

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Arch. Moll. | 108 (1977) | (4/6) | 163—175 | Frankfurt a. M., 20. 3. 1978

Radula und Kiefer der Pulmonata als artdiagnostische Merkmale — dargestellt am Beispiel zweier *Helix (Maltzanella)*-Arten.

Von

KLAUS-JÜRGEN GÖTTING,
Gießen.

Mit 16 Abbildungen.

Die überwiegende Mehrzahl der Gastropoda ernährt sich mit Hilfe komplizierter Differenzierungen im Buccalbereich, die als Buccalapparat zusammengefaßt werden. Wesentliche Bestandteile dieses Apparates sind der Odontophor und die ihm aufliegende Radula sowie der als Widerlager fungierende Kiefer auf der dorsalen Seite der Buccalhöhle. Die Radula besteht aus einer mehr oder weniger großen Anzahl von Zähnen, die in Quer- und Längsreihen angeordnet und in der Radularmembran verankert sind. Bei den Prosobranchia unterscheiden sich die Zahntypen auf einer Radula wie auch zwischen den Radulae verschiedener Arten zum Teil beträchtlich (Zusammenstellung der Typen bei GÖTTING 1974). Seit rund 120 Jahren (TROSCHEL 1856) wird daher der Radula der Prosobranchia art- oder zumindest gattungsdiagnostischer Wert zugemessen. Demgegenüber sind die Zähne der Opisthobranchia und Pulmonata weitgehend gleichförmig. Sie spielen daher bisher für die Taxonomie dieser Gruppen keine Rolle. Die besondere Schwierigkeit bei der Analyse speziell der Pulmonaten-Radula besteht darin, daß die meist zahlreichen Zähne sehr klein sind und man daher im Grenzbereich des Auflösungsvermögens des Lichtmikroskops arbeiten mußte, was zu zahlreichen unsicheren oder gar widersprüchlichen Aussagen und Schlußfolgerungen führte. Durch die Einführung der Rasterelektronenmikro-

skopie (REM) erscheint es möglich, zuverlässigere Daten zu gewinnen. Der besondere Vorteil der REM-Technik liegt in der enormen Tiefenschärfe, die gerade bei ausgeprägt dreidimensionalen Strukturen wie der Radula bedeutsam ist. Einige REM-Untersuchungen an Pulmonaten-Radulae liegen inzwischen vor (RUNHAM 1969; SOLEM 1972, 1973).

SCHÜTT (1976) hat kürzlich über die *Helix*-Untergattung *Maltzanella* berichtet und festgestellt, daß *Helix (Maltzanella) maltzani* KOBELT 1883 und *H. (M.) dickhauti* (KOBELT 1903) sich gehäusemorphologisch, in der Färbung und bestimmten Strukturmerkmalen des Genitalsystems unterscheiden. Andererseits gibt es so viele Übereinstimmungen, daß beide Arten in eine Untergattung zu stellen sind.

Es stellt sich die Frage, ob sich am Falle dieses gutanalysierten Beispiels eine Aussage zum artdiagnostischen Wert der Radula und des Kiefers machen läßt, um damit zur Lösung des oben erörterten Problems beizutragen.

Herrn Dr. ZILCH, Frankfurt, danke ich für anregende Diskussionen, ihm und Herrn Dr. SCHÜTT, Düsseldorf-Benrath, für die Überlassung des Materiales.

Material und Methode.

Das untersuchte Material ist identisch mit dem von SCHÜTT. Beide Arten stammen aus West-Anatolien (nähere Angaben zum Fundort bei SCHÜTT). Die fixierten Weichkörper werden in der Sammlung des Senckenberg-Museums, Frankfurt, unter den Nummern SMF 175525/4 (*dickhauti*) und SMF 243987/2 (*maltzani*) sowie zum Teil beim Autor aufbewahrt. Für die vorliegende Untersuchung standen 3 Weichkörper von *dickhauti* und 5 von *maltzani* zur Verfügung.

