Basis von 18S rDNA-Daten	80

5.3	Zur Systematik einzelner Familien.....	83
5.3.1	Systematik der Acmaeidae.....	83
5.3.2	Systematik der Neolepetopsidae.....	84
5.3.3	Systematik der Phenacolepadidae.....	85
5.3.4	Systematik der Pyropeltidae.....	85
5.3.5	Systematik der Cyathermiidae.....	86
5.3.6	Systematik der Neomphalidae.....	86
5.3.7	Systematik der Peltospiridae.....	87
5.3.8	Systematik der Clypeosectidae und Fissurellidae.....	87
5.3.9	Systematik der Gorgoleptidae und Lepetodrilidae.....	88
5.3.10	Systematik der Scissurellidae.....	88
5.4	Biogeographie hydrothermaler „Archaeogastropoden“	89
6	SCHLUSSFOLGERUNGEN.....	94
6.1	Neuer Klassifikationsvorschlag.....	95
7	ZUSAMMENFASSUNG	97
8	LITERATUR	99
 FOTOTAFELN		
 ANHANG I		
 ANHANG II		
 ANHANG III		
 DANKSAGUNG		

Disclaimer: All new names and nomenclatural acts published in this work are disclaimed for nomenclatural purposes.

Abkürzungen

A	Atlantik
Amp	Ampicillin
bp	Basenpaare
BPB	Bromphenolblau
CI	Consistency Index = Konsistenz-Index
dNTP	Desoxynukleotidgemisch (dATP, dCTP, dGTP, dTTP)
DTT	Dithiothreitol
EDTA	Ethylendiamintetraacetat
FMNH	Field Museum of Natural History (Chicago)
G	Gamma-Verteilung
GKG	„box corer“
GTV	TV-Greifer
GTVA	TV-Greifer
I	Wert der invariablen Positionen
ICZN	Internationale Kommission für zoologische Nomenklatur
K80	Evolutionsmodell nach Kimura 1980
LB	Nährmedium nach Luria Bertani
LRT	Likelihood Ratio Test
ML	Maximum Likelihood
MP	Maximum Parsimony
NCBI	National Center for Biotechnology Information
NJ	Neighbour Joining
O	Ostpazifik
PCR	Polymerase Chain Reaction
RC	Rescaled Consistency Index = berichtigter Konsistenz-Index
REM	Rasterelektronenmikroskop
RI	Retention Index = Retentions-Index
SMF	Senckenbergmuseum Frankfurt
TBE	Tris-Borsäure EDTA Puffer
TrNef	Evolutionsmodell nach Tamura & Nei 1983, mit „equal base frequencies“
W	Westpazifik
x-Gal	5-Brom-4-chlor-3-indolyl-b-D-galactopyranosid
ZSM	Zoologische Sammlung Marburg

1 Einleitung

Im Jahre 1929 veröffentlichte THIELE eine Klassifikation streptoneurer Gastropoden, in der er die drei Taxa Archaeo-, Meso- und Neogastropoden einführte. Viele Jahre lang war diese Einteilung mit kleineren Abwandlungen (WENZ 1938, MOORE 1960, FRETTER & GRAHAM 1962) allgemein akzeptiert. Außer einigen Paläontologen, die kritisierten, dass die oben genannte Einteilung einzig auf dem Wissen über rezente Arten basiere (COX & KNIGHT 1960), hielten zuerst nur wenige Autoren wie GOLIKOV & STAROBOGATOV (1975) eine Neuordnung der Gastropoden für erforderlich. Speziell die Archaeogastropoden waren durch THIELE (1929) nach kladistischen Gesichtspunkten (HENNIG 1950) nur schwach als Gruppe definiert, so dass GOLIKOV & STAROBOGATOV (1975) diese eliminierten und ihre Taxa in mehrere Unterklassen aufteilten. Diese Neuordnung fand unter Malakologen allerdings nur geringe Akzeptanz.

In den Jahren nach 1977 wurde aber im Zuge der Entdeckung der Fauna hydrothermaler Tiefseequellen deutlich (LONSDALE 1977), dass bisherige Annahmen über die Evolution von Gastropoden gründlich zu überdenken sind. Die erste beschriebene Art der Gastropoden von hydrothermalen Quellen (*Neomphalus fretterae* MCLEAN, 1981) zeigt eine überraschende Kombination aus ursprünglichen Archaeo- und abgeleiteten Mesogastropodenmerkmalen (MCLEAN 1981, FRETTER et al. 1981). Außerdem wird für die an hydrothermalen Quellen endemische Familie Neolepetopsidae aufgrund ihrer Radulamerkmale eine phylogentische Position zwischen doco- und rhipidoglossen Formen vermutet. Um solche grundlegenden Diskrepanzen zu den bisherigen Vorstellungen zur Gastropodenevolution zu verstehen, ist es unerlässlich, den außergewöhnlichen Lebensraum heiße Tiefseequellen in seinem Kontext zur normalen Tiefseefauna zu verstehen.

Hydrothermale Quellen kommen überall dort in der Tiefsee vor, wo kaltes Meerwasser in Risse und Klüfte des Ozeanbodens dringt, durch darunter liegende Magmakammern erhitzt wird und unter hohem Druck und mit einer Temperatur von etwa 350°C wieder an den Ozeanboden gelangt (EDMOND & VAN DAMM 1987). Dieser Vorgang findet an den etwa 65000 bis 75000 km langen mittelozeanischen Spreizungsrücken und Subduktionszonen der Erdkruste in einer Meerestiefe von 1500 bis 3800 m statt. Das ausströmende Thermalwasser enthält vor allem H₂S, CH₄, CO₂, Mn²⁺, Fe²⁺, H₂, Schwermetalle, Buntmetalle und H⁺, aus denen bei Kontakt mit dem 2-3°C kalten umgebenden Meerwasser hauptsächlich Eisensulfid, Kalziumsulfat bzw. Eisenhydroxid und Manganoxid entstehen (TUNNICLIFFE & JUNIPER 1990). Durch Ablagerungen dieser Materialien bilden sich an den einzelnen Quellen

schornsteinähnliche Schlote, wobei ausfallendes Eisensulfid die austretende Flüssigkeit schwarz färbt. Daher werden hydrothermale Quellen oft auch als „Schwarze Raucher“ bzw. „black smokers“ bezeichnet. Je nach geologischem Untergrund und somit unterschiedlicher Zusammensetzung des Thermalwassers kommen aber auch sogenannte „Weiße Raucher“ vor, deren Färbung durch Kalziumsulfat verursacht wird.

Ein weiteres Ökosystem, dass dem der hydrothermalen Quellen sehr ähnelt, sind die sogenannten „cold seeps“. Hierbei handelt es sich um Bereiche des Ozeanbodens, an denen sulfid- und methanreiche Fluide austreten, die im Gegensatz zu hydrothermalen Quellen allerdings keine erhöhten Temperaturen zeigen.

Weit über 100 solcher hydrothermalen Systeme sind bis jetzt am Ostpazifischen und Mittelatlantischen Rücken (VAN DOVER 1995), im Westpazifik (TUFAR 1990, HESSLER & LONSDALE 1991, DESBRUYÈRES et al. 1994, GALKIN 1997) und neuerdings auch im Indischen Ozean (HASHIMOTO et al. 2001, VAN DOVER et al. 2001) gefunden worden (Abbildung 22).

An den in unregelmäßigen Abständen (ca. 10 bis 100 Jahre) versiegenden hydrothermalen Quellen konnte sich eine vielfältige Fauna entwickeln. Dieses erscheint um so erstaunlicher, als dass die autökologischen Bedingungen dort auf den ersten Blick sehr lebensfeindlich wirken. Es herrscht dort ein niedriger pH-Wert (2,8-4,0), ein hoher Salzgehalt (10-70‰), eine Wassertemperatur zwischen 2° bis zu 400°C, ein Druck von 150 bis 300 bar und eine hohe Konzentration von H₂S (2,1-8,4 mmol/kg) (KELLEY et al. 2001). Aber gerade der hohe Gehalt an Schwefelwasserstoff ist die Basis dieses Ökosystems, da dieser von meso- und hyperthermophilen chemoautotrophen Bakterien zur Oxidation genutzt wird (JANNASCH 1994). Die Bakterien können in der Umgebung der Quellaustritte (bis ca. 30°C), aber auch in höheren Temperaturbereichen eine extrem hohe Dichte erreichen und bilden damit die Primärproduzenten der „Oasen der Tiefsee“ (STETTER 1985). Diesen Namen tragen hydrothermale Quellen, da sich an ihnen eine Fauna entwickeln konnte, die sich vollkommen vom Epibenthos der schwachbesiedelten umgebenden Tiefsee unterscheidet. Als ein Grund des Faunenreichtums gelten Symbiosen mit schwefel- und methanoxidierenden Bakterien, welche bei Taxa der dominierenden Formen des Makrozoobenthos (Pogonophora, Polychaeta, Crustacea, Bivalvia und Gastropoda) vorkommen (TUNNICLIFFE et al. 1998, VAN DOVER 2002).

Seit 1977 wurden ca. 440 Arten aus allen Tierstämmen an hydrothermalen Quellen neu beschrieben, von denen ein großer Teil endemisch ist (TUNNICLIFFE et al. 1998). Der Endemismus ist durch die extremen Bedingungen des hydrothermalen Lebensraumes bedingt, der komplexe Anpassungen erfordert (TUNNICLIFFE 1988, BECK 1994). Überraschen-

derweise zeigen Gastropoden mit 86% einen besonders hohen Grad an Endemismus (TUNNICLIFFE et al. 1998).

Bis zum Abschluss dieser Arbeit sind über 90 hauptsächlich napfförmige oder helicoide Archaeogastropoden hydrothermalen Systeme beschrieben worden (BECK 1992a, b, 1993, 1996, 2002, im Druck, HICKMAN 1984a, MCLEAN 1981, 1985, 1988, 1989a, b, 1990a, b, 1992, 1993, MCLEAN & HASZPRUNAR 1987, OKUTANI et al. 1989, 1993, WARÉN & BOUCHET 1989, 1993, 2001). Diese leben bis in eine Tiefe von ca. 3800 m entweder auf Schalen von Muscheln (*Bathymodiolus*, *Calyptogena*), anderen Schnecken (*Ifremeria nautilei*), auf Röhren von *Riftia* und *Alvinella* oder direkt auf dem Gestein inaktiver „black smoker“. Vertreter der Archaeogastropoden bilden an manchen Quellen die häufigsten Arten (TSURUMI & TUNNICLIFFE 2001) und gehören somit trotz ihrer geringen Größe (2-14 mm) zu einem wichtigen Bestandteil der hydrothermalen Fauna. Trotzdem ist aber bisher - von einigen Hypothesen (s.u.) dazu einmal abgesehen - wenig über ihre Evolution bekannt und ihre systematische Position innerhalb der Gastropoden nicht zufriedenstellend geklärt.

Da *Neomphalus fretterae* kein Einzelfall war, sondern eine ganze Reihe der oben erwähnten neu beschriebenen Arten Merkmale besitzen, die nicht in das bestehende Archaeogastropodenkonzept passen, wird die Para- oder Polyphylie dieses Taxons von mehreren Autoren diskutiert (HICKMAN 1988, HASZPRUNAR 1988a, b, 1993, PONDER & LINDBERG 1996, 1997). Aufgrund dieser Tatsache wird ihre Bezeichnung mit Anführungszeichen versehen („Archaeogastropoda“). Im Folgenden werden die „Archaeogastropoda“ als Gruppe aus 13 an hydrothermalen Quellen vertretenen Familien der Acmaeidae, Neolepetopsidae, Phenacolepadidae, Pyropeltidae, Cyathermiidae, Neomphalidae, Peltospiridae, Gorgoleptidae, Lepetodrilidae, Clypeosectidae, Fissurellidae, Scissurellidae und Trochidae angesehen (siehe Tabelle 1). Von diesen Familien sind die Neolepetopsidae, Pyropeltidae, Cyathermiidae, Neomphalidae, Peltospiridae, Gorgoleptidae, Lepetodrilidae und Clypeosectidae für hydrothermale Systeme endemisch. Morphologische Merkmale weiterer "Archaeogastropoden"-Familien, vor allem des Litorals und Bathyals (Pateliidae, Pleurotomariidae, Haliotidae, Skeneidae, Neritidae) können aus Kapazitätsgründen hier nicht behandelt werden.

Einige der oben erwähnten Artbeschreibungen enthalten Überlegungen zur Phylogenie der beschriebenen Taxa, deren vorläufiger Charakter aber von den Autoren selbst betont wird. WARÉN & BOUCHET (1993, 1998, 2001) benutzen die Peltospiridae bewusst als Sammelgruppe jener Arten, deren Zuordnung zu anderen Taxa nicht möglich ist. Und auch bei Untersuchungen zur Phylogenie aller Gastropoden spielen die hydrothermalen „Archaeogastropoden“ immer eine untergeordnete oder gar keine Rolle.

HASZPRUNARS (1988a, b) Untersuchungen zur Phylogenie der Gastropoden sind zwar eine Fundgrube für mögliche Evolutionslinien einzelner Merkmale, beinhalten aber keine im wirklichen Sinn kladistische Analyse. Erst 1996 veröffentlichten PONDER & LINDBERG eine Arbeit zur Phylogenie der Gastropoden, die auf einem vorläufigen Datensatz morphologischer Merkmale basiert und nach dem „Kriterium der Sparsamkeit“ (siehe 3.4.3) erstellt worden ist. Leider haben die Autoren zwei Familien hydrothermaler „Archaeogastropoden“, die Neomphalidae und Peltospiridae, gemeinsam als „hot vent taxa“ bearbeitet und weitere hydrothermale Familien unberücksichtigt gelassen. Als dann 1997 von ihnen die auf den kompletten morphologischen Daten von 35 Gastropodentaxa basierende phylogenetische Analyse erschien, beinhaltete diese zwar die Neomphalidae, Peltospiridae und Lepetodrilidae, aber da sie nur die Merkmale einer Art für die heterogene Familie der Neomphalidae heranzogen, konnte damit die Phylogenie in diesem Bereich nicht zufriedenstellend gelöst werden (Stammbaumhypothesen siehe Abbildung 1).

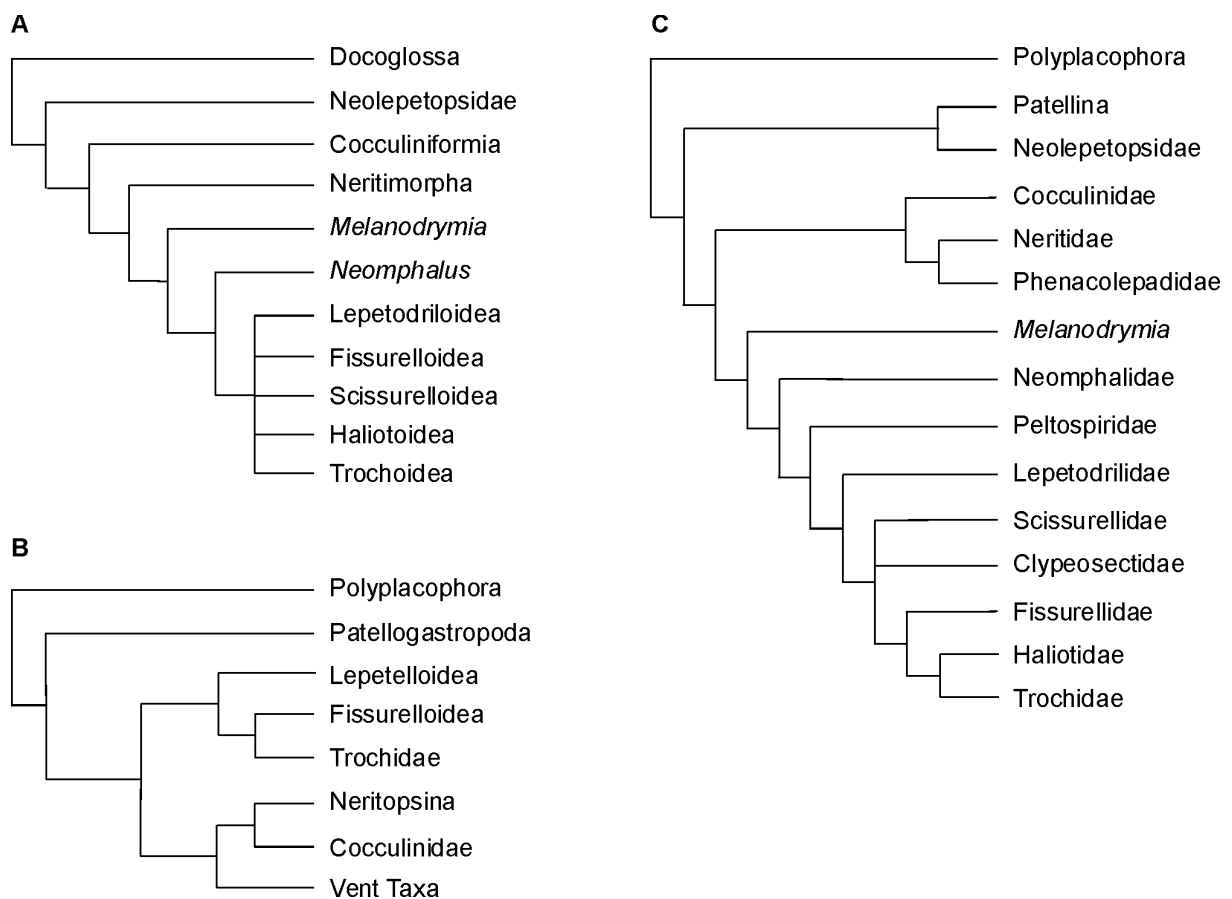


Abbildung 1: Stammbaumhypothesen verschiedener Autoren zu den "Archaeogastropoda", A) nach HASZPRUNAR 1988b: 424, B) nach PONDER & LINDBERG 1996: 147, C) nach PONDER & LINDBERG 1997: 185. Anmerkung: Es sind nur diejenigen Taxa abgebildet, die in dieser Arbeit berücksichtigt werden.

Auch Arbeiten anderer Autoren blieben hinsichtlich der hydrothermalen Taxa unvollständig, da z.B. v. SALVINI-PLAWEN & STEINER (1996) in ihrer Arbeit zur Phylogenie der Mollusken die Peltospiridae ausklammerten und SASAKI (1998) in seiner Arbeit über die Phylogenie der „Archaeogastropoden“ nur eine hydrothermale Art berücksichtigt.

LINDBERG & PONDER (2001) veröffentlichten, aufbauend auf ihrer phylogenetischen Analyse von 1997 eine Zusammenstellung neuer Ideen zur Gastropodenphylogenie mit Schwerpunkt auf den Mantelhöhlenmerkmalen. Sie favorisierten eine Umbenennung der ehemaligen „Archaeogastropoda“ zu Vetigastropoda (v. SALVINI-PLAWEN 1980), doch sahen auch sie die Schwierigkeit, dass die hydrothermalen Taxa der Neomphaloidea nach ihren und TILLIERS et al. (1994) Ergebnissen unabhängig von den Vetigastropoden sind. Die neuesten Überlegungen zur Klassifikation der „Archaeogastropoda“ haben WARÉN & BOUCHET (2001) zusammen mit zahlreichen Neubeschreibungen hydrothermaler Gastropoden vorgelegt. Ohne Begründung durch eine kladistische Analyse teilen sie die ehemaligen „Archaeogastropoda“ in fünf Unterklassen auf (siehe Tabelle 1). Da einige der Einteilungen nur anhand eines Merkmals vorgenommen wurden, muss ihre Gültigkeit überprüft werden.

Zusätzlich zu morphologisch-anatomischen Ergebnissen haben im Laufe der letzten Jahre genetische Untersuchungen an Gastropoden hydrothermaler Quellen neue Daten geliefert. So untersuchten MCARTHUR & KOOP (1999) die Phylogenie einiger hydrothermaler Gastropoden auf der Basis von 28S rDNA-Daten. HARASEWYCH & MCARTHUR (2000) analysierten die Phylogenie der Patellogastropoden, einer Untergruppierung der „Archaeogastropoden“, mit Hilfe eines Fragments der 18S rDNA und untersuchten dabei auch zwei der 14 hydrothermalen Patellogastropoden. COLGAN et al. (2000) sequenzierten Teile der 28S rDNA und des Histons H3 und versuchten damit die Evolution der Gastropoden nachzuvollziehen. Da sie aber nur zwei hydrothermale Arten berücksichtigten, bleiben viele Fragen offen. Weitere molekulare Arbeiten zur Phylogenie der Gastropoden (WINNEPENNINCKX et al. 1996, 1998, YOON & KIM 2000) enthalten überhaupt keine Taxa hydrothermaler Quellen.

Um die Lücken bisheriger Untersuchungen zur Phylogenie hydrothermaler „Archaeogastropoden“ zu schließen, wird in der vorliegenden Arbeit versucht, eine möglichst große Datenmatrix aus morphologischen Daten aller bis jetzt bekannten hydrothermalen „Archaeogastropoden“ zu erstellen. Diese setzt sich aus selbsterhobenen und literaturbasierten Daten zusammen und dient als Grundlage für eine computergestützte, kladistische Analyse mit dem Programm PAUP*. Dabei kann teilweise auf Erfahrungen von kladistischen Analysen auf Basis morphologischer Merkmale aus Diplomarbeiten zu den Lepetodrilioidea (SOBJINSKI

1995), Neomphalidae und einzelnen Taxa der Peltospiridae (SCHWARZPAUL 1998) und den Clypeosectidae (ERBE 2001) zurückgegriffen werden.

Zur umfassenden Bearbeitung der hydrothermalen „Archaeogastropoden“ werden zusätzlich zu den morphologischen Daten Abschnitte der 18S rDNA von ausgewählten Arten sequenziert und auf Basis dieser Sequenzen Stammbaumentwürfe erstellt.

Anhand der morphologischen und molekularen Stammbaumentwürfe wird daran anschließend versucht die Evolution hydrothermaler „Archaeogastropoden“ nachzuvollziehen und unter Nutzung von Daten ihrer Verbreitung Aussagen zu Ausbreitungsmustern zu machen. Diese Daten sollen einen Teil zum Verständnis der Evolution an hydrothermalen Systemen betragen und helfen Hypothesen zu biogeographischen Mustern zu überprüfen (VAN DOVER 2002).

Im Detail ergaben sich für die vorliegende Arbeit folgende Fragestellungen:

1.1 Fragestellungen

- Ergibt sich durch die phylogenetische Analyse der hydrothermalen „Archaeogastropoden“ eine Neuklassifikation der einbezogenen Gruppen?
- Kann die Klassifikation von WARÉN & BOUCHET (2001) phylogenetisch begründet werden?
- Sind die Neolepetopsidae eine Übergangsform zwischen den Doco- und Rhipidoglossa?
- Sind die Neomphaloidea und Peltospiroidea monophyletische Gruppen, obwohl sie Arten mit napfförmiger und gewundener Schale beinhalten?
- Ist eine Neuklassifikation der Sammelgruppe Peltospiridae, in „napfförmige Peltospiridae“ und „gewundene Peltospiridae“ möglich (Hypothese aus SCHWARZPAUL 1998)?
- Liefern auf morphologischen oder molekularen Daten basierende phylogenetische Untersuchungen der hydrothermalen „Archaeogastropoden“ unterschiedliche Ergebnisse?
- Können aus den phylogenetischen Beziehungen innerhalb der hydrothermalen „Archaeogastropoden“ Rückschlüsse auf die Evolution der Fauna an hydrothermalen Systemen gezogen werden?

2 Material

Das Material für die morphologischen und genetischen Untersuchungen dieser Arbeit stammt von mehreren Tiefsee-Expeditionen zu hydrothermalen Quellen im Ost- und Westpazifik (Anhang I-1, Abbildung 2) und wurde vom Senckenbergmuseum Frankfurt (SMF), dem Field Museum of Natural History Chicago (FMNH), der Zoologischen Sammlung Marburg (ZSM), Louise Anderson (Universität London) und Heiko Sahling (GEOMAR, Kiel) zur Verfügung gestellt. Die Gastropoden wurden in den Jahren 1982 bis 1999 von internationalen Forschergruppen erfasst und an die Zoologischen Sammlungen weitergeleitet. Somit konnten 29 „Archaeogastropoden“-Arten (Tabelle 1) hydrothermalen Quellen aus den Familien Acmaeidae, Neolepetopsidae, Phenacolepadidae, Pyropeltidae, Cyathermiidae, Neomphalidae, Peltospiridae, Clypeosectidae, Gorgoleptidae, Lepetodrilidae und Scissurellidae untersucht werden. Einige der Arten wurden nur zur Ansicht bereitgestellt und konnten daher nicht für DNA-Untersuchungen herangezogen werden. Angaben dazu befinden sich im Anhangs I-1.

Gesammelt wurde das Material u.a. bei den französisch-japanischen Expeditionen STARMER I und II (Leitung: D. DESBRUYÈRES & S. OHTA) und bei der französischen Expedition BIOLAU unter der Leitung von A. M. ALAYSE (STARMER/BIOLAU-EXPEDITIONS DATEN 1989, DESBRUYÈRES et al. 1994). Bei letztgenannten Expeditionen in den Westpazifik kam das französische Tauchboot NAUTILE zum Einsatz, während bei den Expeditionen in den Nordostpazifik die Forschungsunterwasserboote ALVIN, CYANA und ROPOS unter der Leitung verschiedener Wissenschaftler (Anhang I-1) zur Sammlung des Untersuchungsmaterials dienten. Im Gegensatz dazu wurden bei den SONNE 110, 133 und 134 Expeditionen (HERZIG et al. 1998), sowie bei den OLGA I und II Forschungsfahrten TV-Greifer eingesetzt (TUFAR & JULLMANN 1991, TUFAR 1997).

Die Tiere lagen entweder in 70-95% Ethanol oder in einem 10%igen gepufferten Formaldehyd/Seewassergemisch (Formol) fixiert vor (Anhang I-2). Anschließend wurden sie in 70% Ethanol gelagert. Das Material der OLGA I und II Expeditionen lag ca. sechs Wochen in Formol. Informationen über die Fixierungsdauer in Formol des Materials anderer Forschungsfahrten liegen nicht vor, da die Fixierung an Bord der Forschungsschiffe nicht dokumentiert wurde.

Das Material der SONNE 133 und 134 Fahrten lag unbestimmt vor und konnte im Laufe der Untersuchungen systematisch zugeordnet werden. Zur genauen Bestimmung von *Retiskenea diploura* wurden Paratypen dieser Art als Vergleichsmaterial vom SMF leihweise zu Verfügung gestellt.

Die DNA-Sequenzen der Außengruppen und einiger, zusätzlich zum selbstuntersuchten Material, miteinbezogener Arten stammen aus der NCBI (National Center for Biotechnology Information) Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Im Rahmen dieser Arbeit bestimmte Sequenzen wurden an die NCBI Genbank weitergeleitet und sind nun ebenfalls per Internet verfügbar. Die Genbank-Zugangsnummern aller Sequenzen sind dem Anhang I-2 zu entnehmen.

Informationen zur Morphologie der zusätzlich zum vorliegenden Material in die phylogenetische Untersuchung einbezogenen 60 „Archaeogastropoden“-Arten hydrothermaler Quellen entstammen der Literatur. Die jeweils berücksichtigten Literaturquellen sind den Datenmatrizes im Anhang I-5 bis I-7 zu entnehmen.

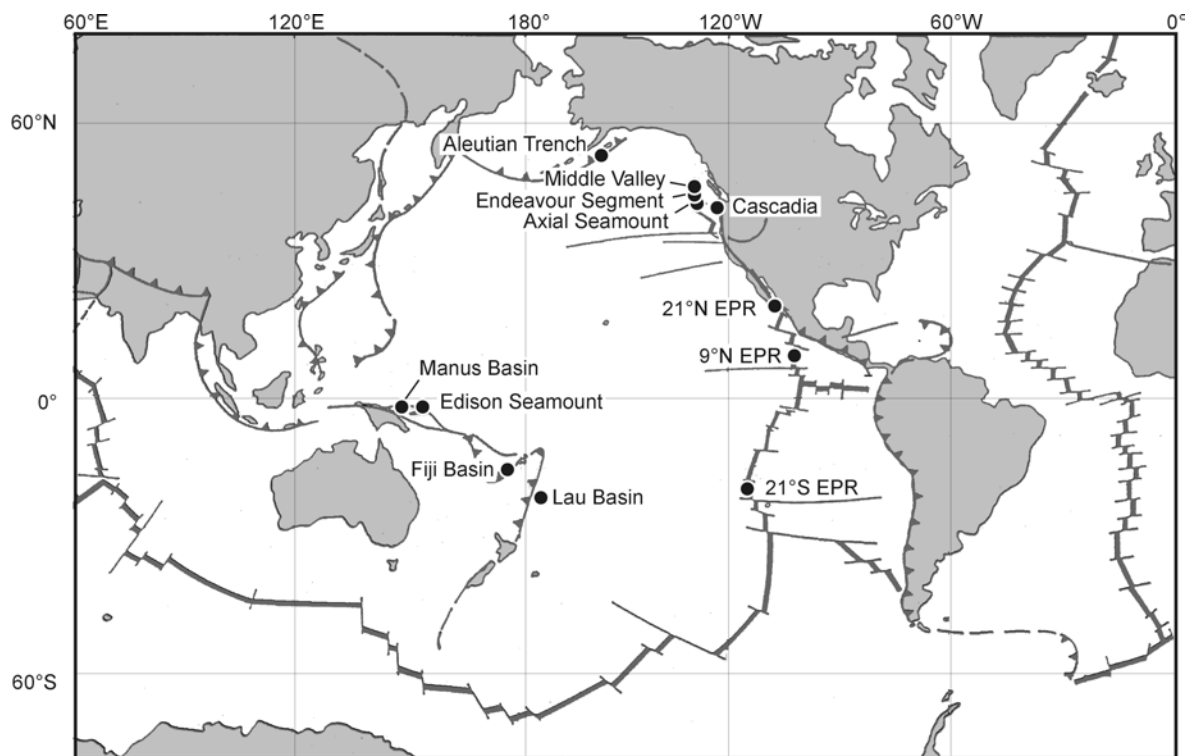


Abbildung 2: Fundorte des vorliegenden Materials hydrothermaler „Archaeogastropoden“.
Abkürzungen: Cascadia: Cascadian Subduction Zone, EPR: East Pacific Rise.

Tabelle 1: Morphologisch ^m, genetisch ^g (fett gedruckt) und anhand von Literaturangaben bearbeitete Arten und ihre systematische Einordnung nach LESICKI 1996, PONDER & LINDBERG 1997, WARÉN & BOUCHET 2001, BECK im Druck.

PROSOBRANCHIA MILNE-EDWARDS, 1848	
Eogastropoda PONDER & LINDBERG, 1997	Überordnung: „ARCHAEOGASTROPODA“ THIELE, 1929
	Ordnung: PATELLOGASTROPODA LINDBERG, 1986
	= Docoglossa TROSCHEL, 1866
	= Cyclobranchia GOLIKOV & STAROBOGATOV, 1975
	Unterordnung: Patellina von Ihering, 1876
	Überfamilie: Patelloidea RAFINESQUE, 1815
	Familie: Acmaeidae FORBES, 1850
	Unterfamilie: Pectinodontinae PILSBRY, 1891
	<i>Bathyacmaea jonassoni</i> ^m BECK, 1996
	<i>Bathyacmaea nadinae</i> ^{m, g} BECK, im Druck
	<i>Bathyacmaea nipponica</i> OKUTANI, TSUCHIDA & FUJIKURA, 1992
	<i>Bathyacmaea secunda</i> OKUTANI, FUJIKURA & SASAKI, 1993
	<i>Serradonta vestimentifericola</i> OKUTANI, TSUCHIDA & FUJIKURA, 1992
	Unterordnung: Lepetopsina McLean, 1990
	Überfamilie: Lepetopsoidea McLEAN, 1990
	Familie: Neolepetopsidae McLEAN, 1990
	<i>Eulepetopsis vitrea</i> ^{m, g} McLEAN, 1990
	<i>Neolepetopsis densata</i> McLEAN, 1990
	<i>Neolepetopsis gordensis</i> McLEAN, 1990
	<i>Neolepetopsis occulta</i> McLEAN, 1990
	<i>Neolepetopsis verruca</i> McLEAN, 1990
Unterklasse: Patellogastropoda WARÉN & BOUCHET, 2001	<i>Paralepetopsis ferrugivora</i> WARÉN & BOUCHET, 2001
	<i>Paralepetopsis floridensis</i> McLEAN, 1990
	<i>Paralepetopsis lepichoni</i> WARÉN & BOUCHET, 2001
	<i>Paralepetopsis rosemariae</i> BECK, 1996

Fortsetzung Tabelle 1: Morphologisch ^m, genetisch ^g (fett gedruckt) und anhand von Literaturangaben bearbeitete Arten und ihre systematische Einordnung nach LESICKI 1996, PONDER & LINDBERG 1997, WARÉN & BOUCHET 2001, BECK im Druck.

Orthogastropoda PONDER & LINDBERG, 1997	Unterklasse: Neritimorpha WARÉN & BOUCHET, 2001	<p>Ordnung: RHIPIDOGLOSSA MÖRCH, 1865</p> <p>Unterordnung: Neritopsina COX & KNIGHT, 1960</p> <p>= Neritimorpha GOLIKOV & STAROBOGATOV, 1975</p> <p>Überfamilie: Neritoidea RAFINESQUE, 1815</p> <p>Familie: Neritidae RAFINESQUE, 1815</p> <p><i>Bathynnerita naticoidea</i> CLARKE, 1989</p> <p>Familie: Phenacolepadidae PILSBRY, 1895</p> <p>Unterfamilie: Shinkailepadinae BECK, im Druck</p> <p>= Familie: Shinkailepadidae OKUTANI, SAITO & HASHIMOTO, 1989</p> <p><i>Olgasolaris ethmoconcha</i> ^{m,g} BECK, im Druck</p> <p><i>Olgasolaris tollmanni</i> ^{m,g} BECK, 1992</p> <p><i>Shinkailepas briandi</i> WARÉN & BOUCHET, 2001</p> <p><i>Shinkailepas conspira</i> ^{m,g} BECK, im Druck</p> <p><i>Shinkailepas kaikatensis</i> OKUTANI, SAITO & HASHIMOTO, 1989</p> <p><i>Shinkailepas tufari</i> ^{m,g} BECK, 1992</p>
	Unterklasse: Cocculiniformia WARÉN & BOUCHET, 2001	<p>Unterordnung: Lepetellida MOSKALEV, 1971</p> <p>Überfamilie: Lepetelloidea DALL, 1881</p> <p>Familie: Pyropeltidae MCLEAN & HASZPRUNAR, 1987</p> <p><i>Pyropelta bohlei</i> BECK, 1996</p> <p><i>Pyropelta corymba</i> ^m MCLEAN & HASZPRUNAR, 1987</p> <p><i>Pyropelta musaica</i> ^{m,g} MCLEAN & HASZPRUNAR, 1987</p> <p><i>Pyropelta ovalis</i> ^{m,g} BECK, im Druck</p> <p><i>Pyropelta wakefieldi</i> MCLEAN, 1992</p>
	Unterklasse: "Uncertain" WARÉN & BOUCHET, 2001 Überordnung: "Hot Vent Taxa" PONDER & LINDBERG, 1997	<p>Unterordnung: Neomphalina MCLEAN, 1990</p> <p>= Ordnung Neomphalida SITNIKOVA & STAROBOGATOV, 1983</p> <p>Überfamilie: Neomphaloidea MCLEAN, 1981</p> <p>Familie: Cyathermiidae MCLEAN, 1990</p> <p><i>Cyathermia naticoides</i> ^{m,g} WARÉN & BOUCHET, 1989</p> <p><i>Lacunoides exquisitus</i> WARÉN & BOUCHET, 1989</p> <p><i>Lacunoides vitreus</i> ^m WARÉN & BOUCHET, 2001</p> <p>Familie: Neomphalidae MCLEAN, 1981</p> <p><i>Fumocapulus alayseae</i> ^{m,g} BECK, im Druck</p> <p><i>Neomphalus fretterae</i> MCLEAN, 1981</p>

Fortsetzung Tabelle 1: Morphologisch ^m, genetisch ^g (fett gedruckt) und anhand von Literaturangaben bearbeitete Arten und ihre systematische Einordnung nach LESICKI 1996, PONDER & LINDBERG 1997, WARÉN & BOUCHET 2001, BECK im Druck.

Orthogastropoda PONDER & LINDBERG, 1997	Unterklasse: "Uncertain" Warén & Bouchet, 2001	Überordnung: "Hot Vent Taxa" PONDER & LINDBERG, 1997	Melanodrymiidae SALVINI-PLAWEN & STEINER, 1996	<i>Retiskenea diploura</i> ^m WARÉN & BOUCHET, 2001 <i>Symmetromphalus hageni</i> ^{m, g} BECK, 1992 <i>Symmetromphalus macleani</i> ^{m, g} BECK, im Druck <i>Symmetromphalus regularis</i> MCLEAN, 1990 Überfamilie: Peltospiroidea MCLEAN, 1989 Familie: Peltospiridae MCLEAN, 1989 <i>Ctenopelta porifera</i> WARÉN & BOUCHET, 1993 <i>Depressigyra globulus</i> ^{m, g} WARÉN & BOUCHET, 1989 <i>Echinopelta fistulosa</i> ^m MCLEAN, 1989 <i>Hirtopelta hirta</i> MCLEAN, 1989 <i>Hirtopelta tufari</i> ^{m, g} BECK, 2002 <i>Lirapex costellata</i> WARÉN & BOUCHET, 2001 <i>Lirapex granularis</i> WARÉN & BOUCHET, 1989 <i>Lirapex humata</i> WARÉN & BOUCHET, 1989
				<i>Melanodrymia aurantiaca</i> HICKMAN, 1984 <i>Melanodrymia brightae</i> WARÉN & BOUCHET, 1993 <i>Melanodrymia galerone</i> WARÉN & BOUCHET, 2001 <i>Nodopelta heminoda</i> MCLEAN, 1989 <i>Nodopelta subnoda</i> MCLEAN, 1989 <i>Nodopelta rignae</i> WARÉN & BOUCHET, 2001 <i>Pachydermia laevis</i> WARÉN & BOUCHET, 1989 <i>Pachydermia sculpta</i> WARÉN & BOUCHET, 1993 <i>Peltospira delicata</i> MCLEAN, 1989 <i>Peltospira lamellifera</i> WARÉN & BOUCHET, 1989 <i>Peltospira operculata</i> MCLEAN, 1989 <i>Peltospira smaragdina</i> WARÉN & BOUCHET, 2001 <i>Planorbidella depressa</i> WARÉN & BOUCHET, 1993 <i>Planorbidella planispira</i> (WARÉN & BOUCHET, 1989) = <i>Depressigyra planispira</i> <i>Rhynchopelta concentrica</i> ^{m, g} MCLEAN, 1989 <i>Symmetriapelta wareni</i> ^{m, g} BECK, im Druck

Fortsetzung Tabelle 1: Morphologisch ^m, genetisch ^g (fett gedruckt) und anhand von Literaturangaben bearbeitete Arten und ihre systematische Einordnung nach LESICKI 1996, PONDER & LINDBERG 1997, WARÉN & BOUCHET 2001, BECK im Druck.

