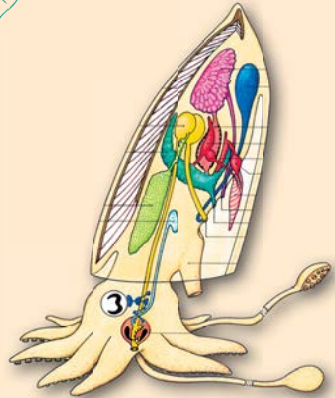
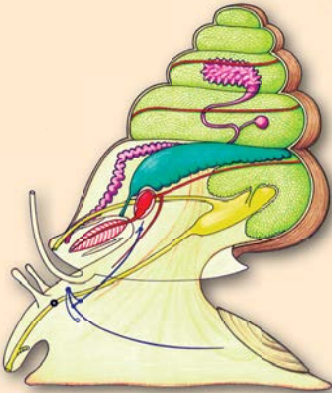
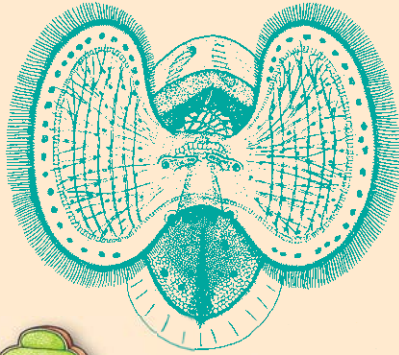


Klaus-Jürgen Götting

# Malakozologie

## Weichtierkunde in Stichworten



Schweizerbart

Klaus-Jürgen Götting

# Malakozoologie

Weichtierkunde in Stichworten

Mit 7 Farbtafeln, 50 Abbildungen und 7 Tabellen



Schweizerbart · Stuttgart · 2014

Klaus-Jürgen Götting  
**Malakozoologie**  
Weichtierkunde in Stichworten

Verfasser:  
Prof. i. R. Dr. rer. nat. Klaus-Jürgen Götting  
Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie  
Justus-Liebig-Universität Giessen  
Heinrich-Buff-Ring 29  
35392 Giessen

*Gerne nehmen wir Hinweise zum Inhalt und Bemerkungen zu diesem Buch entgegen:*  
[editors@schweizerbart.de](mailto:editors@schweizerbart.de)

Umschlagabbildungen:  
Vorderseite: oben: Veliger, s. Abb. 3 (S. 8), links: Gastropoda, s. Tafel IV (S. 16), rechts: Cephalopoda, s. Tafel V (S. 17).  
Rückseite: links: Käferschnecke (s. Abb. 6, S. 22), mitte: *Clanculus bertheloti* (s. Abb. 16, S. 60), rechts: *Octopus vulgaris* (s. Abb. 9, S. 27).

ISBN 978-3-510-65286-0  
ISBN ebook (pdf) 978-3-510-65480-2  
Information on this title: [www.schweizerbart.de/9783510652860](http://www.schweizerbart.de/9783510652860)

© 2014 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart, Germany  
Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt besonders für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Verlag: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Johannesstr. 3 A,  
70176 Stuttgart, Germany  
[mail@schweizerbart.de](mailto:mail@schweizerbart.de)  
[www.schweizerbart.de](http://www.schweizerbart.de)

∞ Gedruckt auf alterungsbeständigem Papier nach ISO 9706-1994  
Satz: satzwerkstatt Manfred Luz, Neubulach  
Printed in Germany by Gulde Druck GmbH, Tübingen

## Vorwort

Wir leben in einer Zeit des enormen Zuwachses an Wissen. Das gilt auch für die Weichtierkunde. Die steigende Anzahl an Spezialisten auf dem Gebiet, neue Methoden und mehr geförderte Projekte führen zu fortschreitender Verbesserung unseres Kenntnisstandes. In den letzten Jahren haben Schnecken und Muscheln wegen ihrer Reviertreue zunehmend Bedeutung bei der ökologischen Bewertung ihrer Umwelt erlangt. Diese Tendenz wird sich zukünftig verstärkt fortsetzen.

Wir leben aber auch in einer Zeit des enormen Verlustes an Wissen. Das betrifft vor allem die „klassischen Fächer“ wie Eidonomie und Anatomie. Die diesen Fachgebieten zugehörigen Termini werden im Studium kaum mehr vermittelt, sie geraten in Vergessenheit. Ihre Kenntnis ist aber häufig notwendig, um ältere Publikationen zu verstehen, die wiederum Voraussetzungen für aktuelle Fragestellungen sind.

Dieses Buch kann und will keinen Nomenklator ersetzen. Das verhindert schon die große Anzahl der Mollusken-Arten, auch wenn hier nur die rezenten aufgeführt sind. Doch werden die mitteleuropäischen Taxa bis herunter zum Familienrang schwerpunktmäßig berücksichtigt. Gattungen und Arten sind aufgenommen, soweit ihnen nach aktuellem Kenntnisstand besonderes allgemeines Interesse zukommt und sie für Natur und/oder Mensch von besonderer Bedeutung sind.

Im Tierreich ist die „Art“ die einzige einigermaßen zufriedenstellend definierte Kategorie, auf der ein hierarchisches System höherer Kategorien aufgebaut ist. In dieses fließen individuelle und daher unterschiedliche Bewertungen der Autoren ein. Daher gibt es mit fortschreitendem Kenntnisstand ständig Verschiebungen im System. In der wissenschaftlichen Literatur werden zu einer Art der Gattungsname und in der Regel auch die Zuordnung zu einer bestimmten Familie angegeben. Deshalb sind im Anhang die Familien der rezenten Mollusca nach dem derzeitigen Stand aufgeführt. Diese Zusammenstellung soll es auch dem Sammler erleichtern, seine Objekte angemessen einzuordnen.

Den „Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur“ und dem in unserem Fach üblichen Brauch entsprechend wurden die Gattungs- und Artnamen *kursiv* gesetzt, ihre erstbeschreibenden Autoren in KAPITÄLCHEN, gefolgt von der Jahreszahl ohne das im Angelsächsischen gebräuchliche, trennende Komma. Autoren höherer Kategorien sind nur dann genannt, wenn das der Klarstellung der Beziehungen dient. Die Unterschiede in der Schreibweise können Unterschiede in der Kategorie widerspiegeln: so ist beispielsweise *Trochoidea* der Name einer Gattung, *Trochoidea* der einer Überfamilie nichtverwandter Schnecken.

Während Begriffe aus der Anatomie nach ihrer Definition weitgehend unverändert bleiben, vollziehen sich die oben schon erwähnten Verschiebungen im taxonomischen wie im systematischen Bereich ständig. Die hier getroffene Auswahl soll die Orientierung erleichtern. Sie wendet sich an den allgemein zoologisch Interessierten und speziell den Malakologen. In die Auswahl der Stichwörter sind die Erfahrungen eingeflossen, die der Autor in Vorlesungen und Praktika sowie auf Exkursionen gesammelt hat.

Frau Helga Schmidt (Gießen) hat vielen Abbildungsvorlagen den letzten Schliff gegeben. Die Verantwortlichen und Mitarbeiter des Verlags, insbesondere Herr Dr. A. Nägele und Frau Yvonne Zeusche, gaben dem Buch die Gestalt. Meine Frau Sigrid hat jahrelang anhaltendes Verständnis für meine Arbeiten aufgebracht und bei der Fertigstellung des Manuskripts intensiv mitgeholfen. Ihnen allen danke ich sehr herzlich!

Giessen, im Frühjahr 2013

Klaus-Jürgen Götting

## Inhaltsverzeichnis

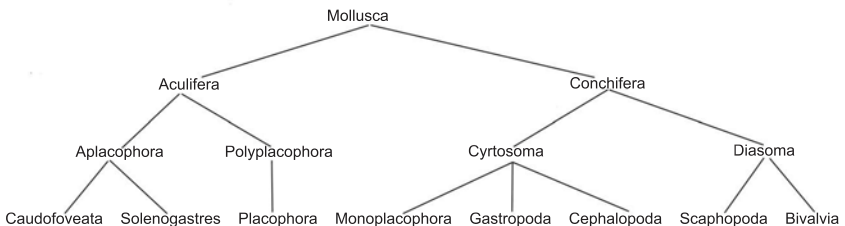
|                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Vorwort . . . . .                                                                     | 3   |
| Verwendete Abkürzungen . . . . .                                                      | 6   |
| Allgemeine Einführung . . . . .                                                       | 7   |
| Farbtafeln I–VII . . . . .                                                            | 11  |
| Die Großgruppen der Mollusca . . . . .                                                | 20  |
| 1 Aculifera, Stachelweichtiere . . . . .                                              | 20  |
| 1.1 Aplacophora, Wurmmollusken . . . . .                                              | 20  |
| 1.1.1 Caudofoveata, Schildfüßer . . . . .                                             | 20  |
| 1.1.2 Solenogastres, Furchenfüßer . . . . .                                           | 20  |
| 1.2 Placophora, Käferschnecken . . . . .                                              | 21  |
| 2 Conchifera, Schalenträger . . . . .                                                 | 23  |
| 2.1 Cyrtosoma, Gedrehtschaler . . . . .                                               | 23  |
| 2.1.1 Monoplacophora, Urmützenschnecken . . . . .                                     | 23  |
| 2.1.2 Gastropoda, Schnecken . . . . .                                                 | 24  |
| 2.1.3 Cephalopoda, Kopffüßer . . . . .                                                | 25  |
| 2.2 Diasoma, Gestrecktschaler . . . . .                                               | 27  |
| 2.2.1 Scaphopoda, Kahnfüßer . . . . .                                                 | 27  |
| 2.2.2 Bivalvia, Muscheln . . . . .                                                    | 28  |
| Liste malakozoologisch relevanter Stichwörter . . . . .                               | 31  |
| Weiterführende Literatur . . . . .                                                    | 259 |
| Bestimmungsliteratur für mitteleuropäische Mollusken . . . . .                        | 260 |
| Informationen aus dem Internet . . . . .                                              | 260 |
| In Deutschland verlegte Zeitschriften malakozoologischen Inhalts . . . . .            | 260 |
| Anhang: Zuordnung der Familien der Mollusca zu höheren Kategorien . . . . .           | 261 |
| Tabelle 1: Übersicht über die Großgruppen . . . . .                                   | 262 |
| Tabelle 2: Artenarme Großgruppen (Caudofoveata, Monoplacophora, Scaphopoda) . . . . . | 263 |
| Tabelle 3: Solenogastres . . . . .                                                    | 264 |
| Tabelle 4: Polyplacophora . . . . .                                                   | 265 |
| Tabelle 5: Gastropoda . . . . .                                                       | 266 |
| Tabelle 6: Cephalopoda . . . . .                                                      | 279 |
| Tabelle 7: Bivalvia . . . . .                                                         | 281 |
| Verzeichnis der im Anhang aufgeführten Familien der Mollusca . . . . .                | 286 |