Radula und Kiefer wurden dem Weichkörper entnommen und in warmer KOH vorgereinigt, nach Auswaschen mit aqua dest. in 70%igem Alkohol im Ultraschallgerät behandelt und in absoluten Alkohol überführt. Die so gereinigten Objekte wurden nach Untersuchung im Lichtmikroskop auf Messing-Objekthalter montiert. Dazu kam zunächst elastische Haftmasse („Pritt Hafties“) oder doppelseitig beschichtete Klebefolie auf die Metallfläche. Die Kiefer wurden einfach aufgelegt und leicht angedrückt, die Radulae in der gewünschten Position montiert und bis zum Trocknen festgehalten. Zur Herstellung des elektrischen Kontaktes wurde der Träger mit Leitsilber oder Leitkupfer bestrichen und anschließend eine 500-600 Å dicke Goldlage aufgeschichtet (Polaron E 5000 Diode Sputtering System). Die Untersuchung erfolgte am JEOL JSM-1 bei Vergrößerungen zwischen 15- und 10 000-fach.

Befunde.

1. Kiefer.

Die Kieferplatten der beiden *Maltzanella*-Arten zeigen schon lichtmikroskopisch Unterschiede. Beide haben die Gestalt eines stark abgeflachten V, dessen der Buccalhöhle zugewandte Seite Rippen trägt. Der Oberkiefer von *maltzani* ist breiter und auch etwas länger als der von *dickhauti* (bei *maltzani* Breite/Länge 4.2/1.7 mm bzw. 5.1/3.0 mm; *dickhauti* 3.1/1.4 mm bzw. 3.2/1.2 mm).

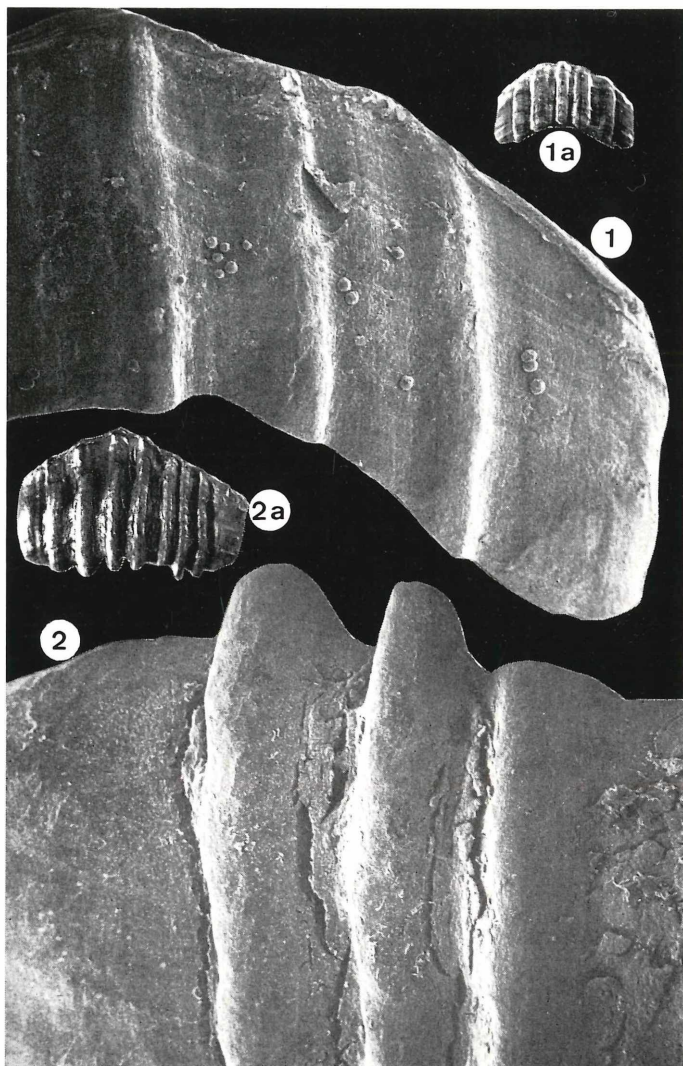


Abb. 1. Kiefer von *Helix dickhauti*. — 1) $\times 25$; 1a) Totalansicht $\times 6$.

Abb. 2. Kiefer von *Helix maltzani*. — 2) $\times 25$; 2a) Totalansicht $\times 6$.