Orthogastropoda PONDER & LINDBERG, 1997

Unterklasse: Vetigastropoda WARÉN & BOUCHET, 2001

Unterordnung: VETIGASTROPODA v. SALVINI-PLAWEN, 1980
 Überfamilie: Fissurelloidea FLEMING, 1822
 Familie: Clypeosectidae MCLEAN, 1989
 Clypeosectus curvus ^{m, g} MCLEAN, 1989
 Clypeosectus delectus MCLEAN, 1989
 Pseudorimula leisei ^{m, g} BECK, im Druck
 Pseudorimula marianae MCLEAN, 1989
 Pseudorimula midatlantica MCLEAN, 1992
 Familie: Fissurellidae FLEMING, 1822
 Puncturella parvinobilis OKUTANI, FUJIKURA & SASAKI, 1993
 Puncturella rimaizenaensis OKUTANI, FUJIKURA & SASAKI, 1993
 Puncturella solis ^{m, g} BECK, 1996
 Überfamilie: Lepetodriloidae MCLEAN, 1988
 Familie: Gorgoleptidae MCLEAN, 1988
 Gorgoleptis emarginatus MCLEAN, 1988
 Gorgoleptis patulus MCLEAN, 1988
 Gorgoleptis spiralis MCLEAN, 1988
 Familie: Lepetodrilidae MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus atlanticus WARÉN & BOUCHET, 2001
 Lepetodrilus corrugatus MCLEAN, 1993
 Lepetodrilus cristatus MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus elevatus MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus fucensis ^{m, g} MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus guaymasensis MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus japonicus OKUTANI, FUJIKURA & SASAKI, 1993
 Lepetodrilus ovalis MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus pustulosus MCLEAN, 1988
 Lepetodrilus schrolli ^{m, g} BECK, 1993
 Lepetodrilus tevnianus MCLEAN, 1993

Fortsetzung Tabelle 1: Morphologisch ^m, genetisch ^g (fett gedruckt) und anhand von Literaturangaben bearbeitete Arten und ihre systematische Einordnung nach LESICKI 1996, PONDER & LINDBERG 1997, WARÉN & BOUCHET 2001, BECK im Druck.

Orthogastropoda PONDER & LINDBERG, 1997

Unterklasse: Vetigastropoda
WARÉN & BOUCHET, 2001

Überfamilie: Scissurelloidea GRAY, 1847

Familie: Scissurellidae GRAY, 1847

Unterfamilie: Sutilizoninae McLEAN, 1989

Sutilizona pterodon WARÉN & BOUCHET, 2001

Sutilizona theca McLEAN, 1989

Sutilizona tunncliffae WARÉN & BOUCHET, 2001

Unterfamilie: Temnocinclinae McLEAN, 1989

***Temnocinclis euripes* ^m McLEAN, 1989**

Temnozaga parilis McLEAN, 1989

Überfamilie: Trochoidea RAFINESQUE, 1815

Familie: Trochidae RAFINESQUE, 1815

Bathymargarites symplector WARÉN & BOUCHET, 1993

Fucaria mystax WARÉN & BOUCHET, 2001

***Fucaria striata* ^m WARÉN & BOUCHET, 1993**

3 Methoden

Die Methoden der vorliegenden Arbeit gliedern sich in drei Bereiche:

- Untersuchung der morphologischen Merkmalskomplexe Schale, Weichkörper und Radula,
- Bestimmung der 18S rDNA-Sequenz,
- Datenanalyse mit PAUP*4.0b8.

3.1 Morphologische Methoden

Für die morphologischen Untersuchungen wurde eine Schieblehre, ein Binokular mit Kameraaufsatz und ein Rasterelektronenmikroskop (REM) verwendet.

Zur Untersuchung der Schale und des Weichkörpers kam ein **Binokular** der Firma Wild (Heerbrugg) bei 10x Vergrößerung zum Einsatz. Bei manchen Arten wurden Teile des Weichkörpers entfernt, um die darunter liegenden Organe erkennen und unter Zuhilfenahme eines Zeichenbinokulars oben genannter Firma zeichnen zu können. Weiterhin erfolgte die Präparation der Radula mit Hilfe des Binokulars. Dafür wurde der Weichkörper dorsal im Kopfbereich geöffnet, so dass die Radula vorsichtig zusammen mit dem umgebenden Gewebe (Buccalapparat) herausgenommen werden konnte.

Um die Detailstruktur der Radula zu untersuchen, kam ein **Rasterelektronenmikroskop (REM)** zum Einsatz. Dafür wurde die Radula nach Präparation zur Entfernung von Geweberesten über Nacht in 10%iger KOH bei 40°C inkubiert und in einer aufsteigenden Alkoholreihe entwässert. Zur Untersuchung mit dem REM (HITACHI S-530) wurde sie auf einen Probenteller mit Kupferdraht geklebt, mit einer Insektennadel leicht aufgespreizt und bei 40°C im Wärmeschrank getrocknet. Anschließend erfolgten im Vakuum zwei dreiminütige Goldbedampfungen (Gerät: Balzer-Union Sputter) mit einer daraus resultierenden Schichtdicke von 0,6 nm.

Zur **Dokumentation** der Rohdaten wurden Schale und Weichkörper durch ein Binokular mit Kameraaufsatz (Tessovar, Zeiss) auf einem Schwarzweiß-Kleinbildfilm (Ilford PAN F 50) fotografiert. Für die REM-Untersuchungen diente ein Mittelformatfilm von AGFA (PAN-100) zur Aufzeichnung. Die Fotos wurden gescannt und mittels ULEAD PHOTOIMPACT nachbearbeitet.

3.2 Erläuterung morphologischer Merkmale

Zum Verständnis der für die phylogenetische Analyse benutzten Merkmale werden in den folgenden Absätzen die Begriffe der Schalen-, Weichkörper- und Radulamorphologie erläutert.

3.2.1 Schalenmorphologie

Die Abbildung 3 und Abbildung 4 erklären die in der vorliegenden Arbeit erwähnten Schalenmerkmale. Das Septum (Abb. 3b) ragt bei den meisten untersuchten Arten parallel zum Substrat in den Schaleninnenraum.

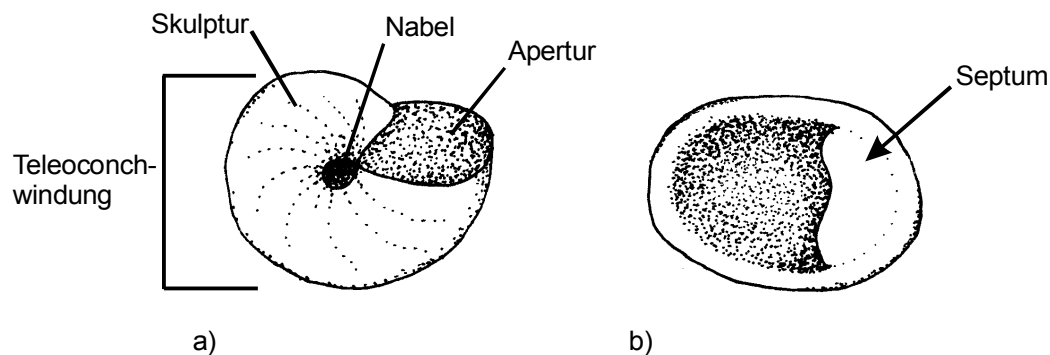


Abbildung 3: Schalenmorphologie a) helicoide Schale von ventral, b) napfförmige Schale von ventral.

Abbildung 4 zeigt die Variationsbreite napfförmiger Schalen. Innerhalb der untersuchten „Archaeogastropoden“ gibt es Arten mit anterior liegendem Apex und sehr flacher Schale (Abb. 4a). Im Gegensatz dazu sind aber auch Arten mit am posterioren Schalenrand liegendem Apex und hoch aufgewölbter Schale zu finden (Abb. 4b).

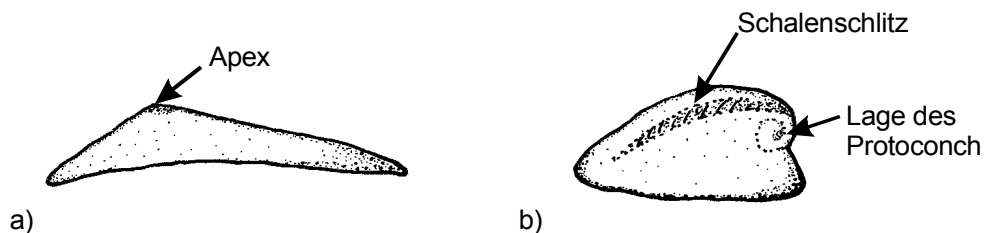


Abbildung 4: Variationsbreite napfförmiger Schalen von lateral a) *Neolepetopsis*, b) *Sutilizona*.

3.2.2 Weichkörpermorphologie

Abbildung 5 stellt die von dorsal und ventral mit dem Binokular sichtbaren Weichkörpermerkmale der untersuchten Arten dar. Die Lage des Kiefers ist Tafel 16f zu entnehmen.

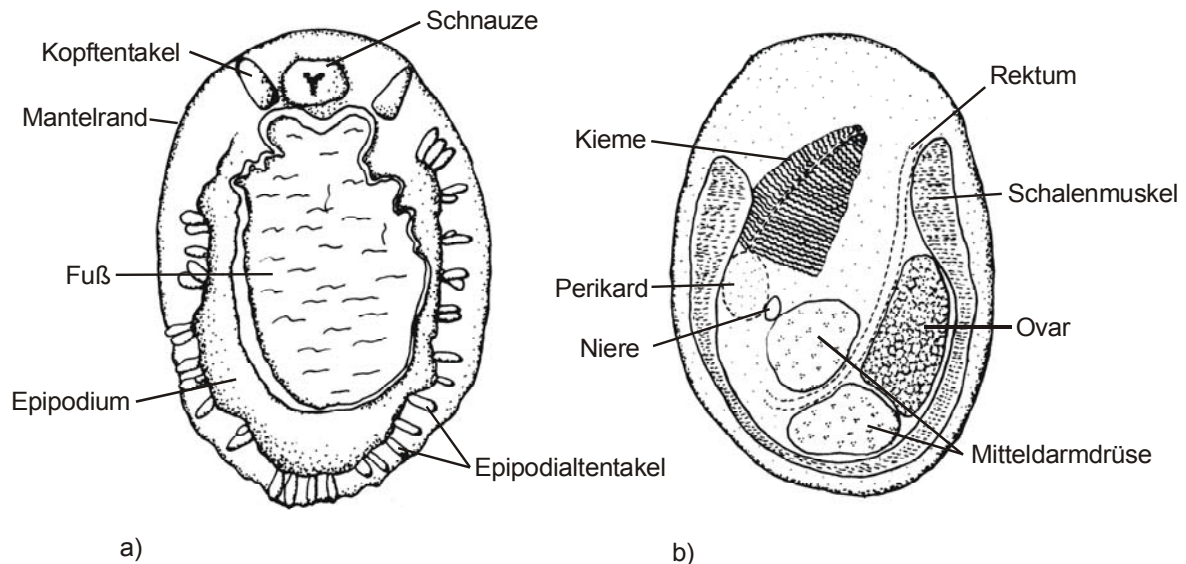


Abbildung 5: Weichkörpermerkmale a) Weichkörper von ventral, b) Weichkörper von dorsal.

Die Morphologie des Mund-Schnauzen-Bereichs wurde in fünf Typen eingeteilt, welche der Tafel 16 zu entnehmen sind. Abb. a zeigt den spitzen Typ. Die drei Typen der oralen Scheibe (ohne, mit kleinen, und mit großen lateralen Lappen) sind den Abb. b-d zu entnehmen und die Form „mit Quertfurche“ ist in Abb. e dargestellt.

Der Schalenmuskel der napfförmigen Arten ist in sechs verschiedene Formen ausgebildet. Abbildung 6 zeigt eine schematische Darstellung des Weichkörpers von dorsal mit sechs unterschiedlichen Schalenmuskeltypen.

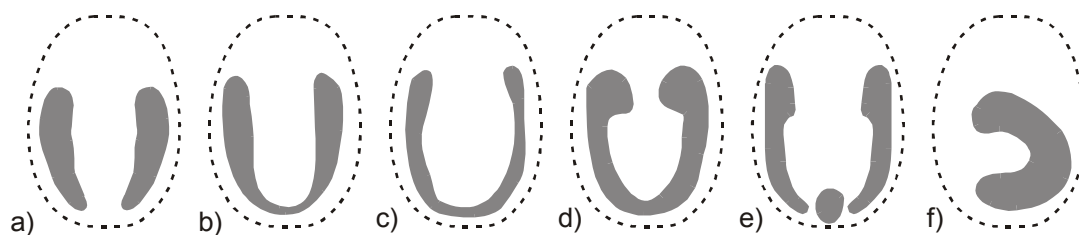


Abbildung 6: Schalenmuskelformen a) paarig, b) hufeisenförmig, posterior schmal, c) hufeisenförmig, gleichmäßig breite Arme, d) hufeisenförmig, anteriore Enden der Arme nach innen gebogen, e) dreiteilig, f) halbmondförmig, links offen.

Das Operculum kann bei Gastropoden mit gedrehter Schale zum Verschließen des Gehäuses genutzt werden, doch tritt es auch bei einigen untersuchten napfförmigen Arten auf. Es können drei Formen unterschieden werden: gleichmäßig spiralgig gedreht (multispiral), spiralgig gedreht mit einer stark vergrößerten letzten Windung (paucispiral) und teilweise verkalkt. Bei der letztgenannten Form besteht der posteriore Teil aus Conchiolin, während der anteriore verkalkt ist (siehe Abbildung 7).

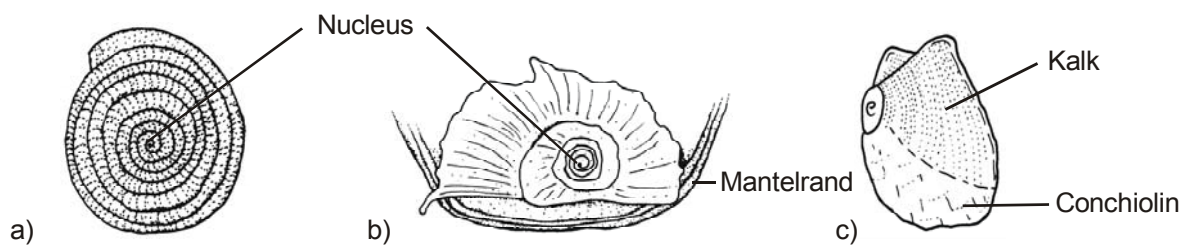


Abbildung 7: Opercula a) multispiral, b) paucispiral, auf Weichkörper von posterior (aus SCHWARZPAUL 1998), c) teilweise verkalkt (nach BECK im Druck).

3.2.3 Radulamerkmale

Die Radula einer Schnecke kann mit einer Zunge verglichen werden auf der zahlreiche Zahnreihen hintereinander liegen. Der zentral liegende Zahn wird als Rhachis-, die seitlich davon liegenden Zähne als Lateral-, und die äußersten Zähne als Marginalzähne bezeichnet (Abbildung 8). Die Zählung erfolgt dabei immer von innen nach außen. Jeder einzelne Zahn besteht in den meisten Fällen aus drei Teilen, die Schaber, Schaft und Basis genannt werden.

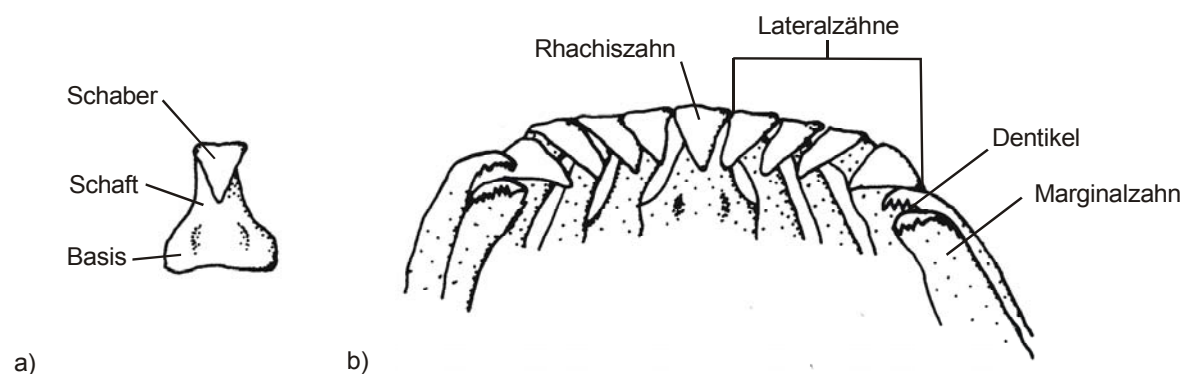


Abbildung 8: Radulamerkmale a) Rhachiszahn, b) rhipidoglosse Radula-Querreihe.

3.3 Molekulare Methoden

Zur Bestimmung der 18S rDNA-Sequenz wurden folgende Arbeitsschritte durchgeführt:

- Extraktion der DNA,
- Amplifikation der gewünschten 18S rDNA-Abschnitte via PCR,
- Klonierung der DNA-Fragmente in *E. coli*,
- Isolierung der Plasmid-DNA,
- Auftragssequenzierung.

Genaue Angaben zu den angewandten Methoden befinden sich in den folgenden Absätzen. Eine Übersicht der benutzten Kits ist Anhang I-3 zu entnehmen.

3.3.1 DNA-Extraktion

Da die untersuchten Schneckenindividuen sehr klein waren, erfolgte die DNA-Extraktion in den meisten Fällen aus dem ganzen Tier. Bei größeren Arten wurde das Gewebe der Gona-de und in einem Fall ein Teil der Mitteldarmdrüse zu Extraktion eingesetzt (siehe Anhang I-2).

Die Extraktion der DNA aus **ethanolfixiertem Material** erfolgte mit dem „QIAamp-DNA-Mini-Kit“ (Qiagen, Hilden) unter Befolgung der Standardangaben des dem Kit beiliegenden "Tissue-Protokolls". Für die Extraktion der DNA aus **formolfixiertem Material** wurde das "Tissue-Protokoll" in Anlehnung an SHEDLOCK et al. (1997) und CHASE et al. (1998) abgewandelt und so für das vorliegende Material optimiert. Das formolfixierte Gewebe wurde mit einer Rasierklinge zerkleinert, drei mal bei Raumtemperatur und leichtem Schütteln 24 Stunden lang in GTE (1 ml/100 µg Gewebe; 100 mM Glycin, 10 mM Tris-HCl, pH 8,0, 1 mM EDTA) gewaschen und an der Luft getrocknet. Anschließend wurde dem ATL-Puffer des „QIAamp-DNA-Mini-Kits“ pro Probe 10 µl 1 M DTT zugesetzt und das Material 1-3 Tage lysiert. Weitere Arbeitsschritte erfolgten nach Angaben des "Tissue-Protokolls". Bei wenig Ausgangsmaterial wurde für den letzten Schritt des „Tissue-Protokolls“ 50 µl Elutionspuffer verwendet, bei normalen Proben 200 µl (vgl. 3.3.4).

Zur Erfolgskontrolle der DNA-Extraktion wurden je 6 µl der DNA-Puffer-Lösungen auf ein 0,8%iges **Agarose-Gel** aufgetragen. Dazu wurde die Agarose (Roth, Karlsruhe) in 1x TBE in der Mikrowelle bei 600 W geschmolzen, nach Abkühlung auf ca. 60°C zu 0,05% (w/v) mit Ethidiumbromid versetzt und in einen mit einem Kamm bestückten Elektrophorese-Schlitten

gegossen. Vor dem Beladen des ausgehärteten Gels mit den Proben wurden diese zur Erhöhung der Probendichte mit 6x Probenpuffer im Verhältnis 5:1 vermischt. Durch die Färbung mit Bromphenolblau/Xylencyanol diente der Probenpuffer (nach SAMBROCK et al. 1989) gleichzeitig zur Kontrolle der Laufstrecke. Die Elektrophorese erfolgte 15-30 min bei 120 V.

Die Konzentrationsbestimmung der DNA wurde durch Vergleich der Fluoreszenz mit Ethidiumbromid gefärbten Nukleinsäurebanden im Agarose-Gel durchgeführt. Zur Visualisierung der Banden wurde das Gel auf einen Transilluminator (Vilbert Lourmat, Marne-la Vallée, Frankreich) gelegt und mit UV-Licht (Wellenlänge 312 nm) durchleuchtet. Banden mit gleichem Gehalt an Nukleinsäure haben eine identische Leuchtintensität und lassen sich visuell einer geeichten Vergleichsbande sehr gut zuordnen. Als Vergleich wurden 0,5 µg DNA Molecular Weight Marker II (Boehringer Mannheim) in eine Tasche des Agarose-Gels gegeben. Der DNA-Gehalt der einzelnen Banden lässt sich durch die von Hersteller angegebene Konzentration berechnen.

Die Aufnahme der Agarose-Gele erfolgte unter UV-Licht mit einer CCD Kamera (UltraLum, Carson, Kalifornien) und wurde mit einem Video Graphic Printer auf Thermopapier ausgedruckt.

3.3.2 Amplifikation

Die Amplifikation von Sequenzabschnitten erfolgte aufgrund von DNA-Fragmentation in zwei Teilen mit zwei Oligonukleotid-Primer-Paaren (Tabelle 2), so dass am Primer überlappende Sequenzen von ca. 400 und ca. 800 bp der 18S rDNA vorlagen. Die Primersequenzen entstammen den Publikationen von WINNEPENNINCKX et al. (1994) und WOLLSCHIED & WÄGELE (1999). Der erste Primer zur Sequenzierung des zweiten Abschnitts wurde nach dem vorliegenden so modifiziert, dass sich die Sequenzen an dem Primer überlappen.

Tabelle 2: PCR-Primer für Fragment I und II der 18S rDNA.

Name	Primer für 18S rDNA	Position	Autor
I forward	5'-CTG GTT GAT YCT GCC AGT-3'	4-21	WINNEPENNINCKX et al. (1994)
I reverse	5'-TCT CAG GCT CCY TCT CCG G-3'	422-404	WINNEPENNINCKX et al. (1994)
II forward	5'-CG GAG AYG GAG CCT GAT AAA CGG-3'	405-427	modifiziert nach WINNEPENNINCKX et al. (1994)
II reverse	5'-CCG TCA ATT CCT TTA AGT TTC AG-3'	1155-1179	WOLLSCHIED & WÄGELE (1999)

Die PCR wurde mit Hilfe des „MasterTaq Kits“ (Eppendorf) durchgeführt, da sich dieses nach einigen Tests mit anderen Produkten für das schwierig zu amplifizierende formolfixierte Material als das geeignetste erwies. Der 20 µl Reaktionsansatz (Zusammensetzung nach Protokoll zu "MasterTaq Kit" von Eppendorf, s. u.) wurde im Thermocycler mit Heizdeckel (PTC 100, MJ Research, Watertown, Massachusetts) bei beiden Primerpaaren mit folgendem Programm behandelt:

Thermocycler-Programm:

3 min 94°C
 35x: 1 min 94°C
 1 min 50°C
 1 min 72°C
 5 min 72°C

Zur Negativkontrolle der PCR wurde zu einem Reaktionsansatz an Stelle des DNA-Templates destilliertes Wasser gegeben.

Die PCR-Produkte wurden wie die DNA-Extrakte auf ein Agarose-Gel gegeben und elektrophoretisch aufgetrennt. Waren Reaktions-Produkte vorhanden, wurden diese am Transilluminator mit einem Skalpell aus dem Gel herausgeschnitten und mit dem „QIAEX II-Kit“ (Qiagen, Hilden) nach dem Protokoll des Herstellers aufgereinigt. War eine sofortige Weiterverarbeitung der Gelausschnitte nicht möglich, wurden diese bei 4°C gelagert. Nach der Aufreinigung erfolgte die Lagerung bei -20°C.

PCR-Ansatz:

Komponenten	Vol./Reaktion
DNA-Template (unterschiedliche Konz.)	10,0 µl
10x Taq-Puffer mit 15 mM MgCl ₂	2,0 µl
dNTPs (je 2 mM)	2,0 µl
5x Taq Master	4,0 µl
Taq (5 U/µl)	0,2 µl
Primer (50 pmol)	je 0,5 µl
A. dest.	0,8 µl
	20,0 µl

3.3.3 Klonierung in *E. coli*

Die Klonierung der PCR-Produkte erfolgte mit dem „TOPO TA Cloning Kit“ der Firma Invitrogen (Groningen, Niederlande) welches den Vektor pCR II TOPO enthält. Dabei wurde die Anweisung des Herstellers so abgewandelt, dass für jede Lignierung nur die Hälfte der angegebenen Vektormenge und der entsprechenden Reaktionslösungen verwendet werden musste. Nach der Insertion des PCR-Produkts in das Plasmid wurden *E. coli* Zellen des Stamms „TOP10“ (Invitrogen) mit dem Genotyp $F^-mcrA \Delta(mrr-hsdRMS-mcrBC) \Phi89lacZ\Delta M15 \Delta lacX74 recA1 deoR araD139 \Delta(ara-leu)7697 galU galK rpsL (Str^R) endA1 nupG$ transformiert.

Die transformierten Bakterien wurden auf 37°C erwärmten x-Gal-LB-Amp Agar (Sigma, Steinheim) ausplattiert (s. u.) und über Nacht bei 37°C inkubiert. Da das „TOPO TA Cloning Kit“ einen Bluescript-Vektor enthält, konnten am nächsten Tag die inserttragenden Kolonien an ihrer weißen Färbung erkannt werden. Pro Klonierung wurden je nach Ausbeute drei bis zehn weiße Kolonien über Nacht in 2 ml LB-Amp (Sigma, Steinheim) Flüssigmedium (s. u.) kultiviert.

x-Gal-LB-Amp Agar:

LB-Agar (Sigma, Steinheim) wurde nach Angaben des Herstellers mit A. bidest. angesetzt und autoklaviert. Nach dem Autoklavieren wurde bei einer Temperatur von ungefähr 60°C dem flüssigen Agar 100 µg Ampicillin/ml Agar und 80µg x-Gal/ml Agar untergemischt.

Anschließend wurde der flüssige Agar in sterile Einwegpetrischalen aus Kunststoff gegossen, ausgehärtet und bis zur Verwendung bei 4°C gelagert.

LB-Amp Flüssigmedium:

LB Broth Base (Sigma, Steinheim) wurde nach Angaben des Herstellers mit A. bidest. angesetzt und autoklaviert. Kurz vor der Verwendung wurden 100 µg Ampicillin/ml Medium hinzugefügt.

3.3.4 Isolierung von Plasmid-DNA

Aus den 2 ml LB-Flüssigkulturen wurde die Plasmid-DNA mit dem „Plasmid Mini Kit“ (Qiagen, Hilden) isoliert. Um herauszufinden, ob die isolierte Plasmid-DNA das gewünschte Insert enthält, wurde 1 µl jedes Ansatzes mit dem Restriktionsenzym EcoRI (Amersham Pharmacia, Freiburg) in der Mikrowelle bei 600 W verdaut und auf einem Agarose-Gel aufgetrennt. Um die Menge der enthaltenen Plasmid-DNA zu bestimmen, diente der im Abschnitt 3.3.1 beschriebene visuelle Vergleich der Fluoreszenz der Banden.

3.3.5 Sequenzierung von klonierten 18S rDNA-Abschnitten

Die Sequenzbestimmung der in der Plasmid-DNA vorliegenden 18S rDNA Stücke wurde als Auftragssequenzierung an die Arbeitsgruppe Zellbiologie (Prof. Maier) im Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg gegeben. Es wurden je 1 µg DNA in 10 oder 16 µl A. bidest. abgegeben. Die Sequenzierung erfolgte mit dem Sequenzierkit „Thermo sequence fluorescent labelled primer cycle sequencing Kit with 7-deaza-dGTP“ (Amersham Pharmacia, Freiburg) auf einem LI-COR 4200 Sequenzierautomat der Firma MWG (Ebersberg). Dabei wurden beide Stränge der DNA-Abschnitte mit den Primern M13 universal und reverse sequenziert.

3.4 Datenanalyse

Im Folgenden wird die Vorgehensweise der phylogenetischen Analyse getrennt nach morphologischen und molekularen Daten erläutert und anschließend die genutzten Berechnungsverfahren vorgestellt.

3.4.1 Analyse morphologischer Daten

Die Analyse morphologischer Merkmale folgt dem Prinzip der kladistischen Analyse mit Hilfe des in PAUP* enthaltenen Sparsamkeitsverfahren (Maximum Parsimony, siehe 3.4.3).

In Anlehnung an die in der Literatur vorhandenen Beschreibungen hydrothermaler „Archaeogastropoda“ (z.B. MCLEAN 1990a, b, BECK 1992a, b, WARÉN & BOUCHET 1989, 1993, 2001) wurde eine möglichst vollständige Datenmatrix aus selbsterhobenen und literaturbasierten Merkmalen erstellt. In einem zweiten Schritt erfolgte dann die Auswahl jener Merkmale, deren Homologie wahrscheinlich ist und die sich somit für eine kladistische Analyse (HENNIG 1950, AX 1988) eignen. Außerdem wurden nur „parsimonie-informative“ Merkmale ausgewählt, so dass Synapomorphien möglich sind. Dieses bedeutet, dass jede Merkmalsausprägung mindestens in zwei, aber nicht in allen Taxa auftreten muss. Der dritte Schritt stellte dann die Codierung der ausgewählten Merkmale (siehe 4.1) und die Überführung in eine computerauswertbare Matrix dar. Unbekannte Merkmalsausprägungen wurden als „?“ codiert. Dabei wurden diejenigen Arten aus der Matrix gestrichen, von denen 50% oder mehr der Merkmale aufgrund fehlender Angaben in der Literatur nicht bekannt sind. Dadurch soll der verfälschende Einfluss von unbekannten Daten verringert werden. Jede Datenmatrix enthält eine hypothetische Ahnenform („ancestor“), welche die plesiomorphe Ausprägung jedes Merkmals repräsentiert. Dafür wurde nach der Methode der

kladistischen Analyse für jedes Merkmal durch Außengruppenvergleich die evolutive Lesrichtung festgelegt. Ausprägungen, die sich in der Außengruppe (siehe 4.1) finden lassen, wurden, wenn Konvergenz ausgeschlossen werden kann, als plesiomorph bewertet.

Die Eingabe der vom Programm PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) Version 4.0b8 (SWOFFORD 2001) lesbaren Datenmatrix erfolgte in MACCLADE 3.08a (MADDISON & MADDISON 1999). Die kladistischen Analysen wurden daraufhin mit PAUP* auf einem Power Macintosh 7300/166 durchgeführt. Dabei wurde das in PAUP* implementierte Maximum-Parsimony-Verfahren (siehe 3.4.3) genutzt.

Dabei bewirkte die Einstellung „ancestates all zero“, dass die als 0 codierte Merkmalsausprägung vom Programm als ursprünglich angesehen wird. Um die unterschiedliche Gewichtung von Merkmalen durch binäre und multiple Codierung zu umgehen, wurden alle Analysen mit **skalierter Merkmalsgewichtung** („scaled“) durchgeführt. Dafür wurde die entsprechende Funktion in PAUP* genutzt und jedem Merkmal ein Basisgewicht von 1000 zugeordnet (nach PONDER & LINDBERG 1997). So werden die ohne diese Funktion stärker gewichteten multipel codierten Merkmale den binär codierten gleichwertig.

Abschließend wurden zu jedem Kladogramm die zur statistischen Absicherung üblichen Indizes, wie Konsistenz-Index (CI), Retentions-Index (RI) und berichtiger Konsistenz-Index (RC) erstellt.

3.4.2 Analyse der 18S rDNA-Sequenzen

Die aus der Auftragssequenzierung erhaltenen Sequenzen wurden mit dem Programm BIOEDIT 5.0.9 (HALL 1999) verwaltet und editiert. Um sicher zu gehen, dass nicht durch Verunreinigungen Fremd-DNA sequenziert wurde, erfolgte vor der weiteren Auswertung eine Prüfung der Sequenzen auf ihre Zugehörigkeit zu Mollusken. Dieser Test wurde mit dem BLAST-Algorithmus (ALTSCHUL et al. 1997) in der via Internet öffentlich zugänglichen Sequenzdatenbank (<http://www.ncbi.nlm.gov/BLAST/>) durchgeführt. Dabei wird die zu prüfende Sequenz mit allen in der Datenbank vorhandenen Sequenzen verglichen. Ist die Übereinstimmung mit nahverwandten Taxa hoch, so kann eine Kontamination der Proben ausgeschlossen werden.

Bei jenen Arten, von denen beide Teilstücke der 18S rDNA vorhanden waren (siehe Anhang I-2), wurden beim Zusammenfügen der ca. 400 bp und ca. 800 bp langen Sequenzen der überlappende Teil des zweiten Sequenzstücks (Primer II) manuell herausgeschnitten.

Durch einen Vergleich der komplementären DNA-Stränge wurden Unklarheiten, die auf die Sequenzierreaktion oder die Materialbeschaffenheit zurückzuführen sind, beseitigt.

Anschließend erfolgte die **Alignierung** mit dem Programm CLUSTAL X (THOMPSON et al. 1997), wobei den Sequenzen des selbst untersuchten Materials entsprechende Sequenzabschnitte von neun Taxa aus der Genbank hinzugefügt wurden (Anhang I-2). Beim ersten Schritt der Alignierung wurden die Voreinstellungen des Programms benutzt („gap opening penalty“ = 15,00; „gap extension penalty“ = 6,66) und im zweiten Schritt die hochvariablen Teile des alignierten Datensatzes mit einer niedrigeren „gap opening penalty“ von 10,00 nachbearbeitet.

Das Programm CLUSTAL X kann bei Sequenzunterschieden von über 35% die Alignierung häufig nicht mehr eindeutig vornehmen (THOMPSON et al. 1994). Da die Alignierung aber einen großen Einfluss auf die anschließende phylogenetische Analyse hat, wurde zusätzlich eine Nachbearbeitung der Alignierung per Hand vorgenommen (siehe Anhang II).

Aus den alignierten Sequenzen wurden dann mit Hilfe von PAUP* potentielle Stammbäume berechnet, wofür zusätzlich zum Maximum-Parsimony- das Maximum-Likelihood- und Neighbour Joining-Verfahren angewandt wurde (siehe 3.4.4 und 3.4.5). Bei allen Analysen wurden die Lücken in der Alignierung als fehlende Merkmalsausprägung („gaps = missing“) gewertet. Die weiteren jeweils benutzten Programmeinstellungen sind den Abbildungsunterschriften der Stammbaumentwürfe zu entnehmen.

Um die Güte der Topologien zu bewerten, wurden „**Bootstrap**“-Analysen durchgeführt. Hierbei werden anhand des Originaldatensatzes sogenannte „pseudoreplicates“ erstellt, die aus einer zufälligen Auswahl von Spalten der Alignierung bestehen. Mit diesen „pseudoreplicates“ werden jeweils Stammbäume berechnet. Diese Methode ist in PAUP* implementiert und wurde mit der „fast stepwise addition“ Suchoption und 100 Wiederholungen durchgeführt. Die resultierenden Werte zeigen an, in wie viel Prozent der ermittelten Stammbäume aus den „pseudoreplicates“ die jeweilige Verzweigung auftritt.

3.4.3 Maximum Parsimony

Das Maximum-Parsimony-Verfahren basiert auf dem Ockhamschen Sparsamkeitsprinzip und schlägt solche Kladogramme (potentielle Stammbäume) vor, in denen die Anzahl der Merkmalstransformationen im Laufe der vermuteten Evolution, d.h. die Länge des Baums, möglichst gering ist. Die kürzeste Variante wird als der wahrscheinlichste Ablauf der Evolution angesehen. Genaue Angaben zu den Algorithmen dieses Verfahrens sind in PAGES & HOLMES (1998) dargestellt.

Bei allen in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Berechnungen wurde die Standardeinstellung „ACCTRAN“ benutzt, welche die Reduktion von Merkmalen der Konvergenz bevor-

zugt. Außerdem fehlt bei allen Merkmalen die Vorgabe, in welcher Reihenfolge die Merkmalsausprägungen evolvieren („unordered“).

Da der untersuchte Datensatz sehr groß ist, wurde bei allen Maximum-Parsimony-Analysen zuerst die heuristische Suchoption („heuristic search“) benutzt, welche in praktikabler Zeit Ergebnisse liefert, aber nicht garantiert, dass der kürzeste Baum gefunden wird. Die durch dieses Verfahren berechnete geringste Baumlänge galt als Ausgangswert für die exaktere Suchoption „branch and bound“, deren Rechenaufwand sich dadurch verkürzt, dass die „heuristic search“ die maximale Anzahl an Merkmalstransformationen vorgibt. Nicht alle Analysen konnten aufgrund hoher Taxazahl und begrenzter Rechenkapazität mit der „branch and bound“ Suchoption durchgeführt werden. Um trotzdem sicher gehen zu können, dass die kürzesten Bäume nicht lokale Optima der Suche darstellen, wurde hier die heuristische Suchoption 100 bis 1000 mal mit unterschiedlicher Eingabereihenfolge der Taxa wiederholt („random taxon addition“). blieb das Ergebnis nach diesen mehrfachen Replikationen gleich, konnte angenommen werden, dass es sich um das sparsamste Kladogramm handelt. Wenn die Speicherkapazitäten für die Anzahl der berechneten Bäume nicht ausreichte (ab ca. 10.000), wurden 100 bis 1000 Wiederholungen mit einem Maximum von zehn Bäumen pro Wiederholung berechnet, wobei der Wert des vorher berechneten kürzesten Baumes als Maximalwert vorgegeben wurde.

Ergab die Suche mehrere gleich kurze Kladogramme, wurden „strict“- oder „majority rule“-Konsensus-Bäume berechnet. Der nach der 50%igen Mehrheitsregel („majority rule“) produzierte Konsensus-Baum stellt nur diejenigen Verzweigungen dar, die in mehr als 50% der gleichsparsamen Bäume vorhanden sind. Der jeweilige Prozentsatz an Übereinstimmung wird über den Ästen angegeben.