## Verwendete Abkürzungen

|                  |                                                         |
|------------------|---------------------------------------------------------|
| Ggs.:            | Gegensatz                                               |
| griech.          | griechisch                                              |
| i. s.:           | incertae sedis (von unsicherer systematischer Stellung) |
| K:               | Klasse                                                  |
| lat.             | lateinisch                                              |
| NS:              | Nervensystem                                            |
| O:               | Ordnung                                                 |
| pl.              | Plural, Mehrzahl                                        |
| s. l., i. w. S.: | sensu latu, im weiteren Sinne                           |
| s. s., i. e. S.: | sensu strictu, im engeren Sinne                         |
| SF:              | Superfamilia, Superfamilie                              |
| sing.            | Singular                                                |
| syn.             | Synonym                                                 |
| u. a.:           | unter anderem                                           |
| u. a. m.:        | und andere mehr                                         |
| ÜO:              | Überordnung                                             |
| UK:              | Unterklasse                                             |
| UO:              | Unterordnung                                            |
| vgl.:            | vergleiche                                              |
| „“               | schließen paraphyletische Gruppen ein                   |

## Allgemeine Einführung

Die ► Weichtiere oder ► Mollusca (lat. mollis – weich) bilden nach den Gliedertieren (Articulata) den zweitgrößten Tierstamm. Sie verdanken ihren Namen einem charakteristischen Konstruktionsmerkmal, nämlich dem Fehlen im Körperinneren gelegener, harter Stützstrukturen. Das wird dadurch ausgeglichen, dass sie im Inneren neben anderen Merkmalen eine schereingitterartig dreidimensional verflochtene Muskulatur und nach außen eine ► Schale haben. Beides gibt Festigkeit und weitgehend Formkonstanz und ermöglicht die große Mannigfaltigkeit der Arten. Die Mollusca, präkambrisch entstanden, sind rezent vor allem durch ► Schnecken, Muscheln und ► Kopffüßer vertreten. Die Anzahl der beschriebenen lebenden Arten wird sehr unterschiedlich eingeschätzt (50.000–130.000, ► Tab. 1); viele Taxa hatten den Höhepunkt ihrer Präsenz in vergangenen Erdzeitaltern. Die Neubeschreibung weiterer Arten ist zu erwarten, vor allem aus der ► Tiefsee, den Korallenriffen und dem tropischen Regenwald.

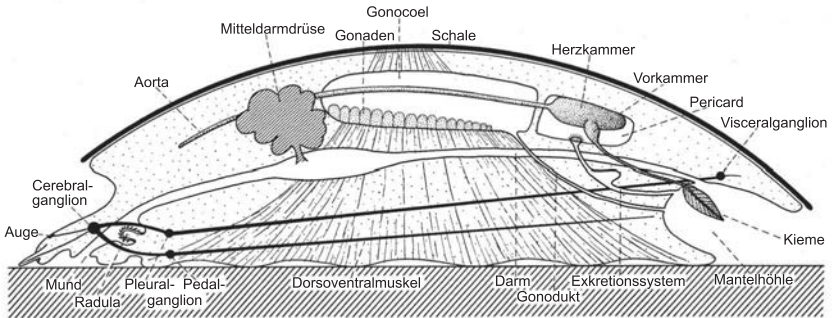


**Abb. 1.** Übersicht über die Großgruppen der Mollusca.

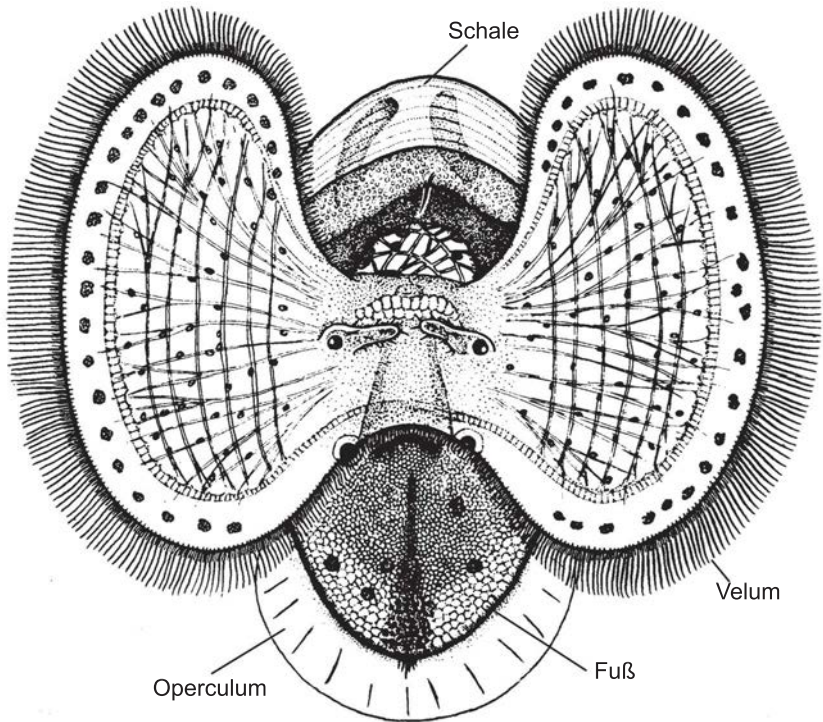
### Merkmale

Die ► Mollusca sind unsegmentierte Spiraler, deren Körper meist aus den beiden Hauptabschnitten ► Kopffuß (► Cephalopodium) und ► Eingeweidesack mit ► Mantel und ► Schale (► Visceropallium) zusammengesetzt ist. Hartteile fehlen im Körperinneren (daher ► „Weichtiere“), doch können in bestimmten Funktionsbereichen Knorpel ausgebildet werden (vor allem bei ► Gastropoda und ► Cephalopoda), die Stütz- und Schutzfunktion haben. Nach außen wird der Körper durch eine drüsenreiche, schleimproduzierende Haut gegen die Umwelt abgeschirmt. Formhaltung und ► Bewegung werden durch dreidimensional verflochtene Muskulatur im Zusammenwirken mit flüssigkeitserfüllten ► Lakunen ermöglicht. Als ursprünglich bilateralsymmetrische Tiere haben die Mollusca am Vorderende einen ► Kopf mit Mundöffnung sowie zahlreiche Sinneszellen und/oder Sinnesorgane, die oft auf ► Fühlern konzentriert sind, die bei der Bewegung als Erste Kontakt mit der Umwelt haben. Im Kopfinneren liegen die als übergeordnete Schaltzentren fungierenden ► Cerebralganglien, die bei hochentwickelten ► Cephalopoda ein ► Gehirn bilden. An sie schließen meist zwei Paar Konnektive an, die nach hinten in den Körper ziehen und dort mit weiteren Ganglien verbunden sind. Bei den meisten ► Weichtieren sind die inneren Organe zum großen Teil in den ► Eingeweidesack, eine dorsale Ausstülpung, hineinverlagert. Der ► Mantel (► Pallium) entsteht als Hautfalte von dorsal und legt sich schützend über den ► Eingeweidesack. Zwischen seinem Außenrand und dem ► Fuß bildet er die ► Mantelrinne, die sich zu einer ► Mantelhöhle erweitert. In dieser sind die ► Pallialorgane enthalten: die





**Abb. 2.** Vereinfachtes Organisationsschema eines beschalteten ► Weichtiers.



**Abb. 3.** Ein ► Veliger, die typische Larvenform der ► Mollusca.

► Kiemen, ► Osphradien und ► Hypobranchialdrüsen sowie die Öffnungen von Enddarm, Nieren und ► Gonaden. Das ► Coelom ist (mit Ausnahme der ► Cephalopoda) schwach ausgebildet und umfasst im Wesentlichen den ► Herzbeutel, die Gonadenhöhle und Teile des Exkretionssystems. Letzteres besteht ursprünglich aus offenen Wimpertrichtern, die aus dem ► Herzbeutel entspringen, wird später aber durch drüsige Nieren ersetzt. Ein besonderes Merkmal der Mollusca (mit Ausnahme der ► Bivalvia) ist die ► Radula (► Reibzunge), die ihnen ermöglicht, die unterschiedlichsten Nahrungsquellen zu erschließen. Der Verdauungstrakt ist entsprechend angepasst: Zentrum der Verdauung und Resorption ist die paarige ► Mitteldarmdrüse (fälschlich ► „Leber“ genannt), in welche die Nahrung über Mundöffnung, Schlund (► Pharynx), Speiseröhre (► Oesophagus) und ► Magen hineingelangt. Der Kreislauf ist offen, das ► Herz liegt ursprünglich in der hinteren Rückenmitte. Das Blut (mit ► Haemocyanin, oft auch Haemoglobin) wird aus der ► Kammer (► Ventrikel) in eine vordere und eine hintere ► Aorta gepumpt. An diese schließen sich Arterien an, die sich schließlich in ► Lakunen öffnen. Ein Teil des Blutes strömt über die ► Kiemen zu den ursprünglich zwei Vorkammern (Atrien, ► Aurikeln) zurück und von diesen in die Hauptkammer. Die als basal bewerteten Mollusca sind getrenntgeschlechtlich, abgeleitete Arten zwittrig. Bei marinen ► Weichtieren findet häufig eine äußere ► Befruchtung statt, bei den anderen eine innere, manchmal verbunden mit einer einfachen Form der ► Brutpflege. Die ► Entwicklung erfolgt über eine ► Spiralfurchung zu einer ► Larve (► Hüllglockenlarve, ► Veliger, ► Glochidien, ► Lasidien), kann jedoch auch stark verkürzt sein, so dass ein bereits adultähnliches ► Kriechstadium die ► Eikapsel verlässt.