Der Kiefer von *maltzani* trägt 7 schmale, hochkantige Rippen und läuft lateral in relativ breite Randwülste aus. Dagegen finden sich auf dem Kiefer von *dickhauti* nur 5 flache Rippen, und die Randwülste sind schmaler als bei *maltzani*. Zwischen den mittleren Rippen können schwache Längswülste verlaufen (Abb. 1). Entsprechend ist der Kiefferrand bei *dickhauti* nur leicht gewellt, während er

bei *maltzani* mit kräftig vorspringenden „Zähnen“, nämlich den überragenden Enden der Rippen, besetzt ist. Die REM-Aufnahme (Abb. 2) zeigt diese Verhältnisse deutlich.

2. Radula.

Die Radula liegt als nach dorsal durchgewölbte Membran dem Odontophor auf. Sie ist schwach gelblich gefärbt. Bei einer Gehäusehöhe von 45 mm ist sie bei den hier untersuchten Arten etwa 10 mm lang und 4 mm breit. Die Zähne sind in durchschnittlich 210 Quer- und 130 Längsreihen angeordnet, so daß die Radularmembran insgesamt ungefähr 27 000 Dentikeln trägt. Die Zähne sind in der Radularmembran mit ihren Basalplatten verankert. Der Basalplatte sitzt der eigentliche Zahn auf, der in eine Hauptspitze („Mesoconus“ im Sinne von WAGNER 1966) ausläuft. Innerhalb einer Querreihe sind drei Zahntypen morphologisch deutlich zu unterscheiden. In der Medianlinie der Radula steht ein bilateralsymmetrischer Zentralzahn (= Mittelplatte = Rhachiszahn = Medianzahn auct.) mit einer Nebenspitze auf jeder Seite. Er ist kleiner als die rechts und links symmetrisch anschließenden Lateralzähne (= Zwischenplatten), die nur auf der nach außen gewandten Seite je eine Nebenspitze (Ectoconus) tragen. Den Lateralzähnen schließen sich nach außen die Marginalzähne (= Randplatten) an. Die Grenze zwischen Lateral- und Marginalzähnen ist nicht eindeutig feststellbar. Während die zentral gelegenen Lateralzähne untereinander in der Form weitgehend übereinstimmen und in der Größe kontinuierlich nach laterad abnehmen, sind die Marginalzähne variabler gestaltet und zeigen keine kontinuierliche Größenverringerung zum Rande der Radula hin.

Neben diesen Unterschieden in den Querreihen sind deutliche Merkmalsdifferenzen in den Längsreihen ausgeprägt. Die am Hinterende der Radula stehenden Zähne — das sind also die jüngsten — sind scharfkantig und dünn. Weiter nach vorn nehmen die Chitinisierung und Mineralisierung zu. Entsprechend werden die Zähne „kräftiger“, die Konturen werden gerundet. Die ältesten Zähne an der Vorderspitze der Radula sind so stark mineralisiert, daß sie im Bereich des Mesoconus offensichtlich sehr spröde sind, wie die zahlreichen Bruchflächen zeigen. Einzelne Zähne brechen ganz heraus.

Bei einem Exemplar von *maltzani* wurde eine Störreihe festgestellt. Bedingt durch eine Schädigung der sezernierenden Odontoblastengruppe, sind in einer rechts gelegenen Längsreihe von Lateralzähnen abnorm geformte Zähne angeordnet. Diese Reihe abweichend gestalteter Zähne ist bereits lichtmikroskopisch erkennbar. Im REM zeigen die Zähne zwei kräftige Hauptspitzen, deren Längsachsen divergieren (Abb. 6).

Neben den oben geschilderten Übereinstimmungen im Aufbau der Radula und der Zähne beider *Maltzanella*-Arten gibt es eine Reihe von Unterschieden, die in Tabelle 1 gegenübergestellt sind.