3.4.4 Maximum Likelihood

Im Gegensatz zum Maximum-Parsimony- beruht das Maximum-Likelihood-Verfahren auf Evolutionsmodellen. Es berechnet die Wahrscheinlichkeit, mit der die Daten bei gewähltem Evolutionsmodell beobachtet werden können. Der erste Schritt bei Anwendung des Maximum-Likelihood-Verfahrens ist die Wahl des Evolutionsmodells. Für DNA-Daten gibt es 56 Modelle, welche unterschiedliche Annahmen hinsichtlich der Gewichtung von Substitutionsraten und Basenfrequenzen machen (nähere Angaben dazu in PAGES & HOLMES 1998, WÄGELE 2000). Das am besten geeignete Evolutionsmodell für jeden Datensatz wurde mit dem im Programm MODELTEST 3.06 (POSADA & CRANDALL 1998) integrierten Likelihood Ratio Test (LRT) ermittelt.

Außer dem Evolutionsmodell kann der Anteil der invariablen Positionen (I) und die Gamma-Verteilung (G) eingestellt werden. Mit Hilfe der Gamma-Verteilung werden in der Maximum-Likelihood-Analyse die unterschiedlichen Substitutionshäufigkeiten an verschiedenen Positionen der Alignierung berücksichtigt. Anschließend wurde mit PAUP* die Maximum-Likelihood-Analyse auf Grundlage der mit MODELTEST ermittelten Einstellungen durchgeführt. Dabei erhält man einen Wahrscheinlichkeitswert der in der Praxis aufgrund seines geringen Wertes logarithmisch (ln-L) angegeben wird.

Das Maximum-Likelihood-, sowie das im folgenden Absatz erläuterte Neighbour-Joining-Verfahren sind bei morphologischen Daten nicht anwendbar.

3.4.5 Neighbour Joining

Das Neighbour-Joining-Verfahren unterscheidet sich grundsätzlich von Maximum-Parsimony- und Maximum-Likelihood-Verfahren, da es nicht auf einem Optimalitätskriterium wie Sparsamkeit oder Wahrscheinlichkeit basiert, sondern die genetischen Distanzen zwischen den Sequenzen berücksichtigt. Die unkorrigierten genetischen Distanzen wurden mit Hilfe des via MODELTEST bestimmten Evolutionsmodells korrigiert. Die daraus resultierenden evolutionären Distanzen werden vom Programm PAUP* als Grundlage für die Stammbaumberechnung genutzt.

4 Ergebnisse

Der Ergebnissteil beinhaltet zuerst die Codierung der morphologischen Merkmale. Anschließend werden die untersuchten Familien charakterisiert und die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen dargestellt.

4.1 Codierung morphologischer Merkmale

Im vorliegenden Abschnitt wird die evolutive Lesrichtung der benutzten morphologischen Merkmale definiert und ihre Codierung für die Verwendung des Programms PAUP* erläutert. Die Auswahl der Merkmale wurde nach Überprüfung der Homologie eingeschränkt (siehe 5.1.1). Dabei konnte nicht vermieden werden, dass Merkmale deren Homologie nicht vollkommen geklärt ist, aufgenommen wurden, da sie für die Abgrenzung der Gruppen unersetzlich waren. Einzelheiten zu jedem Merkmal werden in den nächsten Absätzen dargestellt.

Die evolutive Lesrichtung wurde durch Außengruppenvergleich bestimmt. Als Außengruppen dienten dabei die Polyplacophoren und eine hypothetische Ahnenform („ancestor“). Zur Konstruktion dieses „ancestors“ wurden mehrere Literaturquellen (z.B. HASZPRUNAR 1988b, FRETTER & GRAHAM 1994, PONDER & LINDBERG 1997) herangezogen und die als ursprünglich definierten Merkmalsausprägungen als neues Taxon in die Datenmatrix integriert (nach RIEPPEL 1999). Dabei wurde die Merkmalsausprägung des „ancestors“ immer mit 0 codiert. Die Herleitung des plesiomorphen Zustandes ist der Beschreibung des jeweiligen Merkmals zu entnehmen.

4.1.1 Schalenform

Die untersuchten Arten besitzen gedrehte (helicoide) oder napfförmige Schalen. Bei den Arten mit gedrehter Schale kann zwischen Taxa mit oder ohne Nabel unterschieden werden. Nach Ansicht mehrerer Autoren besitzen die Gastropoden ursprünglich eine gedrehte Schale (V. SALVINI-PLAWEN 1980, PONDER & LINDBERG 1997). Als Hinweis, dass Arten mit napfförmiger Schale Vorfahren mit gedrehter Schale besaßen, gilt ihr mehr oder weniger stark gewundener Protoconch (HASZPRUNAR 1988b). Außerdem wird die Ausprägung „gedreht, mit Nabel“ als ursprünglich gewertet (vgl. BECK 1995).

Codierung „Schalenform“:

0: gedreht, mit Nabel

1: gedreht, ohne Nabel

2: napfförmig

4.1.2 Anzahl der Teleoconchwindungen

Zur Verdeutlichung der unterschiedlichen Windungskomplexität der Schalen wurde eine Einteilung in die Merkmalsausprägungen „mehr als eine“, „weniger als eine“ und „keine“ Teleoconchwindung gewählt.

Gilt die unter 4.1.1 beschriebene These, dass ursprüngliche Gastropoden gedrehte Schalen besitzen, so kann die fortschreitende Entwindung der Schale und somit die Reduzierung der Zahl an Teleoconchwindungen als apomorph angesehen werden.

Codierung „Anzahl der Teleoconchwindungen“:

0: mehr als eine

1: weniger als eine

2: keine

4.1.3 Lage des Apex: anterior-posterior

Der Apex rückt mit fortschreitender Entwindung der Schale immer weiter von der den posterioren Rand der Schale überhängenden Position nach anterior. Da es aber auch Arten mit zentral liegendem Apex in Kombination mit mehr als einer Windung gibt, wurde die Lage des Apex getrennt von Merkmal Teleoconchwindung berücksichtigt.

Codierung „Lage des Apex: anterior-posterior“:

0: posterior überhängend

1: am posterioren Schalenrand

2: posteriore Schalenhälfte

3: zentral

4: anteriore Schalenhälfte

4.1.4 Lage des Apex: rechts-links

Zur weiteren Verdeutlichung der Verlagerung des Apex wurde die rechts-links Orientierung des Apex in die Datenmatrix aufgenommen. Hierbei gilt ein Apex rechts der Mittellinie als ursprünglich, da er diese Position bei Arten mit gedrehtem Gehäuse einnimmt.

Codierung „Lage des Apex: rechts-links“:

- 0: rechts der Mittellinie
- 1: auf der Mittellinie
- 2: links der Mittellinie

4.1.5 Septum im Schaleninnern

Das Septum im Schaleninnern (Abbildung 3) kann als Rest der Schalenwindung angesehen werden. Sein Vorhandensein deutet daher auf ursprüngliche Schalenmerkmale hin.

Codierung „Septum im Schaleninnern“:

- 0: vorhanden
- 1: fehlt

4.1.6 Schalenschlitz

Obwohl der Schalenschlitz innerhalb aller Gastropoden mehrmals konvergent auftritt, gilt dieses Merkmal nach Untersuchungen von HASZPRUNAR (1988b) innerhalb der „Archaeogastropoden“ als plesiomorphes Merkmal. Es ist eine Evolutionslinie vom offenen zum geschlossenen Schalenschlitz denkbar. Dem zufolge wurde ein am Schalenrand offener Schalenschlitz als ursprüngliches Merkmal gewertet.

Codierung „Schalenschlitz“:

- 0: am Schalenrand offen
- 1: am Schalenrand geschlossen
- 2: fehlt

4.1.7 Kopftentakel

Bei einigen Arten hydrothermaler „Archaeogastropoda“ wird ein Kopftentakel der Männchen zum Penis umgebildet.

Eine freie Befruchtung und somit das Fehlen von Kopulationsorganen gilt nach HASZPRUNAR (1988b) und MIZZARO-WIMMER & V. SALVINI-PLAWEN (2001) als ursprüngliches Merkmal der Gastropoden. Da auch die Regel, dass immer die funktionell kompliziertere Ausprägung eines Merkmals als abgeleitet gelten kann (SUDHAUS & REHFELD 1994, WÄGELE 2000), dafür spricht, wird das Vorhandensein eines Kopftentakels mit Penisfunktion als abgeleitet angesehen. Die Codierung dieses Merkmals ist ein Kompromiss aus rein phylogenetischer Vorgehensweise und der Voraussetzung, dass ein Merkmal zusätzlich auch als Unterscheidung zwischen Taxagruppen dienen muss. Würde nur eine 0/1-Codierung für „vorhanden/nicht

vorhanden“ benutzt werden, wäre nicht deutlich, dass sowohl der rechte, als auch der linke Kopftentakel zum Kopulationsorgan umgewandelt werden kann.

Codierung „Kopftentakel“:

0: gleiche Größe bei beiden Geschlechtern

1: rechter Kopftentakel bei ♂ zu Penis umgewandelt

2: linker Kopftentakel bei ♂ zu Penis umgewandelt

4.1.8 Augen

Die Funktion von Augen wird in der Tiefsee überflüssig. Da bei einigen Arten aber noch Augen vorhanden sind, gilt diese Ausprägung des Merkmals als plesiomorph.

Codierung „Augen“:

0: vorhanden

1: fehlen

4.1.9 Schnauzenform

Der Mund-Schnauze-Bereich der untersuchten Arten wurde in fünf Typen eingeteilt (3.2.2, Tafel 16). Die einfache Schnauzenform (orale Scheibe) wird in Anlehnung an PONDER & LINDBERG (1997) als ursprüngliche Form angesehen. Weiterhin stellen die lateralen Lappen bzw. die Verlängerung der Schnauze eine detailliertere Form und somit die abgeleitete Ausprägung dar.

Codierung „Schnauzenform“:

0: orale Scheibe ohne laterale Lappen

1: orale Scheibe mit kleinen lateralen Lappen

2: orale Scheibe mit großen lateralen Lappen

3: mit Querfurche

4: spitz

4.1.10 Halslänge

Ursprünglich besitzen Gastropoden einen kurzen Hals („neck“). Eine Gruppe der untersuchten Arten weist aber einen drei- bis viermal so langen Halsbereich wie die der übrigen Arten auf (Tafel 7e-g). Diese Ausprägung gilt daher als abgeleitet.

Codierung „Halslänge“:

0: kurz

1: lang

4.1.11 Kieferanzahl

Nach mehreren Autoren (z.B. FRETTER & GRAHAM 1994, PONDER & LINDBERG 1997) ist der Kiefer ursprünglich paarig (Tafel 16f) und wird in einigen Gruppen zu einem einzelnen vereinigt. Dem folgend wird ein paariger Kiefer als ursprünglich angesehen.

Codierung „Kieferanzahl“:

0: paarig

1: einzeln

2: fehlt

4.1.12 Schalenmuskelform

Die Ausprägung von zwei getrennten Schalenmuskeln gilt nach HASZPRUNAR (1988b) als ursprünglich. Es ist vorstellbar, dass sich zwei getrennten Schalenmuskel im Laufe der Evolution über eine breiter werdende posteriore Verbindung zu einem hufeisenförmigen Schalenmuskel umgebildet haben (siehe Abbildung 6).

Codierung „Schalenmuskelform“:

0: paarig

1: hufeisenförmig, posterior schmal (1/5 der Arme)

2: hufeisenförmig, anteriore Enden der Arme nach innen gebogen

3: hufeisenförmig, gleichmäßig breite Arme

4: halbmondförmig, links offen

5: dreiteilig

4.1.13 Mantelrandstruktur

Da die Ausbildung von Papillen am Mantelrand eine Differenzierung darstellt, wird ihr Vorhandensein als apomorph gewertet.

Codierung „Mantelrandstruktur“:

0: ohne Papillen

1: mit Papillen

4.1.14 Epipodium

Im Gegensatz zu HASZPRUNAR (1988b) wird in dieser Analyse in Übereinstimmung mit PONDER & LINDBERG (1997) das Fehlen eines Epipodiums als ursprünglich angesehen. Da auch den Mono- und Polyplacophoren, den wahrscheinlichen Vorfahren der Gastropoden, ein Epipodium fehlt, wird sein Vorhandensein als abgeleitet gewertet.

Codierung „Epipodium“:

0: fehlt

1: vorhanden

4.1.15 Epipodialtentakel

Der Argumentation aus 4.1.14 folgend, wird das Fehlen von Epipodialtentakeln als plesiomorph angesehen.

Codierung „Epipodialtentakel“:

0: fehlen

1: vorhanden

4.1.16 Operculum

Das Operculum (Abbildung 7) dient ursprünglich zum Verschließen der Öffnung einer gedrehten Schale (MIZZARO-WIMMER & V. SALVINI-PLAWEN 2001), doch bleibt es bei einigen napfförmigen Arten erhalten, obwohl es dort diese Funktion nicht mehr erfüllen kann. Bei einigen Arten ist es in die Visceralmasse eingelagert, nur noch larval vorhanden oder wird vollkommen reduziert. Bei den untersuchten Taxa, die ein Operculum besitzen kann man drei Formen unterscheiden: multispiral, paucispiral und teilweise verkalkt. Da nicht eindeutig festgestellt werden konnte ob ein multi- oder paucispirales Operculum ursprünglicher ist, wurde in der computerlesbaren Matrix die Codierung 0/1 als plesiomorph festgelegt.

Codierung „Operculum“:

0: paucispiral

1: multispiral

2: teilweise verkalkt

3: nur larval vorhanden

4: intern

5: fehlt

4.1.17 Nierenanzahl

Ursprünglich besitzen Gastropoden ein rechtes und linkes Exkretionsorgan (HASZPRUNAR 1988b, 1993, PONDER & LINDBERG 1997), welches aus Traditionsgründen als Niere bezeichnet wird. Bei einigen Arten ist die linke, bei anderen die rechte Niere reduziert.

Codierung „Nierenanzahl“:

- 0: linke und rechte vorhanden
- 1: rechte vorhanden, linke klein
- 2: nur linke vorhanden
- 3: nur rechte vorhanden
- 4: linke vorhanden, rechte klein

4.1.18 Verlauf des Rektums

Bei Monoplacophoren verläuft das Rektum durch das Perikard. PONDER & LINDBERG (1997) bewerten diese Ausprägung bei Gastropoden deshalb als ursprünglich.

Codierung „Verlauf des Rektums“:

- 0: durchs Perikard
- 1: nicht durchs Perikard

4.1.19 Herz

Generell gilt eine paarige Ausbildung von Organen als ursprünglich (HASZPRUNAR 1988b, 1993, PONDER & LINDBERG 1997), so dass ein diotocardes Herz die plesiomorphe Ausprägung darstellt.

Codierung „Herz“:

- 0: diotocard
- 1: monotocard

4.1.20 Kiementyp

Kiemen von Mollusken haben generell eine bipectinate Struktur (HASZPRUNAR 1988a, b, 1993, PONDER & LINDBERG 1997, SASAKI 1998). Dieses ist die ursprüngliche Form der Kiemen, die innerhalb der Gastropoden in mehreren Evolutionslinien zum monopectinaten Typ reduziert wurde. Bei manchen untersuchten Arten werden die Kiemen ganz reduziert.

Codierung „Kiementyp“:

0: bipectinat

1: monopectinat

2: sekundäre Kiemenlamellen

3: Kieme fehlt

4.1.21 Kiemenanzahl

Die ursprüngliche Zahl von zwei Kiemen (HASZPRUNAR 1988b, PONDER & LINDBERG 1997, SASAKI 1998) ist innerhalb der untersuchten Gruppe nur noch bei einigen Arten erhalten.

Codierung „Kiemenanzahl“:

0: zwei

1: eine

2: keine

4.1.22 Radulatyp

Da die Homologisierung einzelner Zähne einer doco- und rhipidoglossen Radula nicht möglich ist, wurde für die gemeinsame kladistische Analyse der Arten mit doco- und rhipidoglosser Radula nur der Radulatyp berücksichtigt.

Die rhipidoglosse Radula ermöglicht eine longitudinale Biegung, was zu einem komplexen Zusammenwirken der Zähne bei der Nahrungsaufnahme führt. Dieser Typ wird als flexogloss bezeichnet und aufgrund der Komplexität als apomorph angesehen. Die docoglosse Radula ist unbiegsam und wird als stereogloss bezeichnet.

Codierung „Radulatyp“:

0: stereogloss

1: flexogloss

4.1.23 Die hypothetische Ahnenform („ancestor“) beider Radulatypen

Da die Einzelmerkmale der Radula wichtige Hinweise zu verwandtschaftlichen Beziehungen geben können, wurden zusätzlich getrennte Analysen der docoglossen und rhipidoglossen Arten inklusive ihrer Radulaeinzelmerkmale durchgeführt (4.3.2 und 4.3.3).

Die Überlegungen anhand von Literaturvergleichen zur evolutiven Lesrichtung der Radulaeinzelmerkmale führten zur Rekonstruktion einer hypothetischen Ahnenform der doco- und rhipidoglossen Radula.

Die Ahnenform beider Radulatypen war genauso wie jene der Mono- und Polyplacophoren nicht biegsam, bzw. stereogloss. Jede Zahnreihe bestand aus 10-20 gleichartigen Zähnen, die noch nicht in Lateral- und Marginalfeld unterteilt war (FRETTER & GRAHAM 1994). Die einzelnen Zähne sind noch nicht in Schaber, Schaft und Basis gegliedert und besitzen keine differenzierten Strukturen zur Interaktion der Zähne, z. B. laterale Auswüchse an der Basis (vgl. BECK 1995). Jede Abwandlung dieses ursprünglichen Radulatyps wird im Folgenden als abgeleitet gewertet.

4.1.24 Codierung docoglosser Radulamerkmale

Der folgenden Auflistung sind die für die kladistische Analyse ausgewählten sieben Radulaeinzelmerkmale, ihre Merkmalsausprägungen und die phylogenetische Bewertung zu entnehmen (0 = plesiomorph). Zur Veranschaulichung wird auf entsprechende Radulafotos verwiesen.

1. Schaber des Rhachiszahns
 - 0: gerade (Tafel 17c)
 - 1: spitz (Tafel 17d)
 - 2: fehlt (Tafel 17a)
2. Schaft des Rhachiszahns
 - 0: ohne laterale Auswüchse (Tafel 17g)
 - 1: mit lateralen Auswüchsen (Tafel 17d)
 - 2: fehlt (Tafel 17a)
3. 1. Lateralzahn
 - 0: einteilig (Tafel 17e)
 - 1: dreiteilig (Tafel 17b)
4. 2. Lateralzahn
 - 0: vorhanden (Tafel 17e)
 - 1: fehlt (Tafel 17a)
5. 3. Lateralzahn
 - 0: pluricuspid (Tafel 17e)
 - 1: fehlt (Tafel 17a)
6. 1. Marginalzahn
 - 0: vorhanden (Tafel 17e)
 - 1: fehlt (Tafel 17a)

7. 2. Marginalzahn

0: „normal“ (Tafel 17c)

1: reduziert (Tafel 17f)

2: fehlt (Tafel 17b)

4.1.25 Codierung rhipidoglosser Radulamerkmale

Die unterschiedlichen Ausprägungen der rhipidoglossen Radula wurden in neun Merkmale unterteilt. Auch hier wird die jeweilige Ausprägung anhand eines entsprechenden Fotos dokumentiert.

1. Rhachiszahn

0: vorhanden (Tafel 20b)

1: klein (mit Schaber) (Tafel 24f)

2: reduziert (ohne Schaber) (Tafel 18d)

2. Schaft des Rhachiszahns

0: ohne Verstärkungen (Tafel 18d)

1: mit lateralen Verstärkungen (Tafel 25c)

2: mit lateralen Auswüchsen (Tafel 21d)

3. Anzahl der Lateralzähne

0: über sechs

1: fünf

2: vier

3: drei

4: zwei

5: einer

4. 1. Lateralzahn

0: „normal“ (Tafel 15b)

1: verbreitert (Lepetodrilidae-Typ) (Tafel 24f)

2: stark verbreitert (Neritidae-Typ) (Tafel 18b)

5. Lateralzähne mit Dentikeln

0: fehlen (Tafel 25d)

1: vorhanden (Tafel 21d)

6. Lateromarginalplatte (auf Fotos nicht sichtbar)

0: fehlt

1: vorhanden

7. Form der Lateralzahnbasis
 - 0: den proximalen Zahn überlappend (Tafel 20b)
 - 1: ineinandergreifend mit Knoten (Tafel 20f)
 - 2: ineinandergreifend (Tafel 21b)
 - 3: mit gewinkelten Fortsätzen (Tafel 19b)
8. Anzahl der Marginalzähne (Wurde in der Literatur als Anzahl für die Marginalzähne die Bezeichnung zahlreich benutzt, ist sie in der Datenmatrix aufgrund von Fotovergleichen als „bis 70“ definiert.)
 - 0: bis 20
 - 1: bis 70 (= zahlreich)
 - 2: über 70
9. Morphologie der Marginalzähne
 - 0: ohne zungenförmigen Fortsatz (Tafel 18b)
 - 1: mit zungenförmigem Fortsatz (Tafel 23c)

4.2 Charakterisierung der untersuchten Familien

Zur Verdeutlichung der Ergebnisse wird den Stammbaumentwürfen in den nächsten Abschnitten eine kurze Charakterisierung der einzelnen untersuchten Familien vorangestellt. Eine ausführliche Darstellung der morphologischen Ergebnisse befindet sich im Anhang I-5 bis I-7. Genaue Angaben zur Verbreitung der Arten sind dem Anhang I-4 zu entnehmen.

4.2.1 Charakterisierung der Acmaeidae (Tafel 1, 17)

Systematik: Die Acmaeidae FORBES, 1850 werden den Acmaeoidea, Patellina zugeordnet und gehören somit zu den Patellogastropoda. An hydrothermalen Systemen findet man aus der Familie Acmaeidae fünf Arten, die der Unterfamilie Pectinodontinae OKUTANI, TSUCHIDA & FUJIKURA, 1992 zugeordnet werden. Vier Arten gehören der Gattung *Bathyacmaea* (*B. jonassoni*, *B. nadinae*, *B. nipponica*, *B. secunda*) an und wurden in den Jahren 1992 bis 2002 beschrieben. Die zweite, monotypische Gattung ist *Serradonta* mit der Art *S. vestimentifericola*.

Morphologie: Zu den typischen Merkmalen der hydrothermalen Pectinodontinae gehören die relativ hohe napfförmige Schale mit anterior bis zentral gelegennem Apex, der Weich-

körper ohne Epipodium und ohne Operculum, sowie eine docoglosse Radula mit der Zahnformel 0-1-0-1-0. Im Unterschied zu allen anderen untersuchten Arten, ist der Lateralzahn der Acmaeidae mineralisiert.

Verbreitung: Die untersuchten Arten leben an hydrothermalen Quellen im Westpazifik und an „cold seeps“ in der Nähe von Japan. Andere Vertreter dieser Familie findet man in allen Meeren. Eine der bekanntesten ist *Acmea testudinalis*, welche die gemäßigten Meere der nördlichen Halbkugel bis 250 m Tiefe bewohnt (KAESTNER 1993).

Anmerkungen: Die Weichkörpermerkmale der untersuchten Arten wurden 1988 von LINDBERG als pädomorph bezeichnet.

4.2.2 Charakterisierung der Neolepetopsidae (Tafel 2-3, 17)

Systematik: 1990 beschrieb MCLEAN die Familie Neolepetopsidae in der Überfamilie Lepetopsaea (nach ICZN später in Lepetopsoidea umbenannt), welche ebenso wie die Acmaeidae den Patellogastropoden zugeordnet wird. Die Neolepetopsidae bestehen aus den drei für den hydrothermalen Lebensraum endemische Gattungen *Eulepetopsis*, *Neolepetopsis* und *Paralepetopsis*. *Eulepetopsis* ist eine monotypische Gattung mit der Art *E. vitrea*. *Neolepetopsis* beinhaltet vier Arten (*N. densata*, *N. gordensis*, *N. occulta*, *N. verruca*) und *Paralepetopsis* besteht aus den vier Arten *P. ferrugivora*, *P. floridensis*, *P. lepichoni* und *P. rosemariae*. Vor 1990 wurden die Arten dieser Familie von HICKMAN (1983) als "Group-C limpets" und von MCLEAN (1985) als "symmetrical hydrothermal vent limpets" bezeichnet.

Morphologie: Die napfförmige Schale der Neolepetopsidae ist symmetrisch, transparent, hat keine Windungsreste und der Apex liegt fast zentral. Dem Weichkörper adulter Exemplare fehlt ein Epipodium, Kiemen und ein Operculum. Ihre docoglosse Radula zeichnet sich durch einen gut entwickelten Rhachiszahn, zwei Paar innere Lateralzähne, einem "pluricuspiden" Lateralzahn und zwei plattenförmige Marginalzähne aus.

Verbreitung: Die Arten dieser Familie sind endemisch für hydrothermale Quellen und "cold seeps". Dabei ist auffällig, dass die Gattungen *Eulepetopsis* und *Neolepetopsis* am Ostpazifischen Rücken vorkommen, während *Paralepetopsis* nur im Westpazifik und Atlantik zu finden ist.

Anmerkungen: Die Neolepetopsidae werden als Übergangsform zwischen den Patellogastropoda und Rhipidoglossa diskutiert (MCLEAN 1990a, BECK 1997). Nach WARÉN & BOUCHET (2001) sind die morphologischen Unterschiede zwischen den Gattungen *Neolepetopsis* und *Paralepetopsis* nicht sehr deutlich. *N. densata*, *N. occulta* und *N. verruca* haben eine ziemlich ähnliche, flache und teilweise transparente Schale, während *N. gordensis* eine opake Schale besitzt, die der von *P. floridensis* sehr ähnlich ist.

4.2.3 Charakterisierung der Phenacolepadidae (Tafel 4, 18)

Systematik: Die Phenacolepadidae werden nach einigen Autoren (u.a. WARÉN & BOUCHET 2001) zu den Neritoidea, Neritimorpha (= Neritopsina) gestellt, welche BECK (im Druck) den Rhipidoglossa zuordnet. Die hier untersuchte Unterfamilie Shinkailepadinae (BECK im Druck) entspricht den Shinkailepadidae (OKUTANI et al. 1989) und beinhaltet sechs Arten in zwei Gattungen (*Olgasolaris*, *Shinkailepas*). Die Shinkailepadinae werden aufgrund ihrer Radulaähnlichkeit zu den Phenacolepadidae gestellt. Die Gattung *Olgasolaris* besteht aus den zwei Arten *O. ethmoconcha* und der *O. tollmanni*. *Shinkailepas* beinhaltet vier Arten: *S. briandi*, *S. conspira*, *S. kaikatensis* und *S. tufari*.

Morphologie: Charakteristische Merkmale der Shinkailepadinae sind die mehr oder weniger napfförmige Schale, das intern liegende Operculum mit halb verkalkter Oberfläche, die Umwandlung des rechten Kopflappens beim Männchen zum Penis, der paarige Schalenmuskel und zahlreiche Mantelpapillen. Im Gegensatz zu den Acmaeidae und Neolepetopsidae ist bei den Phenacolepadidae eine rhipidoglosse Radula ausgebildet. Ihre Charakteristika sind ein Rhachiszahn ohne Schaber, ein stark verbreiteter Lateralzahn und 70-90 Marginalzähne pro Zahnreihe.

Verbreitung: Die Arten der Shinkailepadinae sind endemisch für hydrothermale Quellen und „cold seeps“ und kommen in Tiefen zwischen 800 bis 3500 m vor. Arten dieser Unterfamilie sind bis jetzt noch nicht aus dem Ostpazifik bekannt. Andere Arten der Phenacolepadidae kommen hauptsächlich im Litoral wärmerer Meere vor.

Anmerkungen: Da eine nahe Verwandtschaft zu *Bathynnerita naticoides* (Neritidae RAFINESQUE, 1815) vermutet wird, wurde diese ebenfalls im hydrothermalen Lebensraum vorkommende Art in die Datenmatrix aufgenommen. Für DNA-Sequenzanalysen diente die Sequenz von *Nerita albicilla*, einer auch den Neritidae zugeordneten Art aus der Gezeitenzone, als Vergleich.

4.2.4 Charakterisierung der Pyropeltidae (Tafel 5, 19)

Systematik: Die Pyropeltidae gehören zu den Lepetelloidea, Lepetellida, Rhipidoglossa und wurden 1987 von MCLEAN & HASZPRUNAR beschrieben. Sie bestehen aus der einen Gattung *Pyropelta* mit fünf Arten: *P. bohlei*, *P. corymba*, *P. musaica*, *P. ovalis* und *P. wakefieldi*.

Morphologie: Die Pyropeltidae sind die kleinsten der hydrothermalen „Limpets“ mit höchstens 5,5 mm Schalenlänge. Ihre Schale weist irreguläre, konzentrische Erosionslinien auf, vergleichbar mit denen von *Eulepetopsis vitrea*. Sie haben kein Operculum, ihre linke Niere ist reduziert, das Rektum führt durchs Perikard und sie besitzen sekundäre Kiemenblättchen. Ihre Radula ist rhipidogloss und zeichnet sich durch einen Rhachiszahn ohne Schaber und fünf Lateralzähne aus.

Verbreitung: Bis heute sind die Pyropeltidae nur von hydrothermalen Quellen und „cold seeps“ aus dem Ost- und Westpazifik bekannt, nicht aus dem Atlantik. Pyropeltidae wurden auch an Walkadavern im Pazifik vor Kalifornien gefunden.

Anmerkungen: MCLEAN & HASZPRUNAR (1987) diskutieren ihre verwandtschaftliche Nähe zu den Pseudococculinidae und Osteopeltidae und ordnen die Pyropeltidae in die Unterordnung Cocculiniformia ein. BECK (1997) postuliert die Polyphyly der Cocculiniformia. WARÉN & BOUCHET (2001) wandeln die Cocculiniformia zu einer Unterklasse Cocculiniformia um.

4.2.5 Charakterisierung der Cyathermiidae (Tafel 6, 19)

Systematik: Die Cyathermiidae wurden 1990 von MCLEAN beschrieben und zu den Neomphaloidea, Neomphalina gestellt. Die Familie besteht aus zwei Gattungen, der monotypischen *Cyathermia* (*C. naticoidea*) und der Gattung *Lacunoides* mit den Arten *L. exquisitus* und *L. vitreus*.

Morphologie: Die Cyathermiidae haben im Gegensatz zu den oben vorgestellten Familien eine gedrehte Schale, die mit einem Operculum verschlossen werden kann. Ihr linker Kopftentakel wird bei den Männchen zum Penis umgewandelt. An ihrer rhipidoglossen Radula fällt auf, dass der Schaber des Rhachiszahns länger als jener der Lateralzähne ist, welche bemerkenswert fein gezähnt sind.

Verbreitung: Die Cyathermiidae kommen nur am Ostpazifischen Rücken, an hydrothermalen Quellen des "Juan de Fuca Ridge" bis zum "Galapagos Ridge" vor. *C. naticoides* gehört

an den hydrothermalen Lebensgemeinschaften bei 13° und 21°N des Ostpazifischen Rückens zu einer der häufigsten Gastropodenarten (WARÉN & BOUCHET 1989).

Anmerkungen: Die beiden Arten *C. naticoides* und *L. exquisitus* wurden 1989 von WARÉN & BOUCHET beschrieben und in die Familie Neomphalidae eingeordnet. Diese Klassifikation behalten sie auch in ihrem Artikel von 2001 bei, anstatt die von MCLEAN 1990 aufgestellte Familie Cyathermiidae zu beachten.

4.2.6 Charakterisierung der Neomphalidae (Tafel 6-8, 19-20)

Systematik: Die 1981 von MCLEAN beschriebenen Neomphalidae gehören zu den nach ihr benannten Neomphaloidea, deren höhere systematische Einordnung unklar ist (Unterklasse „uncertain“: WARÉN & BOUCHET 2001). Sie bestehen nach der derzeitigen Klassifikation aus vier Gattungen: *Fumocapulus* (*F. alayseae*), *Neomphalus* (*N. fretterae*), *Symmetromphalus* (*S. hageni*, *S. regularis*, *S. macleani*) und *Retiskeneia* (*R. diploura*).

Morphologie: Die Neomphalidae beinhalten Arten mit gedrehter und mehr oder weniger napfförmiger Schale. Ihnen allen gemeinsam ist der beim Männchen zum Penis umgewandelte linke Kopftentakel und eine rhipidoglosse Radula mit vier oder fünf Lateralzähnen.

Verbreitung: Die Neomphalidae sind endemisch für hydrothermale Systeme und nur aus dem Pazifik bekannt. *R. diploura* findet man in einer Tiefe von 4800 m.

Anmerkungen: Nach früheren Untersuchungen (SCHWARZPAUL 1998) ist die Zuordnung von *R. diploura* zu den Neomphalidae diskussionswürdig, da sie als einzige Art der Familie eine helicoide Schale besitzt.

4.2.7 Charakterisierung der Peltospiridae (Tafel 8-11, 20-22)

Systematik: Seit ihrer Beschreibung im Jahre 1989 (MCLEAN) werden die Peltospiridae von mehreren Autoren als Sammelgruppe für Arten hydrothermalen Quellen benutzt, die nicht eindeutig anderen Familien zugeordnet werden können. Im folgenden Text wird die in Tabelle 1 dargestellte Klassifikation benutzt. Danach bestehen die Peltospiridae aus 12 Gattungen, die in jene mit napfförmiger (*Ctenopelta*, *Echinopelta*, *Hirtopelta*, *Nodopelta*, *Peltospira*, *Rhynchopelta*, *Symmetriapelta*) und helicoider Schale (*Depressigyra*, *Lirapex*, *Melanodrymia*, *Pachydermia*, *Planorbidella*) eingeteilt werden können (nach SCHWARZPAUL

1998). Insgesamt beinhaltet diese Familie derzeit 24 Arten. Ihre höhere systematische Einordnung ist ähnlich die der Neomphalidae unklar (Unterklasse „Uncertain“: WARÉN & BOUCHET 2001). Zusammen mit den Neomphalidae werden die Peltospiridae auch als Neomphalina bezeichnet (MCLEAN 1990).

Morphologie: Diese Familie ist sehr divers. Allen gemein ist der als „peltospirid“ bezeichnete Typ der rhipidoglossen Radula, welche ähnlich die der Neomphalidae ist (Tafel 20).

Verbreitung: Die Peltospiridae kommen im West- und Ostpazifik und am Mittelatlantischen Rücken vor. Sie sind endemisch für hydrothermale Quellen und konnten bis in 3500 m Tiefe gefunden werden.

Anmerkungen: Erste Exemplare der Familie wurden von MCLEAN (1985) als „hot vent group A“ bezeichnet. Schon 1996 errichteten V. SALVINI-PLAWEN & STEINER die Familie Melanodrymiidae und entfernten damit die Gattung *Melanodrymia* aus den Peltospiridae. Diese Neuklassifikation fand aber keine Akzeptanz in der einschlägigen Literatur. Im Gegensatz dazu stellen WARÉN & BOUCHET 2001 die Gattungen *Melanodrymia*, *Pachydermia* und *Planorbidella* zu den Neomphalidae. Die Einordnung dieser Familie in eine eigene Überfamilie wird in der Literatur diskutiert. Während MCLEAN (1981, 1989a, 1990b), FRETTER (1989), HASZPRUNAR (1988a, b) und BECK (1997) für zwei getrennte Überfamilien plädieren, werden die Peltospiridae bei WARÉN & BOUCHET (1989, 1993, 2001) als Familie der Neomphaloidea geführt.

4.2.8 Charakterisierung der Clypeosectidae (Tafel 12, 23)

Systematik: Diese 1989 von MCLEAN errichtete Familie wird nach MCLEAN und HASZPRUNAR (1989b) zu den Fissurelloidea, Vetigastropoda gestellt. Diese Positionierung ist strittig und wurde von BECK (1997, im Druck) und ERBE (2001) thematisiert. Die Familie besteht aus fünf Arten in den zwei Gattungen *Clypeosectus* (*C. curvus*, *C. delectus*) und *Pseudorimula* (*P. marianae*, *P. midatlantica*, *P. leisei*).

Morphologie: Die napfförmige Schale der beiden Gattungen zeichnet sich durch einen Schalenschlitz aus. Bei *Clypeosectus* ist er komplett offen, während er bei *Pseudorimula* am Schalenrand geschlossen ist. Charakteristisch für die Gattung *Pseudorimula* ist ihr dreiteiliger Schalenmuskel. Außerdem besitzt die Familie im Vergleich zu den Fissurelliden keinen vergrößerten Lateralzahn ihrer rhipidoglossen Radula.

Verbreitung: Diese Familie ist für hydrothermale Systeme endemisch und mit der Gattung *Clypeosectus* im Ostpazifik und mit *Pseudorimula* im Westpazifik und Atlantik bis in 3660 m Tiefe verbreitet.

Anmerkungen: WARÉN & BOUCHET (2001) ordnen die Gattungen *Clypeosectus* und *Pseudorimula* aufgrund ihrer Protoconchmerkmale den Lepetodrilidae zu. BECK (im Druck) postuliert eine mögliche nähere Verwandtschaft der Clypeosectidae mit den Neomphaloidea und/oder Peltospiroidea aufgrund von Radulamerkmalen.

4.2.9 Charakterisierung der Fissurellidae (Tafel 12, 23)

Systematik: Die Fissurellidae werden zu den Fissurelloidea, Vetigastropoda gestellt. Aus dieser Familie wurden aus der Gattung *Puncturella* die drei hydrothermalen Arten *P. parvinobilis*, *P. rimaizenaensis* und *P. solis* untersucht.

Morphologie: Die Schale der untersuchten Arten ist napfförmig mit einem zentral liegenden Apex. Charakteristisch ist das tropfenförmige Foramen nahe dem Apex. Außerdem besitzen sie eine rhipidoglosse Radula mit fünf Lateralzähnen.

Verbreitung: Die drei *Puncturella*-Arten kommen an hydrothermalen Quellen im Westpazifik in 690 bis 1492 m Tiefe vor. Andere Vertreter dieser Familie findet man im Flachwasser aller wärmeren Meere.

Anmerkungen: Für die phylogenetische Analyse auf Basis der 18S rDNA wurde die Sequenz von *Diodora graeca*, einer bis 26 mm großen Art aus dem Litoral bis Sublitoral, als Vergleich herangezogen.

4.2.10 Charakterisierung der Gorgoleptidae (Tafel 13, 24)

Systematik: Die Gorgoleptidae gehören nach MCLEAN (1988) zu den Lepetodrilidae, Vetigastropoda und beinhalten die Gattung *Gorgoleptis* mit den Arten *G. emarginatus*, *G. patulus* und *G. spiralis*. WARÉN & BOUCHET (2001) lösen die Familie auf und ordnen die Gattung *Gorgoleptis* den Lepetodrilidae zu.

Morphologie: Charakteristisch ist ihr Periostracumband auf der napfförmigen Schale, sehr lange Epipodialtentakel und eine rhipidoglosse Radula mit kleinem Rhachiszahn und fünf Lateralzähnen.