### Vorkommen

Die meisten ► Mollusca bewohnen das Meer, wo sie in der Regel am oder im Boden leben. Marine Dauerschwimmer gibt es unter den ► Opisthobranchia und ► Cephalopoda. Land und ► Süßwasser sind mit Ausnahme der vom Eis ständig bedeckten Gebiete sowie der Hochgebirgsregionen von oft stark angepassten ► Weichtieren besiedelt. Viele Arten werden für den Menschen als Indikatoren wertvoll, da sie im Allgemeinen reviertreu und dadurch den Einflüssen ihrer Umwelt in besonders intensiver Weise ausgesetzt sind. Manche Arten werden in Pflanzenbeständen schädlich (Schadfraß, Übertragung bakterieller Erkrankungen etc.), viele werden vom Menschen als Schmuck (► Gehäuse, Muschelklappen, ► Perlen) geschätzt oder als Nahrung kultiviert (► Abalone, ► Austern, ► Miesmuscheln etc.).

### Historisches

Als Nahrungsmittel, Zier- und Gebrauchsgegenstände sowie Kultobjekte waren ► Weichtiere dem Menschen sehr früh vertraut. Aristoteles (384–322 v. Chr.) teilte die Tiere ohne Blut in Krebse, Insekten sowie Mollusken und Ostracodermen ein. Dabei verstand er unter Mollusken die ► Cephalopoda, unter Ostracodermen die ► Gastropoda und ► Bivalvia. Jonstonus fasste um 1650 Cephalopoda und Seepocken als Mollusca zusammen; das erste Buch über sie wurde von dem Jesuitenpater Filippo Buonanni 1681 in Rom publiziert („Ricreatione dell’Occhio e delle Mente nell’ ‚Osseruation‘ delle Chioccioline“). Linnaeus (1707–1778) trennte die weichen „Mollusca“ von den hartschaligen Testacea. Allerdings wies er den Mollusca auch die Quallen, Seerosen, einige Polychaeten, Echinodermen und Tunicaten zu; unter Testacea verstand er neben Chitonen, Muscheln, ► Schnecken, Nautiliden auch röhrenbauende Polychaeten und

Seepocken. Georges de Cuvier (1795) definierte die Mollusca etwa im heutigen Umfang, de Blainville führte dafür 1825 die Bezeichnung „Malakozoa“ (vom gr. malakos – weich, zoon – Tier) ein, die sich nicht durchsetzen konnte, jedoch in Begriffen wie „Malakozoologie“ und (verkürzt) „Malakologie“ erhalten blieb. Die Aufklärung, was im heutigen Sinne zu den ► Weichtieren gehört, zog sich bis Ende des 19. Jahrhunderts hin, als die Armfüßer (Brachiopoda) als letzte größere Gruppe aus den Mollusca herausgelöst wurden. Andere Taxa wurden hinzugefügt: die ► Aplacophora, von Lovén 1841 entdeckt und für ► Seewalzen (Holothurioidea) gehalten, wurden von Graff (1875) als Mollusken erkannt. Korrekturen auf niederer taxonomischer Ebene erfolgen auch jetzt noch, vor allem bei aberranten, parasitischen Arten: so wurden z. B. die 1910 als ► Mesogastropoda eingestufen Ctenosculidae inzwischen als Krebse identifiziert.

### Systematik

► Taxonomie und ► Systematik der Mollusca sind ständigen Veränderungen unterworfen. Neben der Neuentdeckung von Arten ermöglichen fortschreitende Untersuchungsmethoden und aktuelle ► phylogenetische Überlegungen weiterführende Einsichten in die Beziehungen der ► Weichtiere untereinander und zu anderen Tiergruppen. Wertet man das Taxon Mollusca als Tierstamm, so lässt sich dieser in die beiden Unterstämme ► Aculifera und ► Conchifera unterteilen. Die Aculifera umfassen die ► Aplacophora und ► Polyplacophora, während zu den Conchifera die ► Monoplacophora, ► Bivalvia, ► Scaphopoda, ► Gastropoda und ► Cephalopoda gerechnet werden. In der Diskussion ist zurzeit, ob es berechtigt ist, die Monoplacophora, Bivalvia und Scaphopoda als ► Diasoma den ► Cyrtosoma (Gastropoda und Cephalopoda) gegenüberzustellen (► Tab. 1).

## Farbtafeln I–VII

Die Mollusca zeigen eine große Mannigfaltigkeit. Von den unscheinbaren Wurm-mollusken bis zu den höchstentwickelten Kopffüßern sind die unterschiedlichsten Konstruktionen realisiert. Für jede der großen Gruppen lassen sich die Merkmale auf gemeinsame Grundformen zurückführen, die Baupläne, die in Schwarz-Weiß-Darstellung in nahezu jedem Lehrbuch nachzuschlagen sind. Eindrucksvoller sind diese Abstraktionen in farbiger Wiedergabe, weil die Gemeinsamkeiten und Unterschiede in Farbe besser hervortreten. Noch deutlicher wird dieser Effekt beim Vergleich von Vertretern aus verschiedenen Großgruppen. Einem in der Zoologie häufig verwendeten Farbsystem liegen als Bezugsquelle die Keimblätter zugrunde. Danach werden das Ektoderm (mit Abkömmlingen) blau, das Mesoderm rot und das Entoderm gelb dargestellt. Um weiter zu differenzieren, werden unterschiedliche Mischfarben benutzt. So lassen sich z. B. Exkretionsorgane grün, Geschlechtsorgane violett darstellen. Während bezüglich der Keimblattfarben weitgehende Übereinstimmung besteht, werden die Hilfsfarben unterschiedlich gebraucht. In den anschließenden Darstellungen wird zugunsten der Übersichtlichkeit von diesem Farbsystem abgewichen.

Die folgenden 7 Farbtafeln geben in stark vereinfachter und verallgemeinerter Form die Konstruktionstypen eines auf die Grundformen reduzierten Vertreters der jeweiligen Gruppe wieder:

Tafel I: ► Aplacophora, Wurmmollusken (Caudofoveata, Solenogastres)

Tafel II: ► Polyplacophora, Käferschnecken

Tafel III: ► Monoplacophora, Urmützenschnecken

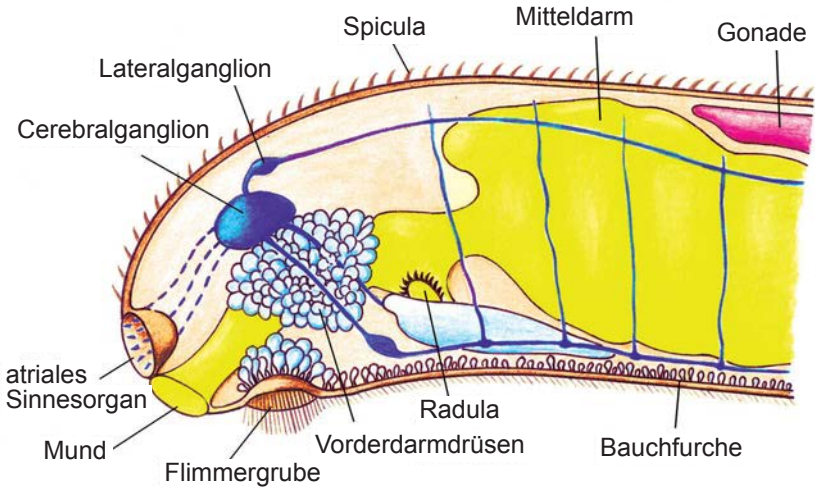
Tafel IV: ► Gastropoda, Schnecken

Tafel V: ► Cephalopoda, Kopffüßer

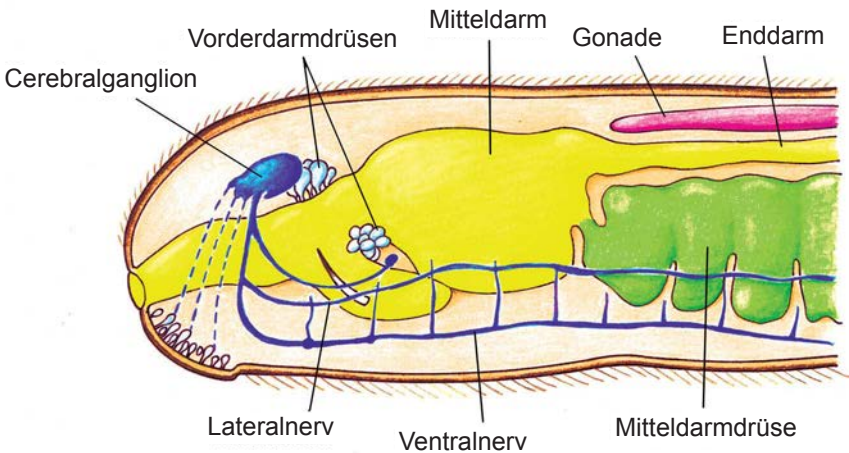
Tafel VI: ► Scaphopoda, Kahnfüßer

Tafel VII: ► Bivalvia, Muscheln

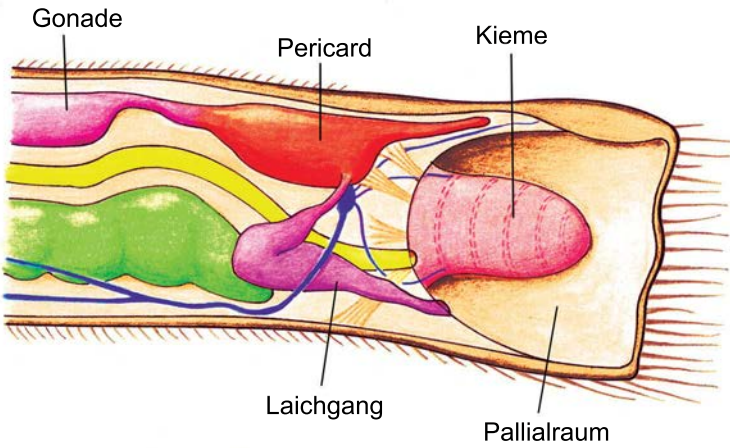
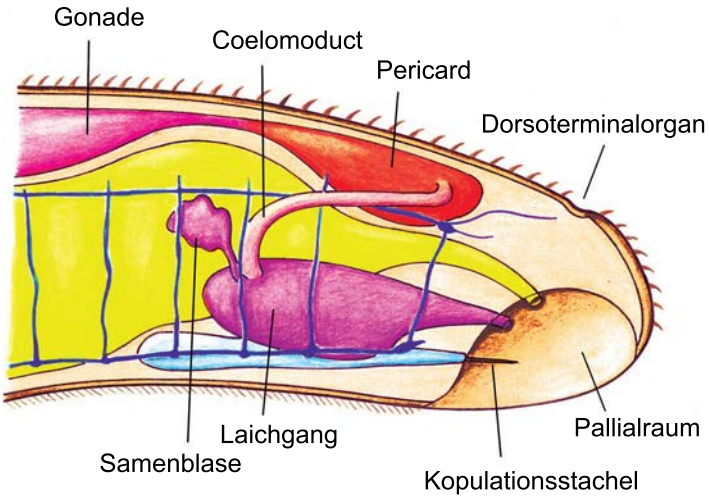
## Solenogastres