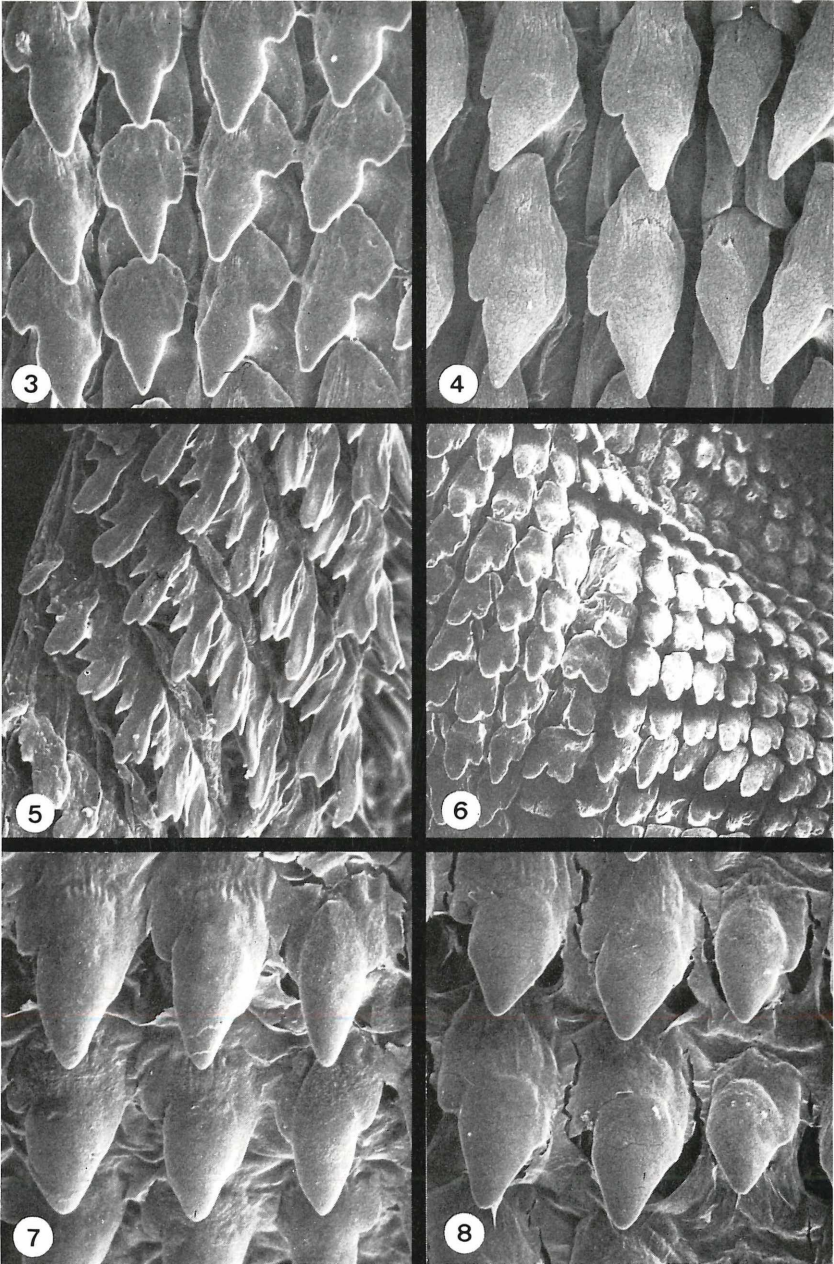
Diskussion.

Die Form des Kiefers entspricht dem odontognathen Typ, der für alle Helicidae charakteristisch ist. SIMROTH & HOFFMANN (1928: 294) zitieren die Originalbeschreibung von MOERCH: „maxilla costata, acie dentata“ Wie die REM-Aufnahme zeigt (Abb. 1, 2), sind die „Zähne“ nichts anderes als die

Tabelle 1. Vergleich der Radula-Zähne von *Helix dickhauti* und *H. maltzani*
 (* Länge des Zahnes in der Mittellachse ; Breite des Zahnes in Höhe der Nebenspitzen).