Verbreitung: Die Gorgoleptidae findet man nur in 2600 m Tiefe an hydrothermalen Quellen des Ostpazifischen Rückens zwischen 9°50 bis 21°N.

4.2.11 Charakterisierung der Lepetodrilidae (Tafel 13-14, 24-25)

Systematik: Diese monotypische Familie besteht aus 12 Arten der Gattung *Lepetodrilus* und bildet mit den Gorgoleptidae die Überfamilie Lepetodriloidea (MCLEAN 1988, 1993, BECK 1993). Die Lepetodriloidea werden nach HASZPRUNAR (1988a, b) und V. SALVINI-PLAWEN & STEINER (1996) den Vetigastropoda zugeordnet, doch gibt es auch morphologische Merkmale die gegen eine Positionierung innerhalb der Vetigastropoda sprechen (SOBJINSKI 1995).

Morphologie: Charakteristisch für die Lepetodrilidae ist die napfförmige Schale (Länge 3-12 mm), der am hinteren Schalenrand oder überhängend liegende Apex und eine rhipidoglosse Radula mit kleinem Rhachiszahn, auffällig breitem erstem Lateralzahn und insgesamt fünf Lateralzähnen. Die Anatomie von sechs der 12 *Lepetodrilus*-Arten wurde von FRETTER (1988) detailliert beschrieben.

Verbreitung: Vertreter dieser für hydrothermale Systeme endemischen Familie findet man im Pazifik, Atlantik und im Indischen Ozean.

Anmerkung: Die Lepetodrilidae entsprechen den „Hydrothermal vent Group-B limpets“. BECK (1997) postuliert eine nahe Verwandtschaft der Lepetodriloidea mit den Neomphaloidea und schließt sie von den Vetigastropoda (sensu HASZPRUNAR 1988a) aus.

4.2.12 Charakterisierung der Scissurellidae (Tafel 15, 25)

Systematik: Die Scissurellidae werden von MCLEAN (1989b) und WARÉN & BOUCHET (1993, 2001) den Vetigastropoda zugeordnet. Die Überfamilienzugehörigkeit ändert sich nach WARÉN & BOUCHET von Pleurotomaroidea (1989) über Scissurelloidea (1993) bis zu Lepetodriloidea (2001). Aus dieser Familie kommen an hydrothermalen Quellen Vertreter aus den zwei Unterfamilien Sutilizoninae und Temnocrinclinae vor.

Die erste beinhaltet die Gattung *Sutilizona* mit *S. pterodon*, *S. theca* und *S. tunnicliffae*, die zweite die zwei monotypischen Gattungen *Temnocinclis* (*T. euripes*) und *Temnozaga* (*T. parilis*).

Morphologie: Die Scissurellidae besitzen eine napfförmige Schale mit Schalenschlitz und zeigen dadurch eine große äußerliche Ähnlichkeit zu den Clypeosectidae. Anhand der Radulamorphologie können sie aber von den Clypeosectidae unterschieden werden.

Verbreitung: Außer *S. pterodon*, welche am Mittelatlantischen Rücken (23°N) vorkommt, sind die hydrothermalen Vertreter dieser Familie im Ostpazifik zu finden. Andere Arten dieser Familie findet man weltweit von der Gezeitenzone bis ins Abyssal.

4.2.13 Charakterisierung der Trochidae (Tafel 15, 25)

Systematik: Aus der Familie der Trochidae sind bis jetzt aus dem hydrothermalen Lebensraum nur drei Arten aus den Gattungen *Bathymargarites* (*B. symplector*) und *Fucaria* (*F. mystax*, *F. striata*) bekannt.

Morphologie: Die Trochidae besitzen typischerweise eine gewundene Schale, die durch ein Operculum verschlossen werden kann. Bei allen untersuchten Exemplaren der Gattung *Fucaria* ist der Apex stark erodiert. Ihre rhipidoglosse Radula besitzt eine sehr unterschiedliche Anzahl an Lateralzähnen. Die Radula von *B. symplector* beinhaltet zwei, während *F. striata* 12 Lateralzähne besitzt.

Verbreitung: *B. symplector* und *F. striata* sind nur von hydrothermalen Quellen und „cold seeps“ des Ostpazifik bekannt, wohingegen *F. mystax* nur im Westpazifik gefunden wurde. Zu den Trochidae gehören zahlreiche Arten, die weltweit in der oberen Gezeitenzone vorkommen.

Anmerkung: Für die genetischen Untersuchungen wurden zwei Arten der Gezeitenzone (*Gibbula rarilineata*, *Monodonta labio*) hinzugezogen, da die hydrothermalen Arten nicht zerstört werden durften.

4.3 Stammbaumentwürfe auf Basis morphologischer Daten

Im folgenden Teil dieser Arbeit werden die Ergebnisse von vier kladistischen Analysen auf Basis morphologischer Daten mit unterschiedlicher Merkmals- und Taxazusammensetzung dargestellt.

Analyse I beinhaltet alle untersuchten „Archaeogastropoden“ ohne ihre Radulaeinzelmerkmale zu berücksichtigen, da doco- und rhipidoglosse Arten gemeinsam analysiert wurden. Analyse II basiert auf Radulaeinzelmerkmalen aller Arten mit docoglosser Radula, während Analyse III alle Merkmale diejenigen Arten mit rhipidoglosser Radula enthält. Dazu wurde zuerst die Datenmatrix von Analyse I um die jeweiligen doco- oder rhipidoglossen Radulaeinzelmerkmale erweitert. Als sich bei der Datenmatrix der Arten mit docoglosser Radula herausstellte, dass von den Schalen- und Weichkörpermerkmalen nicht genügend „parsimonie-informativ“ waren, wurden nur Radulaeinzelmerkmale für Analyse II berücksichtigt. Analyse IV beinhaltet nur diejenigen Arten von denen auch Daten zur Sequenz der 18S rDNA vorliegen, um einen direkten Vergleich der beiden Methoden möglich zu machen. Die Gewichtung der Merkmale, Listen der Merkmalswechsel und die Apomorphielisten sind dem Anhang III zu entnehmen. Die Buchstaben hinter den Artnamen in den Stammbaumentwürfen geben Auskunft über die Verbreitung der Art, näheres zur Biogeographie siehe 5.4.

4.3.1 Analyse I

Für Analyse I wurden 22 morphologische Merkmale von 76 Taxa berücksichtigt. Das MP-Verfahren mit skaliertem Merkmalsgewichtung (siehe 3.4.1) ergab 80 Bäume gleicher Länge (69964 Schritte, CI: 0,314, RI: 0,760, RC: 0,239), aus denen in Abbildung 9 der 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum dargestellt ist. Dabei dienten die Polyplacophora und die hypothetische Ahnenform („ancestor“) als Außengruppen. Bei der Interpretation des Ergebnisses dieser Analyse muss berücksichtigt werden, dass die Datenmatrix keine Radulaeinzelmerkmale enthält.

Abbildung 9: gegenüberliegende Seite: Kladistische Analyse von 76 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ auf Basis von 22 morphologischen Merkmalen (ohne Radulaeinzelmerkmale), Maximum Parsimony, heuristische Suchoption, 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum aus 80 Bäumen (% Werte der Übereinstimmung über den Ästen), „addition sequence: random“, 1000 Wiederholungen mit max. 10 Bäume pro Wiederholung, "scaled" (Basisgewicht: 1000), Länge: 69964, CI: 0,314, RI: 0, 760, RC: 0,239, Abk.: A: Atlantik, O: Ostpazifik, W: Westpazifik.



Außerdem wurden *Serradonta vestimentifericola* und *Bathyacmaea secunda* aus der Datenmatrix entfernt, da von ihnen weniger als 50% der analysierten Merkmale bekannt sind. Drei Arten der Gattung *Bathyacmaea* (*B. jonassoni*, *B. nadinae*, *B. nipponica*) wurden zu dem Taxon *Bathyacmaea jo-na-ni* zusammengefasst, da sie sich in den berücksichtigten Merkmalen nicht unterscheiden.

In diesem Stammbaumentwurf nehmen die docoglossen Arten die basale Position ein. Innerhalb dieser monophyletischen Gruppe stellt *E. vitrea* das abgeleiteste Taxon dar. Die ursprünglichsten rhipidoglossen Arten sind die Pyropeltidae, welche ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den west- und ostpazifischen Arten zeigen. Die abgeleitesten Familien dieses Kladogramms sind die Fissurellidae, Clypeosectidae und Scissurellidae. Dabei ist eine sehr nahe Verwandtschaft der Fissurellidae und Clypeosectidae zu erkennen, da sie in 75% der sparsamsten Kladogramme ein Monophylum bilden. Die restlichen untersuchten Taxa der Phenacolepadidae, Lepetodrilioidea, Neomphaloidea und Peltospiroidea werden in diesem Stammbaumentwurf paraphyletisch dargestellt. Demnach muss es zu einer mehrfach konvergenten Entstehung der gedrehten Schale gekommen sein.

4.3.2 Analyse II

Diese Analyse untersucht die phylogenetischen Beziehungen zwischen den 13 Arten mit docoglosser Radula. Als Datengrundlage dienten ihre Radulaeigenschaften, welche in sieben Merkmale eingeteilt wurden. Zusätzlich zu den untersuchten Arten des hydrothermalen Lebensraums wurde die aus dem Litoral bekannte Gattung *Patella* der Datenmatrix hinzugefügt. Das MP-Verfahren mit skalierten Merkmalsgewichtung ergab mit der „branch and bound“-Suchoption fünf Kladogramme gleicher Länge (7500 Schritte, CI: 0,933, RI: 0,981, RC: 0,916). Der daraus resultierende 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum ist in Abbildung 10 dargestellt. Als Außengruppe diente die hypothetische Ahnenform („ancestor“) (siehe 4.1.23). *Neolepetopsis occulta* und *N. verruca* fehlen in dieser Analyse, da keine Angaben über die Radula dieser beiden Arten vorliegen.

Die hydrothermalen Vertreter der Acmaeidae können aufgrund dieser Analyse als plesiomorph zu den Neolepetopsidae angesehen werden. Interessant ist die zu beobachtende ursprüngliche Position der Arten des Westpazifik, gefolgt von den atlantischen Arten der Gattung *Paralepetopsis*. Die abgeleitesten Arten stammen aus dem Ostpazifik. Die Gattung *Patella* nimmt die Position zwischen den Acmaeidae und den Neolepetopsidae ein.

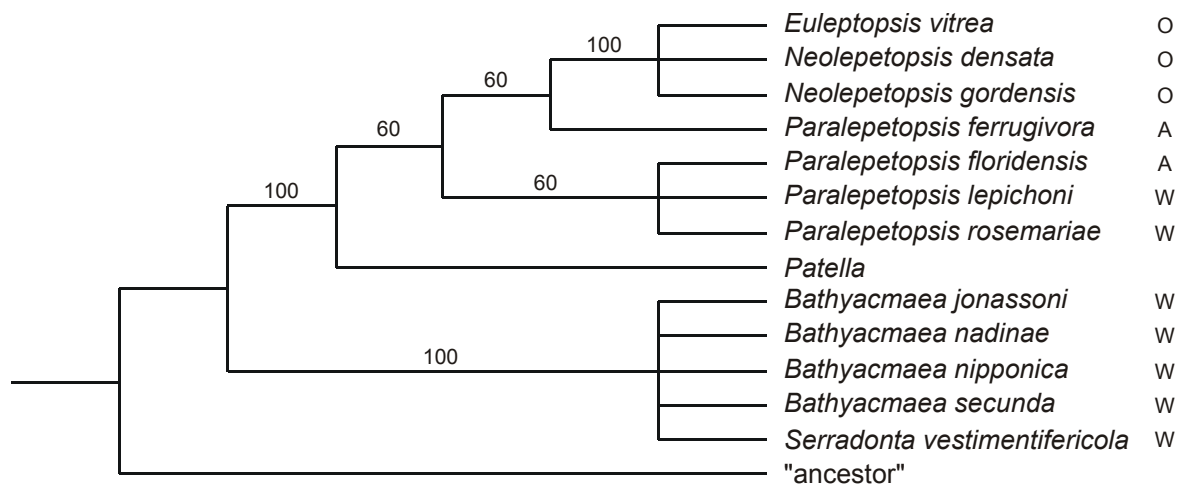


Abbildung 10: Kladistische Analyse von 13 „Archaeogastropoden“ mit docoglosser Radula auf Basis von sieben Radulamerkmalen, Maximum Parsimony, „branch and bound“, 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum aus 5 Kladogrammen, (% Werte der Übereinstimmung über den Ästen), "scaled" (Basisgewicht: 1000), „addition sequence: furthest“, Länge: 7500, CI: 0,933, RI: 0,981, RC: 0,916, Abk.: A: Atlantik, O: Ostpazifik, W: Westpazifik.

4.3.3 Analyse III

Analyse III basiert auf einer möglichst großen Datenmatrix aus Schalen-, Weichkörper- und Radulamerkmalen rhipidoglosser „Archaeogastropoden“. Dafür wurde die Datenmatrix aus Analyse I um neun Radulaeinzelmerkmale erweitert, welches zu einer Matrix aus 71 Taxa mit 29 Merkmalen führte. Das Merkmal 14 (Epipodium) wurde aus der Analyse herausgenommen, da es in dieser Taxazusammenstellung „parsimonie-uninformativ“ war. Die hypothetische Ahnenform („ancestor“) galt auch bei dieser Analyse als Außengruppe. Die Berechnung mit der heuristischen Suchoption und skalierten Merkmalsgewichtung ergab 30 Kladogramme gleicher Länge (98078 Schritte, CI: 0,296, RI: 0,759, RC: 0,224) von denen der 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum in Abbildung 11 dargestellt ist.

Ähnlich wie bei Analyse I ergibt sich in dieser Analyse eine abgeleitete Position der Clypeosectidae, Fissurellidae und Scissurellidae. Im Gegensatz zu Analyse I zeigt Analyse III eine nahe Verwandtschaft der Pyropeltidae zu den letztgenannten Familien und somit auch eine abgeleitete Position. Die Pyropeltidae werden die Schwestergruppe der Clypeosectidae-Fissurellidae-Gruppe. Außerdem zeigt sich in Analyse III eine klare Monophylie der Lepetodrioloidea. Diese Überfamilie bildet die Schwestergruppe der Clypeosectidae-Fissurellidae-Pyropeltidae-Scissurellidae-Gruppe. Eine ebenfalls monophyletische Gruppe bilden die Neomphaloidea. Dabei steht *Retiskenea diploura* statt den Neomphalidae, den Cyathermiidae nah. Auch die Phenacolepadidae können als monophyletische Familie ange-

sehen werden, obwohl sie eine nahe Verwandtschaft zu den peltospiriden Arten *Rhynchopelta concentrica* und *Symmetriapelta wareni* zeigen.

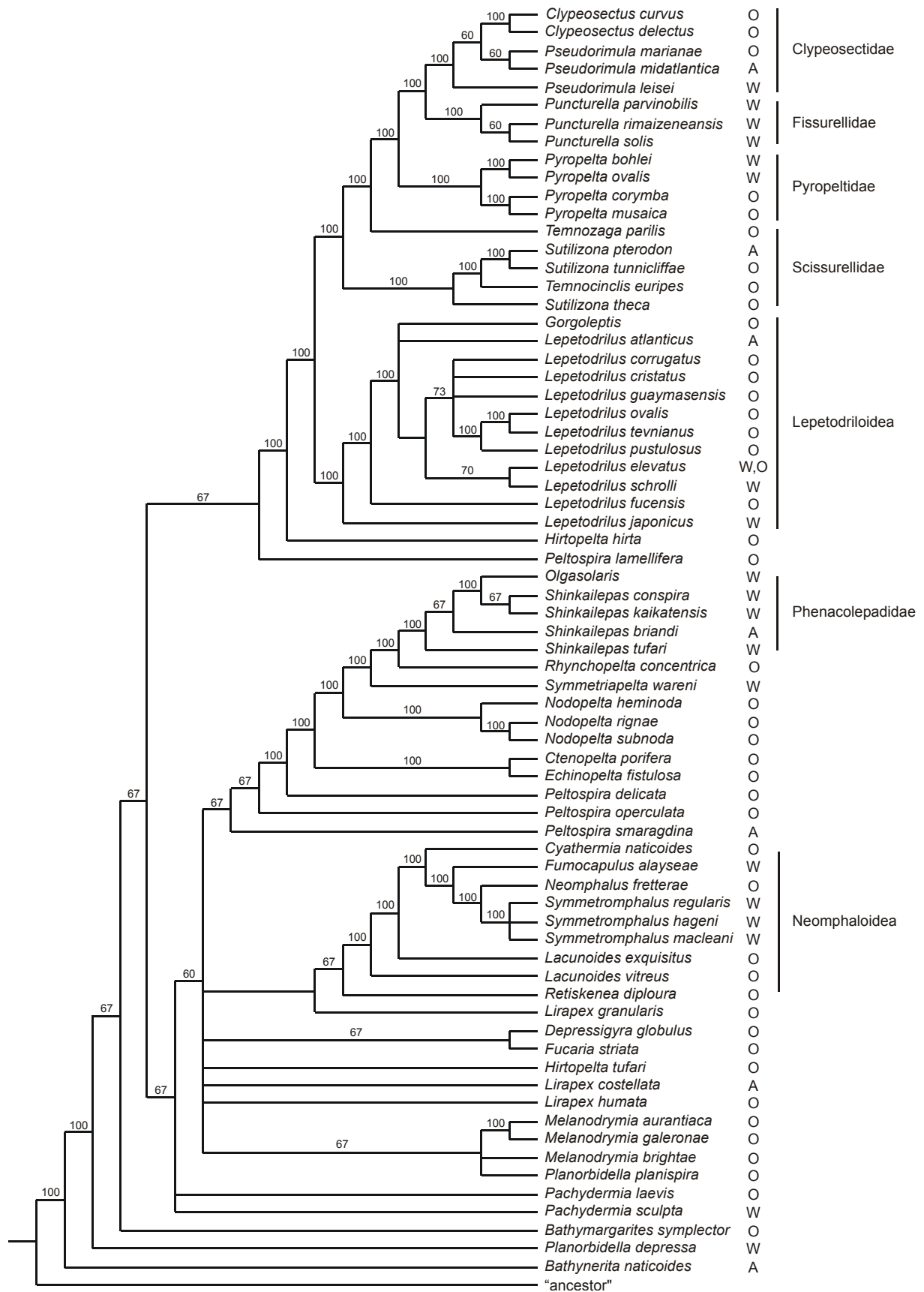
Des weiteren zeigt diese Analyse die Paraphylie der Peltospiriden. Es wird die Bildung der Familie Melanodrymiidae unterstützt, der hiernach aber noch *Planorbidella planispira* zugeordnet werden müsste. Außerdem bildete die trochide Art *Fucaria striata* die Schwesterart zu *Depressigyra globulus*.

4.3.4 Analyse IV

Die Datenmatrix dieser Analyse beinhaltet nur jene 19 Taxa für die auch 18S rDNA Daten ermittelt wurden. Das Merkmal Augen (Nr. 8) wurde aus der Datenmatrix entfernt, da es bei dieser Taxazusammenstellung „parsimonie-uninformativ“ war, so dass die Matrix 21 Merkmale enthält. Als Außengruppen galten die Polyplacophora und die hypothetische Ahnenform („ancestor“). Bei der Interpretation des in Abbildung 12 dargestellten 50 % Mehrheitsregel-Konsensus-Baumes aus 45 gleichlangen potentiellen Stammbäumen (39314 Schritte, CI: 0,534, RI: 0,654, RC: 0,349, „branch and bound“-Suchoption) muss berücksichtigt werden, dass die zugrundeliegende Datenmatrix keine Radulaeinzelformen enthält, da hier Arten mit doco- und rhipidoglosser Radula gemeinsam behandelt wurden. Die zwei Arten der Gattung *Olgasolaris* wurden zu einem Taxon zusammengefasst, da sie sich in den berücksichtigten Merkmalen nicht unterscheiden.

Diese Analyse zeigt eine abgeleitete Position der Neomphaloidea und einen nahe Verwandtschaft der Pyropeltidae zu den Clypeosectidae-Fissurellidae. Außerdem wird die Monophylie der Phenacolepadidae und die Paraphylie der Peltospiridae deutlich. Wiederum stehen die docoglossen Arten an der Basis des Stammbaumentwurfs, gefolgt von zwei Arten der Peltospiridae. Die zwei Arten der Gattung *Lepetodrilus* bilden keine Gruppe, was auf die fehlenden Radulamerkmale zurückzuführen ist.

Abbildung 11: gegenüberliegende Seite: Kladistische Analyse von 71 „Archaeogastropoda“ auf der Basis von 29 morphologischen Merkmalen, Maximum Parsimony, heuristische Suchoption, 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum aus 30 Kladogrammen (% Werte der Übereinstimmung über den Ästen), „addition sequence: random“, 100 Wiederholungen mit max. 10 Bäume pro Wiederholung, „scaled“ (Basisgewicht: 1000), Länge: 98078, CI: 0,296, RI: 0,759, RC: 0,224, Abk.: A: Atlantik, O: Ostpazifik, W: Westpazifik.



Innerhalb der rhipidoglossen Arten sind die Clypeosectidae-Fissurellidae die abgeleitesten und bilden die Schwestergruppe der Pyropeltidae. Nahe dieser Gruppe sind die Scissurellidae anzuordnen. Die Lepetodriloidea sind monophyletisch. Auch die Neomphalidae und Phenacolepadidae zeigen sich als klar abgegrenzte Gruppen, wohingegen die Peltospiridae paraphyletisch sind.

4.4 Stammbaumentwürfe auf Basis von 18S rDNA-Daten

Die 18S rDNA-Sequenzen wurden anhand von drei Analysen untersucht. Analyse A enthält die Arten von denen ca. 1200 bp vorlagen, während Analyse B zusätzlich jene Arten enthält von denen nur die ca. 400 bp lange Sequenz ermittelt werden konnte. Analyse C basiert auf dem zweiten ca. 800 bp langen Fragment, das von zwei weiteren Arten vorlag. Außer den selbsterhobenen Sequenzen wurden Daten weiterer Arten der Genbank entnommen (Anhang I-2). Als Außengruppen dienten *Acanthochitona crinita* als Vertreter der Polyplacophora und *Mytilus edulis* als Vertreter der Bivalvia. Für jeden der drei Datensätze wurden Stammbaumentwürfe nach dem Maximum Parsimony (MP)-, Maximum Likelihood (ML)- und Neighbour Joining (NJ)-Verfahren berechnet. Für alle Analysen wurde die Art *Pyropelta musaica* aus der Alignierung herausgenommen, da ihre Basenzusammensetzung als Artefakt interpretiert wurde. Die Alignierungen für alle drei Datensätze sind dem Anhang II zu entnehmen.

„Bootstrap“-Werte über 50% sind bei Konsensus-Bäumen der MP-Analysen *unter*, und bei ML- und NJ-Analysen *über* den Ästen der Stammbaumentwürfe angegeben.

4.4.1 Analyse A

Der Datensatz für Analyse A besteht aus 1228 bp von 26 Arten. Diese 26 Arten beinhalten zwei Außengruppentaxa, 17 hydrothermale „Archaeogastropoden“-Arten und sieben marine Vergleichsarten.

4.4.1.1 MP-Analyse

Von den 1228 bp dieses Datensatzes waren 237 „parsimonie-informativ“. Die MP-Analyse ergab mit der Suchoption „branch and bound“ 42 gleichsparsame Kladogramme (Länge: 611 Schritte, CI: 0,759, RI: 0,822, RC: 0,624) deren 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum in Abbildung 13 dargestellt ist.

Dieser Konsensus-Baum zeigt eine ursprüngliche Position der beiden neomphaliden und peltospiriden Arten mit gedrehtem Gehäuse (*Cyathernia naticoides*, *Depressigyra globulus*). Sie werden den Außengruppen näher zugeordnet als die Vertreter der trochiden Gattungen *Gibbula* und *Monodonta*. Außerdem gruppieren *C. naticoides* und *D. globulus* mit *Nerita albicilla*, einer nicht hydrothermalen Art der Gezeitenzone. Auffällig ist das Schwestergruppenverhältnis der peltospiriden Art *Symmetriapelta wareni* mit *Haliotis tuberculata*. Letztere ist die einzige Art in dem sonst nur aus napfförmigen Arten des hydrothermalen Lebensraums bestehenden Cluster, in welchem die docoglosse Art *Eulepetopsis vitrea* überraschenderweise als Schwesterart von *Clypeosectus curvus* die abgeleitete Art darstellt.

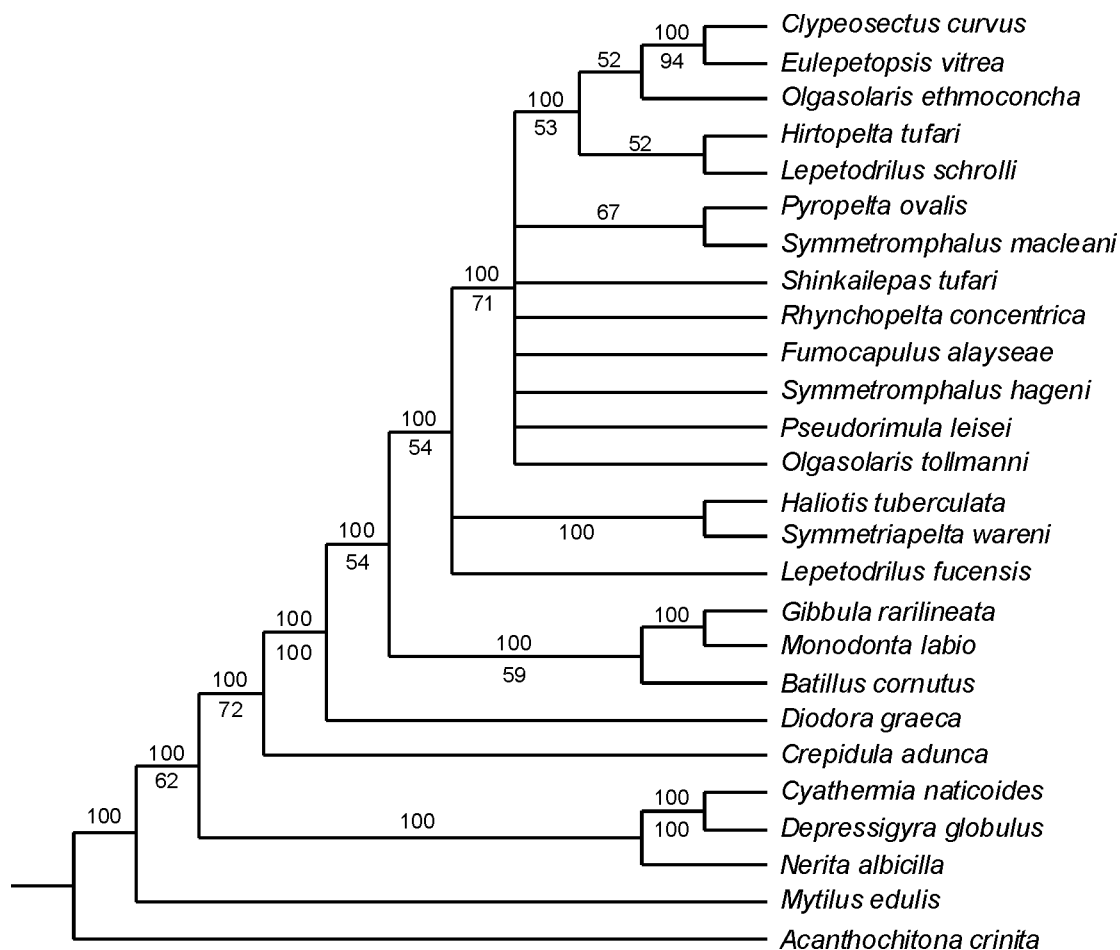


Abbildung 13: Phylogenetische Analyse auf Basis von 1228 bp der 18S rDNA von 26 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Maximum Parsimony, Suchoption "branch and bound", 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum aus 42 Kladogrammen (% Werte der Übereinstimmung über den Ästen), „Bootstrap“-Werte über 50% unter den Ästen, „addition sequence: furthest“, 237 „parsimonie-informative“ Merkmale, „gaps = missing“, Länge: 611, CI: 0,759, RI: 0,822, RC: 0,624.

Zusätzlich zur MP-Analyse ohne Vorgaben wurde in einer zweiten Analyse bei gleicher Datengrundlage die Monophylie der Gattungen *Lepetodrilus* (*L. schrolli*, *L. fucensis*), *Symmetromphalus* (*S. hageni*, *S. macleani*) und der Familie Phenacolepadidae (*Olgasolaris ethmoconcha*, *O. tollmanni*, *Shinkailepas tufari*) vorgegeben, da diese durch morphologische Merkmale gut begründet sind. Mit dieser Vorgabe verlängerte sich der Stammbaum um neun Schritte. Die vorgegebenen Monophylien traten innerhalb des abgeleitesten Clusters auf, während sich die weitere Topologie des Stammbaums nicht änderte.

4.4.1.2 ML-Analyse

Mit Hilfe von MODELTEST (siehe 3.4.4) wurde für diesen Datensatz das Evolutionsmodell TrNef +I +G (Tamura & Nei 1993, "equal base frequencies") als geeignet ermittelt. Durch einen I-Wert von 0,3756 wurden die invariablen Positionen berücksichtigt und mit Hilfe einer Gamma-Verteilung von 0,7048 die unterschiedlichen Substitutionsraten angeglichen. Die ML-Analyse ergab einen Stammbaumentwurf mit einem Likelihood-Wert von $-\ln=4814,89$ (Abbildung 14).

Dieser Stammbaumentwurf unterscheidet sich kaum von dem Ergebnis der MP-Analyse. Wiederum tritt die Position von *C. naticoides* und *D. globulus* an der Basis der Innengruppe auf, während alle napfförmigen hydrothermalen Arten in einem schlecht aufgelösten Cluster die apomorphe Gruppe bilden.

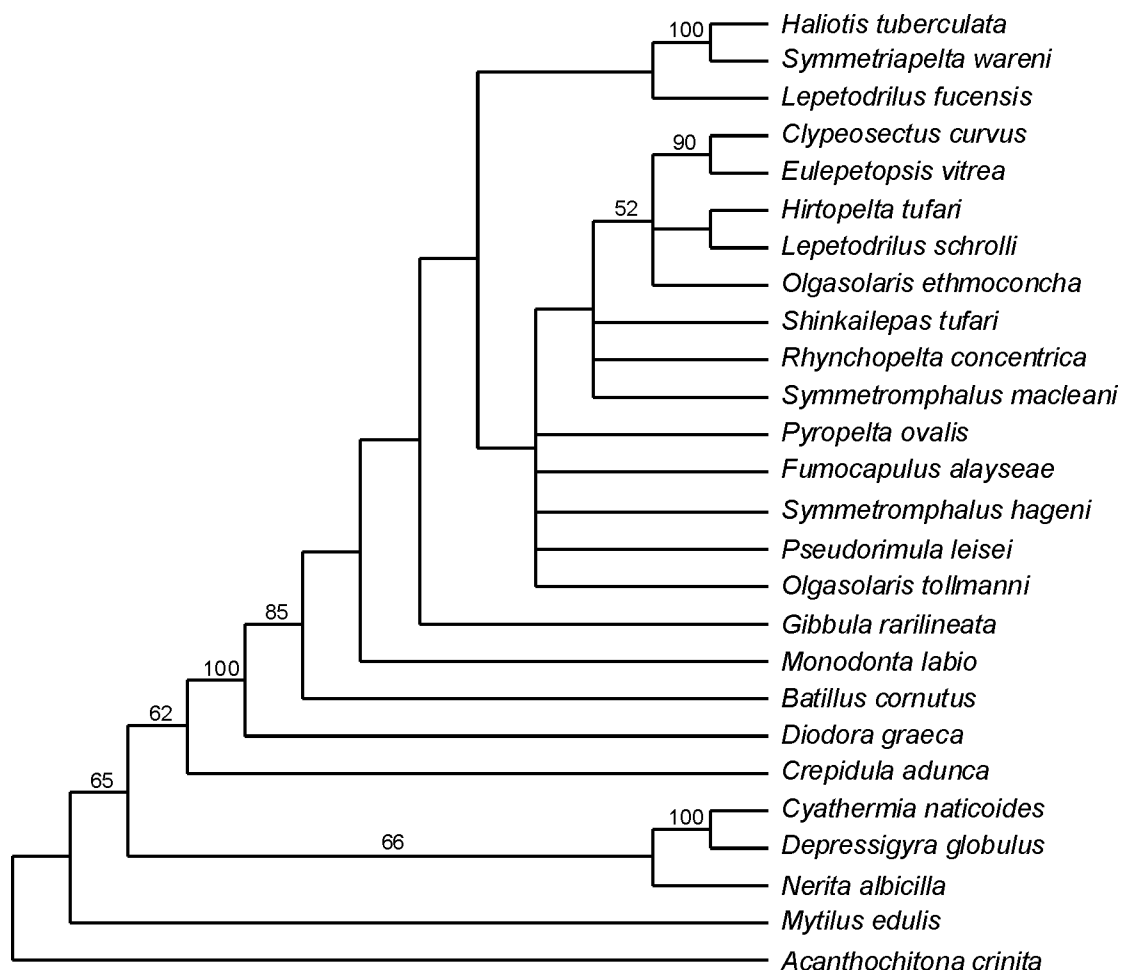


Abbildung 14: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 1228 bp der 18S rDNA von 26 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Maximum Likelihood, Evolutionsmodell: TrNef+I+G, I=0,3756, G=0,7948, -ln=4814,89, „Bootstrap“-Werte über 50% über den Ästen.

4.4.1.3 NJ-Analyse

Das Ergebnis der NJ-Analyse (Abbildung 15) zeigt ein ähnliches Ergebnis wie die MP- und ML-Analyse. Auffällig ist die basale Position von *Nerita albicilla* zwischen den beiden Außengruppentaxa. Besonders deutlich werden die geringen genetischen Distanzen zwischen den napfförmigen „Archaeogastropoden“, welche die Auflösung ihrer Positionen erschweren.

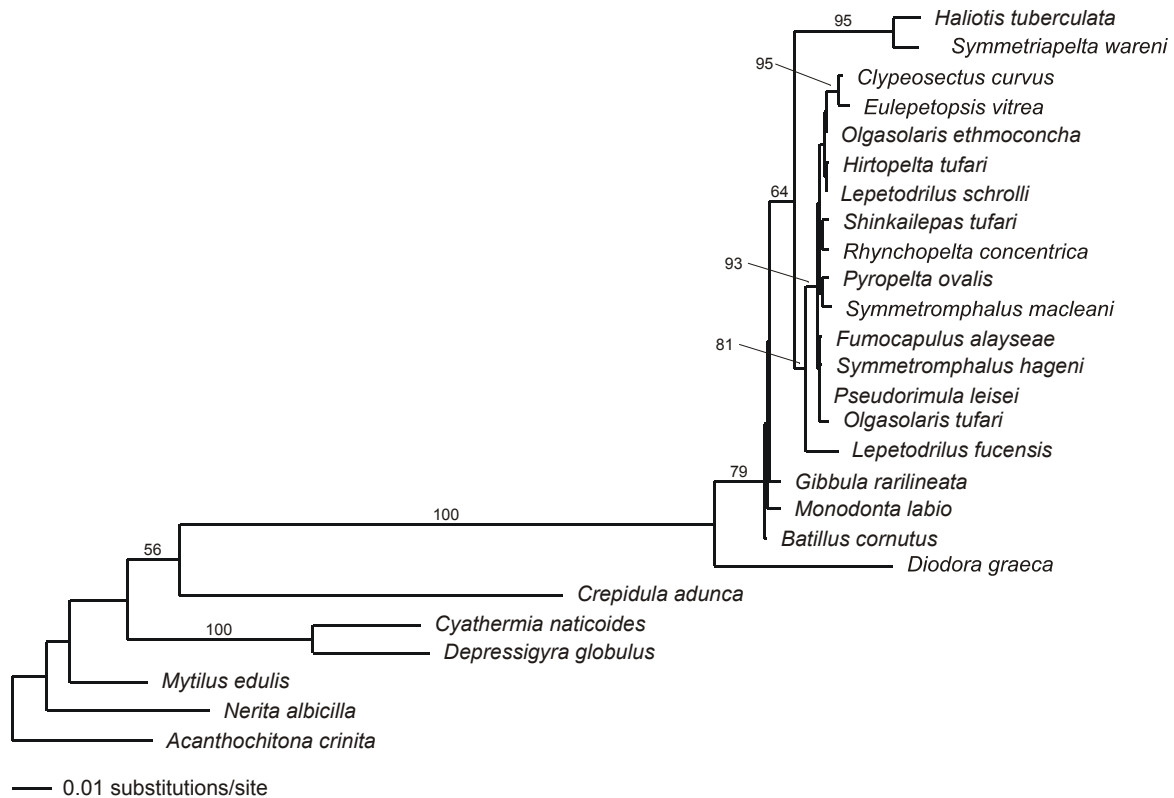


Abbildung 15: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 1228 bp der 18S rDNA von 26 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Neighbour Joining, Evolutionsmodell: TrNef+I+G, I=0,3756, G=0,7948, „Bootstrap“-Werte über 50% über den Ästen.

4.4.2 Analyse B

Der Datensatz dieser Analyse basiert auf dem ersten, 430 bp langen Fragment der 18S rDNA von 27 hydrothermalen- und Vergleichsarten. Im Gegensatz zu Analyse A wurde zusätzlich die Art *Shinkailepas conspira* einbezogen.

4.4.2.1 MP-Analyse

Bei dieser MP-Analyse waren 96 der 430 bp „parsimonie-informativ“. Sie ergab mit der heuristischen Suchoption (100 Wiederholungen) 32 gleichlange Stammbaumentwürfe (Länge: 256 Schritte, CI: 0,727, RI: 0,769, RC: 0,559). Der 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum aus diesen Kladogrammen ist in Abbildung 16 dargestellt. Daraus ist ersichtlich, dass auch bei dieser Datengrundlage die Art mit docoglosser Radula *E. vitrea* zu den abgeleiteten gehört und mit *C. curvus* eine monophyletische Gruppe ergibt.

Außerdem bilden die beiden hydrothermalen Arten mit gedrehtem Gehäuse wiederum zusammen mit *Nerita albicilla* ein Monophylum an der Basis der Innengruppe. Im Gegensatz zu Analyse A findet sich die auch hier bestätigte Gruppe *H. tuberculata* - *S. wareni* an einer ursprünglicheren Position des Stammbaums. Sie zweigt schon vor der Trochiden-Gruppe ab. Eine Aussage über die Phylogenie innerhalb der Familie Phenacolepadidae kann durch das Hinzufügen der Art *Shinkailepas conspira* nicht gemacht werden.