## Caudofoveata

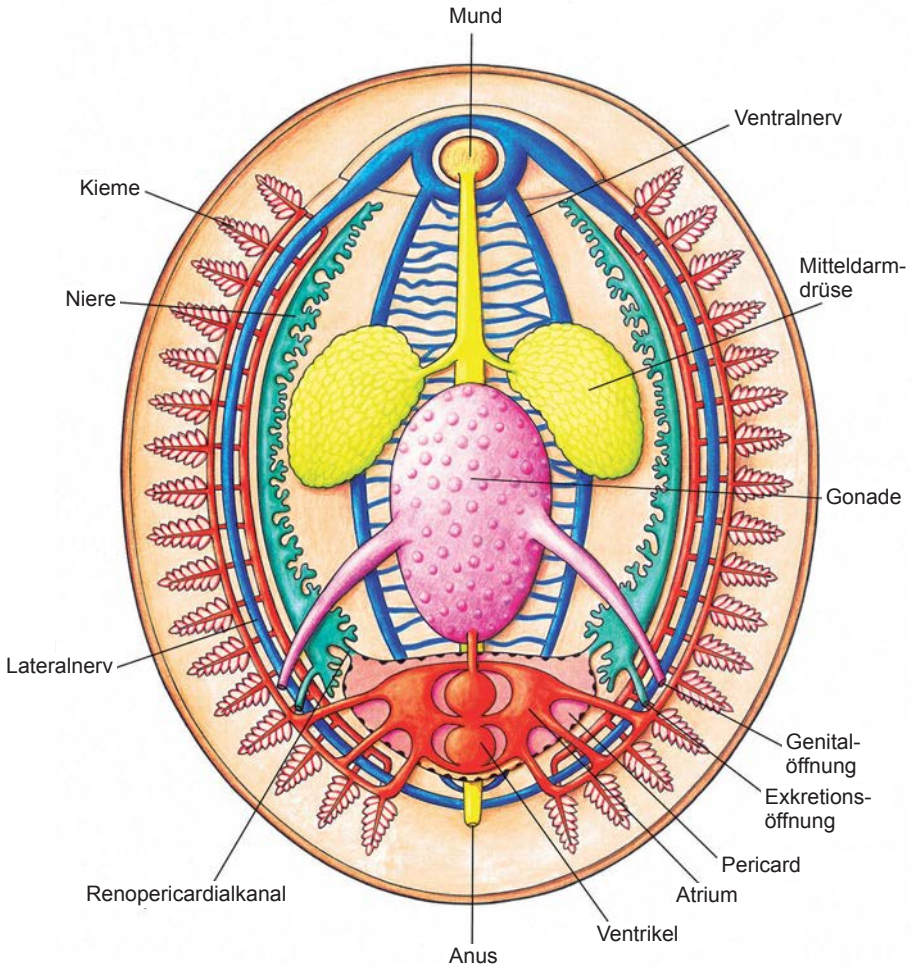


**Tafel I.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Aplacophora. Oben: ► Solenogastres, unten: ► Caudofoveata, links: Kopfende.