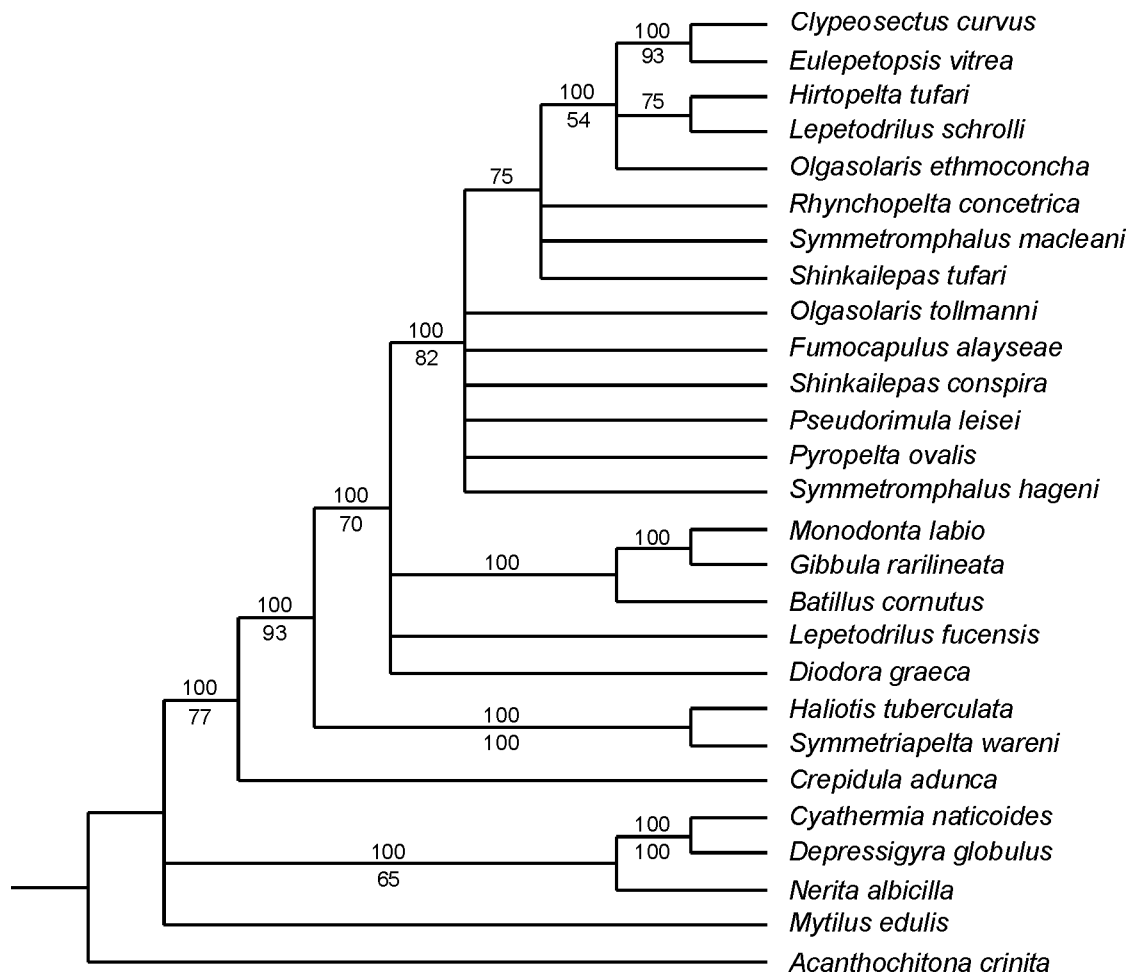


Abbildung 16: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 430 bp der 18S rDNA von 27 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Maximum Parsimony, heuristische Suchoption, 100 Wiederholungen, 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum (% der Übereinstimmung über den Ästen) aus 32 gleichlangen Bäumen, 96 „parsimonie-informativ“, „gaps = missing“, Länge: 256, CI: 0,727, RI: 0,769, RC: 0,559, „Bootstrap“-Werte über 50% unter den Ästen.

4.4.2.2 ML-Analyse

Für diesen Datensatz ergab die Suche nach dem passenden Evolutionsmodell das Modell von KIMURA (K80 +G), wobei eine Gamma-Verteilung mit dem Wert von 0,3319 zugrundegelegt wird (siehe 3.4.4). Die Berechnung mit dem ML-Verfahren ergab einen Baum mit dem Likelihood-Wert von $-\ln=1860,94$ (Abbildung 17). Dieser Stammbaumentwurf zeigt wiederum die basale Position der *Cyathermia-Depressigyra*-Gruppe und lässt nur wenige Folgerungen innerhalb der napfförmigen Archaeogastropoden zu. Im Gegensatz zur MP-Analyse (B) befindet sich die *Haliotis-Symmetriapelta*-Gruppe innerhalb der napfförmigen „Archaeogastropoden“.

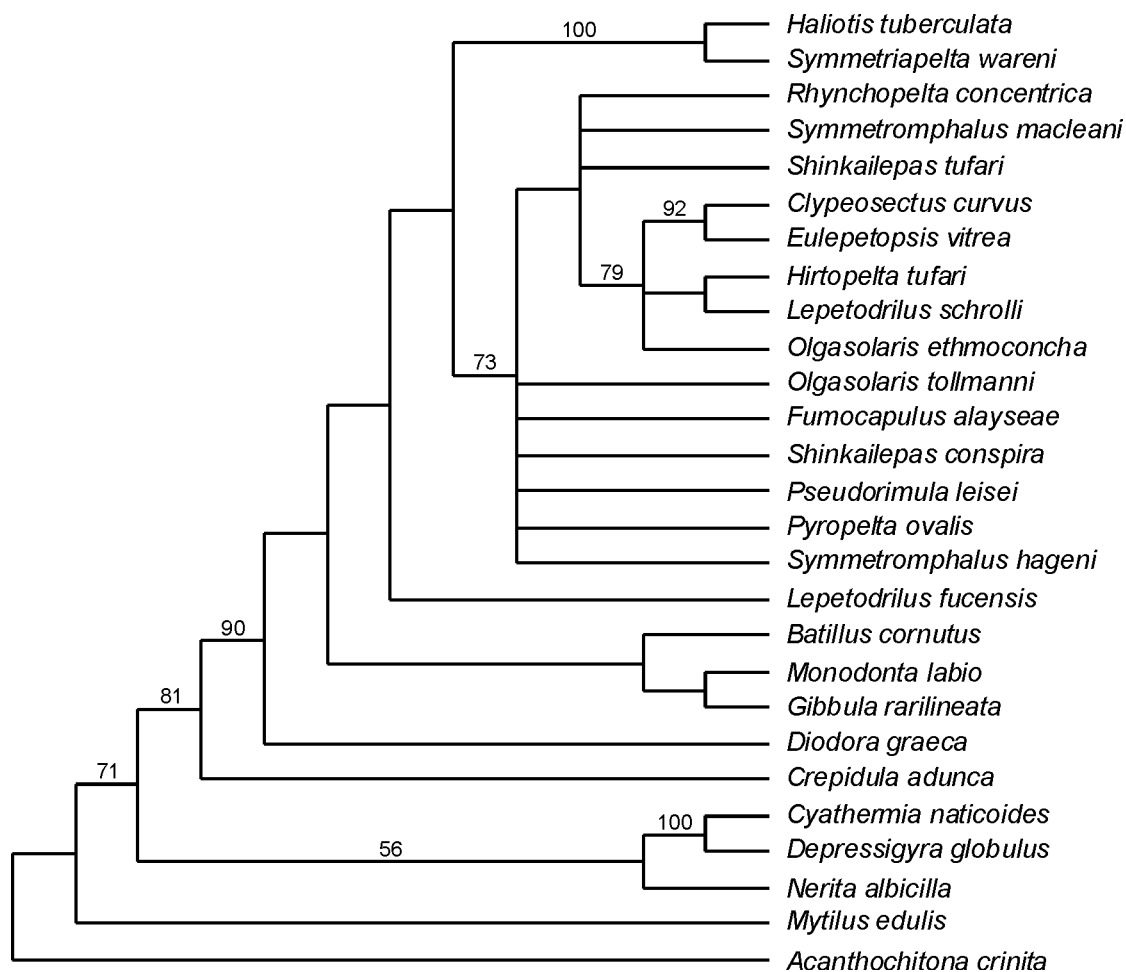


Abbildung 17: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 430 bp der 18S rDNA von 27 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Maximum Likelihood, Evolutionsmodell: K80+G, G= 0,3319, $-\ln=1860,94$, „Bootstrap“-Werte über 50% über den Ästen.

4.4.2.3 NJ-Analyse

Die NJ-Analyse ergab die gleichen Gruppierungen wie die ML-Analyse (B). Auffällig sind die schon bei Analyse A erwähnten geringen genetischen Distanzen innerhalb der napfförmigen „Archaeogastropoden“ und die hohe Anzahl von Substitutionen zwischen der caenogastropoden Vergleichsart (*Crepidula adunca*) und dem abgeleiteten Cluster (siehe Abbildung 18).

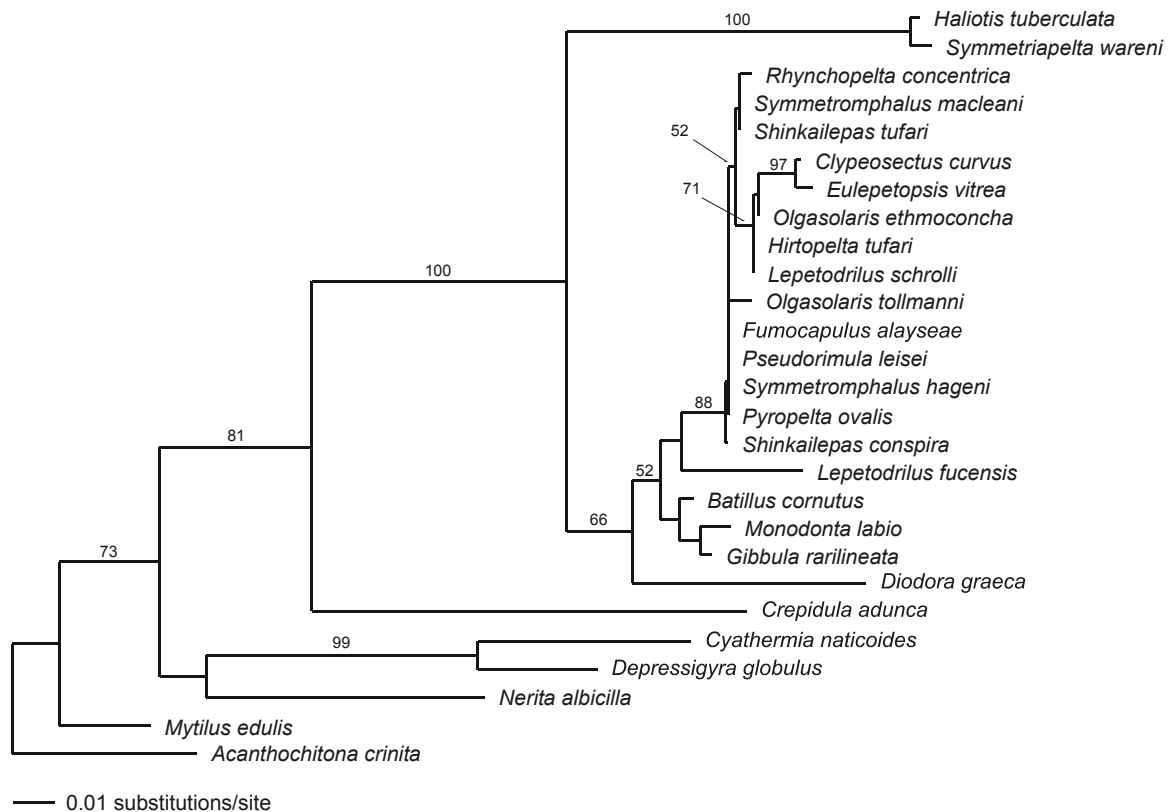


Abbildung 18: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 430 bp der 18S rDNA von 27 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Neighbour Joining, 430 bp, Evolutionsmodell: K80+G, G= 0,3319, „Bootstrap“-Werte über 50% über den Ästen.

4.4.3 Analyse C

Analyse C beinhaltet, verglichen mit den Analysen A und B, zusätzlich die beiden Arten *Bathyacmaea nadinae* und *Puncturella solis*, von denen nur die Sequenz des zweiten, 820 bp langen Fragments ermittelt werden konnte. Die zugrundeliegende Alignierung dieser Analyse beinhaltet somit 28 Arten, die sich aus zwei Außengruppentaxa, 19 hydrothermalen „Archaeogastropoden“ und sieben marinen Vergleichsarten zusammensetzt.

4.4.3.1 MP-Analyse

Diese MP-Analyse wurde mit der heuristischen Suchoption durchgeführt, wobei die Anzahl der maximal zu speichernden Bäume pro Wiederholung auf 10 begrenzt wurde. Nach 1000 Wiederholungen lagen schließlich 9790 gleichlange Bäume vor, deren 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum in Abbildung 19 zu sehen ist (Länge: 153 Schritte, CI: 0.793, RI: 0, 871, RC: 0,690). Innerhalb dieses Datensatzes waren 152 von 820 bp „parsimonie-informativ“.

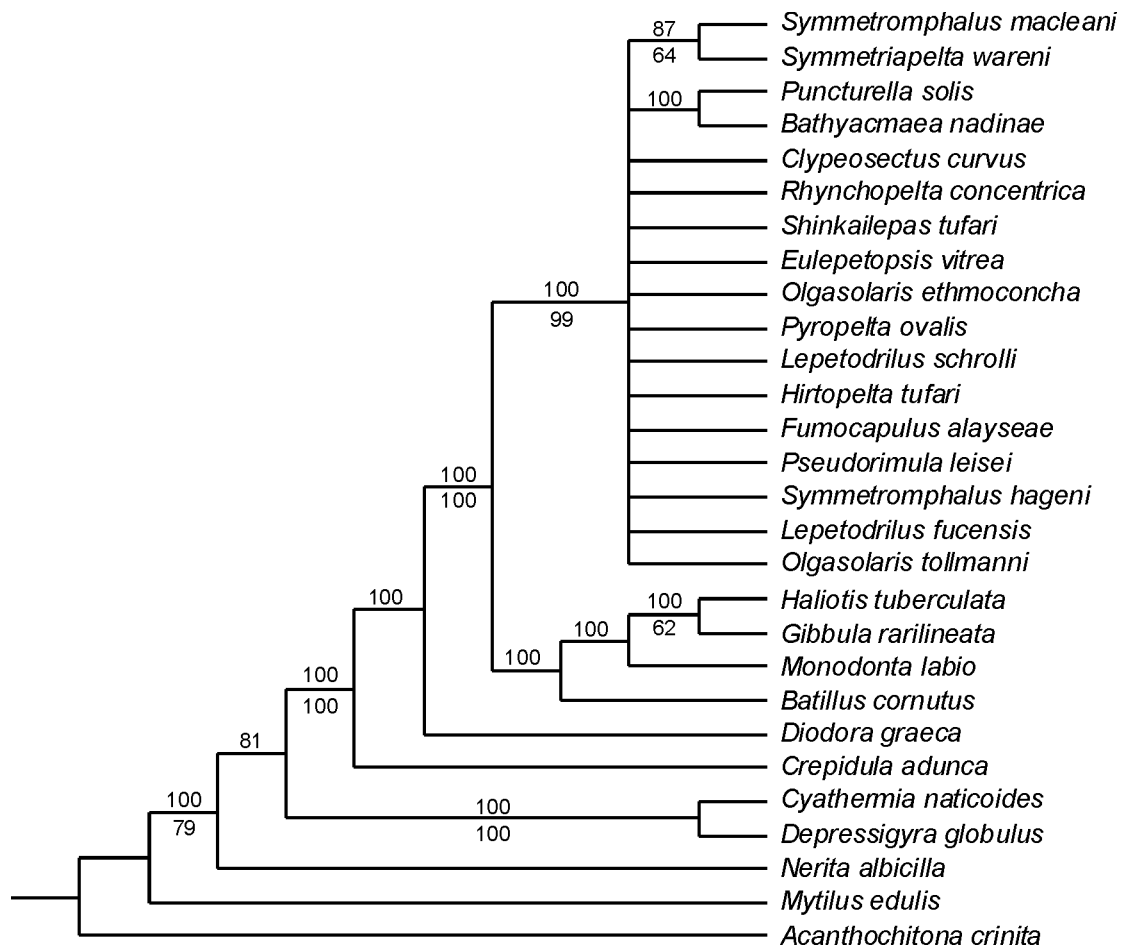


Abbildung 19: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 820 bp der 18S rDNA von 28 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Maximum Parsimony, heuristische Suchoption, 50% Mehrheitsregel Konsensus-Baum (% der Übereinstimmung über den Ästen) aus 9790 Bäumen, 1000 Wiederholungen, Länge: 347, 152 „pasimonie-informativ“, „gaps = missing“, CI: 0,793. RI: 0,871, RC: 0,690, „Bootstrap“-Werte über 50% unter den Ästen.

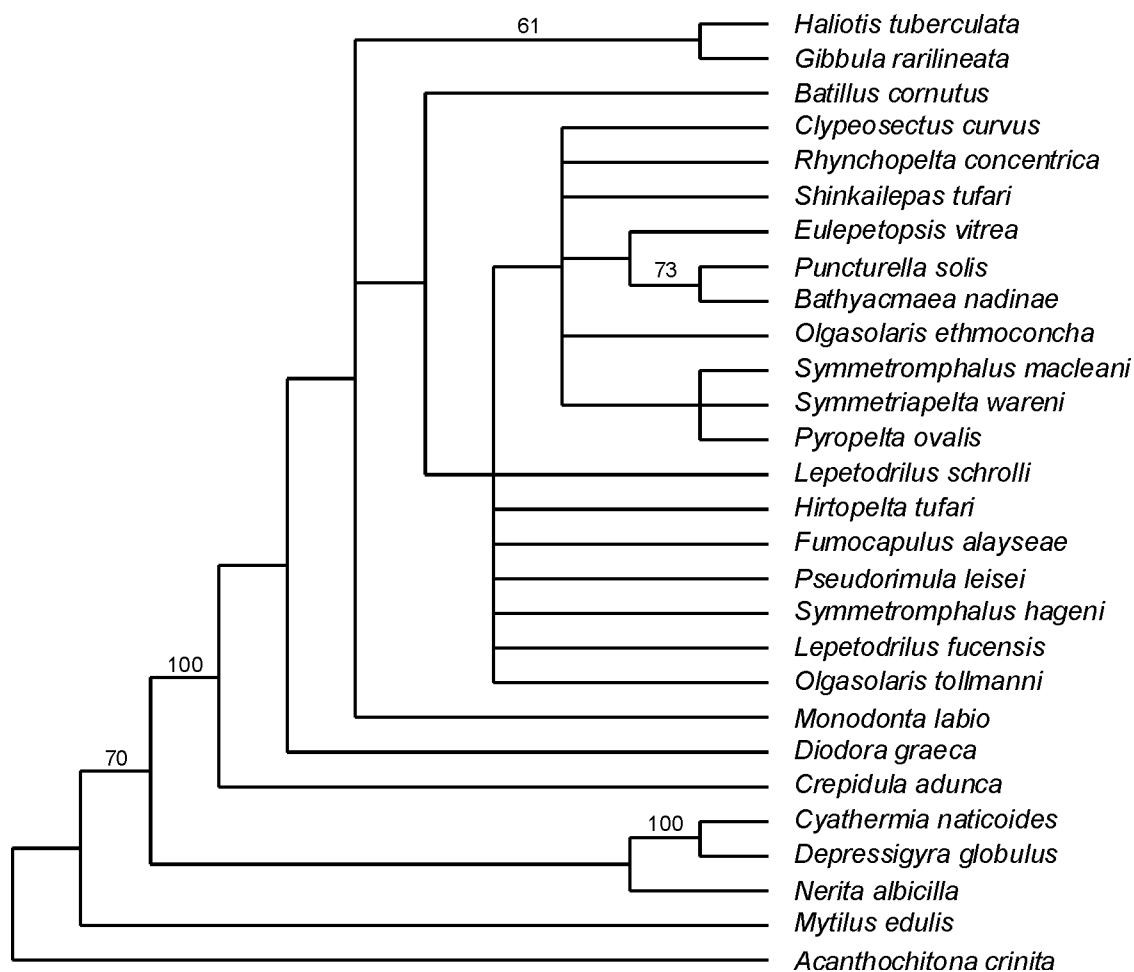
Interessanterweise zeigt die Analyse dieses Datensatzes eine klare Trennung zwischen den napfförmigen „Archaeogastropoda“ hydrothermalen Systeme und den restliche Taxa. Dabei ist zu beachten, dass *H. tuberculata* das Schwestertaxon zu *G. rarilineata* darstellt, während

S. wareni das Schwestertaxon zu *S. macleani* bildet (vgl. Analyse A u. B). In Übereinstimmung mit Analyse A und B werden auch hier die beiden hydrothermalen „Archaeogastropoden“ mit helicoider Schale als Monophylum an einer basalen Position des Stammbaumentwurfs gezeigt. Für eine Neuordnung der napfförmigen „Archaeogastropoden“ bietet dieser Stammbaumentwurf keine Hilfestellung, da die Topologie dieser Arten durch eine Polytomie dargestellt wird.

4.4.3.2 ML-Analyse

Die ML-Analyse wurde mit dem Evolutionsmodell TrNef +G (Tamura & Nei 1993) durchgeführt und ergab einen Stammbaumentwurf mit dem Wert von $-\ln=2891,67$ (Abbildung 21).

Die unterschiedlichen Substitutionsraten innerhalb der Sequenz wurden durch eine Gamma-Verteilung von 0,2629 berücksichtigt. Dieser Stammbaumentwurf zeigt nur geringe Unterschiede zu Abbildung 19 (MP). Interessanterweise bilden die beiden docoglossen Arten (*E. vitrea*, *B. nadinae*) zusammen mit *P. solis* eine Monophylum, welches aber nicht durch einen „Bootstrap“-Wert über 50% gestützt wird.



4.4.3.3 NJ-Analyse

Der Stammbaumentwurf dieser NJ-Analyse zeigt als einziger 18S rDNA basierter Entwurf eine basale Position der Caenogastropode *Crepidula adunca* (Abbildung 20). Weiterhin wird *Nerita albicilla* zwischen den Außengruppen positioniert. Die verbleibenden Gruppierungen entsprechen den Ergebnissen der MP- und ML- Analyse.

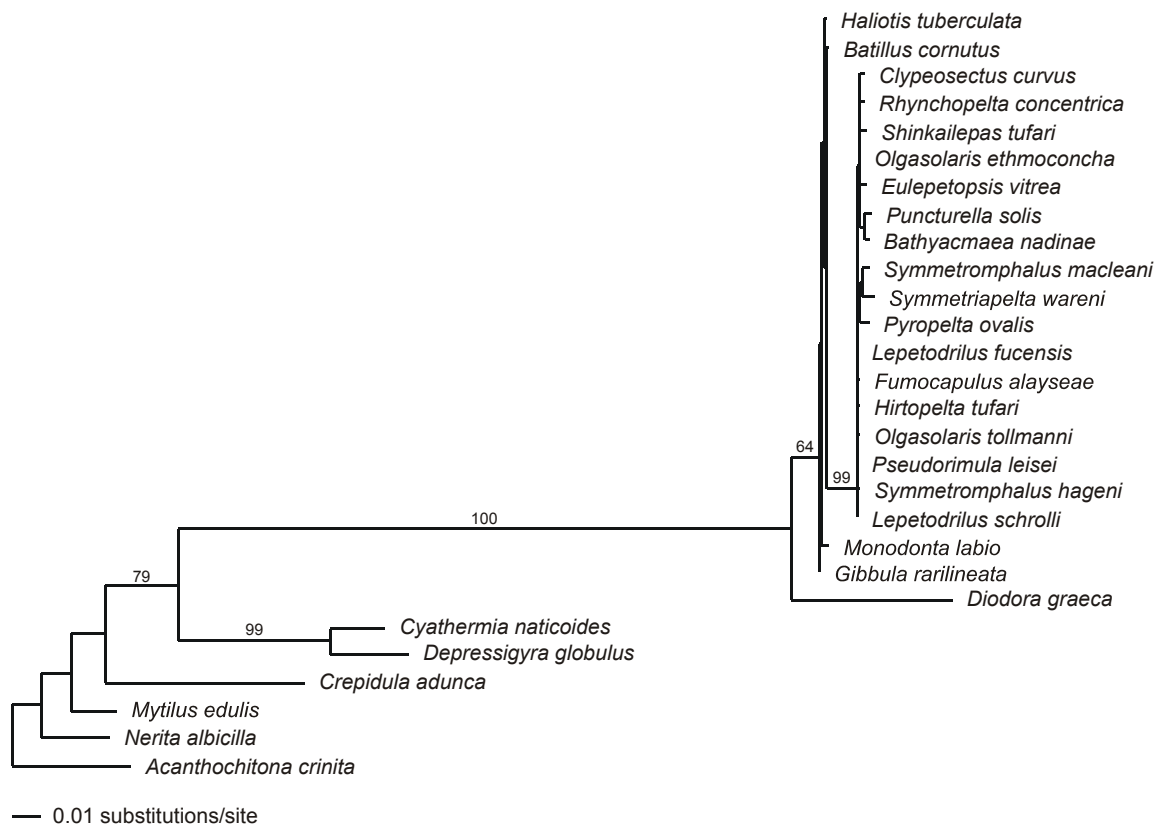


Abbildung 20: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 820 bp der 18S rDNA von 28 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Neighbour Joining, Evolutionsmodell: TrNef+G, G= 0,2629, „Bootstrap“-Werte über 50% über den Ästen.

Abbildung 21: siehe gegenüberliegende Seite: Phylogenetische Analyse auf der Basis von 820 bp der 18S rDNA von 28 hydrothermalen „Archaeogastropoda“ und Vergleichsarten, Maximum Likelihood, Evolutionsmodell: TrNef+G, G= 0,2629, $-\ln=2891,67$, „Bootstrap“-Werte über 50% über den Ästen.

4.4.4 Zusammenfassung der Ergebnisse auf Basis von 18S rDNA-Daten

Alle neun Analysen mit unterschiedlichen Datensatzgrößen und Analyseverfahren ergaben eine basale Position von *Cyathermia naticoides* (Cyathermiidae) und *Depressigyra naticoides* (Peltospiridae) als Schwestertaxa. Beide Arten besitzen eine gedrehte Schale und sind für hydrothermale Quellen endemisch. Außerdem ergab die Mehrzahl der Analysen eine stark abgeleitete Position der docoglossen Art *Eulepetopsis vitrea*. Die NJ-Verfahren zeigen eine sehr geringe genetische Distanz zwischen den napfförmigen „Archaeogastropoden“ hydrothermalen Systeme. Dieses begründet die geringe Auflösung der Verwandtschaft dieser Arten auch in den MP- und ML-Analysen.

Die als Vergleichsarten hinzugezogenen Trochidae (*Monodonta labio*, *Gibbula rarilineata*) bildeten fast durchgängig ein Monophylum, während eine weitere Vergleichsart *Haliotis tuberculata* in Analyse A und B überraschenderweise die Schwesterart zu *Symmetriapelta wareni* bildete. Als weitere Vergleichsarten dienten *Nerita albicilla* (Neritidae) und *Diodora graeca* (Fissurellidae). Beide zeigten in keiner der neun Analysen eine Gruppierung mit ihren vermuteten hydrothermalen Verwandten (siehe 5.2.2). Außerdem nahmen die caenogastropoden Vergleichsarten (*Crepidula adunca*, *Batillus cornutus*) in keinem der Stammbaumentwürfe eine apomorphe Position ein.

5 Diskussion

Die Diskussion gliedert sich in vier Abschnitte. Zunächst erfolgt die Diskussion der Methoden und der Stammbaumentwürfe, getrennt nach morphologisch- und 18S rDNA-basierten Analysen. Daraufhin wird die Systematik der einzelnen Familien thematisiert. Im letzten Teil werden die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen mit Verbreitungsdaten verknüpft und anhand dessen die Biogeographie der „Archaeogastropoda“ diskutiert.

5.1 Methodendiskussion

Die folgenden Abschnitte widmen sich den morphologischen Merkmalen und ihrer Auswahl, den molekularen Methoden und der Methode der phylogenetischen Analyse. Abschließend werden Bewertungsmethoden der Stammbaumentwürfe thematisiert.

5.1.1 Morphologische Merkmale und ihre Auswahl

Bei der Erstellung einer morphologischen Datenmatrix aus einer Kombination von selbsterhobenen und literaturbasierten Daten tritt ein generelles Problem auf. Die Interpretation von Merkmalen ist nicht bei allen Arten gleichwertig, da sie abhängig von der Sichtweise des Untersuchenden ist.

Ein weiterer Punkt der berücksichtigt werden muss, ist ein mögliches sprachliches Definitionsproblem. Publikationen, denen die Daten für die morphologische Datenmatrix entnommen wurden, stammen außer von englischen und amerikanischen, auch von französischen, japanischen und deutschen Wissenschaftlern. Besonders die japanischen Publikationen weisen Beschreibungen von Merkmalen auf, die sprachliche Unsicherheiten vermuten lassen. Dieses Problem kann zwar nicht umgangen werden, aber um es nicht durch eine Übersetzung ins Deutsche zu verstärken wurde die Originaldatenmatrix in englischer Sprache erstellt und erst später, nach Codierung der Merkmale, ins Deutsche überführt.

Des weiteren stellt die Verfügbarkeit von Vergleichsdaten besonders bei hydrothermalen Arten ein Problem dar. Von einigen Arten hydrothermaler „Archaeogastropoden“ sind nur wenige Exemplare vorhanden. Diese konnten nicht ausgeliehen werden, was dazu führte, dass die teilweise minimalen Artbeschreibungen als Datengrundlage ausreichen mussten.

5.1.1.1 Schalenmerkmale

Die Verwendung von Schalenmerkmalen für kladistische Analysen beinhaltet in hohem Maße die Gefahr der Konvergenz. So muss auch bei der Einbeziehung der Schalenform berücksichtigt werden, dass es innerhalb der „Archaeogastropoden“ zu konvergenten Entwicklungen gekommen sein kann.

Nach HASZPRUNAR (1988b) ist es ein Dogma, dass napfförmige Gruppen immer Vorfahren mit gedrehter Schale gehabt haben müssen. Seiner Meinung nach beweist das Fehlen eines helicoiden Protoconchs (Larvalschale) einiger napfförmiger Gruppen, dass sie keine Vorfahren mit gedrehter Schale hatten. Auswirkungen dieses möglichen Evolutionsablaufs werden im Abschnitt zur Interpretation der Stammbaumentwürfe diskutiert (vgl. 5.2.1).

Eine napfförmige Schale kann auch als Anpassung an den Lebensraum gedeutet werden (vgl. BECK 1994). Parallel zu den Arten der Brandungszone können hohe Strömungen um die Austrittsstelle der hydrothermalen Flüssigkeit einen Selektionsdruck auf Schalen mit niedrigem Strömungswiderstand leisten. Hingegen leben Arten mit helicoider Schale möglicherweise in geschützten Zonen des hydrothermalen Ökosystems. Zur Überprüfung dieser Hypothese wären genaue Daten zur Nischenverteilung der „Archaeogastropoden“ um „Schwarze Raucher“ nötig, doch wurden solche Daten bis jetzt während keiner Expedition aufgenommen.

Folgende Schalenmerkmale, die für eine kladistische Analyse denkbar wären, wurden in dieser Arbeit nicht benutzt: Schalenskulptur, Aperturform, Periostracum und die Skulptur des Protoconchs. Gründe für diese Vorgehensweise werden nachfolgend erläutert.

Die Schalenskulptur wird zur Klassifizierung fossiler Gastropoden herangezogen. Sie eignet sich nach HASZPRUNAR (1988b) aber nur zur Klärung von verwandtschaftlichen Beziehungen auf einem geringen systematischen Level. Sind andere Merkmale feststellbar, sollte sie nicht benutzt werden, da der Konvergenzverdacht groß ist. Da dieses innerhalb der „Archaeogastropoden“ offensichtlich ist, wurde das Merkmal vernachlässigt.

Die Apertur ist abhängig von der Schalenform und somit nicht als unabhängiges Merkmal codierbar. Hingegen wäre die Ausprägung des Periostracums als Merkmal einer kladistischen Analyse denkbar, doch lagen für den vorliegenden Datensatz nicht genügend Informationen vor.

Ähnlich verhält es sich mit der Skulptur des Protoconchs (Larvalschale). Erstens ist der Protoconch bei vielen Arten hydrothermaler „Archaeogastropoden“ erodiert oder mit Mineralien beschichtet, so dass nur bei weniger als 50% der Arten Informationen zum Protoconch vorlagen, was die Deutung dieses Merkmals nicht möglich macht. Zweitens besitzt er nach

BANDEL (1982) im Gegensatz zu jenem der Caenogastropoden innerhalb der „Archaeogastropoden“ nur wenig Wert für eine systematische Unterteilung. Im Gegensatz dazu beruht die Klassifikation von WARÉN & BOUCHET (2001) zum großen Teil auf der Skulptur des Protoconchs.

5.1.1.2 Weichkörpermerkmale

Die Umwandlung eines Kopftentakels zum Penis kann als Anpassung an den hydrothermalen Lebensraum gedeutet werden, da eine freie Befruchtung aufgrund der toxischen Eigenschaften der Hydrothermalflüssigkeit unwahrscheinlich scheint (WARÉN & BOUCHET 1993). Hiermit bleibt aber die Frage offen, auf welche Weise die Fortpflanzung derjenigen Arten verläuft, die im gleichen Lebensraum, aber ohne umgewandelten Kopftentakel leben.

Das Vorhandensein oder Fehlen von Augen stellt kein aussagekräftiges Merkmal für phylogenetische Analysen dar, da eine Reduktion von Augen als Parallelentwicklung bei den meisten Arten der Hydrothermalfauna auftritt. Augen werden in der Tiefsee nutzlos und somit fehlt der Selektionsdruck.

Die als apomorph interpretierte Schnauzenform mit lateralen Lappen kann als Nahrungsanpassung angesehen werden. So können die lateralen Lappen einen Vorteil bei der Nahrungsaufnahme besitzen, da sie zum Sammeln von Bakterien dienen könnten. PONDER & LINDBERG (1997) erwähnen, dass das Merkmal Schnauze eigentlich einen Merkmalskomplex darstellt und aufgeteilt werden sollte. In diesem Bereich ist weitere anatomische Forschung notwendig.

Über den Wert eines verlängerten Halses, wie er bei den Neomphalidae auftritt (Ausnahme: *Retiskenea diploura*), kann nur spekuliert werden. Denkbar wäre ein größerer Bewegungsradius des Kopfes, der bei sessiler Lebensweise die Nahrungsaufnahme erleichtern könnte. Zusätzlich deutet ein besonders bei adulten Exemplaren schwach ausgebildeter Fuß bei *Symmetromphalus hageni* auf geringe Lokomotion hin (BECK 1992a).

Über die Evolution des Merkmals Schalenmuskel herrscht Unklarheit (HASZPRUNAR 1988b, 1993, PONDER & LINDBERG 1997). Die Vereinigung von zwei Schalenmuskeln zu einem ist genauso denkbar wie der umkehrte Verlauf. HASZPRUNAR (1993) merkt an, dass bei vielen adulten „Archaeogastropoden“ der Schalenmuskel paarig ist, wohingegen die Caenogastropoden einen unpaarigen besitzen. Da innerhalb der napfförmigen Arten hydrothermalen „Archaeogastropoden“ sowohl ein paariger als auch ein hufeisenförmiger Schalenmuskel auftritt, kann ein, auf den ersten Blick wahrscheinlicher, Zusammenhang zwischen der Napfform der Schale und einem hufeisenförmigen Schalenmuskel ausgeschlossen werden. Bei der Codierung dieses Merkmals wäre die Zusammenfassung aller hufeisenförmigen Merk-

malsausprägungen sinnvoll, da durch ihre Unterteilung (siehe 4.1.12) ein häufiger Wechsel zwischen paariger und hufeisenförmiger Merkmalsausprägung möglich war.

Die Interpretation des Merkmals Operculum hängt eng mit der grundsätzlichen Frage des helicoiden oder napfförmigen Vorfahrens zusammen. Hatten die ursprünglichsten Gastropoden wirklich eine gedrehte Schale, dann ist das Vorhandensein eines Operculums höchstwahrscheinlich damit korreliert, da es zum Verschließen der Schale dient. Ein Operculum bei napfförmigen Arten kann damit als Beweis für ihre gedrehten Vorfahren gelten. Andererseits ist auch eine sekundäre Entstehung der napfförmigen Schale denkbar. Daraus kann man folgern, dass napfförmige Arten ohne Operculum die ursprünglichsten sind. Im weiteren Verlauf der Evolution entstanden gedrehte Arten mit Operculum gefolgt von den sekundär napfförmigen Arten mit Operculum. Leider ist in diesem Zusammenhang nicht zu klären, ob einer napfförmigen Art primär oder sekundär das Operculum fehlt.

Der Verlust eines Aurikels und damit die Umwandlung von einer diotocarden zu einer monotocarden Ausbildung des Herzens scheint eine evolutive Neuerung zu sein, deren Reduktion und sekundäre Neuentstehung unwahrscheinlich ist. Es wäre damit eine Umwandlung des kompletten Kreislaufsystems verbunden, womit bei diesem Merkmal die Codierung als „unreversibel“ sinnvoller gewesen wäre. Gleichzeitig hätte dieses aber eine zu vermeidende *a priori* Bewertung bedeutet.

Das hier ausgewählte Merkmal Kiementyp eignet sich nur wenig zur Klärung der Phylogenie der „Archaeogastropoden“, da die Form der Kiemen innerhalb der Gastropoden hoch variabel ist (HASZPRUNAR 1988b). Ein interessanteres Merkmal wäre das Vorhandensein (bzw. Fehlen) von Skelettelementen in der Kieme, da diese nach HASZPRUNAR (1988b) als Synapomorphie der Vetigastropoda gelten und von HICKMAN (1988) als diagnostisches Merkmal der „Archaeogastropoden“ vorgeschlagen wurden. Leider konnte es aufgrund fehlender Daten nicht einbezogen werden. Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang, dass der Gattung *Melanodrymia* Skelettelemente in der Kieme fehlen (HASZPRUNAR 1989b). Im Bezug auf die Definition der Vetigastropoden wäre eine histologische Analyse von möglichen Kiemen- und epipodialen Sinnesorganen eine sinnvolle Ergänzung der durchgeführten Untersuchungen, konnte aber aus Zeitgründen nicht vorgenommen werden.

Des weiteren wäre die Untersuchung von Symbionten der Kieme (Epi- oder Endosymbioten) bei allen „Archaeogastropoden“ eine sehr interessante Fragestellung. Bis jetzt ist nur eine Endosymbiose bei *Hirtopelta tufari* (BECK 2002) und eine Ectosymbiose bei *Lepetodrilus fucensis* (DE BURGH & SINGLA 1984) bekannt.

Für die kladistische Analyse blieben die Ausprägung des Nervensystems, des Osphradiums, der Speicheldrüsen, der Oesophagaldrüse und die Symbiose mit methan- oder sulfidoxidierenden Bakterien (s. o.) unberücksichtigt.

Zu der Ausprägung des Nervensystems sind in der Literatur zu wenig Daten vorhanden und an dem vorliegenden Material konnten aufgrund unzureichender Fixierung keine Untersuchungen des Nervensystems vorgenommen werden.

Auch die Ausbildung des Osphradiums, der Speichel- und der Oesophagaldrüse ist noch zu wenig untersucht. Diese Merkmale könnten phylogenetisch wertvoll sein, doch gestaltet sich ihre Untersuchung aufgrund der relativ kleinen Maße der „Archaeogastropoden“ als schwierig.

Bei allen Weichkörpermerkmalen sollte berücksichtigt werden, dass durch Kontraktion, Fixierung oder Transport an die Meeresoberfläche bedingte Veränderungen auftreten können.

5.1.1.3 Radulamerkmale

Bei den selbst bearbeiteten Radulae wurde immer das mittlere Drittel der Radula untersucht, da dort sichergestellt werden kann, dass die Zähne voll ausgebildet, aber noch nicht abgenutzt sind. Leider fehlt in den meisten Publikationen die Angabe aus welchem Bereich der Radula der beschriebene oder abgebildete Teil stammt.

Radulaeinzelmerkmale wurden nur in den Analysen II und III einbezogen, da wie schon erwähnt eine Homologisierung der docoglossen und rhipidoglossen Radula nicht möglich ist (MCLEAN 1990a). Auch innerhalb der Gruppen mit rhipidoglosser Radula wird von einigen Autoren (PONDER & LINDBERG 1997) die Homologie der einzelnen Zähne angezweifelt und eine Einteilung in Zahnfelder befürwortet. Diese Hypothese ist bis jetzt nicht genügend belegt und wurde deshalb in der vorliegenden Arbeit nicht angewandt.

Interessant ist das Auftreten eines verbreiterten 1. Lateralzahns bei den Phenacolepadidae und den Lepetodrilidae. Wenn die Morphologie der Radula wirklich stärker von phylogenetischen, als von ökologischen Zwängen beeinflusst wird (HICKMAN 1980), dann müsste dies ein Hinweis zu ihrer verwandtschaftliche Nähe sein. Außerdem herrschen funktionsmorphologische Zwänge, da die Radula in Ruhestellung zusammengerollt wird. Andererseits ist auch eine nahrungsökologische Anpassung, aufgrund besseren Abschabens des Untergrundes mit dieser Form des 1. Lateralzahns denkbar.

Insgesamt können Radulamerkmale als ein sehr gutes Mittel für phylogenetische Untersuchungen innerhalb eines Radulatyps (rhipidogloss, docogloss) gelten, da sie dort wertvolle Hinweise zur Evolution der Familien bieten. Hingegen ist der Grundbauplan der Radula innerhalb einiger Familien der „Archaeogastropoden“ so ähnlich (Neomphalidae, Peltospiridae), dass dort eine Analyse auf Basis von Radulamerkmale schwierig wird. Eine große Radulaähnlichkeit kann gerade bei diesen Familien aber auch für eine mögliche verwandtschaftliche Nähe sprechen.

5.1.2 Molekulare Methoden

5.1.2.1 DNA-Extraktion und PCR

Da der größte Teil des untersuchten Materials formolfixiert vorlag, konnte die Extraktion der DNA in den meisten Fällen nicht nach dem Standardprotokoll durchgeführt werden. Formol verursacht eine schwierig zu lösende Assoziation der DNA („cross-links“) mit umgebenden Proteinen (SHEDLOCK et al. 1997, CHASE et al. 1998). Dies führt dazu, dass ein großer Teil der DNA während des Extraktionsvorgangs mit den umgebenden Proteinen entfernt wird. Um diesen Effekt möglichst zu minimieren, erfolgte vor der Extraktion eine Spülung des Materials in einer Pufferlösung. Auf diese Weise wurde die Entfernung überschüssigen Formols erreicht. Außerdem wurde der Extraktionspuffer mit DTT versetzt, da dieses nach HILLIS et al. (1996) hilft, die erwähnten Protein-DNA „cross-links“ zu beseitigen. FRANCE & KOCHER (1996) machen hingegen eine verlängerte Lysis-Zeit, wie sie zusätzlich in der vorliegenden Arbeit durchgeführt wurde, für das Lösen der „cross-links“ verantwortlich.

Die DNA-Extraktion aus ethanolfixierten Tieren konnte hingegen problemlos durchgeführt werden. Allerdings konnte keine DNA aus tiefgefrorenem Material der Cascadian Subduction Zone, welches später in Ethanol überführt wurde, gewonnen werden. Erfolgreich war die Extraktion hingegen bei eingefrorenem und in Ethanol gelagertem Material aus dem Küstenbereich des Mittelmeeres. Worauf dieser Unterschied zurückzuführen ist, konnte nicht genau geklärt werden, doch führt er zu der Vermutung, dass ein weiterer Faktor die DNA-Extraktion und die PCR hemmt. Hinzu kommt, dass in dieser Arbeit nur 21 von 69 Extraktionsversuchen an Gastropoden des hydrothermalen Lebensraums erfolgreich waren. Da von anderen Tieren hydrothermalen Systeme eine hohe Schwermetallkonzentration in den Geweben bekannt ist (WOHLFAHRT 1998), kann diese als mögliche Fehlerquelle in Betracht gezogen werden.

Außerdem trat bei den untersuchten Gastropoden eine starke Fragmentierung der DNA auf, so dass nur einige hundert Basenpaare am Stück sequenziert werden konnten (vgl. MCARTHUR & KOOP 1999, SOBJINSKI 2002). Da keine Informationen über den genauen

Fixierungsvorgang an Bord der Forschungsschiffe vorliegen, liegt die Vermutung nahe, dass die Tiere nicht sofort nach der Probennahme fixiert wurden. Körpereigene DNAsen führen dann zur Fragmentierung der DNA.

Die Annahme, dass die DNA-Ausbeute mit zunehmender Lagerzeit sinkt (SHEDLOCK et al. 1997, SOBJINSKI 2002) konnte in dieser Arbeit nicht bestätigt werden. Es konnten keine Unterschiede der extrahierten DNA-Menge zwischen seit 1982 und 1998 gelagertem Material festgestellt werden.

Aufgrund der oben genannten Erfahrungen sollte für weitere Untersuchungen möglichst ethanolfixiertes Material benutzt werden. Ideal wäre die Bearbeitung von frischem Material, doch ist dies bei der aufwendigen Materialbeschaffung von Tiefseetieren derzeit nicht möglich.

5.1.2.2 Klonierung und Sequenzierung

Nach der PCR musste in einen Vektor mit standardisierten Primerbindungsstellen kloniert werden, da die Sequenzierung als Auftrag vergeben wurde. Es darf dabei nicht verschwiegen werden, dass der Vorgang der Klonierung möglicherweise zu Veränderungen des untersuchten DNA-Fragments führen kann (BEVAN et al. 1992).

Beste Ergebnisse der Klonierung wurden erzielt, wenn die PCR-Produkte nicht gelagert, sondern am gleichen Tag kloniert wurden.

Gelegentlich auftretende Unklarheiten in der Basenabfolge konnten durch die Sequenzierung beider DNA-Strängen geklärt und somit eine Fehlerquelle ausgeschlossen werden. Weiterhin konnte durch den Sequenzvergleich mit der Datenbank des NCBI eine mögliche Kontamination der Proben erkannt werden und die Sequenz von *Pyropelta musaica* aufgrund ihrer starken Unterschiede zu Vergleichssequenzen verworfen werden.

Problematisch ist in diesem Zusammenhang, dass nur jeweils eine Sequenz pro Art vorliegt. Auf diese Weise kann die innerartliche Variation nicht berücksichtigt werden. Die Untersuchung innerartlicher Varianz der Sequenz hätte aber den Umfang dieser Arbeit überschritten. Für folgende, ausschließlich auf molekularen Daten basierende phylogenetischen Analysen wäre eine Überprüfung der innerartlichen Varianz allerdings sinnvoll. Bei Untersuchungen an Tieren hydrothermalen Quellen der Tiefsee bleibt dabei aber weiterhin das Problem der aufwendigen Materialbeschaffung. Jenes führt dazu, dass nur wenige Tiere für DNA-Untersuchungen zerstört werden dürfen. Für diese Untersuchung lagen von einigen Arten nur ein oder zwei Exemplare vor, aus denen mit Erlaubnis der verleihenden Sammlung DNA extrahiert werden durfte (vgl. Anhang I-1).

Ein Einfluss der Formolfixierung auf die Basenabfolge der Sequenz kann nach FRANCE & KOCHER (1996) und SHEDLOCK et al. (1997) ausgeschlossen werden. Diese Autoren führten Sequenzvergleiche zwischen formolfixiertem und frischem Material durch und konnten keine Unterschiede feststellen.

5.1.2.3 Alignierung

Die Alignierung des 18S rDNA-Gens wird durch seine teilweise hochkonservativen Bereiche erleichtert. Zwischen den konservierten Abschnitten befinden sich aber variable Bereiche. Ihre genaue Alignierung kann, wie hier durchgeführt, nur durch Veränderung der Standardprogrammeinstellungen des Alignierungsprogramms oder eine Nachbearbeitung per Hand erreicht werden. Leider gibt es noch keine objektiven Kriterien für die Exaktheit einer Alignierung (HALL 2001). Diese Subjektivität stellt ein Problem dar, da die Alignierung der Homologisierung entspricht und somit einen entscheidenden Einfluss auf die Stammbaumrekonstruktion hat (BOORE & BROWN 1994, DESALLE et al. 1994, MORRISON & ELLIS 1997).

5.1.3 Phylogenetische Analyse

Für beide, morphologisch und molekular basierte Analysen gilt, dass in der vorliegenden Arbeit die Ergebnisse der phylogenetischen Analysen als Konsensus-Bäume dargestellt werden, da es nicht praktikabel ist alle gleichsparsamen Kladogramme abzubilden. Es muss aber berücksichtigt werden, dass diese Darstellungsweise einen Kompromiss bedeutet, denn strenggenommen entspricht ein Konsensus-Baum nur einer Summierung mehrerer gleichermaßen sparsamer phylogenetischer Hypothesen und ist damit keine phylogenetische Hypothese an sich (RIEPEL 1999).

Ein weiterer gemeinsamer Diskussionspunkt der morphologischen und molekular basierten Analysen ist die teilweise hohe Zahl an resultierenden gleichsparsamen Stammbaumentwürfen (A I: 80, A III: 30, A IV: 45, A A: 42, A B: 32, A C: 9790). Diese hohe Anzahl ist bei den morphologischen Stammbaumentwürfen wahrscheinlich durch die Quantität an Taxa begründet, da sie bei vergleichbaren Analysen von PONDER & LINDBERG (1997) ebenfalls auftritt (64 bis 396 gleichsparsame Bäume). In diesem Zusammenhang muss erwähnt werden, dass die angestrebte vollständige Auflösung der Verwandtschaftsbeziehungen eigentlich nur dann erreicht ist, wenn ein einziges, maximal sparsames Kladogramm gefunden wurde. Dieses ist ein Idealfall, der ein hohes Maß an Kongruenz der Merkmale voraussetzt und daher in der Praxis kaum je eintritt (RIEPEL 1999).

5.1.3.1 Phylogenetische Analyse morphologischer Daten

Ein grundsätzliches Problem computergestützter, kladistischer Analysen ist der Vorgang der Codierung. Die Codierung ist zwar unerlässlich um morphologische Daten computerlesbar zu machen, doch bleiben dabei eine große Anzahl von Informationen unberücksichtigt. Aufgrund der Einteilung in klar abgrenzbare Merkmalsausprägungen gehen subjektiv wahrnehmbare Übergangsformen zwischen Merkmalsausprägungen verloren. Zusätzlich muss darauf geachtet werden, dass die Merkmale „parsimonie-informativ“ sind. Dafür muss eine Merkmalsausprägung bei mindestens zwei, aber nicht bei allen Taxa der Datenmatrix vorkommen. Autapomorphien bleiben aufgrund dessen unberücksichtigt.

Außerdem setzt der Algorithmus des Maximum-Parsimony-Verfahrens voraus, dass alle Merkmale voneinander unabhängig sind. Von dieser Annahme muss in der Praxis Abstand genommen werden, da z.B. wie in der vorliegenden Arbeit nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Torsion der Schale Auswirkungen auf weitere Merkmale des Organismus hat. Zusätzlich sollte in einer kladistischen Analyse darauf geachtet werden, dass die Zahl der Merkmale nicht geringer ist als die Zahl der in der Untersuchung einbezogenen Taxa (RIEPEL 1999). Leider ist dieses in der Praxis nur bei Analysen zu einzelnen Familien durchführbar, nicht aber, wie hier, bei der Analyse höher Klassifikationsgruppen. Diese bieten in den meisten Tiergruppen nicht genug homologisierbare Merkmale. So liegt auch in der vorliegenden Arbeit außer bei Analyse IV (Abbildung 12) die Anzahl der Merkmale unter der Taxazahl, da gerade innerhalb der „Archaeogastropoden“ bei derzeitigem Kenntnisstand nicht genügend homologe und von einander abhängige Merkmale gefunden werden konnten.

Im Methodenteil (Kap. 3.4.1) wurde auf das Problem der fehlenden Merkmale hingewiesen. Zur Zeit ist der Einfluss fehlender Merkmale auf die Ergebnisse noch nicht eindeutig bekannt. Einige Autoren haben versucht zu errechnen, bei welchem Grad der Unvollständigkeit ein Taxon aus der Analyse weggelassen werden soll, doch gibt es noch keine allgemein verbindlichen Richtlinien (RIEPEL 1999). Deshalb stellt die selbstgesetzte Grenze von 50% einen Versuch dar, den möglicherweise verfälschenden Einfluss von fehlenden Merkmalsausprägungen in der Datenmatrix zu minimieren.

Trotz aller oben erwähnten Probleme bietet eine computergestützte kladistische Analyse den Vorteil, dass große Datenmengen bearbeitet werden können. Eine Analyse mit über 70 Taxa und 20 Merkmalen wäre ohne Hilfe des Computers kaum durchführbar.

Zur eigentlichen Computeranalyse ist noch zu erwähnen, dass die Programmeinstellung „unordered“, welche den Wechsel zwischen allen Merkmalsausprägungen und die Reversibilität der Merkmale zulässt, eine hohe Wirksamkeit des Sparsamkeitsprinzips zufolge hat. Außerdem setzt sie die Möglichkeit der subjektiven Manipulation durch den Untersuchenden herab. Leider kann diese Einstellung auch zu unrealistischen Neuentstehungen von Merkmalen führen.

Mit der Wahl eines hypothetischen Vorfahrens als Außengruppe sollte umgegangen werden, dass Apomorphien der Außengruppe als Plesiomorphien interpretiert werden und zu Fehlpolarisationen führen. Dieses Vorgehen stellt ein Minimum an *a priori* Annahmen bezüglich der Polarisierung von Merkmalen dar, und entspricht gewissermaßen der Null-Hypothese für die Polarisierung von Merkmalen (RIEPEL 1999).

5.1.3.2 Phylogenetische Analyse molekularer Daten

Die Bestimmung der Lesrichtung eines Merkmals ist bei molekularen Daten ebenfalls durch den Außengruppenvergleich möglich. Bei molekularen Daten ähnelt dieser Vorgang aber eher einer „black box“, da Evolutionslinien nicht anhand von Merkmalsumwandlungen visualisiert werden können. Die Möglichkeit, einen hypothetischen Vorfahren zu konstruieren, fällt damit aus. Somit stellen die in Kap. 5.1.3.1 erwähnten möglichen Apomorphien der Außengruppe eine nicht auszuschließende Fehlerquelle dar.

Beim Umgang mit Alignierungslücken bieten sich zwei Möglichkeiten. Entweder können die Alignierungslücken („gaps“) als fehlende Merkmale betrachtet werden, oder sie können als fünftes Merkmal fungieren. In dieser Arbeit wurde die erste Vorgehensweise gewählt, da Alignierungslücken oft dort auftreten, wo die Positionshomologie nicht eindeutig geklärt ist. Werden sie als fünftes Merkmal betrachtet, können Bereiche mit nicht eindeutig geklärter Homologie zu fehlerhaften Ergebnissen führen.

Ein generelles Problem phylogenetischer Analysen auf Basis von DNA-Daten ist, dass es für jede Nukleotidposition (entspricht dem Merkmal) nur vier Merkmalsausprägungen (A, G, C, T) gibt. Somit ist die Möglichkeit der Homoplasie hoch und schwierig zu erkennen (BOORE & BROWN 1994).

Einige Autoren gehen davon aus, dass helikale Regionen der Sekundärstruktur von DNA-Molekülen stärker unter Selektionsdruck stehen als Regionen mit ungepaarten Nukleotiden (WHEELER & HONEYCUTT 1988). Aufgrund dieser Annahme werden in einigen Analysen diejenigen Sequenzpositionen stärker gewichtet, die an einer Basenpaarung beteiligt sind. Da bei Vergleichen der Variabilität von 18S rDNA-Molekülen bei verschiedenen Tierarten fest-

gestellt wurde, dass es durchaus variable doppelsträngige und konservierte einzelsträngige Bereiche gibt (VAWTER & BROWN 1993), wurde hier auf eine unterschiedliche Gewichtung gepaarter und ungepaarter Sequenzpositionen verzichtet.

Die Auswahl des 18S rDNA-Gens zur Klärung der hier untersuchten Fragestellungen leitet sich daraus ab, dass es sich nach HILLIS & DIXON (1991) zur Untersuchung weit zurückliegender Aufspaltungseignisse eignet. Weiterhin ist der Einsatz von universellen Primern möglich und alternierendes Vorhandensein von konservierten und variablen Positionen erleichtern die Alignierung.

5.1.3.3 Analyseverfahren

Das **Maximum-Parsimony**-Verfahren ist mathematisch gut untersucht und beruht nur auf der einen Annahme, dass evolutiver Wandel selten ist. Dieses ist der große Vorteil des Verfahrens, denn bei möglichst wenig Annahmen zum Evolutionsprozess sind die Anzahl falsch gemachter Annahmen geringer. Gleichzeitig kann diese Annahme auch einen Nachteil darstellen, da nur beobachtete Übereinstimmungen als Homologien betrachtet werden können (PAGES & HOLMES 1998). Gerade bei molekularen Daten kann diese Annahme problematisch sein, da Substitutionen häufig stattfinden können.

Ein weiterer Diskussionspunkt zu diesem Verfahren ist das sogenannte Problem der „long branch attraction“ (FELSENSTEIN 1978). Dieses gilt für morphologisch und molekulare Daten gleichermaßen. Es kann nämlich durch eine große Anzahl von Merkmalswechseln (bzw. Substitutionen) vorkommen, dass eine zufälligerweise Übereinstimmung mit einem Taxon suggeriert wird, ohne dass es sich dabei um das wirkliche Schwestertaxon handelt. Fehlerquelle ist dabei das Missverhältnis zwischen Analogien und Homologien (WÄGELE 2000).

Bei Nutzung des **Maximum-Likelihood**-Verfahrens wird die Annahme gemacht, dass Substitutionen unabhängig voneinander erfolgen, da jede Nukleotidposition getrennt betrachtet wird. Diese Annahme ist aber keineswegs geklärt, da keine Untersuchung bekannt ist, die belegt, dass jede Nukleotidposition unabhängig voneinander evolviert.

Zusätzlich hängt die Qualität einer Maximum-Likelihood-Analyse stark von der Wahl des Evolutionsmodells ab. Es gibt aber keine Möglichkeit die Plausibilität des ausgewählten Modells zu bewerten.

Außerdem müssen bei Nutzung dieses Verfahrens erst alle alternativen Dendrogramme für einen Datensatz errechnet werden, um dann unter ihnen jenes zu finden, das unter An-

nahme des gewählten Evolutionmodells mit höchster Wahrscheinlichkeit die Topologie erklärt. Dieses erfordert einen nicht unerheblichen Rechenaufwand, für den auch Computer mit hoher Rechenleistung mehrere Tage benötigen.

Im Gegensatz zum Maximum-Likelihood-Verfahren benötigt das **Neighbour-Joining**-Verfahren nur geringe Rechenleistung und ergibt immer nur einen Stammbaumentwurf. Diese für die Praxis unübersehbaren Vorteile sollen aber nicht darüber hinwegtäuschen, dass es sich hierbei um ein Clusterverfahren handelt, dessen derzeit benutzte Algorithmen (PAUP* 4.0b8) für die Reihenfolge der Taxa in der Datenmatrix anfällig sind (WÄGELE 2000). Dieses kann dazu führen, dass die Topologie des Stammbaumentwurfs von der Reihenfolge der Taxa abhängt. Außerdem können Autapomorphien die berechneten Distanzen beeinflussen.

5.1.3.4 Bewertung phylogenetischer Analysen

Bei allen Maximum-Parsimony-Analysen können zur Bewertung der Ergebnisse Indizes berechnet werden. Dabei gibt der Konsistenz-Index oder „consistency index“ (CI) den Grad der Homoplasie eines Kladogramms an, und hat bei 1 seinen Optimalwert (RIEPEL 1999). Dieser Wert kann aber nicht zum Vergleich kladistischer Analysen untereinander genutzt werden, da er von der Größe der verwendeten Merkmalsmatrix abhängt. Der Retentions-Index (RI) bietet ein Maß für das Verhältnis von wirklichen und scheinbaren Synapomorphien, dessen optimaler Wert ebenfalls 1 ist (SCHUH 2000). Eine Kombination beider Werte stellt der berichtigte Konsistenz-Index dar (RC). Er berücksichtigt den Einfluss nichtinformativer Merkmale auf eine Datenmatrix und dient zur Vergleichbarkeit phylogenetischer Analysen (RIEPEL 1999).

Bei der Interpretation dieses Indizes muss berücksichtigt werden, dass mit zunehmendem Umfang einer Datenmatrix schon allein statistisch gesehen die Wahrscheinlichkeit für Homoplasie wächst (RIEPEL 1999).

Außerdem muss hier angemerkt werden, dass es sich bei den dargestellten Werten der Indizes um diejenigen eines sparsamsten Kladogramms handelt und nicht um die des Konsensus-Baumes, da dessen Werte von denen der eigentlichen phylogenetischen Hypothesen abweichen können.

„Bootstrap“-Analysen, 1985 von FELSENSTEIN eingeführt, wurden im Laufe der letzten Jahre zu einer populären Analysemethode computergenerierter Stammbäume. Nach Richtlinien von HILLIS & BULL (1993) sollen nur Verzweigungen mit „Bootstrap“-Werten über 70% zulässig sein. Andererseits wird die Aussagekraft der Methode berechtigterweise von einigen

Autoren angezweifelt (z.B. DESALLE et al. 1994). So besitzt sie nach KITCHING (1998) erst ab einer Datenmatrix mit 1000 Merkmalen einen Aussagewert und ist somit für morphologische Analysen nicht geeignet. Aus diesem Grund wurden in der vorliegenden Arbeit für den morphologischen Datensatz keine „Bootstrap“-Analysen berechnet.

Zusätzlich sollte berücksichtigt werden, dass mit „Bootstrap“-Analysen nur eine Aussage zur Übereinstimmung von berechneter Topologie und Datensatz und nicht zum Wert der phylogenetischen Hypothese gemacht wird. So kann z.B. eine monophyletische Gruppe, die nur durch eine oder zwei unzweideutige Synapomorphien sehr gut begründet sein mag, in der „Bootstrap“-Analyse einen sehr geringen Wert aufweisen (RIEPEL 1999).

5.2 Diskussion der Stammbaumentwürfe

In den folgenden Abschnitten werden die Ergebnisse der morphologisch und molekular basierten Stammbaumentwürfe getrennt diskutiert und anschließend die Systematik der untersuchten Familien thematisiert. Die Diskussion der morphologischen Ergebnisse orientiert sich an den von WARÉN & BOUCHET (2001) vorgeschlagenen Unterklassen (siehe Tabelle 1).

5.2.1 Stammbaumentwürfe auf Basis morphologischer Daten

In Übereinstimmung mit Analysen von GOLIKOV & STAROBOGATOV 1975, HASZPRUNAR 1988a, b, PONDER & LINDBERG 1996, 1997 zeigt Analyse I (Abbildung 9: S. 46) die docoglossen Arten als basale Gruppe. Demnach können die hydrothermalen Vertreter der Acmaeidae und die Neolepetopsidae als erster evolutiver Seitenzweig der „Archaeogastropoden“ angesehen werden (vgl. SASAKI 1998). Zwar zeigt diese Analyse die beiden Gattungen der Neolepetopsidae durch *Bathyacmaea* getrennt, doch kann dieses als Artefakt durch fehlende Radulaeinzelmerkmale angesehen werden. Über die Verwandtschaft innerhalb der docoglossen Arten gibt Analyse II (Abbildung 10: S. 49) anhand von Radulaeinzelmerkmalen Aufschluss. Unterstützt durch einen hohen Konsistenz-Index von 0,933 können die hydrothermalen Vertreter der Acmaeidae auch dort als die ursprünglichsten „Archaeogastropoda“ angesehen werden (siehe 5.3.1). Anhand des Ergebnisses von Analyse II lässt sich eine klare Evolutionslinie von den im Westpazifik beheimateten Arten der Acmaeidae und den ursprünglichen Arten der Gattung *Paralepetopsis* zu den abgeleiteten Arten der Gattung *Paralepetopsis* im Atlantik verfolgen. Die abgeleiteten neolepetopsiden Gattungen *Neolepetopsis* und *Eulepetopsis* findet man nur im Ostpazifik. Die einfache Radula der Acmaeidae mit der Zahnformel 0-1-0-1-0 veränderte sich zu der komplexeren der

Neolepetopsidae. Die Ähnlichkeit ihres Zentralfeldes mit dem der rhipidoglossen Radula wird hier als Parallelentwicklung interpretiert und nicht, wie von MCLEAN (1990a) postuliert, als Übergangsform zwischen der docoglossen und rhipidoglossen Radula angesehen.

Analyse I (Abbildung 9: S. 46) bietet aufgrund der deutlichen Gruppierung aller Arten mit rhipidoglosser Radula ein unterstützendes Argument für die erstmals von MÖRCH (1865) eingeführte Bezeichnung **Rhipidoglossa** auf höherer Klassifikationsebene. Diese Bezeichnung wurde von SASAKI (1998) und BECK (1995, 2002, im Druck) wieder aufgegriffen, da damit die Monophylie aller rhipidoglossen Arten deutlich wird. Eine Einteilung der Gastropoden in Eogastropoda - docoglosse Arten - und Orthogastropoda - alle restlichen Taxa -, wie sie von PONDER & LINDBERG (1997) eingeführt wurde scheint nicht sinnvoll, da durch die Verwendung der Begriffe Doco- bzw. Rhipidoglossa, die Abgrenzung der docoglossen Arten ausreichend deutlich wird. Außerdem wird die Verwendung der Bezeichnung Patellogastropoda überflüssig, da diese synonym zu Docoglossa ist.

Innerhalb der Rhipidoglossa zeigt Analyse I (Abbildung 9: S. 46) im Gegensatz zu Analyse III (Abbildung 11: S. 50) die **Pyropeltidae**, die hier als Vertreter der Cocculiniformia gelten, übereinstimmend mit HASZPRUNAR (1988b) und PONDER & LINDBERG (1997) als basale Gruppe. Dieses ist durch die Sympleisiomorphie der fehlenden Teleoconchwindung mit der Außengruppe und den Docoglossa bedingt. Die basale Position der Pyropeltidae kann mit den Hypothesen zum paläozoischen oder mesozoischen Ursprungs dieser Familie in Einklang gebracht werden (MCLEAN 1985, BECK 1996). Fossile Belege können in diesem Zusammenhang nicht zu Rate gezogen werden, da von rhipidoglossen Gastropoden hydrothermalen Quellen Fossilfunde fehlen (MCARTHUR & TUNNICLIFFE 1998).

Ein Schwestergruppenverhältnis der Pyropeltidae zu den Clypeosectidae-Fissurellidae, die mit den Scissurellidae eine monophyletische Gruppe bilden, wie es sich aus Analyse III (Abbildung 11: S. 50) ableitet, erscheint unwahrscheinlich, da die Pyropeltidae den Vetigastropoda nahe stehen würden. Die Gruppierung mit den Clypeosectidae-Fissurellidae wird in Analyse III (Abbildung 11: S. 50) nur durch eine Synapomorphie (Vorhandensein der Lateromarginalplatte) gestützt. Außerdem lässt ein niedriger Konsistenzindex von 0,296 Konvergenz vermuten.

Eine weitere, sich an die traditionelle Klassifikation anschließende und von WARÉN & BOUCHET (2001) vorgeschlagene Unterklasse ist **Neritimorpha**. Vertreter dieser Gruppe, die Phenacolepadidae, finden sich in Analyse I (Abbildung 9: S. 46) in einem schwachbegründeten Cluster, dass außer dieser Familie alle Fissurellidae, Clypeosectidae, Scissurellidae, Lepetodrilidae, Gorgoleptidae, Peltospiridae und eine Art der Trochidae beinhaltet (Synapomorphie: Vorhandensein eines Septums im Schaleninnern). Im Gegensatz zu Hypothesen von HASZPRUNAR (1988b) und PONDER & LINDBERG (1996, 1976) bilden die Neritimorpha hier

nicht die Schwestergruppe der Cocculiniformia und können nicht als eher plesiomorphe Gruppe bezeichnet werden, sondern gelten nach Analyse I (Abbildung 9: S. 46) als relativ abgeleitete Gruppe. Nach Analyse III (Abbildung 11: S. 50) bilden sie mit den napfförmigen Peltospiriden eine monophyletische Gruppe. Beide Ergebnisse bestätigen die Hypothese von SASAKI (1998), dass die Neritimorpha entgegen traditionellen Ansichten eine mittlere phylogenetische Position innerhalb der „Archaeogastropoda“ einnehmen.

Die **Neomphalina** (sensu MCLEAN 1990b) zeigen sich in beiden Analysen (Analyse I und Analyse III) als paraphyletisch. Nach Analyse I muss es innerhalb eines Clusters aus Arten der Peltospiridae, Cyathermiidae, Trochidae sowie allen Arten der Neomphalidae und der Gattung *Melanodrymia* zur Entwicklung der gewundenen Schale gekommen sein. Dieses würde der Annahme der ursprünglich gedrehten Schale der Gastropoden widersprechen und die Hypothese von HASZPRUNAR (1988b), der zufolge die ursprünglichen Gastropoden napfförmig gewesen sein können, unterstützen. Die Familie Melanodrymiidae wird durch Ergebnisse von Analyse I und Analyse II nur bedingt unterstützt. In Analyse II ergeben 67% aller Kladogramme eine monophyletische Gruppe aus der Gattung *Melanodrymia* und *Planorbidella planispira*. WARÉN & BOUCHETS (2001) Vorschlag, die Melanodrymiidae und die Cyathermiidae in die Neomphalidae zu integrieren stützt sich auf anatomische Untersuchungen von ISRAELSSON (im Druck) an verschiedenen Arten der Neomphalidae, Cyathermiidae und Melanodrymiidae. Ihre Begründung, die Umwandlung des linken Kopftentakels beim Männchen sei eine Synapomorphie der Neomphalidae, Cyathermiidae und Melanodrymiidae, wird durch die Ergebnisse von Analyse I unterstützt.

In diesem Zusammenhang muss aber berücksichtigt werden, dass bei diesem Merkmal Konvergenz nicht ausgeschlossen werden kann, vor allem da der umgewandelte Kopftentakel der Cyathermiidae im Gegensatz zu dem der Neomphalidae und Melanodrymiidae zwei Cirri an der Spitze besitzt. Molekulare Ergebnisse und das Vorhandensein von napfförmigen und gedrehten Arten in einer Familie sprechen außerdem gegen eine Einbeziehung von Cyathermiidae und Melanodrymiidae in die Neomphalidae.

Die Peltospiridae können eindeutig als paraphyletisch angesehen und nach Analyse I und Analyse III in je eine Gruppe mit napfförmiger und gedrehter Schale eingeteilt werden (siehe 5.3.7). Dieses Ergebnis bestätigt die Hypothese aus SCHWARZPAUL & BECK (im Druck). Damit wird auch die Monophylie der Neomphalina (syn. Neomphaloidea) fraglich. Da aber der gemeinsame Radulagrundtyp der Neomphalidae und Peltospiridae für die Monophylie der Neomphalina spricht, ist zu hoffen, dass weitere anatomische und genetische Arbeiten eine eindeutige Klärung der phylogenetischen Beziehung dieser Gruppe herbeiführen können.

Die Aufstellung einer Unterklasse der **Vetigastropoda** mit den Familien Lepetodrilidae, Gorgoleptidae, Scissurellidae, Clypeosectidae und Fissurellidae und Trochidae kann nach vorliegenden Ergebnissen nicht unterstützt werden, da hier keine Synapomorphie gefunden wurde. Dieses ist wahrscheinlich durch die Merkmalsauswahl begründet ist (5.1.1), da das Vorhandensein von „bursicles“ (Sinnesorgane an den Ctenidien) , welche nach HASZPRUNAR (1988b) als Synapomorphie der Vetigastropoda gelten, hier aus Zeitgründen (ultrastrukturelle Methoden) nicht untersucht werden konnte. Innerhalb der „Vetigastropoda“ zeigt Analyse I die Monophylie von Scissurellidae, Clypeosectidae und Fissurellidae (Synapomorphie: zwei Kiemen, Schalenschlitz). Clypeosectidae und Fissurellidae bilden eine monophyletische Gruppe, welches ihre Zusammenfassung in der Überfamilie Fissurelloidea unterstützt.

Die Schlussfolgerungen dieser Überlegungen und ein neuer Klassifikationsvorschlag sind Kapitel 6 zu entnehmen.

Zum direktem Vergleich morphologischer und molekularer Ergebnisse diene Analyse IV. Wie aus dem Vergleich der Stammbaumentwürfe aus Analyse IV (Abbildung 12) und Analyse A (MP-Analyse, Abbildung 13) zu entnehmen ist, besteht die einzige Übereinstimmung darin, dass *Symmetriapelta wahreni* eine relativ basale Position einnimmt.

Prinzipiell müssten die Ergebnisse übereinstimmen, da es nur einen Ablauf der Evolution gegeben haben kann. Die Unterschiede zwischen den Stammbaumentwürfen beruhen auf den unterschiedlichen Informationsgehalten der Merkmale und Bewertungskriterien der jeweiligen Verfahren (WÄGELE 2000). Dieses spricht auch gegen eine Kombination morphologischer und molekularer Daten in einer Datenmatrix, da eine zufällig konvergente Basenposition ein komplexes morphologisches Merkmal aufheben könnte.

5.2.2 Stammbaumentwürfe auf Basis von 18S rDNA-Daten

Sequenzen der 18S rDNA wurden als erstes für DNA-basierte phylogenetische Untersuchungen genutzt (FIELD et al. 1988) und dienten bisher bei vielen Untersuchungen zur Phylogenie der Mollusken (GHISELIN 1988, KENCHINGTON et al. 1994, WINNEPENNINCKX et al. 1996) und speziell der Gastropoden als Datengrundlage (BARGUES & MAS-COMA 1997, HARASEWYCH et al. 1997, 1998, WINNEPENNINCKX et al. 1998, WOLLSCHIED & WÄGELE 1999, HARASEWYCH & MCARTHUR 2000, YOON & KIM 2000). Erstaunlicherweise zeigten die Untersuchungen häufig Ergebnisse, die den morphologisch basierten widersprachen. So ergab sich z.B. eine plesiomorphe Position der Gastropoden zu den Polyplacophora (KENCHINGTON et al. 1994), oder die Monophylie der Bivalvia und der Gastropoden wurde nicht unterstützt (WINNEPENNINCKX et al. 1996).

Ebenso zeigen die 18S rDNA Ergebnisse dieser Arbeit einige Unterschiede zu den morphologischen Ergebnissen und allgemein anerkannten Annahmen.

Innerhalb des jeweiligen Datensatzes (A, B, C) führten die drei Analyseverfahren (Maximum Parsimony, Maximum Likelihood, Neighbour Joining) zu fast übereinstimmenden Ergebnissen. Anhand der Ergebnisse der NJ-Analysen ist erkennbar, dass die Sequenzunterschiede zwischen den napfförmigen hydrothermalen Arten sehr gering sind. Dieses stellt ein Problem bei der Interpretation der Ergebnisse dar, da hiermit die eigentliche Fragestellung, nämlich die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der „Archaeogastropoden“ nur teilweise geklärt werden können. Hingegen liefert die basale Position der beiden hydrothermalen Arten mit helicoider Schale (*C. naticoides*, *D. globulus*) einen eindeutigen Hinweis, dass die napfförmigen und gedrehten Arten der Peltospiridae in getrennten Familien eingeordnet werden sollten. Außerdem stützt dieses Ergebnis die Theorie, dass die Vorfahren napfförmiger „Archaeogastropoda“ eine helicoide Schale besaßen.

Des weiteren lässt sich aus den Ergebnissen folgern, dass es keine nahe Verwandtschaft zwischen den Arten des Litorals und den entsprechenden hydrothermalen Vertretern der Familie gibt. So sind die Arten der Phenacolepadidae (*Olgasolaris*, *Shinkailepas*) näher mit anderen napfförmigen hydrothermalen Arten verwandt als mit einer Art der Neritidae aus der Gezeitenzone (*Nerita albicilla*). Gleiches gilt für die Fissurellidae, da in Analyse C *Diodora* keine Gruppe mit *Puncturella* bildet. Dies lässt den Schluss zu, dass es zu einer unabhängigen Evolution in der Tiefsee gekommen sein muss.

Überraschend ist die Positionierung der docoglossen Art (*Eulepetopsis vitrea*) innerhalb der Rhipidoglossa als Schwestergruppe der Clypeosectidae in Analyse A und B. In Analyse C wurden zwei docoglosse Arten berücksichtigt, doch auch hier nehmen sie eine Position innerhalb der Rhipidoglossa ein. Dieses widerspricht allen morphologischen Ergebnissen und legt die Vermutung nahe, dass dieses durch den Effekt der „long branch attraction“ (siehe 5.1.3.3) verursacht wurde. Somit wurden die ursprünglichen Merkmale durch eine hohe Anzahl an Substitutionen überdeckt. Dieses Problem wird auch in Arbeiten von HARASEWYCH et al. (1997) und MCARTHUR & KOOP (1999) im Zusammenhang mit Patellogastropoden beschrieben.