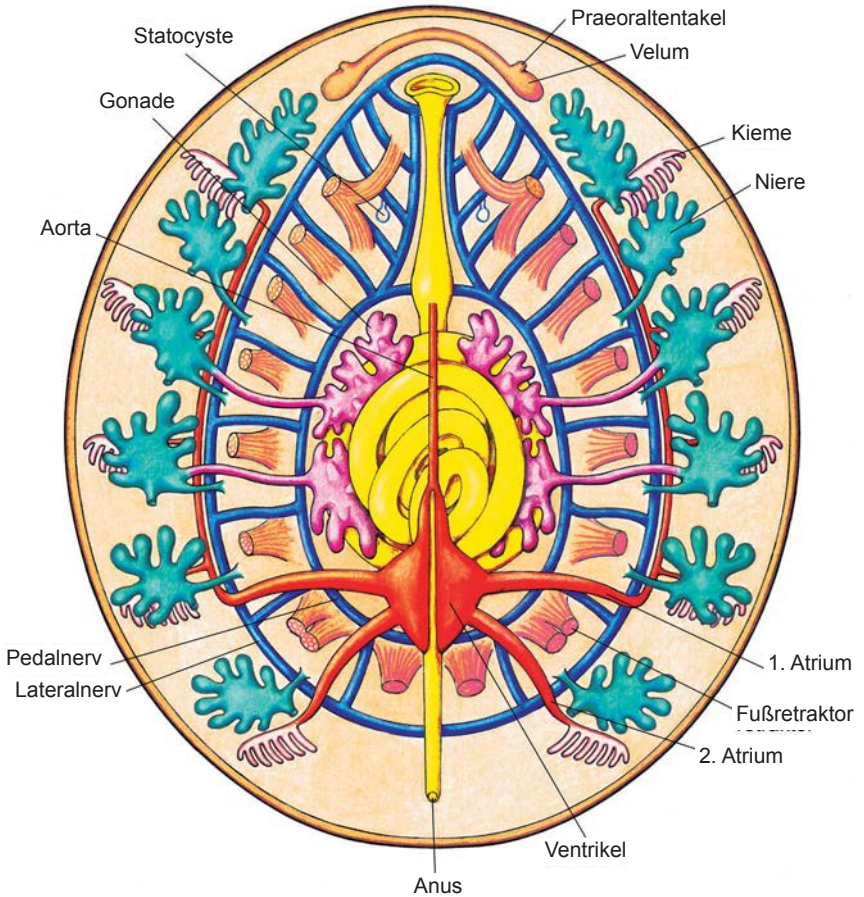


## Polyplacophora



**Tafel II.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Polyplacophora.

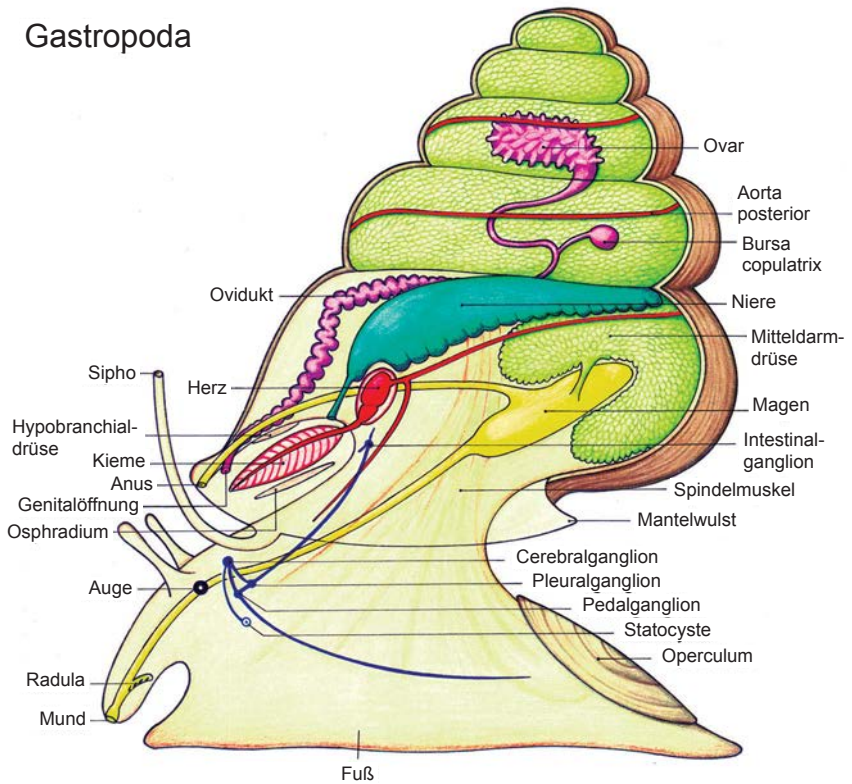
## Monoplacophora



**Tafel III.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Monoplacophora.

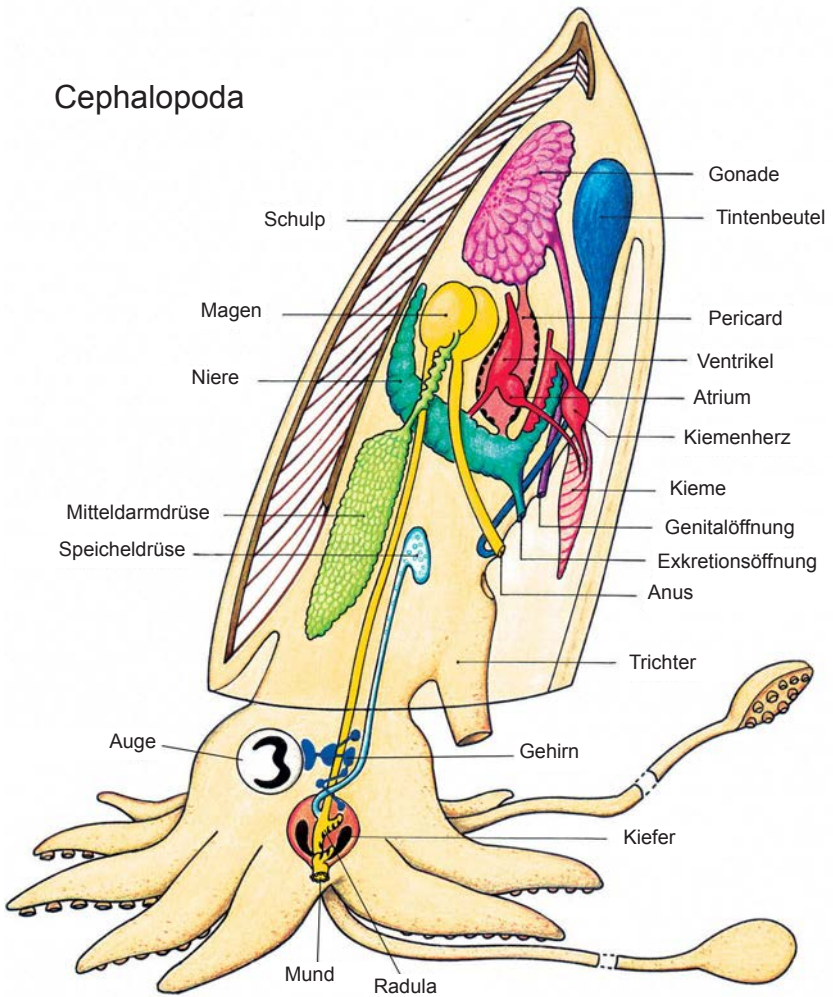


## Gastropoda



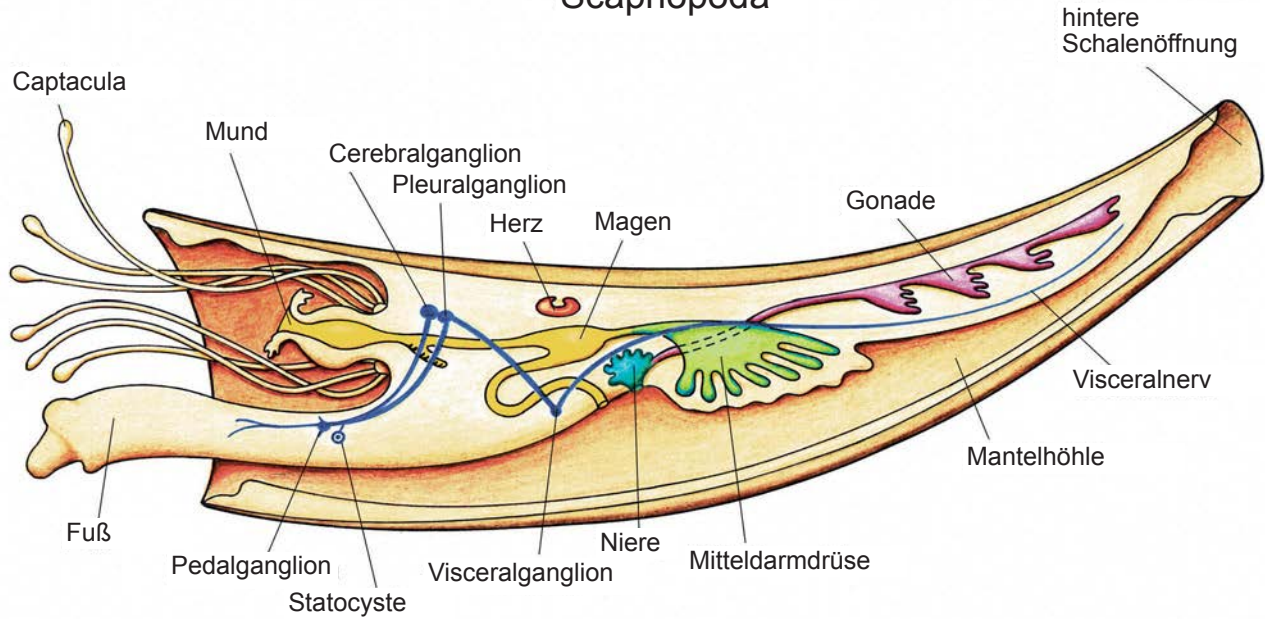
**Tafel IV.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Gastropoda.

## Cephalopoda



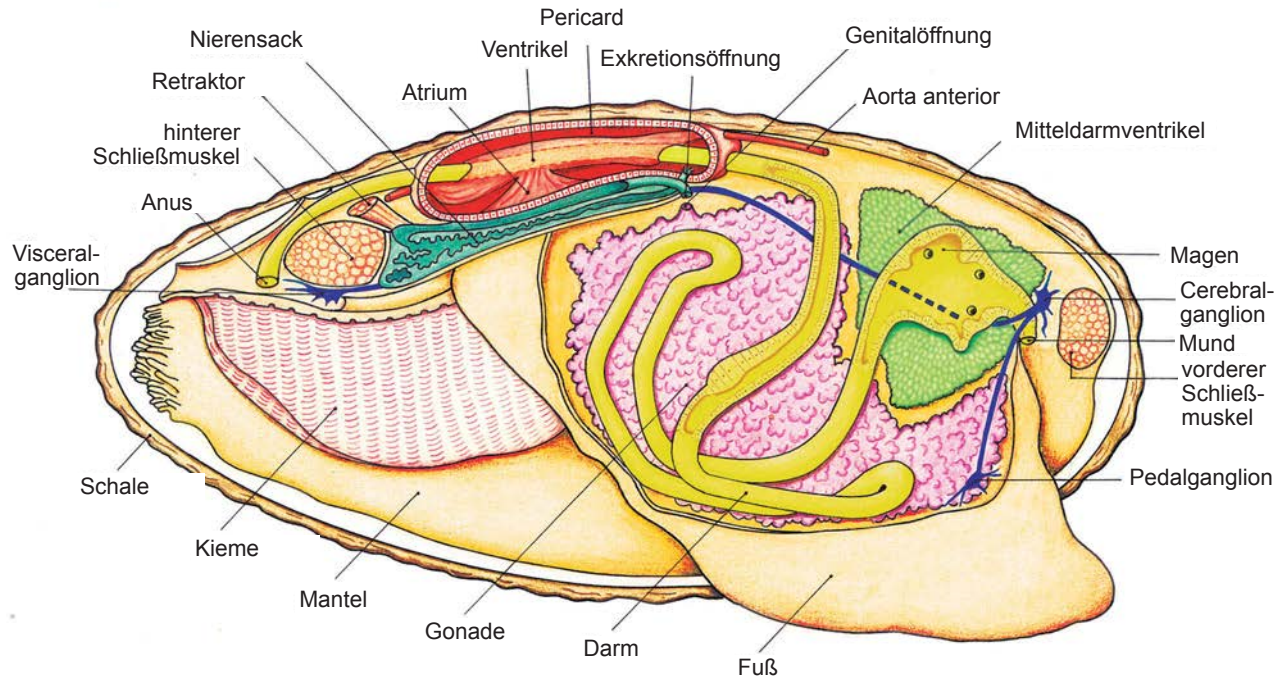
**Tafel V.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Cephalopoda.

# Scaphopoda



**Tafel VI.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Scaphopoda.

# Bivalvia



**Tafel VII.** Vereinfachtes Schema der inneren Organisation der ► Bivalvia.

## Die Großgruppen der Mollusca

### 1 Aculifera, Stachelweichtiere

#### 1.1 Aplacophora, Wurmmollusken

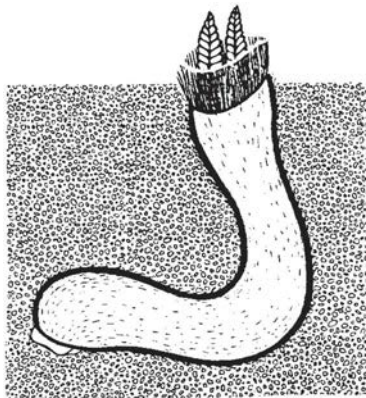
Die Aculifera (früher: ►Amphineura), Stachelträger, umfassen die ►Mollusca mit einer Kalkstachel-bewehrten ►Cuticula. Dazu gehören die ►Wurmmollusken (►Aplacophora: ►Solenogastres und ►Caudofoveata) und die ►Käferschnecken (►Polyplacophora). Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen diesen Taxa und zu anderen Mollusken sind ungeklärt.

##### 1.1.1 Caudofoveata, Schildfüßer

Die ►Caudofoveata (auch ►Chaetodermomorpha), ►Schildfüßer, sind ein Taxon der ►Aplacophora, deren Körper wurmförmig langgestreckt ist und am Hinterende einen glockenförmigen Mantelraum hat, in den die beiden ►Kiemen (►Ctenidien) hineinragen. Der ►Fuß ist völlig reduziert, ein gattungstypisch geformter ►Fußschild fungiert als Grab- und Sinnesplatte des Kopfbereichs. Die Körperwand ist ein dicker Hautmuskelschlauch, in den ►Aragonitspicula eingebettet sind. Die ►Caudofoveata graben sich schräg in das marine Sediment ein und sind mit ca. 75 Arten (in 3 Familien, ►Tab. 2) bis in etwa 4.000 m Tiefe nachgewiesen.

##### 1.1.2 Solenogastres, Furchenfüßer

Die ►Solenogastres (auch ►Neomeniomorpha), ►Furchenfüßer, bilden ein meist als Klasse gewertetes Taxon der ►Aplacophora mit ca. 250 Arten in 22 Familien, mit langgestrecktem, im Querschnitt rundem Körper. In einer Bauchfalte liegt der wahrscheinliche Rest des Fußes. Den Körper umgibt eine ►Cuticula mit Kalkschuppen oder



**Abb. 4.** Ein ►Caudofoveat, kopfüber im Sediment, über dessen Oberfläche er sein Hinterende mit den Kiemen vorstreckt (Edlinger 1991).





**Abb. 5.** Ein Vertreter der ► Solenogastres (*Rhopalomenia spec.*).

-stacheln. Der Verdauungstrakt ist bei vielen Arten zu einer Saugpumpe umgeformt, eine ► Radula fehlt bei etwa 30 % der Arten. Sie sind Zwitter mit paarigen, dorsomedianen ► Gonaden; die Keimzellen werden durch den ► Herzbeutel und anschließende ► Laichgänge in den Mantelraum befördert. Die ► Entwicklung verläuft über ein trochophora-ähnliches Stadium oder eine ► Hüllglockenlarve. Während der Frühentwicklung streckt sich der Körper stark in die Länge. ► Furchenfüßer sind marine, auf oder im Sediment oder ► epizoisch lebende Arten, manche parasitisch an Polypenstöckchen und Korallen. In der Nordsee lebt *Neomenia carinata* TULLBERG 1875 (Neomeniidae) in Sand und Schlamm. ► Tab. 3.

## 1.2 Polyplacophora, Käferschnecken

Die ► Polyplacophora, ► Placophora, ► Loricata, ► Käferschnecken, sind ein Taxon der ► Aculifera, marine Mollusca, deren rezente Arten auf dem Rücken 8 ► Schalenplatten tragen. Diese Platten werden außen vom ► Gürtel (► Perinotum) eingefasst, seltener von diesem teilweise oder völlig bedeckt. Der ► Gürtel kann lederartig nackt oder mit Kalkschuppen und -stacheln bewehrt sein. Die meisten ► Polyplacophora sitzen mit einem breiten Kriechfuß auf Fels im küstennahen Bereich und weiden mit Hilfe ihrer ► Radula pflanzlichen und tierischen ► Aufwuchs ab. Vor dem ► Fuß ist ein Mundfeld ausgebildet. In einer um den Fuß verlaufenden Rinne inserieren zahlreiche, doppelt gefiederte ► Kiemen. Die ► Schalenplatten sind jeweils aus drei Schichten aufgebaut,



Abb. 6. ► Käferschnecke (*Ischnochiton contractus*), Süd-Australien.



von denen das äußere ►Tegmentum von gewebeführenden Kanälen durchzogen ist, in denen chemische und Tastsinneszellen sowie lichtempfindliche ►Aestheten lokalisiert sind. Das ►Nervensystem besteht überwiegend aus ►Marksträngen: einem Schlundring sowie paarigen Lateral- und Ventralsträngen, die durch zahlreiche Kommissuren verbunden sind. Die ►Käferschnecken sind getrenntgeschlechtlich, haben äußere ►Befruchtung und entwickeln sich über eine trochophoroide ►Schwimmlarve. Die seit dem Kambrium erhaltenen, fossilen Arten werden der Unterklasse Palaeoloricata BERGENHAYN 1955, die etwa 800 rezenten Arten den ►Loricata SCHUMACHER 1817 (auch Neoloricata) zugerechnet. Die weitere Unterteilung in die Ordnungen (►Tab. 4) ist umstritten.

## 2 Conchifera, Schalenträger

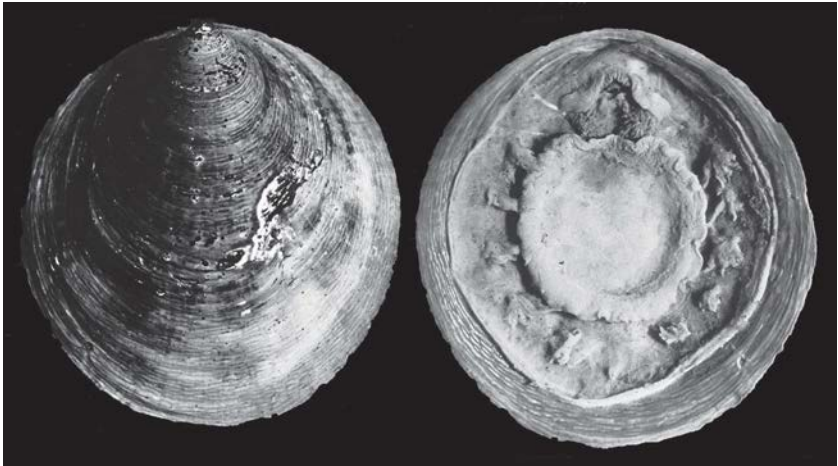
Die ►Conchifera LAMARCK 1818, ►Schalenträger, umfassen die schalentragenden Mollusca, nämlich die ►Cyrtosoma (mit den ►Monoplacophora, ►Gastropoda und ►Cephalopoda) und die ►Diasoma (mit den ►Scaphopoda und ►Bivalvia). Schwestergruppe sind die ►Aculifera.

### 2.1 Cyrtosoma, Gedrehtschaler

Die ►Cyrtosoma sind eine Gruppe der ►Conchifera mit ausgeprägter Tendenz zur spiralförmigen Einrollung des Eingeweidetraktes mit ►Mantel und ►Schale und U-förmig gebogenem Darm, sodass der Anus kopfnah mündet. Hierher werden die ►Monoplacophora, ►Gastropoda und ►Cephalopoda gerechnet. Schwestergruppe sind die ►Diasoma.

#### 2.1.1 Monoplacophora, Urmützenschnecken

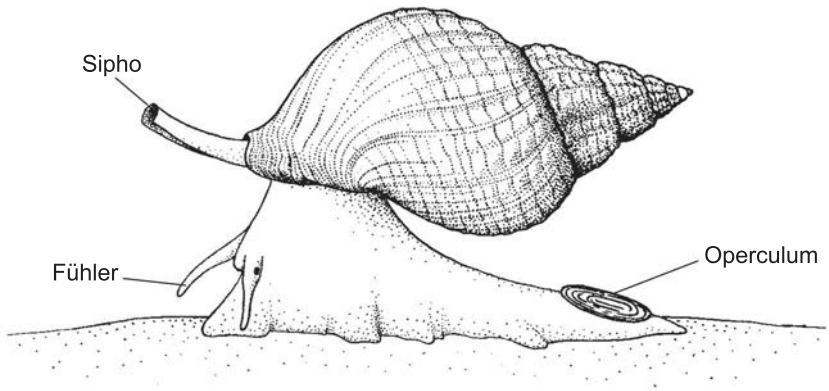
Die ►Monoplacophora, ►Tryblidiida, ►Urmützenschnecken, ►Napfschaler, sind ein Taxon der ►Conchifera, ►Mollusca mit napfförmiger ►Schale, deren ►Apex nach vorn gewandt ist. Die bis zu 4 cm lange Schale dieser Tiere wird durch 8 Paare dorso-ventraler Muskeln mit dem breiten Kriechfuß verbunden. Diesen umgibt die ►Mantelrinne mit 3–6 Paar ►Kiemen, deren Blättchen dorsal reduziert sind. Vor dem ►Fuß liegt die von Falten umgebene Mundöffnung, in die vor allem ►Detritus aufgenommen wird. Die ►Radula ähnelt der ►docoglossen der ►Gastropoda; ihr gegenüber liegt ein ►Kiefer. Der ►Oesophagus wird durch Taschen erweitert und tritt anterodorsal in den zentral gelegenen ►Magen ein. Der anschließende Darm liegt in Schlingen und zieht durch ►Pericard und ►Ventrikel zu einer Anapapille hinten in der ►Mantelrinne. Im paarigen ►Pericard liegen jederseits ein ►Ventrikel und zwei Atrien. Bei kleinen Arten (1,5 mm Körperlänge) ist das ►Herz völlig reduziert. Das ►Nervensystem besteht neben einem zirkumoralen Ring im Wesentlichen aus je einem Paar lateraler und ►ventraler Markstränge. Die ►Exkretion erfolgt über 3–7 Paar ►Nierensäckchen; die mittleren Paare leiten auch die Keimzellen der meist getrenntgeschlechtlichen ►Napfschaler aus. Die nur 0,9 mm lange ►*Micropilina arntzi* WARÉN & HAIN 1992 ist zwittrig und treibt eine einfache ►Brutpflege: ihre Embryonen entwickeln sich im Mantelraum. Als erste rezente Art wurde ►*Neopilina galathea* 1952 erbeutet und 1957 beschrieben. Die ►Urmützenschnecken hatten den Höhepunkt ihrer Verbreitung vom Oberkambrium bis zum Mitteldevon, rezent sind sie nur mit etwa 25 Arten in 4 Familien (►Tab. 2) vertreten, die in allen Weltmeeren unterhalb 180 m vorkommen.



**Abb. 7.** *Neopilina galathea*, ein rezenter Vertreter der ► Monoplacophora (Foto: Lemche).

### 2.1.2 Gastropoda, Schnecken

Die ► Gastropoda CUVIER 1798, ► Schnecken, sind das artenreichste Taxon der Mollusca, meist als „Klasse“ der ► Schalenweichtiere gewertet. Typisch ist der Aufbau des Körpers aus ► Cephalopodium und ► Visceropallium. Das vom Mantelgewebe erzeugte ► Gehäuse ist einteilig und spiralig gewunden und zeigt damit die für den ganzen Körper charakteristische Asymmetrie. Diese wird durch die Annahme einer ► Torsion erklärt, die auch zu einer Nach-Vorn-Verlagerung der ursprünglich hinten gelegenen ► Mantelhöhle mit den ► Pallialorganen geführt hat. Neben der ► Torsion ist die ► Spiralisierung des ► Visceropallium formprägend. Die Ursache dafür ist vermutlich die Vergrößerung der ursprünglich linken ► Mitteldarmdrüse, die sich zum Zentrum der Nahrungsverdauung und -rezeption entwickelt hat. Die Gehäusewindungen stoßen im Inneren aneinander und bilden so die ► Spindel (► Columella). An ihr setzt der ► Spindelmuskel (► Columellarmuskel) an, der in das ► Cephalopodium hineinzieht und die einzige Verbindung zwischen Gehäuse und Weichkörper herstellt. Das ► Gehäuse ist meist rechts-, seltener linksgewunden und wird in einigen Gruppen bis zum völligen Verschwinden reduziert. In Form, Farbe und Musterung ist es sehr vielfältig und hat Menschen seit Jahrtausenden fasziniert. Gemeinsam haben fast alle Schnecken die ► Radula zur Gewinnung und/oder Zerkleinerung der Nahrung, nur bei parasitischen Arten wird die ► Reibzunge durch einen Saugapparat ersetzt. Die ► Exkretion erfolgte ursprünglich durch paarige Gänge aus dem ► Herzbeutel (► Renopericardialgänge), ist im Laufe der Entwicklung aber von drüsigen Nieren übernommen worden. Besonders vielfältig ist die Konstruktion des Kreislauf- und des Nervensystems und der Sinnesorgane. Der Kreislauf ist offen, das einkammerige ► Herz liegt über dem hinteren Ende der ► Mantelhöhle. Von den ursprünglich zwei Vorhöfen ist nur einer