Auch das Schwestergruppenverhältnis von *Haliotis tuberculata* und *Symmetriapelta wareni* (Analyse A und B) kann durch keine morphologischen Merkmale gestützt werden und ist wahrscheinlich ebenfalls auf den oben genannten Effekt zurückzuführen.

Die basale Position der Caenogastropoden in allen Stammbaumentwürfen kann nicht erklärt werden. In diesem Zusammenhang muss darauf hingewiesen werden, dass die Sequenzen aus der GenBank nicht überprüft werden können. Somit kann eine fehlerhafte Sequenz nicht erkannt werden. Dieses gilt ebenso für die Außengruppensequenzen, bei denen die nähere

Verwandtschaft der Bivalvia zu den Gastropoden im Vergleich zu den Polyplacophora nicht überbewertet werden sollte.

Vergleicht man die Ergebnisse dieser Arbeit mit anderen Untersuchungen auf der Basis molekularer Daten, so zeigt sich bei HARASEWYCH & MCARTHUR (2000) eine Übereinstimmung in der evolutiven Reihenfolge der gemeinsam untersuchten Arten. Da aber in der Analyse dieser beiden Autoren nur hydrothermale Patellogastropoden untersucht wurden, können keine weiteren Schlüsse gezogen werden. Außerdem unterstützt die Analyse von HARASEWYCH & MCARTHUR (2000) ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Neritimorpha und allen anderen Gastropoden. Dieses steht morphologischen Ergebnissen entgegen, die Patellogastropoda und die übrigen Gastropoden als Schwestergruppen darstellen (HASZPRUNAR 1988b, PONDER & LINDBERG 1996, 1997, SASAKI 1998). COLGAN et al. (2000) bezogen in ihre Untersuchung zur Phylogenie der Gastropoden auf Basis von 28S rDNA und Histon H3 Sequenzen *Depressigyra globulus* und *Lepetodrilus fucensis* ein. Je nach Datengrundlage ist *Depressigyra* oder *Lepetodrilus* ursprünglicher.

MCARTHUR & KOOPS (1999) Untersuchungen an hydrothermalen Gastropoden auf der Basis von 28S rDNA-Daten zeigten die Monophylie der Neomphalina anhand der Gattungen *Melanodrymia*, *Cyathermia*, *Peltospira*, *Rhynchopelta* und *Depressigyra*. Dieses widerspricht den hier gezeigten Ergebnissen, welche die Polyphylie der Neomphalina, repräsentiert durch *Symmetriapelta*, *Hirtopelta*, *Symmetromphalus*, *Fumocapulus*, *Cyathermia*, *Rhynchopelta* und *Depressigyra* favorisieren. Hingegen konnten die Untersuchungen von MCARTHUR & KOOP (1999) übereinstimmend mit den vorliegenden Ergebnissen keine Monophylie der Peltospiridae unterstützen. Abschließend bemerken MCARTHUR & KOOP (1999), dass sich die Sequenz der 28S rDNA nicht eignet, die Phylogenie hydrothermalen Gastropoden zu klären (vgl. DAYRAT et al. 2001) und schlagen die 18S rDNA für weitere Untersuchungen vor. Leider sind die Sequenzunterschiede der 18S rDNA zwischen den napfförmigen hydrothermalen Arten extrem gering, so dass sie sich auch nur teilweise eignet, um die Phylogenie innerhalb dieser Gruppe zu klären. Deshalb sind weitere Untersuchungen nötig, um ein oder mehrere geeignete Gene zur Auflösung der Phylogenie dieser Gruppe zu finden. Nach BOORE & BROWN (1994) wäre die Sequenzierung mitochondrialer DNA sinnvoll, da sie zur Klärung phylogenetischer Probleme auf niedrigerem Verwandtschaftslevel geeignet ist.

Insgesamt muss bei der Interpretation aller auf genetischen Daten beruhenden Stammbaumentwürfen berücksichtigt werden, dass es sich dabei immer um einen Genstammbaum handelt.

5.3 Zur Systematik einzelner Familien

Eine vollständige Auflösung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der einzelnen Familien konnte mit vorliegenden Daten nicht erreicht werden und war auch nicht Ziel dieser Arbeit. Trotzdem fielen während der morphologischen Untersuchungen und der Literaturstudien einige Details auf, die für die Systematik der einzelnen Familien interessant sind und nachfolgend vorgestellt werden.

Die Systematik der Trochidae wird dabei nicht erläutert, da hier nur die drei hydrothermalen Vertreter dieser vielfältigen und mehrere hundert Arten zählenden Familie berücksichtigt wurden.

5.3.1 Systematik der Acmaeidae

Hypothesen zur Verwandtschaft innerhalb der hydrothermalen Vertreter der Acmaeidae können aufgrund der vorliegenden Ergebnisse nicht gemacht werden, da die morphologischen Unterschiede innerhalb dieser Gruppe relativ gering sind (s. u., vgl. BECK 1996). Erschwerend kommt hinzu, dass die Weichkörpermerkmale von *Serradonta vestimentifera* und *Bathyacmaea secunda* in den Artbeschreibungen nicht untersucht wurden und diese Arten nicht als Material vorlagen. Deshalb wurden sie nicht für die Analyse berücksichtigt.

Im Laufe der morphologischen Untersuchungen der Acmaeidae stellte sich heraus, dass die Unterschiede zwischen den weiteren drei Arten der Gattung *Bathyacmaea* (*B. jonassoni*, *B. nadinae*, *B. nipponica*) so gering sind, dass sie sich in den für die kladistische Analyse verwendeten Merkmalen nicht unterscheiden und als ein Taxon zusammengefasst wurden. *B. jonassoni* ist nur von zwei Exemplaren beschrieben und kann ausschließlich durch eine glatte Schalenstruktur und eine relativ hohe Schale von *B. secunda* unterschieden werden. Dieses macht den Artstatus unsicher. BECK (im Druck) erwägt im Gegensatz dazu, die Etablierung einer neuen Gattung *Nipponacmaea* für *Bathyacmaea secunda*, da sich diese Art aufgrund von Radulamerkmale stark von den drei anderen Arten der Gattung *Bathyacmaea* unterscheidet. Zur Verifikation dieses Vorschlages wären weiterführende Untersuchungen sinnvoll.

Interessant ist das Ergebnis von Analyse II, welches die hydrothermalen Acmaeidae aufgrund von Radulamerkmale als Vorfahren der Gattung *Patella* zeigt. Diese Gattung nimmt eine Stellung zwischen den acmaeiden und neolepetopsiden Arten ein. Diese Zwischenstellung könnte auf eine sekundäre Einwanderung der Neolepetopsidae in den hydrothermalen Lebensraum deuten.

5.3.2 Systematik der Neolepetopsidae

Die Gattung *Paralepetopsis* ist nach den Ergebnissen von Analyse I und Analyse II die ursprünglichste Gattung der Familie. Aus ihr haben sich die Arten der Gattung *Neolepetopsis* entwickelt, während *Eulepetopsis vitrea* als abgeleitetste Art der Neolepetopsidae angesehen werden kann. Ihre Zugehörigkeit zu den Neolepetopsidae wird trotz des Ergebnisses der molekularen Analyse nicht angezweifelt, da die Morphologie ihrer Radula sie eindeutig dieser Familie zuordnen lässt (siehe Tafel 17d).

Nach Ansicht von WARÉN & BOUCHET (2001) sind die Radulae der Neolepetopsidae hingegen nicht gut genug untersucht, um einen Vergleich zwischen den Arten zuzulassen.

Zur Artabgrenzung von *N. verruca* und *N. densata* ist anzumerken, dass MCLEAN (1990a) *N. verruca* nur an zwei Exemplaren beschrieb, von denen der Paratyp während der Untersuchungen verloren ging, bevor eine Radulapräparation durchgeführt werden konnte. Da bis heute noch keine weiteren Funde publiziert sind, können die beiden Arten nur an Hand der Schalenskulptur unterschieden werden. Außerdem halten WARÉN & BOUCHET (2001) wie schon in Kap. 4.2.2 erwähnt, die Unterschiede zwischen den Gattungen *Neolepetopsis* und *Paralepetopsis* für nicht sehr deutlich. Diese Aussage konnte durch eigene Untersuchungen bekräftigt werden (vgl. Tafel 2, 3 und 17).

P. rosemariae und *P. lepichoni* gehören zu den leider zahlreichen hydrothermalen Arten, die bis jetzt nur vom Holotyp bekannt sind. Es sollte hinterfragt werden, ob die übliche Beschreibung neuer Arten an nur einem Exemplar sinnvoll ist. Einige Arten hydrothermalen Quellen wurden durch Neufunde relativ schnell bestätigt (z.B. *Hirtopelta hirta* MCLEAN 1989a, WARÉN & BOUCHET 1993), bei anderen ist zu hoffen, dass dies durch weitere Expeditionen in den nächsten Jahren ebenfalls der Fall ist.

Nach Überlegungen zur hypothetischen Ahnenform der rhipidoglossen und docoglossen Radula (siehe 4.1.23) besaß diese eine Zahnreihe mit 10-20 gleichartigen Zähnen. Trotz der Ergebnisse von Analyse II, welche eine abgeleitete Position der neolepetopsiden Radula ergab, ist auch eine gegensätzliche Denkweise möglich. So kann der Evolutionsweg von einer Zahnreihe mit 10-20 gleichförmigen Zähnen erst zu den Neolepetopsidae und dann nach weiterer Reduktion der Zähne zu den Acmaeidae geführt haben (vgl. MCLEAN 1990a, BECK 1997). Damit wären die Neolepetopsidae und nicht die Acmaeidae der erste Nebenzweig ursprünglicher Gastropoden (vgl. SCHWARZPAUL et al. 2000).

5.3.3 Systematik der Phenacolepadidae

BECK (1992b) vermutet, dass die beiden hydrothermalen Gattungen *Shinkailepas* und *Olgasolaris* von napfförmigen Phenacolepadidae des Flachwassers abstammen. Diese Aussage war auch Ergebnis einer Untersuchung, bei der eine kladistische Analyse der Shinkailepadinae mit der Wassertiefe ihres Vorkommen korreliert wurde (SCHWARZPAUL et al. 2000). Nach den letztgenannten und den hier vorliegenden Ergebnissen kann die Gattung *Shinkailepas* innerhalb der Shinkailepadinae als die ursprüngliche gelten.

Die morphologischen Unterschiede zwischen *Olgasolaris tollmanni* und *O. ethmoconcha* sind sehr gering (vgl. BECK im Druck). Da sie sich in den in dieser kladistische Analyse benutzten Merkmalen nicht unterscheiden, wurden sie nur als Gattung untersucht.

Der erste Lateralzahn ist bei den Phenacolepadidae ähnlich wie bei den Lepetodrilidae extrem verbreitert. Eine interessante Fragestellung wäre in diesem Zusammenhang unter welchem Selektionsdruck diese Parallelentwicklung entstanden ist. Denkbar wäre, dass die breitere Fläche des Zahns eine effektivere Funktion zum Abschaben von Bakterien bietet.

Der beim Männchen zum Penis umgewandelte rechte Kopflappen ist eine Synapomorphie der Phenacolepadidae. Leider konnte dieses Merkmal nicht in die kladistische Analyse aufgenommen werden, da der Kopflappen nicht mit dem umgewandelten Kopftentakel anderer hydrothormaler Arten homologisierbar ist.

Die anhand von Spermienuntersuchungen von HODSON et al. (1998) vermutete nahe Verwandtschaft von *Bathynnerita naticoides* mit den Phenacolepadidae konnte hier nicht bestätigt werden (Abbildung 9 und Abbildung 11).

5.3.4 Systematik der Pyropeltidae

Innerhalb der Pyropeltidae wird anhand von Analyse I und III ein jeweiliges Schwestergruppenverhältnis zwischen *P. bohlei* - *P. ovalis* und *P. corymba* - *P. musaica* unterstützt.

Die von MCLEAN & HASZPRUNAR (1987) diskutierte mögliche verwandtschaftliche Nähe der Pyropeltidae zu den Pseudococculinidae oder Osteopeltidae konnte in Rahmen dieser Arbeit nicht erörtert werden, doch ist dies eine untersuchenswerte Fragestellung.

Außerdem konnte während den morphologischen Untersuchungen festgestellt werden, dass der Höhen-Längen-Quotient der Schalenmaße zur Artunterscheidung von *P. corymba* und *P. musaica* hinzugezogen werden kann. Der H/L-Quotient von *P. corymba* liegt bei 0,50 bis 0,74 (n=8), während jener von *P. musaica* Werte von 0,26 bis 0,58 (n=37) einnimmt.

5.3.5 Systematik der Cyathermiidae

Wie schon in Kap. 5.2.1 erwähnt ist die Aufrechterhaltung der Familie Cyathermiidae gerechtfertigt. Außerdem sprechen molekulare Ergebnisse für eine ursprüngliche Position von *Cyathermia* innerhalb der Rhipidoglossa. Dieses widerspricht Ergebnissen von ISRAELSSON (im Druck), demnach die Anatomie von *Cyathermia* eine nahe Verwandtschaft mit *Neomphalus* belegt.

Außerdem merken WARÉN & BOUCHET (2001) zu *Lacunoides vitreus* an, dass von dieser Art kein Männchen gefunden wurde und somit auch nicht geklärt ist, ob der linke Kopftentakel umgewandelt wird. Auch bei dem für diese Arbeit vorliegendem Material von *Lacunoides* spec., welches als *Lacunoides vitreus* bestimmte wurde, konnte kein umgewandelter Kopftentakel festgestellt werden. Ein ähnliches Problem tritt bei *Lepetodrilus schrolli* auf, da auch bei dieser Art im Gegensatz zu allen anderen Arten der Gattung *Lepetodrilus* bei den Männchen kein Penis vorhanden ist (BECK 1993). Der Frage, ob diese Tatsache - obwohl es keine offensichtlichen Zyklen an hydrothermalen Quellen gibt - saisonal bedingt sein kann, sollte weiter nachgegangen werden.

5.3.6 Systematik der Neomphalidae

WARÉN & BOUCHET (2001) begründen die Positionierung von *Retiskenea diploura* zu den Neomphalidae mit dem Vorhandensein von Epipodialtentakeln, der Ähnlichkeit der Protoconchskulptur und dem vermuteten Dimorphismus der Kopftentakel, welcher dem der Männchen von *Melanodrymia* ähnelt. Im Gegensatz dazu erwähnen sie selbst, dass die Radula von *R. diploura* der einiger Seguenziidae sehr ähnlich ist. Eigene Vergleiche der Radula ergaben eine Ähnlichkeit mit den Eatoniellidae (siehe NUMANAMI 1996, S. 62) und sprechen damit für eine strikte Entfernung der Art aus den Neomphalidae.

Die Positionierung von *R. diploura* in Analyse I und III in einer Gruppe mit der Gattung *Melanodrymia* und den Cyathermiidae ist durch den vermuteten Dimorphismus der Kopftentakel und durch ihre helicoide Schale bedingt.

Zur weiteren Systematik innerhalb der Neomphalidae siehe SCHWARZPAUL (1998).

5.3.7 Systematik der Peltospiridae

Die Hypothese, dass die Peltospiridae in napfförmige und gedrehte Arten unterteilt werden sollten, wurde in dieser Arbeit weiterverfolgt (vgl. SCHWARZPAUL 1998). Die morphologische Analyse I zeigte eine ursprüngliche Gruppe napfförmiger Arten mit *Peltospira* und *Hirtopelta* und weiteren napfförmigen Arten in einem abgeleiteten Cluster mit den Phenacolepadidae. Analyse III zeigt alle gedrehten Peltospiridae in einer polyphyletischen Ansammlung an einer basalen Position der Innengruppe. Außerdem ergaben auch die molekularen Untersuchungen eine basale Position von *Depressigyra*.

Hieraus ist ersichtlich, dass es in keinem der errechneten Stammbaumentwürfe eine Gruppierung der napfförmigen mit den gedrehten Arten der Peltospiridae gab. Deshalb wird hier eine Trennung dieser beiden Gruppen angedacht, die zu einem neuen Klassifikationsvorschlag führt (6.1.)

Anzumerken ist dabei, dass WARÉN & BOUCHET (2001) die Gattungen *Planorbidella* und *Pachydermia* (beide mit helicoider Schale) den Neomphalidae zuordnen, da ihr Protoconch-Typ mit dem von *Neomphalus* übereinstimmt (vgl. 5.1.1.1). ISRAELSSON (1998) schreibt hierzu, dass *Pachydermia laevis* in den meisten Aspekten *Melanodrymia aurantiaca* ähnelt, mit den Ausnahmen, dass der Gonoperikardialgang nicht in das Perikard führt und dass *P. laevis* kein Kopulationsorgan besitzt. Zur genauen Klärung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der napfförmigen und helicoiden Peltospiridae sind weitere anatomische Untersuchungen nötig.

5.3.8 Systematik der Clypeosectidae und Fissurellidae

Die morphologischen Stammbaumentwürfe Analyse I und Analyse III zeigen die Clypeosectidae und Fissurellidae als monophyletische Gruppe, wobei sich die beiden Analysen in der Aussage widersprechen, welche der Familien die ursprünglichste darstellt. Innerhalb der Clypeosectidae ist *Pseudorimula* nach beiden Analysen die ursprünglichste. Diese Ergebnisse unterstützen übereinstimmend mit ERBE (2001) die Zusammenfassung der Clypeosectidae und Fissurellidae in der Überfamilie Fissurelloidea. Dieses steht im Gegensatz zu einer Hypothese von BECK (im Druck), nach der aufgrund von Radulamerkmale (zungenförmiger Fortsatz an den Marginalzähnen) eine verwandtschaftliche Nähe der Clypeosectidae zu den Neomphalidae/Peltospiridae vermutet wird. Ein zungenförmiger Fortsatz an den Marginalzähnen tritt nicht bei allen Neomphalidae/Peltospiridae auf und wird hier als Parallelentwicklung gedeutet.

WARÉN (im Druck) ordnet *Clypeosectus* und *Pseudorimula* aufgrund gemeinsamer Protoconchskulptur den Lepetodrilidae zu. Da keine weiteren gemeinsamen Merkmale bekannt sind, sollte diese mögliche Verwandtschaft durch anatomische Untersuchungen geprüft werden.

5.3.9 Systematik der Gorgoleptidae und Lepetodrilidae

WARÉN (im Druck) löst die Familie Gorgoleptidae auf und ordnet die Gattung *Gorgoleptis* den Lepetodrilidae zu. Dieses wird auch durch das Ergebnis von Analyse III unterstützt, da sich die Radulae von *Gorgoleptis* und *Lepetodrilus* stark ähneln. Des weiteren beschreibt WARÉN (im Druck) die Sutilizonidae (mit *Temnocinclis* und *Temnozaga*, siehe 5.3.10) als Schwestergruppe der Lepetodrilidae und fasst diese beiden Familien zur Überfamilie Lepetodriloidea zusammen.

Analyse I zeigt zwei deutliche Cluster und die unaufgelöste Positionierung von drei *Lepetodrilus*-Arten. Letztere scheint ein methodisch bedingter Fehler zu sein, da die Lepetodrilidae in Analyse III monophyletisch sind.

5.3.10 Systematik der Scissurellidae

Die Familien und Überfamilienzugehörigkeit der hier in die Scissurellidae eingeordneten Arten wird kontrovers diskutiert. So wechselte die Überfamilienzugehörigkeit von Pleurotomaroidea und Scissurelloidea zu den Lepetodriloidea. Letztes wird von WARÉN & BOUCHET (2001) favorisiert, wobei für die Begründung auf die Veröffentlichung von WARÉN (im Druck) verwiesen wird. Er beschreibt, wie bereits oben erwähnt, die Sutilizonidae als Schwestertaxon der Lepetodriloidea. Die Sutilizonidae sind in der vorliegenden Arbeit synonym zu den Scissurellidae. Die Monophylie dieser Gruppe wurde in beiden morphologischen Analysen bestätigt, wobei die Gattung *Sutilizona* innerhalb der Familie als apomorph bezeichnet werden kann.

5.4 Biogeographie hydrothermaler „Archaeogastropoden“

„Archaeogastropoden“ sind weltweit inselartig an hydrothermalen Systemen verbreitet (Abbildung 22, Anhang I-4). Bisher ungeklärt ist aber die Tatsache, wie die Ausbreitung zwischen den mehrere hundert bis tausende Kilometer entfernten Quellfeldern stattfindet. Die zu überwindenden Entfernungen lassen vermuten, dass die „Archaeogastropoda“ planktotrophe Larven haben, welche die Fähigkeit besitzen mehrere Wochen bis Monate zu überleben. Überraschenderweise spricht aber das Fehlen eines Protoconchs II gegen diese, sondern für die lecithotrophe, eher kurzlebige Larvenform (LUTZ et al. 1986). Wie lange genau die Larvenformen hydrothermaler „Archaeogastropoden“ überlebensfähig sind, welche Entfernungen sie zurücklegen können und wie sie geeignete Lebensräume erkennen, ist bislang ungeklärt. Von einigen Arten ist bekannt, dass ihre Larven mit der hydrothermalen Wolke in höhere Wasserschichten transportiert und dann verdriftet werden (MULLINEAUX & FRANCE 1995, MULLINEAUX et al. 1995). Denkbar wäre, dass sich der Stoffumsatz der Larven so verlangsamt, dass sie trotz ihrer Lecithotrophie weite Strecken überwinden können. Die Verdriftung geschieht wahrscheinlich entlang von Spreizungsrücken oder mit Hilfe des westwärts gerichteten Tiefenstroms.

Zeitweise wurde von einigen Autoren die Möglichkeit diskutiert, dass Walkadaver, an denen ein ebenfalls sulfidreiches Milieu entstehen kann, als Trittsteine zur Ausbreitung der Hydrothermalfauna fungieren (SMITH et al. 1989, SQUIRES et al. 1991). Von den hier untersuchten Arten ist nur von den Pyropeltidae eine Verbreitung an Walkadavern bekannt. Mögliche Zwischenstationen zur Ausbreitung könnten die „cold seeps“ bieten, doch spricht gegen diese Vermutung, dass nur 10 der ca. 400 Arten der Hydrothermalfauna an „cold seeps“ gemeinsam vorkommen (TUNNICLIFFE et al. 1998).

Aufgrund des Vorkommens der meisten „Archaeogastropoden“-Familien im Ost- und Westpazifik, und teilweise gleichzeitig im Atlantik und Indik, muss irgendeine Verbindung zwischen diesen Gebieten bestanden haben. Die Verbindung zwischen dem Ost- und Westpazifik besteht heute durch den im Süden gelegenen Pazifisch-atlantischen Rücken, doch gab es vor 55 bis 43 Mio. Jahren eine direkte Verbindung in Form des Kula-Rückens (HESSLER & LONSDALE 1991, TUNNICLIFFE & FOWLER 1996). Innerhalb des kontinuierlichen ostpazifischen Rückensystems führte vor 35 Mio. Jahren das Verschieben des Nordamerikanischen Kontinents zur Trennung in den „East Pacific Rise“ und den „Juan de Fuca Ridge“ mit einer Lücke von 3000 km (HESSLER & LONSDALE 1991). Diese geologischen Ereignisse unterstützen die Hypothese, dass die Elter-Vent-Fauna des Ostpazifischen Rückens in zwei Tochter-Faunen

geteilt wurde, die sich in zwei biogeographischen Provinzen widerspiegeln (VAN DOVER 2000, 2002, s. u.).

Vermutlich getrennt von den Ausbreitungsachsen der Mittelozeanischen Rücken liegen im Westpazifik mehrere Back-Arc-Spreading Center. Aktuell beträgt ihre Entfernung zum „Juan de Fuca Ridge“ ca. 7600 km, zu den Quellen am "Southeast Indian Ridge" sind es hingegen nur 3200 km. Deshalb haben HESSLER & LONSDALE schon 1991 eine Verbindung via Indischen Ozean vermutet. Dieses wurde 2001 durch die Entdeckung neuer Quellfelder an der Grenze der afrikanisch, indo-australischen und antarktischen Platte bestätigt (HASHIMOTO et al. 2001, VAN DOVER et al. 2001). Die Faunen der Quellen des westlichen Pazifiks zeigen auf Gattungsniveau eine überraschende Übereinstimmung mit denen des Mittelatlantischen Rückens. Andererseits gibt es westpazifische Gattungen, die ausschließlich mit den ostpazifischen Faunen geteilt werden (HASHIMOTO et al. 2001).

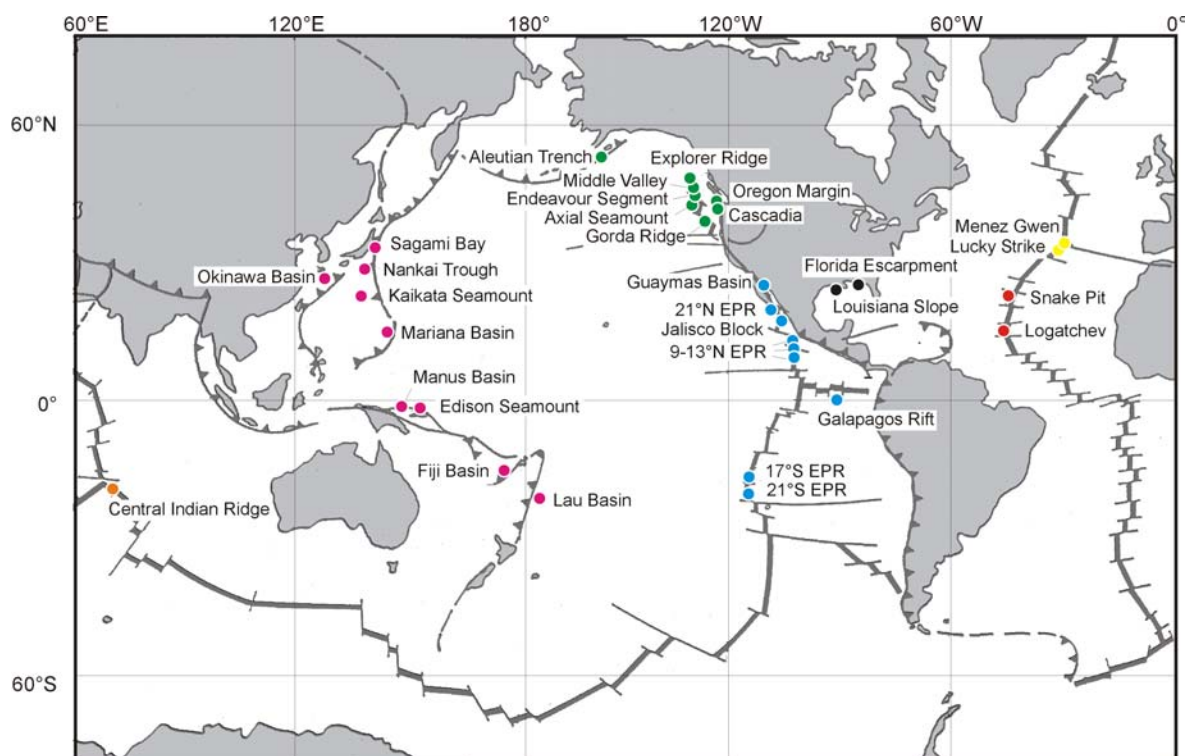


Abbildung 22: Fundorte und biogeographische Provinzen hydrothermaler "Archaeogastropoden". Cascadia: Cascadian Subduction Zone, EPR: East Pacific Rise. Provinzen nach VAN DOVER et al. 2002: Orange: Indian Ocean, Pink: Western Pacific, Grün: Northeast Pacific, Blau: East Pacific Rise, Gelb: Azoren, Rot: Mid-Atlantic Ridge.

VAN DOVER et al. (2002) unterteilen die Hydrothermalfauna in sechs biogeographische Provinzen (Abbildung 22). Die Unterschiede zwischen diesen Provinzen liegen bei Invertebraten meist auf der Art- und Gattungsebene. Ob diese biogeographischen Provinzen auch für hydrothermale „Archaeogastropoden“ gelten wird im Folgenden diskutiert und außerdem der Ursprung der einzelnen Familien thematisiert.

Tabelle 3: Typ und Tiefe hydrothermaler Systeme, die als Fundorte untersuchter Gastropoden in Abbildung 22 eingezeichnet sind. Abkürzungen: hv: „Hydrothermal vents“, cs: „cold seeps“.

Fundort	Typ	Tiefe	Fundort	Typ	Tiefe
Central Indian Ridge ¹	hv	2415-3320 m	Ostpazifik:		
Westpazifik:			Aleutian Trench	cs	4800-4960 m
Sagami Bay	cs	1130-1180 m	Explorer Ridge	hv	1762 m
Nankai Trough	cs	1900-4020 m	Middle Valley	hv	2433 m
Okinawa Basin	hv	700-1350 m	Endeavour Segment	hv	2200-2400 m
Kaikata Seamount	hv	470 m	Axial Seamount	hv	1500-1600 m
Mariana Basin	hv	1450-3650 m	Gorda Ridge	hv	3271 m
Manus Basin	hv	2000-2500 m	Oregon Margin	cs	500-800 m
Edison Seamount	hv	1483 m	Cascadia	cs	800 m
Fiji Basin	hv	1955-2765 m	Guaymas Basin	cs, hv	2020-2033 m
Lau Basin	hv	1750-1900 m	EPR 21°N	hv	2600 m
Atlantik:			Jalisco Block	cs	3800 m
Florida Escarpment	cs	3270 m	13°N EPR	hv	2630 m
Lousiana Slope	cs	540-580 m	11°N EPR	hv	2725 m
Menez Gwen	hv	850 m	9°N EPR	hv	2505 m
Lucky Strike	hv	1620-1720 m	Galapagos Rift	hv	2500-2700 m
Snake Pit	hv	3470-3520 m	17°S EPR	hv	2600 m
Logatchev	hv	3040 m	21°S EPR	hv	2800 m

Die Docoglossa sind aus fünf der sechs biogeographischen Provinzen bekannt, wobei die **Acmaeidae** nur im Westpazifik und nach vorläufigen Ergebnissen (HASHIMOTO et al. 2001) im Indischen Ozean gefunden wurden. Die **Neolepetopsidae** kommen hingegen in allen fünf Provinzen vor (Anhang I-4). Dabei ist interessant, dass Analyse II eine Ausbreitung vom Westpazifik in den Atlantik und von dort aus weiter in den Ostpazifik vermuten lässt. Dieses gilt nur unter Berücksichtigung von Hennigs Progressionsregel (HENNIG 1966), die besagt, dass Taxa am entferntesten vom Ursprungsort die am stärksten abgeleiteten Merkmale zeigen. Berücksichtigt man hingegen die Theorie, dass der Ursprung am Ort der höchsten Diversität liegt (BROWN & LOMOLINO 1998), müssen die Neolepetopsidae am Ostpazifischen Rücken entstanden sein. Vermutlich kam es von dort schon früh einer Abspaltung der westpazifischen Arten, die dann mit geringerer Geschwindigkeit evolvierten.

Die **Phenacolepadidae** haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im Westpazifik und sind nur mit *Shinkailepas briandi* im Atlantik vertreten. Dieses spricht für ihren Ursprung im Westpazifik. Geht man von einem möglichen Ausbreitungsweg vom Westpazifik über den „Central

Indian Ridge“ in den Atlantik aus, scheint ein baldiger Fund von *Shinkailepas* im Indik wahrscheinlich. Überraschend ist in diesem Zusammenhang nur, dass mit *Shinkailepas* die ursprüngliche und nicht die abgeleitete Gattung der Phenacolepadidae im Atlantik zu finden ist.

Im Gegensatz dazu fehlen die **Pyropeltidae** vollkommen im Atlantik. Sie sind mit zwei Arten aus dem Westpazifik und drei aus dem Ostpazifik bekannt, von denen jeweils die in einer Provinz vorkommenden Arten nach morphologischen Analysen Schwesterarten bilden. Trotz der riesigen geographischen Entfernung zwischen den Arten innerhalb dieser Familien zeigen sie überraschend viele morphologische Übereinstimmungen. Dieses kann durch stabilisierende Evolution bei hoher Spezialisierung an den hydrothermalen Lebensraum verursacht sein.

Die **Cyathermiidae** kommen in beiden Provinzen des Ostpazifik vor. Sogar innerhalb der Gattung *Lacunoides* findet man eine Art (*L. vitreus*) in der nördlichen Provinz, während die andere morphologisch sehr ähnliche Art am Galapagos Rift vorkommt. Dieses kann entweder für eine frühe Aufspaltung der Gattung sprechen, oder für eine raffinierte Ausbreitungsstrategie über tausende Kilometer hinweg. Da es sich bei den Cyathermiidae um Arten mit gedrehter Schale handelt, könnte der Ursprung der Neomphalina im Ostpazifik liegen. Wahrscheinlich gab es eine enorme Radiation an den Quellen des Ostpazifischen Rückens die zu vielfältigen gedrehten und Übergangsformen von dieser zu napfförmigen Schalen führte.

Der Verbreitungsschwerpunkt der artenreichsten Familie den „Archaeogastropoda“, den **Peltospiridae** liegt im Ostpazifik. Innerhalb der „helicoiden Peltospiridae“ findet man nur zwei Arten im Westpazifik (*Pachydermia sculpta*, *Planorbidella depressa*) und eine im Atlantik (*Lirapex costellata*). Für letztere Art ist eine direkte Ausbreitung zwischen dem Atlantik und Pazifik vor Schließen des Isthmus von Panama (10 Mio. Jahren) denkbar. Innerhalb der napfförmigen Peltospiridae sind bis jetzt nur zwei Arten außerhalb des Ostpazifiks bekannt (*S. wareni*, *P. smaragdina*).

Die Lepetodrilidae (inklusive *Gorgoleptis*) sind in allen biogeographischen Provinzen vertreten. Ihre höchste Diversität erreichen sie aber an Ostpazifischen Quellen, an denen nach der Diversitäts-Theorie ihr Ursprung liegt.

Der Ursprungsort nach der Diversität-Theorie lässt sich hingegen für die Clypeosectidae nicht bestimmen, da diese Familie über Ost-, Westpazifik und Atlantik verteilt ist.

Insgesamt findet man innerhalb der „Archaeogastropoda“ auf Familienebene sehr unterschiedliche Verbreitungsmuster. Einige, wie die Lepetodrilidae und Neolepetopsidae sind in allen biogeographischen Provinzen vertreten, andere hingegen, wie die Phenacolepadidae, Neomphalidae und Acmaeidae sind fast ausschließlich im Westpazifik zu finden. Eine Trennung des ehemals kontinuierlichen Ostpazifischen Rückens in zwei Provinzen kann nach vorliegenden Ergebnissen nicht gestützt werden.

Innerhalb der hydrothermalen „Archaeogastropoden“ muss es einerseits immer wieder zu Einwanderungen aus dem Flachwasser gekommen sein, während andererseits Familien, wie z. B. die Lepetodrilidae sich über lange Zeit hinweg sehr effektiv an den hydrothermalen Lebensraum angepasst haben. Hierbei muss immer berücksichtigt werden, dass einige Quellen im Westpazifik wenig erforscht sind, während diejenigen am Ostpazifischen Rücken bei zahlreichen Tauchgängen besucht wurden.

6 Schlussfolgerungen

- Aufgrund der phylogenetischen Analyse hydrothermaler „Archaeogastropoda“ ergibt sich eine Neuklassifikation dieser Gruppe, die im nächsten Abschnitt (6.1) dargestellt wird.
- Der Klassifikationsversuch von WARÉN & BOUCHET (2001) kann, bis auf das Taxon Vetigastropoda phylogenetisch begründet werden. Die „Vetigastropoda“ wurden in der vorliegenden Arbeit durch keine Synapomorphie unterstützt.
- Die Neolepetopsidae können nicht als Stammform der Rhipidoglossa angesehen werden, sondern stellen einen frühen eigenen evolutiven Seitenzweig der Gastropoden dar.
- Die Neomphalidae und Peltospiridae sind paraphyletische Taxa. Nach vorliegenden Ergebnissen wurde die Gattung *Retiskenea* von den Neomphalidae ausgeschlossen und die Peltospiridae in drei Familien (s. u.) aufgeteilt.
- Morphologische und molekulare Daten lieferten unterschiedliche phylogenetische Hypothesen. Dies kann auf den unterschiedlichen Informationsgehalt der beiden Datensätze zurückgeführt werden.
- Die genetische Distanz der 18S rDNA zwischen den untersuchten napfförmigen hydrothermalen Arten ist sehr gering und lässt keine eindeutigen phylogenetischen Schlüsse innerhalb dieser Gruppe zu.
- Nach Kombination von phylogenetischen Ergebnissen und Daten zur Verbreitung der untersuchten Familien muss es in einigen präadaptierten (sulfidtoleranten) Familien zu mehreren Einwanderungswellen aus dem Flachwasser in den hydrothermalen Lebensraum gekommen sein, während bei anderen Familien eine von Flachwasserarten unabhängigen Evolution in der Tiefsee wahrscheinlich ist. Dieses lässt keine allgemeingültige Aussage zur Evolution der hydrothermalen „Archaeogastropoda“ zu, sondern erfordert eine differenzierte Analyse jeder Familie. Auffällig ist aber in mehreren Gruppen eine höchstwahrscheinlich westwärts gerichtete Ausbreitung, die vom Westpazifik über den Indischen Ozean in den Atlantik führt. Die ostpazifischen Verbreitungsgebiete wurden ebenfalls vom Westpazifik beeinflusst, haben aber eigene Entstehungszentren adaptiver Radiation.

6.1 Neuer Klassifikationsvorschlag

Die Bezeichnung „Archaeogastropoda“ wird durch die Unterklassen Docoglossa und Rhipidoglossa ersetzt (Tabelle 4). Die von WARÉN & BOUCHET (2001) vorgeschlagenen Taxa Cocculiniformia, Neritimorpha und „Uncertain“ bleiben erhalten, wobei „Uncertain“ durch Neomphalina (MCLEAN 1990b) ersetzt wird und ihnen der niedrigere Klassifikationsrang Ordnung zugesprochen wird. Die Gorgoleptidae verlieren den Rang als Familie und werden in die Lepetodrilidae integriert. Hingegen wird die Familie Cyathermiidae nach MCLEAN (1990b) für *Cyathermia* und *Lacunoides* beibehalten und nicht, wie von WARÉN & BOUCHET (2001) vorgeschlagen, in die Neomphalidae einbezogen. Des weiteren wird die Gattung *Retiskenea* aus der Familie Neomphalidae entfernt und innerhalb der Caenogastropoden, der Überfamilie Rissoidea zugeordnet, da ihre Radula denen der Eationellidae homolog scheint.