**Abb. 8.** ► Wellhornschnecke (*Buccinum undatum*) mit ausgestrecktem Siphon und Operculum auf dem Fußrücken.

erhalten geblieben. Das ► Nervensystem ist durch die ► Torsion besonders stark beeinflusst worden (► Chiastoneurie, ► Euthyneurie). Zu seiner Grundausstattung gehören die jeweils paarigen ► Cerebral-, ► Pedal-, ► Pleural- und ► Intestinalganglien, ergänzt u. a. durch ► Buccal- und ► Subradularganglien. Zahlreiche weitere ► Ganglien haben spezielle Aufgaben. Die meisten Schnecken sind getrenntgeschlechtlich, nur bei ► Pulmonata und ► Opisthobranchia ist Zwittertum mit Tendenz zur ► Protandrie die Regel. Die unpaare ► Gonade ist in die ► Mitteldarmdrüse eingebettet. Der Dottergehalt der Eizellen bestimmt wesentlich den Verlauf der Frühentwicklung. Bei marinen Arten ist das Ergebnis eine typische Larvenform, der ► Veliger, der über die ► Veliconcha zum ► Kriechstadium wird. Bei limnischen und terrestrischen Arten findet die abgewandelte Entwicklung zum ► Kriechstadium in der ► Eikapsel statt. Schnecken bewohnen vorwiegend das Meer, aber auch Brack- und Süßgewässer sowie das Land mit Ausnahme der Polar- und Hochgebirgsregionen.

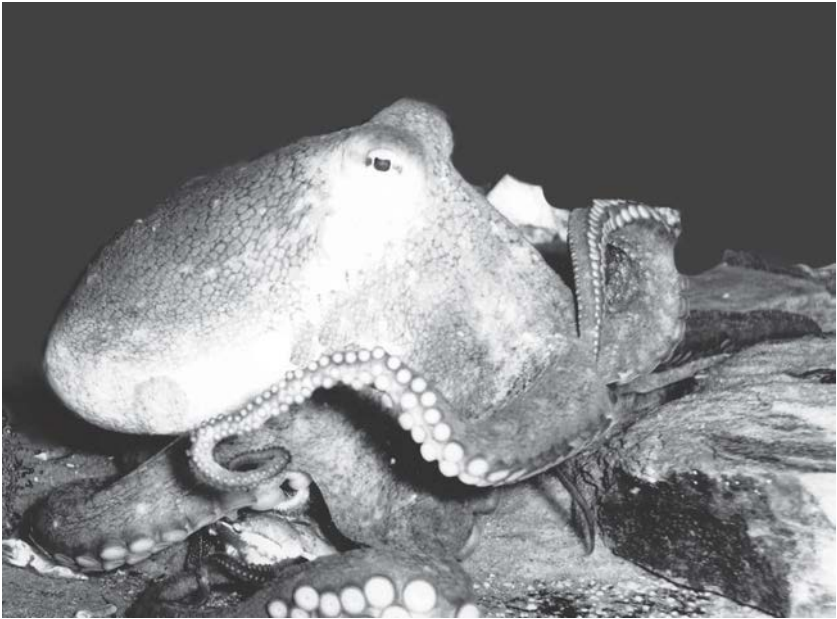
Traditionell wurden die Schnecken vor allem nach der Lagebeziehung von ► Herz und ► Kiemen in die Vorderkiemer (► Prosobranchia), ► Lungenschnecken (► Pulmonata) und ► Hinterkiemer (► Opisthobranchia) unterteilt. Ein aktualisiertes, hier zugrundegelegtes System rechnet zu den ► Gastropoda die beiden Gruppen (Unterklassen) ► Eogastropoda und ► Orthogastropoda PONDER & LINDBERG 1995 (► Tab. 5).

### 2.1.3 Cephalopoda, Kopffüßer

Die ► Cephalopoda CUVIER 1797, ► Kopffüßer, weniger treffend auch ► Tintenschnecken oder fälschlich ► Tintenfische genannt, sind eine ausschließlich marine Gruppe der Mollusca, in vielen Fällen hochentwickelte ► Weichtiere, deren Sinnesleistungen die der anderen wirbellosen Tiere übertreffen. Zu ihnen gehören auch die größten rezenten Wirbellosen (► Architeuthidae). Die ► Kopffüßer unterscheiden sich verglei-

chend-anatomisch, physiologisch und entwicklungsgeschichtlich von allen anderen Mollusca. Ihre Körperlängsachse ist stark verkürzt, das Wachstum erfolgt bevorzugt im Bereich des ►Eingeweidetasches. Dieser wölbt sich kuppelartig über den Kopf-Fuß-Bereich (►Cephalopodium). Der bilateralsymmetrische Körper ist aus diesem und einem Komplex aus ►Eingeweidetasch und ►Mantel (►Visceropallium) aufgebaut. Die Hauptachse des Körpers ist in die Horizontale gekippt. Dadurch wird beim schwimmenden ►Kopffüßer die ursprüngliche Vorderseite oben, die Hinterseite unten. Schon die seit dem Oberkambrium fossil in reicher Fülle erhaltenen ►Cephalopoda hatten einen komplizierten hydrostatischen Apparat, dessen wesentliche Teile ein mehrschichtiges, ►aragonitisches Gehäuse mit zahlreichen gas- oder flüssigkeitsgefüllten ►Kammern und dem ►Siphonalstrang waren. Diese Vorrichtungen sind unter den rezenten ►Kopffüßern nur bei wenigen ursprünglichen Arten erhalten.

Der Körper ist muskulös und kann durch Wasserausstoß aus der ►Mantelhöhle und durch einen ►„Trichter“ nach dem Rückstoßprinzip hohe Geschwindigkeiten erreichen. Muskulöse seitliche Hautfalten (►Flossen) ermöglichen langsames Schwimmen. Am ►Kopf sitzen meist große ►Augen. Die Mundöffnung wird von aus Teilen des Fußes hervorgegangenen Armen (►Tentakeln) umstanden. Einige Arten leben von ►Plankton, die meisten sind ►carnivor und ernähren sich von Fischen, Krebsen und Muscheln, in der ►Tiefsee von Schlangensterne und Ringelwürmern. Die Beute wird mithilfe der ►Arme und den daransitzenden ►Saugnapfen oder Haken festgehalten und zum Mund geführt. Von großen Objekten werden mit zwei ►Kiefern, die verkehrtpapageienschnabelartig sind, Stücke abgeissen und an die ►Radula übergeben. Diese transportiert die Nahrung weiter in den differenzierten Verdauungstrakt. Zentren der Verdauung sind ein Blindsack (►Caecum) und Teile der ►Mitteldarmdrüse. Viele Arten verfügen über ►Tintendrüsen und ►Tintenbeutel (Trivialnamen!), die in den Enddarm einmünden und deren Sekret der Abwehr und Irreführung von Angreifern dient. Charakteristisch sind die in die Haut eingelagerten ►Pigmentzellen und die ►Flitzerzellen, die ein arttypisches Muster bilden, das stimmungabhängig verändert werden kann. Bei Tiefsee-Arten sind stattdessen ►Leuchtorgane häufig. Das Licht wird durch symbiotische ►Bakterien oder durch ein ►Luciferin-►Luciferase-System erzeugt. Der Kreislauf ist prinzipiell offen, bei einer Reihe von Arten aber fast oder wahrscheinlich völlig geschlossen und ermöglicht dadurch höhere Leistungen. Dabei wird das arterielle ►Herz von ►Kiemenherzen und kontraktilen Gefäßen unterstützt. Geatmet wird über vier (►„Tetrabranchiata“) oder meist zwei ►Kiemen (►„Dibranchiata“) in der ►Mantelhöhle. Die ►Exkretion erfolgt entsprechend über 4 oder 2 ►Nierensäcke, die mit dem ►Herzbeutel verbunden sind. Das ►Nervensystem ist hochentwickelt. Wichtige ►Ganglien sind oft zu einem ►Gehirn verschmolzen, Riesenfasersysteme ermöglichen besonders schnelle Reizleitung. Während bei den ►Nautilida noch Markstränge auftreten, finden sich bei den ►Kraken (►Octopoda) besonders hochentwickelte Nervenkonzentrationen im Gehirn, das über 40 Lappen sowie Rinden- und Markschieht aufweist. Die paarigen Augen stehen auf sehr unterschiedlicher Konstruktions- und Leistungsstufe: vom Lochkamera-Auge bei Nautilida bis zum ►Linsenaue mit Sekundärlid bei den ►Myopsida. Die ►Kopffüßer sind getrenntgeschlechtlich mit ausgeprägtem ►Sexualdimorphismus. Die Männchen haben in der Regel einen Arm als ►Begattungsarm (►Hectocotylus) modifiziert, der die ►Spermatophore in eine Tasche des Weibchens überträgt. Mit Hilfe des „ejakulatorischen Apparates“ werden die Spermien aus der Hülle befreit und befruchten die dotterreichen Eier, die sich ►discoidal furchen. Der



**Abb. 9.** ► Krake (*Octopus vulgaris*), ein Vertreter der achttarmigen ► Cephalopoda.

Embryo ernährt sich vom Dotter. Die Jungtiere schlüpfen mit einem typischen Pigmentmuster und wachsen schnell heran. Ihre Lebenserwartung liegt bei den meisten Arten bei etwa einem Jahr. Viele Arten werden vom Menschen gegessen, besonders die ► Kraken und die schwarmbildenden ► Kalmare. Einen Höhepunkt ihrer Entwicklung hatten die ► Cephalopoda in vergangenen Erdzeitaltern (seit Oberkambrium); Paläontologen schätzen die Anzahl auf bis zu 30.000 Arten (► Belemniten, ► Ammoniten), rezent sind sie mit etwa 750 Spezies vertreten, die in die beiden Taxa (Unterklassen) ► Nautilida und ► Coleoida gestellt werden (► Tab. 6).