Die Peltospiridae werden in drei Familien aufgeteilt, wobei die Melanodrymiidae v. SALVINI-PLAWEN & STEINER, 1996 anerkannt und zwei neue Familien, die Lirapecidae und Rhynchopeltidae vorgeschlagen werden. Die Lirapecidae, enthalten alle Vertreter der „helicoiden Peltospiridae“ und wurden nach der Typus-Gattung *Lirapex* benannt, während die Rhynchopeltidae alle „napfförmigen Peltospiridae“ enthalten und nach der Typus-Gattung *Rhynchopelta* benannt wurden.

Tabelle 4 : Neuklassifikation der "Archaeogastropoda" nach den eigenen Untersuchungen.

Unterklasse: Docoglossa

Acmaeidae

Neolepetopsidae

Unterklasse: Rhipidoglossa

Ordnung: Cocculiniformia

Pyropeltidae

Ordnung: Neritimorpha

Phenacolepadidae

Ordnung: Neomphalina

Neomphaloidea

Cyathermiidae

Neomphalidae (ohne *Retiskenea*)

Peltospiroidea

Melanodrymiidae

Lirapecidae fam. n.

Rhynchopeltidae fam. n.

Ordnung: „Vetigastropoda“

Lepetodriloidea

Lepetodrilidae (inklusive *Gorgoleptis*)

Fissurelloidea

Clypeosectidae

Fissurellidae

Scissurelloidea

Scissurellidae

Trochoidea

Trochidae

7 Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit überprüft herkömmliche Hypothesen zur Verwandtschaft basaler Gastropoden durch eine phylogenetische Analyse hydrothermaler „Archaeogastropoden“. Diese sind ursprüngliche, meist napfförmige Schnecken, die an hydrothermalen Systemen der Tiefsee, den sogenannten „black smokers“ und „cold seeps“, vorkommen. Sulfid- oder methanoxidierende Bakterien bilden hier die Basis für eine artenreiche Fauna, die sich vollkommen vom Epibenthos der umgebenden Tiefsee unterscheidet. Insgesamt leben dort über 90 „Archaeogastropoden“-Arten aus 14 Familien, von denen sieben für diesen Lebensraum endemisch sind. Einige der seit 1981 neu beschriebenen Arten hydrothermaler „Archaeogastropoden“ zeigen eine überraschende Kombination von ursprünglichen Archaeo- und abgeleiteten Mesogastropodenmerkmalen, aufgrund deren von einigen Autoren die Paraphylie der „Archaeogastropoda“ hypothetisiert wird. Außerdem sind in den letzten Jahren zahlreiche neue Artbeschreibungen von hydrothermalen „Archaeogastropoden“ publiziert worden, in denen die phylogenetisch basierte Klassifizierung der Arten als unsicher galt.

In der vorliegenden Arbeit wurden deshalb anhand von computergestützten (PAUP*), phylogenetischen Analysen Stammhypothesen erstellt und in einem neuen Klassifikationsvorschlag umgesetzt. Als Datengrundlagen dienten einerseits eine Matrix aus 31 selbsterhobenen und literaturbasierenden Schalen-, Weichkörper- und Radulamerkmale von 89 Arten und andererseits ca. 1220 Basenpaare der 18S rDNA-Sequenz von 20 hydrothermalen Arten und sieben Vergleichsequenzen aus der NCBI Genbank. Das Material für diese Untersuchungen stammte von deutschen, französischen, japanischen und amerikanischen Expeditionen, die zwischen den Jahren 1982 bis 1999 in den Ost- und Westpazifik stattfanden und wurde vom Field Museum of Natural History (Chicago), dem Senckenbergmuseum Frankfurt, der Zoologischen Sammlung Marburg, der Universität London und dem GEOMAR (Kiel) zur Verfügung gestellt. Das Material lag teils eingefroren und teils in Ethanol bzw. Formol fixiert vor und beinhaltete Arten der Familien Acmaeidae, Neolepetopsidae, Phenacolepadidae, Pyropeltidae, Cyathermiidae, Neomphalidae, Peltospiridae, Lepetodrilidae, Gorgoleptidae, Clypeosectidae, Fissurellidae, Scissurellidae und Trochidae. Die morphologischen Untersuchungen der Schale, des Weichkörpers und der Radula wurden mit dem Binokular oder Rasterelektronenmikroskop durchgeführt, während die Sequenz der 18S rDNA in zwei Fragmenten (ca. 400 und 800 bp) via PCR und Klonierung bestimmt wurde.

Mit Hilfe des in PAUP*4.0b8 integrierten Maximum-Parsimony-Verfahrens erfolgte anhand von unterschiedlichen morphologischen Datensätzen die Berechnung von vier Stamm-

baumentwürfen, bei denen die Polyplacophora und eine selbsterstellte hypothetische Ahnenform als Außengruppe dienten. Für die Auswertung der molekularen Daten kam zusätzlich zum Maximum-Parsimony- das Maximum-Likelihood- und Neighbour-Joining-Verfahren zum Einsatz, wobei das jeweilig benutzte Evolutionsmodell mit MODELTEST 3.06 berechnet wurde. Hier dienten die Sequenzen einer Bivalve und einer Polyplacophora als Außengruppen.

Insgesamt führten die Untersuchungen zu folgenden Erkenntnissen: Die „Archaeogastropoda“ können entgegen den Vorstellungen von WARÉN & BOUCHET (2001) in Docoglossa und Rhipidoglossa aufgeteilt werden. Die docoglossen Familien Acmaeidae und Neolepetopsidae können als ein stammesgeschichtlich früher Evolutionsnebenzweig der Gastropoda angesehen werden, demzufolge die Neolepetopsidae nicht die Stammform der rhipidoglossen Arten darstellen. Für die Pyropeltidae (Cocculiniformia) ergab sich eine basale Position innerhalb der Rhipidoglossa, während die Phenacolepadidae (Neritimorpha) eine mittlere phylogenetische Position einnehmen. Die molekularen Daten zeigten nur geringe genetische Distanzen zwischen den napfförmigen hydrothermalen Arten und deuteten auf eine basale Position der Neomphaloidea mit helicoider Schale hin. In einem neuen Klassifikationsvorschlag wurden die „Peltospiridae“ in die Rhynchopeltidae (napfförmige Arten) und Lirapetidae (helicoidale Arten) aufgeteilt und die Melanodrymiidae anerkannt. Außerdem wurde die Gattung *Retiskenea* aus den Neomphalidae entfernt und den Caenogastropoda, Rissoidea zugeordnet. Eine Bestätigung der Vetigastropoda als monophyletische Gruppe konnte nicht erfolgen, da keine Synapomorphie dieser Gruppe gefunden wurde.

Die Kombination von phylogenetischen Ergebnissen und Daten zur Verbreitung der untersuchten Familien ließ den Schluss zu, dass es zwei unterschiedliche Modelle der Evolution an Hydrothermalquellen gegeben haben muss. In einigen Familien ist es zu mehreren Einwanderungswellen aus dem Flachwasser in den hydrothermalen Lebensraum gekommen, während es bei anderen Familien eine von Flachwasserarten unabhängigen Evolution über alle Meere hinweg gegeben hat. Insgesamt scheint aber eine westwärts gerichtete Ausbreitung vom Westpazifik über die Indik in den Atlantik wahrscheinlich.

8 Literatur

- ALTSCHUL, S. F., MADDEN, T. L., SCHÄFFER, A. A., ZHANG, J., ZHANG, Z., MILLER, W. & LIPMAN, D. J. (1997): Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. - *Nucleic Acids Res.* **25**: 3389-3402.
- AX, P. (1988): *Systematik in der Biologie*. - Gustav Fischer UTB, Stuttgart.
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. - *Facies* **7**: 1-198.
- BARGUES, M. D. & MAS-COMA, S. (1997): Phylogenetic Analysis of Lymnaeid Snails Based on 18S rDNA Sequences. - *Mol. Biol. Evol.* **14** (5): 569-577.
- BECK, L. A. (1992a): *Symmetromphalus hageni* sp.n., a new neomphalid gastropod (Prosobranchia: Neomphalidae) from hydrothermal vents at the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **93** B: 243-257.
- BECK, L. A. (1992b): Two new neritacean limpets (Gastropoda: Prosobranchia: Neritacea: Phenacolepadidae) from active hydrothermal vents at Hydrothermal Field 1 "Wienerwald" in the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **93** B: 259-275.
- BECK, L. A. (1993): Morphological and anatomical studies on a new lepetodrilacean limpet (Gastropoda, Prosobranchia) from hydrothermal vents at the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **94/95** B: 167-179.
- BECK, L. A. (1994): Anpassungen an hydrothermales Milieu bei Tiefseeschnecken. - *Mittl. dtsch. malakozool. Ges.* **54**: 1-2.
- BECK, L. A. (1995): Zur Systematik und Evolution europäischer Trochiden (Kreisel-schnecken) unter besonderer Berücksichtigung der Gattungen *Gibbula* RISSO, 1826, *Osilinus* PHILIPPI, 1847 und *Jujubinus* MONTEROSATO, 1884 (Gastropoda, Prosobranchia). - Dissertation am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- BECK, L. A. (1996): Systematic position and relationship of *Phymorhynchus hyfluxi* n. sp., a further new turrid gastropod species associated with hydrothermal vent sites in the North Fiji Basin (Gastropoda: Prosobranchia: Turridae).- *Arch. Molluskenkunde* **126** (1/2): 109-115.

- BECK, L. A. (1997): Evolutionsbiologische Untersuchungen an hydrothermalen Tiefseegastropoden. - Habilitationsschrift am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- BECK, L. A. (2002): *Hirtopelta tufari* sp.n., a new archaeogastropod limpet species from hot vents at the East Pacific Rise (21°S) harbouring endocytosymbiotic bacteria in its gill (Gastropoda: Rhipidoglossa: Peltospiridae). - Arch. Molluskenkunde **130** (1/2): 249-257.
- BECK, L. A. (im Druck): New archaeogastropod limpets (Gastropoda) from hot vents at North-Fiji and Lau Basins (South West Pacific). - Veliger.
- BEVAN, I. S., RAPLEY, R. & WALKER, M. R. (1992): Sequencing of PCR-amplified DNA. - PCR Meth. Applica. **1**: 222-228.
- BOORE, J. L. & BROWN, W. M. (1994): Mitochondrial genomes and the phylogeny of mollusks. - Nautilus Suppl. **2**: 61-78.
- BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. V. (1998): Biogeography. 2nd ed., Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- CHASE, M. R., ETTER, R. J., REX, M. A. & QUATTRO, J. M. (1998): Extraction and Amplification of Mitochondrial DNA from Formalin-Fixed Deep-Sea Mollusks. - Biotechniques **24** (2): 243-246.
- COLGAN, D. J., PONDER, W. F. & EGGLE, P. E. (2000): Gastropod evolutionary rates and phylogenetic relationships assessed using partial 28S rDNA and histone H3 sequences. - Zool. Scr. **29** (1): 29-63.
- COX, L. R. & KNIGHT, J. B. (1960): Suborders of Archaeogastropoda. - Proceedings of the Malacological Society of London **33**: 262-264.
- DAYRAT, B., TILLIER, A., LECOINTRE, G. & TILLIER, S. (2001): New Clades of Euthyneuran Gastropods (Mollusca) from 28S rRNA Sequences. - Mol. Phylog. Evol. **19** (2): 225-235.
- DEBURGH, M. E. & SINGLA, C. L. (1984): Bacterial colonization and endocytosis on the gill of a new limpet species from a hydrothermal vent. - Mar. Biol. **84**: 1-6.
- DESALLE, R., WRAY, C. & ABSHER, R. (1994): Computational problems in molecular systematics.- In: Molecular Ecology and Evolution (SCHIERWATER, B., STREIT, B., WAGNER, G. P. & DESALLE, R. eds.), Birkhäuser Verlag, Basel: 351-370.
- DESBRYÈRES, D., ALAYSE-DANET, A.-M., OHTA, S. (1994): Deep-sea hydrothermal communities in Southwestern Pacific back-arc basins (the North Fiji and Lau Basins): Composition, microdistribution and food web. - Mar. Geol. **116**: 227-242.

- EDMOND, J. M. & VON DAMM, K. (1987): Heiße Quellen am Grund der Ozeane. - Spektrum der Wissenschaft: Ozeane und Kontinente: 216-229.
- ERBE, P. (2001): Zur Systematik und Phylogenie der Tiefseegastropodenfamilie Clypeosectidae. - Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- FELSENSTEIN, J. (1978): Cases in which parsimony and compatibility methods will be positively misleading. - Syst. Zool. **27**: 401-410.
- FELSENSTEIN, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. - Evolution **39**: 783-791.
- FIELD, K. G., OLSON, G. J., LANE, D. J., GIOVANNONI, S. J., GHISELIN, M. T., RAFF, E. C., PACE, N. R. & RAFF, R. A. (1988): Molecular phylogeny of the animal kingdom. - Science **239**: 748-753.
- FRANCE, S. C., KOCHER, T. D. (1996): DNA sequencing of formalin-fixed crustaceans from archival research collections. - Mol. Mar. Biol. Biotechnol. **5** (4): 304-313.
- FRETTER, V. (1988): New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents; superfamiliy Lepetodrilaceae, 2. Anatomy. - Phil. Trans. R. Soc. London B **319**: 33-82.
- FRETTER, V. (1989): The anatomy of some archaeogastropod limpets (Superfamily Peltospiracea) from hydrothermal vents. - J. Zool. **218**: 123-169.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1962): British Prosobranch Molluscs. - Ray Society, London.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1994): British Prosobranch Molluscs. Revised and updated edition.- Ray Society, London.
- FRETTER, V., GRAHAM, A. & MCLEAN, J. H. (1981): The anatomy of the Galapagos Rift limpet, *Neomphalus fretterae*. - Malacologia **21** (1-2): 337-361.
- GALKIN, S. V. (1997): Megafauna associated with hydrothermal vents in the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea). - Mar. Geol. **142**: 197-206.
- GHISELIN, M. T. (1988): The origin of molluscs in the light of molecular evidence. - Oxf. Surv. Evol. Biol. **5**: 66-95.
- GOLIKOV, A. N. & STAROBOGATOV, Y. I. (1975): Systematics of prosobranch gastropods. - Malacologia **15** (1): 185-232.
- HALL, B. G. (2001): Phylogenetic trees made easy. A how-to manual for molecular biologists. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- HALL, T. A. (1999): BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. - Nucl. Acids Symp. Ser. **41**: 95-98.

- HARASEWYCH, M. G., ADAMKEWICZ, S. L., BLAKE, J. A., SAUDEK, D., SPRIGGS, T. & BULT, C. J. (1997): Phylogeny and relationships of pleurotomariid gastropods (Mollusca: Gastropoda): an assessment based on partial 18S rDNA and cytochrome c oxidase I sequences. - Mol. Mar. Biol. Biotechnol. **6** (1): 1-20.
- HARASEWYCH, M. G., ADAMKEWICZ, S. L., PLASSMEYER, M. & GILLEVET, P. M. (1998): Phylogenetic relationships of the lower Caenogastropoda (Mollusca, Gastropoda, Architaenioglossa, Campaniloidea, Cerithioidea) as determined by partial 18S rDNA sequences. - Zool. Scr. **27** (4): 361-372.
- HARASEWYCH, M. G. & MCARTHUR, A. G. (2000): A molecular phylogeny of the Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda). - Mar. Biol. **137** (2): 183-194.
- HASHIMOTO, J., OHTA, S., GAMO, T., CHIBA, H., YAMAGUCHI, T., TSUCHIDA, S., OKUNDAIRA, T., WATABE, H., YAMANAKA, T. & KITAZAWA, M. (2001): First Hydrothermal Vent Communities from the Indian Ocean Discovered. - Zool. Sci. **18**: 717-721.
- HASZPRUNAR, G. (1988a): A preliminary phylogenetic analysis of streptoneurous gastropods. - Malacol. Rev. Suppl. **4**: 7-16.
- HASZPRUNAR, G. (1988b): On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the streptoneura. - J. Moll. Stud. **54**: 367-441.
- HASZPRUNAR, G. (1989a): The Anatomy of *Melanodrymia aurantiaca* HICKMAN, a Coiled Archaeogastropod from the East Pacific Hydrothermal Vents (Mollusca, Gastropoda). - Acta Zool. **70** (3): 175-186.
- HASZPRUNAR, G. (1989b): New slit limpets (Scissurellacea and Fissurellacea) from hydrothermal vents. Part 2. Anatomy and relationships. - Contrib. Sci. **408**: 1-17.
- HASZPRUNAR, G. (1993): The Archaeogastropoda: A clade, a grade or what else? - Am. Malacol. Bull. **10** (2): 165-177.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. - Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. - University of Illinois Press, Urbana.
- HERZIG, P., HANNIGTON, M., STOFFERS, P., BECKER, K.-P., DRISCHEL, M., FRANZ, L., GEMMELL, B., HÖPPNER, B., HORN, C., HORZ, K., FRANKLIN, J., JELLINECK, T., JONASSON, I., KIA, P., MÜHLHAN, N., NICKELSEN, S., PERCIVAL, J., PERFIT, M., PETERSEN, S., SCHMIDT, M., SEIFERT, T., THIESSEN, O., TÜRKAY, M., TUNNICLIFFE, V. & WINN, K. (1998): Volcanism, Hydrothermal Processes and Biological Communities at Shallow Submarine Volcanoes of the New Ireland Fore-Arc (Papua New Guinea) - Cruise Report Sonne-133. - Technische Universität Bergakademie Freiberg.

- HESSLER, R. R. & LONSDALE, P. F. (1991): The biogeography of the Mariana Trough hydrothermal vents. - In: Marine Biology, its Accomplishment and Future Prospect (MAUCHLINE, J. & NEMOTO, T. eds.), Hokuse-sha, Japan: 165-182.
- HICKMAN, C. S. (1980): Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary paleontology. - *Paleobiology* **6**: 276-294.
- HICKMAN, C. S. (1983): Radular Patterns, Systematics, Diversity, and Ecology of Deep-Sea Limpets. - *Veliger* **26** (2): 73-92.
- HICKMAN, C. S. (1984a): A new Archaeogastropod (Rhipidoglossa, Trochacea) from Hydrothermal Vents on the East Pacific Rise. - *Zool. Scr.* **13** (1): 19-25.
- HICKMAN, C. S. (1984b): Implications of radula tooth-row functional integration for archaeogastropods. - *Malacologia* **25** (1): 143-160.
- HICKMAN, C. S. (1988): Archaeogastropod evolution, phylogeny and systematics: a re-evaluation. - *Malacol. Rev. Suppl.* **4**: 17-34.
- HILLIS, D. M. & DIXON, M. T. (1991): Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. - *Q. Rev. Biol.* **66** (4): 411-453.
- HILLIS, D. M. & BULL, J. J. (1993): An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. - *Syst. Biol.* **42**: 182-192.
- HILLIS, D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. K. (1996): Molecular Systematics. - Sunderland, Massachusetts.
- HODGSON, A. N., ECKELBARGER, K. J. & YOUNG, C. M. (1998): Sperm morphology and spermiogenesis in the methane-seep mollusc *Bathynnerita naticoidea* (Gastropoda: Neritacea) from Louisiana slope. - *Invert. Biol.* **117** (3): 199-207.
- ICZN, INTERNATIONALE KOMMISSION FÜR ZOOLOGISCHE NOMENKLATUR (2000): Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur, 4. Aufl., offizieller deutscher Text, ausgearbeitet von O. Kraus. - Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 34.
- ISRAELSSON, O. (1998): The anatomy of *Pachydermia laevis* (Archaeogastropoda: "Peltospiridae"). - *J. Molluscan. Stud.* **64**: 93-109.
- ISRAELSSON, O. (im Druck): Anatomy and phylogeny of *Cyathernia naticoides* („Archaeogastropoda“, Neomphalina). - *J. Molluscan. Stud.*
- JANNASCH, H. W. (1994): Neuartige Lebensformen an den Thermalquellen der Tiefsee. - Nordrhein-Westfälische Akademie der Wissenschaften Vorträge N **409**: 1-51.
- KAESTNER, A. (1993): Wirbellose Tiere. 3. Teil. - Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York.

- KELLEY, D. S., KARSON, J. A., BLACKMAN, D. K., FRÜH-GREEN, G. L., BUTTERFIELD, D. A., LILLEY, M. D., OLSON, E. J., SCHRENK, M. O., ROE, K. K., LEBON, G. T., RIVIZZIGNO, P. & THE AT3-60 SHIPBOARD PARTY (2001): An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30°N. - *Nature* **412**: 145-149.
- KENCHINGTON, E. L., RODDICK, D. L., SINGH, R. K. & BIRD, C. L. (1994): Analysis of small-subunit rRNA gene sequences from six families of molluscs. - *J. Mar. Biotechnol.* **1**: 215-217.
- KITCHING, I. J. (1998): *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. - Oxford University Press.
- LESICKI, A. (1996): Molluscs of hydrothermal vents and other communities connected with chemoautotrophic bacteria. - XII Krajowe Seminarium Malakologiczne: 1-39.
- LINDBERG, D. R. (1988): The Patellogastropoda. - *Malacol. Rev. Suppl.* **4**: 35-68.
- LINDBERG, D. R. & PONDER, W. F. (2001): The influence of classification on the evolutionary interpretation of structure - a re-evaluation of the evolution of the pallial cavity of gastropod molluscs. - *Org. Divers. Evol.* **1** (4): 273-299.
- LONSDALE, P. (1977): Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. - *Deep-Sea Research* **24**: 857-863.
- LUTZ, R. A., BOUCHET, P., JABLONSKI, D., TURNER, R. D. & WARÉN, A. (1986): Larval ecology of mollusks at deep-sea hydrothermal vents. - *Am. Malacol. Bull.* **4** (1): 49-54.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. (1999): *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3.08. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MCCARTHUR, A. G. & TUNNICLIFFE, V. (1998): Relics and antiquity revisited in the modern vent fauna. - In: *Modern Ocean floor processes and the geological record* (MILLS, R. A. & HARRISON, K. eds.). - Geological Society, London, Special Publications **148**: 271-291.
- MCCARTHUR, A. G. & KOOP, B. F. (1999): Partial 28S rDNA Sequences and the Antiquity of Hydrothermal Vent Endemic Gastropods. - *Mol. Phylog. Evol.* **13** (2): 255-274.
- MCCLEAN, J. H. (1979): A new monoplacophoran limpet from continental shelf off Southern California. - *Contrib. Sci. Nat. Hist. Mus.* **307**: 1-19.
- MCCLEAN, J. H. (1981): The Galapagos rift limpet *Neomphalus*: relevance to understanding the evolution of major paleozoic-mesozoic radiation. - *Malacologia* **21** (1-2): 291-336.
- MCCLEAN, J. H. (1985): Preliminary report on the limpets at hydrothermal vents. - *Biol. Soc. Wash. Bull.* **6**: 159-166.
- MCCLEAN, J. H. (1988): New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents; superfamily Lepetodrilaceae, 1. Systematic descriptions. - *Phil. Trans. R. Soc. London B* **319**: 1-32.

- MCLEAN, J. H. (1989a): New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents: new familiy Peltospiridae, new superfamily Peltospiracea. - Zool. Scr. **18**: 49-66.
- MCLEAN, J. H. (1989b): New Slit-Limpets (Scissurellacea and Fissurellacea) from Hydrothermal Vents, Part 1. Systematic Descriptions and Comparisons based on shell and radular characters. - Contrib. Sci. **407**: 1-29.
- MCLEAN, J. H. (1990a): Neolepetopsidae, a new docoglossate limpet family from hydrothermal vents and its relevance to patellogastropod evolution. - J. Zool. **222**: 485-528.
- MCLEAN, J. H. (1990b): A new Genus and Species of Neomphalid Limpet from the Mariana Vents with a Review of Current Understanding of Relationships among Neomphalacea and Peltospiracea. - Nautilus **104** (3): 77-86.
- MCLEAN, J. H. (1992): Cocculiniform limpets (Cocculinidae and Pyropeltidae) living on whale bone in the deep sea off California. - J. Molluscan. Stud. **58**: 401-414.
- MCLEAN, J. H. (1993): New species and records of *Lepetodrilus* (Vetigastropoda: Lepetodrilidae) from hydrothermal vents. - Veliger **36** (1): 27-35.
- MCLEAN, J. H. & HASZPRUNAR, G. (1987): Pyropeltidae, a New Family of Cocculiniform Limpets from Hydrothermal Vents. - Veliger **30** (2): 196-205.
- MIZZARO-WIMMER, M. & V. SALVINI-PLAWEN, L. (2001): Praktische Malakologie. Beiträge zur vergleichend-anatomischen Bearbeitung der Mollusken: Caudofoveata bis Gastropoda-*Streptoneura*. - Springer Verlag, Wien, New York.
- MOORE, R. C. (1960): Summary of classification. - In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, I. (MOORE, R. C. ed.), Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence: 1157-1169.
- MÖRCH, O. A. L. (1865): Sur la classification moderne des mollusques. - J. Conch. **13**: 396-401.
- MORRISON, D. A. & ELLIS, J. T. (1997): Effects of nucleotide sequence alignment on phylogeny estimation: a case study of 18S rDNAs of Apicomplexa. - Mol. Biol. Evol. **14**: 428-441.
- MULLINEAUX, L. S. & FRANCE, S. C. (1995): Dispersal Mechanisms of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna. - In: Seafloor Hydrothermal Systems: Geophysical Monograph **91**: 408-424.
- MULLINEAUX, L. S., WIEBE, P. H. & BAKER, E. T. (1995): Larvae of the benthic invertebrates in hydrothermal vent plumes over Juan de Fuca Ridge. - Mar. Biol. **122**: 585-596.
- NUMANAMI, H. (1996): Taxonomic Study on Antarctic Gastropods Collected by Japanese Antarctic Research Expeditions. - Mem. Natl. Inst. Polar. Res. Ser E, 39.

- OKUTANI, T., SAITO, H., HASHIMOTO, J. (1989): A new neritacean limpet from a hydrothermal vent site near Ogasawara Islands, Japan. - *Venus Jpn. Malacol.* **48** (4): 223-230.
- OKUTANI, T., TSUCHIDA, E. & FUJIKURA, K. (1992): Five bathyal gastropods living within or near the Calyptogenia-community of Hatsushima Islet, Sagami Bay. - *Venus Jpn. Malacol.* **51** (3): 137-148.
- OKUTANI, T., FUJIKURA, K. & SASAKI, T. (1993): New taxa and new distribution records of deepsea gastropods collected from or near the chemosynthetic communities in the Japanese waters.- *Bull. Natl. Sci. Mus. (Tokyo) A* **19** (4): 123-143.
- PAGE, R. D. M. & HOLMES, E. C. (1998): *Molecular Evolution. A phylogenetic approach.* - Blackwell Science, Oxford.
- PONDER, W. F. & LINDBERG, D. R. (1996): Gastropod phylogeny-challenges for the 90s. - In: *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca* (TAYLOR, J. ed.), Oxford University Press: 135-154.
- PONDER, W. F. & LINDBERG, D. R. (1997): Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. - *Zool. J. Linn. Soc.* **119**: 83-265.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. (1998): Modeltest: testing the model on DNA substitution. - *Bioinformatics* **14** (9): 817-818.
- RIEPEL, O. (1999): *Einführung in die computergestützte Kladistik.* - Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- SAMBROOK, E., FRITSCH, F. & MANIATIS, T. (1989): *Molecular Cloning: A Laboratory Manual.* - 2nd Edition. Cold Spring Harbor Press, Cold Spring Harbor, New York.
- SASAKI, T. (1998): Comparative anatomy and phylogeny of the recent archaeogastropoda (Mollusca: Gastropoda). - *The University of Tokyo, Bulletin* **38**: 1-224.
- SCHUH, R. T. (2000): *Biological Systematics. Principles and application.* - Cornell University Press, London.
- SCHWARZPAUL, K. (1998): *Hydrothermale Tiefseegastropoden der Familien Neomphalidae und Peltospiridae - Phylogenie und Systematik.* - Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- SCHWARZPAUL, K., SOBJINSKI, K. & BECK, L. A. (2000): Where do hot vent gastropods come from? - Considerations based on phylogenetic analysis of the Neolepetopsidae (Patellogastropoda) and the Shinkailepadinae (Rhipidoglossa). - 9th Deep-Sea Biology Symposium, Galway, Ireland. Abstract S. 82.
- SCHWARZPAUL, K. & BECK, L. A. (im Druck): Phylogeny of hydrothermal vent limpets ("Archaeogastropoda") based on morphological and 18S rDNA data - preliminary results. - *Cah. Biol. Mar.*

- SHEDLOCK, A. M., HAYGOOD, M. G., PIETSCH, T. W. & BENTZEN, P. (1997): Enhanced DNA Extraction and PCR Amplification of Mitochondrial Genes from Formalin-Fixed Museum Specimens. - *Biotechniques* **22**: 394-400.
- SMITH, C. R., KUKERT, H., WHEATCROFT, R. A. & DEMING, J. W. (1989): Vent fauna on whale remains. - *Nature* **341**: 27-28.
- SOBJINSKI, K. (1995): Zur Phylogenie und Systematik hydrothermaler Tiefseeschnecken der Gattung *Lepetodrilus* McLean, 1988.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- SOBJINSKI, K. (2002): Molekulare und morphologische Untersuchungen zur Phylogenie der Provannidae (Caenogastropoda) hydrothermaler Systeme. - Dissertation am Fachbereich Biologie der Universität Marburg.
- SQUIRES, R. L., GOEDERT, J. L. & BARNES, L. (1991): Whale carcasses. - *Nature* **349**: 574.
- STARMER II/ BIOLAU EXPEDITIONS DATEN (1989): Begleitbriefe mit Sammeldaten zum Starmer- und BioLau-Material. Expeditionsdurchführung durch das IFREMER, Leitung des BioLau-Projekts: ALAYSE, A. M., Leitung des Starmer-Projekts: DESBRUYÈRES, D. und OHTA, S.
- STETTER, K. O. (1985): Extrem thermophile Bakterien.- *Naturwissenschaften* **72**: 292-301.
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K. (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- SWOFFORD D. L. (2001): PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- THIELE, J. (1929): Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Band 1 - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- THOMPSON, J. D., HIGGINS, D. G. & GIBSON, T. J. (1994): CLUSTAL W improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. - *Nucleic Acids Res.* **22**: 4673-4680.
- THOMPSON, J. D., GIBSON, T. J., PLEWNIAK, F., JEANMOUGIN, F. & HIGGINS, D. G. (1997): The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. - *Nucleic Acids Res.* **24**: 4876-4882.
- TILLIER, S., MASSELOT, M., GUERDOUX, J. & TILLIER, A. (1994): Monophyly of Major Gastropod Taxa Tested from Partial 28S rRNA Sequences, with Emphasis on Euthyneura and Hot-Vent Limpets Peltospiroidea. - *Nautilus Suppl.* **2**: 122-140.

- TSURUMI, M. & TUNNICLIFFE, V. (2001): Characteristics of a hydrothermal vent assemblage on a volcanically active segment of Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 530-542.
- TUFAR, W. (1990): Modern Hydrothermal Activity, Formation of Complex Massive Sulfide Deposits and Associated Vent Communities in the Manus Back-Arc Basin (Bismarck Sea, Papua New Guinea). - *Mitt. Österr. Geol. Ges.* **82**: 183-210.
- TUFAR, W. (1997): Rezente hydrothermale Aktivität und Lagerstättenbildung (Komplex-massivsulfiderze - „Schwarze Raucher“) an aktiven Spreizungsrücken am Ozeanboden. - Barbara-Gespräche 2 „Geogen - Anthropogen“ „Hausmüllversuchsanlage Breitenau“, Payerbach 1995, Wien: 3-53.
- TUFAR, W. & JULLMANN, H. (1991): Mit OLGA in den „Wienerwald“. - *Spiegel der Forschung* **1**: 39-45.
- Tunnicliffe, V. (1988): Biogeography and evolution of hydrothermal-vent fauna in the eastern Pacific Ocean. *Proc. R. Soc. Lond. B* **233**: 347-366.
- TUNNICLIFFE, V. & JUNIPER, K. S. (1990): Dynamic character of the hydrothermal vent habitat and the nature of sulphide chimney fauna. - *Prog. Oceanogr.* **24**: 1-13.
- TUNNICLIFFE, V. & FOWLER, C. M. R. (1996): Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. - *Nature* **379**: 531-533.
- TUNNICLIFFE, V., MCARTHUR, A. G. & MCHUGH, D. (1998): A Biogeographical Perspective of the Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna. - *Adv. Mar. Biol.* **34**: 353-442.
- V. SALVINI-PLAWEN, L. (1980): A Reconsideration of systematics in the mollusca (Phylogeny and higher classification). - *Malacologia* **19** (2): 249-278.
- V. SALVINI-PLAWEN, L. & STEINER, G. (1996): Synapomorphies and Plesiomorphies in higher classification of mollusca. - In: *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca* (TAYLER, J. eds.), Oxford University Press: 29-51.
- VAN DOVER, C. L. (1995): Ecology of Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vents. - In: *Hydrothermal Vents and Processes* (PARSON, L. M., WALKER, C.L. & DIXON, D.R. eds.), Geological Society Special Publication **87**: 257-294.
- VAN DOVER, C. L. (2000): *The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- VAN DOVER, C. L., HUMPHRIS, S. E., FORNARI, D., CAVANAUGH, C. M., COLLIER, R., GOFFREDI, S. K., HASHIMOTO, J., LILLEY, M. D., REYSENBACH, A. L., SHANK, T. M., VON DAMM, K. L., BANTA, A., GALLLANZ, R. M., GOTZ, D., GREEN, D., HALL, J., HARMER, T. L., HURTADO, L. A., JOHNSON, P., MCKINESS, Z. P., MEREDITH, C., OLSON, E., PAN, I. L., TURNIPSEES, M., WON, Y., YOUNG, C. R. & VRIJENHOEK, R. C. (2001): Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents. - *Science* **294**: 818-823.
- VAN DOVER, C. L., GERMAN, C. R., SPEER, K. G., PARSON, L. M. & VRIJENHOEK, R. C. (2002): Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. - *Science* **295**: 1253-1257.
- VAWTER, L. & BROWN, W. M. (1993): Rates and patterns of base change in the small subunit ribosomal RNA gene. - *Genetics* **134**: 597-608.
- WÄGELE, J.-W. (2000): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. - Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- WARÉN, A. (im Druck): Phylogeny of the hydrothermal vent lepetodriloids and „slit-limpets“ (Archaeogastropoda): macroevolution in progress. - *Zool. Scr.*
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (1989): New gastropods from East Pacific hydrothermal vents. - *Zool. Scr.* **18**: 67-102.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (1993): New records, species, genera, and a new family of gastropods from hydrothermal vents and hydrocarbon seeps. - *Zool. Scr.* **22**: 1-90.
- WARÉN, A. & BOUCHET, P. (2001): Gastropoda and Monoplacophora from hydrothermal vents and seeps; new taxa and records. - *Veliger* **44** (2): 116-231.
- WENZ, W. (1938-1941): Gastropoda, Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. - In: Handbuch der Paläozoologie 6 (SCHINDEWOLF, O. H. ed.), Berlin.
- WHEELER, W. C. & HONEYCUTT, R. L. (1988): Paired sequence difference in ribosomal RNAs: evolutionary and phylogenetic implications. - *Mol. Biol. Evol.* **5**: 90-96.
- WINNEPENINCKX, B., BACKELJAU, T. & DE WACHTER, R. (1994): Small ribosomal subunit RNA and the phylogeny of Mollusca. - *Nautilus Suppl.* **2**: 98-110.
- WINNEPENINCKX, B., BACKELJAU, T. & DE WACHTER, R. (1996): Investigations of Molluscan Phylogeny on the Basis of 18S rDNA Sequences. - *Mol. Biol. Evol.* **13** (10): 1306-1317.
- WINNEPENINCKX, B., BACKELJAU, T. & DE WACHTER, R. (1998): Details of Gastropod Phylogeny Inferred from 18S rRNA Sequences. - *Mol. Phylog. Evol.* **9** (1): 55-63.
- WOHLFAHRT, S. (1998): Röntgenstrahl-Mikroanalyse an *Eochionelasmus ohtai* (Yamaguchi, 1990), Schwermetallbelastung eines hydrothermalen Cirripediers. - Diplomarbeit zur Erlangung des akademischen Grades Magistra, Naturwiss. Universität Wien.

- WOLLSCHIED, E., & WÄGELE, H. (1999): Initial Results on the Molecular Phylogeny of the Nudibranchia (Gastropoda, Opisthobranchia) Based on 18S rDNA Data. - Mol. Phylog. Evol. **13** (2): 215-226.
- YOON, S. H. & KIM, W. (2000): Phylogeny of some gastropod mollusks derived from 18S rDNA sequences with emphasis on the Euthyneura. - Nautilus **114** (3): 84-92.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich HD Dr. L. A. Beck für seine Ermutigung zur Bearbeitung dieses Themas und für seine immer fröhliche Betreuung dieser Arbeit danken.

Mein Dank gilt dem Field Museum of Natural History (Chicago), Herrn Prof. W. Tufar (FB Geowissenschaften, Marburg), Louise Anderson (Universität London) und Heiko Sahling (GEOMAR, Kiel), die mir Untersuchungsmaterial zur Verfügung stellten, ohne das diese Arbeit gar nicht möglich gewesen wäre.

Der Graduiertenförderung des Landes Hessen danke ich für die finanzielle Unterstützung.

Außerdem bin ich Herrn Prof. C. Kirchner, der mir einen Laborplatz für die molekulargenetischen Untersuchungen zur Verfügung stellte, und Herrn Prof. G. Kost für die Möglichkeit zur Nutzung des Rasterelektronenmikroskops zu Dank verpflichtet.

HD Dr. A. Paululat gab mir die Möglichkeit an den Macintosh-Computern der AG Renkawitz-Pohl die Stammbaumanalysen durchzuführen. Dafür ein Dankeschön.

Außerdem gilt mein Dank Stefan Zauner und Julia Prechtel (beide AG Maier), die freundlicherweise die Arbeiten am Sequenzierer übernahmen.

Bedanken möchte ich mich bei allen Mitgliedern des „Mensa-Teams“, die meine gute Laune auch in schwierigen Laborzeiten immer schnell wieder herstellten, aber besonders danke ich Kathrin für viele wertvolle Tipps am Anfang der Arbeit, die gute Zusammenarbeit im „Tiefseezimmer“ und unzählige weiterhelfende Stammbaumdiskussionen.

Sabine danke ich für ihre Hilfsbereitschaft im Labor und für viele nützliche Tipps zu den molekularen Untersuchungen.

Außerdem danke ich Christian, Kathrin, Kiwi und Martin, die Teile dieser Arbeit Korrektur gelesen haben.

Meine Eltern haben mich jahrelang in jeder Hinsicht unterstützt und Vertrauen in meine Arbeit gesetzt; dafür riesengroßen Dank, besonders für die vielen „Überlebenspakete“.

Für unzählige Kleinigkeiten, das unermüdliche Korrekturlesen und besonders für das Erinnern an das Leben außerhalb der Doktorarbeit, danke ich Jens.