## 2.2 Diasoma, Gestrecktschaler

Die ► Diasoma bilden eine umstrittene Gruppe der ► Conchifera mit gestrecktem Körper und primär vorn und hinten offener ► Schale; der Darm verläuft ohne U-förmige Schlinge. Hierher gehören die ► Bivalvia und (vielleicht) die ► Scaphopoda. Schwestergruppe sind die ► Cyrtosoma.

### 2.2.1 Scaphopoda, Kahnfüßer

Die ► Scaphopoda BRONN 1862, früher ► Solenoconcha oder ► Cirrobranchiata, ► Grabfüßer, ► Kahnfüßer, ► Elefantenzähne, ► Röhrenschaler, sind ein Taxon

(„Klasse“) der ► **Conchifera**, das jetzt oft den ► **Diasoma** zugeordnet wird. Sie haben eine langgestreckte, röhrenförmige ► **Schale**, die an die Form eines stark verkleinerten Elefanten-Stoßzahns erinnert, aber an beiden Enden offen ist. Der ► **konischen**, leicht gekrümmten Form liegt die Ausbildung des Mantels zugrunde, dessen Ränder röhrenförmig miteinander verwachsen sind. Die dreischichtige Schale wird bis 15 cm lang, ist aber meist viel kleiner. Der ► **Kopf** ist im Wesentlichen auf einen Mundkegel reduziert. Der ► **Fuß** bildet ► **Fangfäden** (► **Captacula**), mit denen die Nahrung (z. B. Foraminifera) festgeklebt und zum Mund befördert wird. Die Beute wird zwischen ► **Kiefer** und Muskelmasse zerdrückt und durch die ► **Radula** in die Speiseröhre gedrückt. Zentrum der Verdauung sind die ► **Mitteldarmdrüsen**; der anschließende Darm ist in Schlingen gelegt, der Anus mündet hinter dem Fuß in die ► **Mantelhöhle**. Blutgefäße und ► **Herz** sind stark reduziert, letzteres oft bis auf eine dorsale Falte im ► **Pericard**. Die ► **Exkretion** erfolgt mittels ► **Podocyten**; das Ultrafiltrat gelangt durch ► **renopericardiale Gänge** in gelappte ► **Nierensäcke** (► **Perianalsinus**), die neben dem Anus in die ► **Mantelhöhle** münden. Das ► **Nervensystem** hat die molluskentypische Ausstattung mit paarigen ► **Cerebral-**, ► **Pedal-**, ► **Pleural-** und ► **Visceralganglien** und weiteren, kleineren ► **Ganglien**. Im Fuß liegen ► **Statocysten**, und chemischer und Tastsinn sind nachgewiesen. Die ► **Scaphopoda** sind getrenntgeschlechtlich. Die in der unpaaren Keimdrüse gebildeten Keimzellen werden über den rechten Nierensack ausgeleitet, die ► **Befruchtung** ist eine äußere. Die ► **Entwicklung** verläuft über eine ► **Schwimmlarve**. Diese bildet zwei Mantelfalten und zwei Schalenstücke, die miteinander zur Röhre verwachsen. Die ► **Kahnfüßer** sind vom marinen Flachwasser bis in 7000 m Tiefe gefunden worden. Sie graben sich mit Hilfe ihres kräftigen Fußes in Sand- und Weichböden so tief ein, dass das ► **konisch** verjüngte Röhrende gerade die Sedimentoberfläche überragt. Etwa 600 Arten mit wenig ausgeprägten Merkmalen sind beschrieben worden, die in die beiden Ordnungen ► **Dentaliida** und ► **Gadilida** mit je 4 Familien aufgeteilt werden (► Tab. 2). Die meisten Arten sind klein, die größte bekannte Art ist *Fissidentalium vernedi* (HANLEY 1860) aus südostasiatischen Meeren, das 13,5 cm Schalenlänge erreicht. Einige ► **Scaphopoda** dienen dem Menschen als Schmuck oder Zahlungsmittel (► *Antalis*).

## 2.2.2 Bivalvia, Muscheln

Die ► **Bivalvia** LINNAEUS 1758 (Zweischaler, früher auch ► **Acephala**, ► **Cormopoda**, ► **Dithyra**, ► **Elatobranchia**, **Elatocephala**, ► **Lamellibranchia**, **Lamellibranchiata**, ► **Pelecypoda**), Muscheln, nach den ► **Gastropoda** das zweitgrößte Taxon innerhalb der ► **Mollusca**, dessen Angehörige ausschließlich im Wasser leben und daher über ► **Kiemen** atmen. Der ► **Kopf** ist reduziert, der Körper seitlich abgeflacht und von zwei Mantellappen umschlossen. Diese scheiden eine entsprechend geformte, zweiklappige Schale ab, die den Weichkörper meist völlig umschließt. Sie besteht im Allgemeinen aus einem äußeren ► **Schalenhäutchen** (► **Periostracum**) und darunterliegenden (zwei) Kalkschichten aus unterschiedlichen Kristallformen, meist ► **Aragonit** und ► **Calcit**. Die beiden Schalenklappen werden in der Rückenmitte durch ein elastisches ► **Ligament** (► **Scharnierband**) aneinander befestigt, und in der Kontaktzone wird ein System von Leisten und Höckern (► „**Zähnen**“) ausgebildet, das als ► **Scharnier** fungiert (früher fälschlich ► „**Schloss**“ genannt). Dieses verhindert scherende Bewegungen der Klappen gegeneinander. Der Flächenzuwachs der Schalen erfolgt am ► **Mantelrand**, weshalb Muschelschalen meist konzentrisch zum ältesten Teil, den ► **Wirbeln**, gestreift oder



gerippt sind. Die Manteloberfläche lagert Kalk von innen an die Schale an und verstärkt sie so. Die Klappen werden untereinander und mit dem Weichkörper durch ursprünglich zwei ►Schließmuskeln (►Adduktoren) verbunden, deren einer bei vielen Muscheln reduziert wird (►Monomyaria, ►Anisomyaria). Die ►Cerebropleuralganglien steuern das antagonistische Zusammenwirken von ►Ligament und ►Schließmuskeln bei der Bewegung der Klappen. Die Schließmuskeln sind aus einem schnellen Schließer und einem trägen ►Sperrmuskel aufgebaut, der mit geringem Energieaufwand die Klappen lange geschlossen halten kann. Der ►Mantelrand bildet drei Falten: von der inneren entspringen Muskelfasern, die in der ►Mantellinie an der ►Schale ansetzen; die mittlere enthält Sinneszellen, manchmal Augen und ►Tentakeln; die äußere bildet die Schale. Verwachsen die Mantelränder der beiden Körperseiten, so bleiben Öffnungen für den ►Fuß sowie den Wasserein- und -ausstrom erhalten. Diese Ingestions- und Egestionsöffnungen werden bei manchen ►Bivalvia an die Spitze einer röhrenförmigen Mantelrandverlängerung (►Sipho) verlagert und können so die Richtung der Wasserströme bestimmen. Letztere werden durch die Bewimperung der ►Mantelhöhle und der in dieser gelegenen ►Kiemen erzeugt. Das Atemwasser transportiert gleichzeitig Partikeln, die an den ►Kiemen durch ►Schleimnetze abgefangen werden. Wenn verdaulich, werden sie über Wimperbahnen zum Mund befördert. Die unverdaulichen Partikeln werden aussortiert, in ►Schleim gehüllt und als ►Pseudofaeces ausgeschieden. Die Nahrungsteilchen werden im ►Magen mit Enzymen vermischt, die größtenteils aus dem ►Kristallstiel stammen. Die Resorption erfolgt in den Magendivertikeln. Unverdauliche Reste gelangen über Mittel- und Enddarm in die ►Mantelhöhle und werden ausgespült. Bei vielen Muscheln zieht der Enddarm durch das ►Herz, das aus einer Kammer und zwei Vorhöfen besteht. Das Blut gelangt aus der ►Kammer in eine vordere und eine hintere ►Aorta, strömt durch ►Lakunen, sammelt sich in ►Sinus und kommt (teilweise) durch Nieren und ►Kiemen zurück zu den Vorkammern. Blutfarbstoff ist meist ►Haemocyanin, seltener ►Haemoglobin. Die primäre ►Exkretion erfolgt in den ►Herzbeutel, aus dem die schlauchförmigen Nieren mit einem Wimpertrichter entspringen. Zusätzlich werden ►Konkremente in das Gewebe eingelagert. Die Keimdrüsen sind paarig, oft gelappt oder verästelt. In einer Gattung können getrenntgeschlechtliche und zwittrige Arten nebeneinander vorkommen, mehrfacher Wechsel des Geschlechts ist möglich (z. B. ►Austern). Die Genitalöffnungen liegen neben den Exkretionsöffnungen in der ►Mantelhöhle, die ►Gameten werden mit dem Atemwasserstrom ausgestoßen. Die ►Befruchtung erfolgt meist im Wasser, seltener in der ►Mantelhöhle. Aus der ►Spiralfurchung gehen ►Hüllglockenlarven oder (meist) ►Veligerlarven hervor, bei ►Süßwassermuscheln ►Glochidien, ►Lasidien und ►Haustoriallarven. Die zunächst einheitliche Larvenschale knickt später dorsomedian ab und bildet so die zweiklappige Schale. Oft produziert der ►Fuß aus Drüsenkomplexen den ►Byssus, mit dessen Hilfe sich die Jungmuschel am Substrat festhalten kann. In einigen Gruppen bleibt die Fähigkeit, Byssus zu bilden, auch bei den Adulten erhalten. Durch Reduktion und/oder allometrisches Wachstum können die Schalenklappen asymmetrisch und gelegentlich bizarr geformt werden. Das ►Nervensystem ist relativ einfach; Zentren sind die paarigen ►Cerebropleural-, ►Pedal- und ►Visceralganglien. Sinneszellen sind im gesamten Weichkörper verteilt, an Sinnesorganen gibt es ►Statocysten, ►Osphradien und bei einigen Muscheln mantelrandständige Augen unterschiedlicher Komplexität (z. B. ►Pectinidae). Das Verhaltensinventar ist einfacher als bei anderen ►Conchifera. Die ►Bivalvia leben meist auf oder im Sediment, in