	<i>Helix dickhauti</i>	<i>Helix maltzani</i>
A. jüngste Zähne		
1. Zentralzähne	mit deutlichen Nebenspitzen (Abb. 3) anterobasal deutliche laterale Gruben Basalplatte mit longitudinaler, stark eingetiefter Grube mit geschweiften Rändern Zähne breiter * ; Länge : Breite = 2:2 Ectoconus durch weite Bucht vom Mesoconus abgesetzt Ectoconus zugespitzt Länge : Breite = 1:4 Zahnschmelzen lappig verbreitert	keine Nebenspitzen, nur schwach geschultert (Abb. 4) keine Gruben Grube schmal, mit nahezu parallel verlaufenden Rändern Zähne schlanker ; Länge : Breite = 2:7 Ectoconus durch enge Bucht vom Mesoconus abgesetzt Ectoconus stumpf Länge : Breite = 2:4 stärker zugespitzt
2. Lateralzähne		
3. Marginalzähne		
B. mittlere Zähne		
1. Zentralzähne	Mesoconus länger (ca. 95 µm) und spitzer anterobasale, wenig deutliche Gruben (Abb. 7) spitzer (Spitzenwinkel bis maximal 60°)	Mesoconus kürzer (ca. 77 µm) und stumpfer keine Gruben (Abb. 8) stumpfer (Spitzenwinkel über 60°)
2. Lateralzähne	Zahn mit Mesoconus und Ectoconus (Abb. 9), Endoconus wenig ausgeprägt Zahn länger als breit	Zahn mit mehreren Spitzen, von denen eine oder zwei dominieren (Abb. 10) Zahn breiter als lang
3. Marginalzähne		
C. älteste Zähne		
1. Zentralzähne	deutliche Nebenspitzen beiderseits (Abb. 11) anterobasale Grübchen oft sichtbar (Abb. 13) — —	keine Nebenspitzen, nur geschultert (Abb. 12, 14) keine Grübchen — —
2. Lateralzähne	Zahn länger als breit (Abb. 15) Mesoconus gerundet, Nebenspitzen im allgemeinen zugespitzt	Zahn breiter als lang (Abb. 16) mehrere stumpfe Spitzen, von denen eine oder zwei dominieren
3. Marginalzähne		

vorspringenden Enden der Rippen des Kiefers. Im Falle der hier untersuchten *Maltzanella*-Arten sind die spezifischen Unterschiede in der Größe des Kiefers und der Anzahl seiner Rippen ausreichend groß, um die Arten trennen zu



können. Die vorhandenen individuellen Unterschiede sind geringer als die artgebundenen Differenzen. Das gilt auch für die Radula. Eigene, bisher unveröffentlichte Untersuchungen an zahlreichen Prosobranchia und Pulmonata haben ergeben, daß man mit 5 Individuen die intraspezifische Variabilität so ausreichend erfaßt, daß die spezifischen Merkmale sicher erkennbar sind. Nicht immer wird soviel Material verfügbar sein. Man wird dann — wie im vorliegenden Falle der *H. dickhauti* (3 Weichkörper) — die Merkmale um so kritischer prüfen, um die Gemeinsamkeiten festzustellen.

Aus der Gattung *Helix* liegen bisher nur Radula-Beschreibungen für *H. pomatia* vor. Für die Weinbergschnecke geben MEISENHEIMER (1912) 170, WAGNER (1966) 176 und RUNHAM (1963) etwa 190 Querreihen an mit resp. 140-150, 139 und 129 Zähnen pro Querreihe. Da bei den für die beiden *Maltzanella*-Arten angeführten 210 Querreihen die jüngsten (etwa 10) im REM, jedoch nicht im Lichtmikroskop sichtbaren Querreihen mitgezählt sind, ergibt sich insgesamt von der Zahnzahl her kein signifikanter Unterschied. Auch bei *H. pomatia* ist an den Lateralzähnen nach WAGNER nur der Ectoconus ausgebildet. Die Tendenz zur Ausbildung unicuspider Zähne, wie sie von SOLEM (1974) für eine Reihe von terrestrischen Gastropoden angegeben wird, ist also bei allen drei *Helix*-Spezies erkennbar. Eine auffällige Ausnahme bilden die Marginalzähne mit ihren zum Teil wesentlich verbreiterten Platten und zahlreicheren Spitzen. Während die Zentral- und Lateralzähne sehr einheitlich ausgebildet sind, ist die Formenmannigfaltigkeit der Marginalzähne überraschend. JUNGBLUTH & PORSTENDÖRFER (1975) machten bei *Bythinella* ähnliche Beobachtungen. Die *Helix*-Radula ist als Schabeblattradula (ANKEL 1938, EIGENBRODT 1941) aufzufassen. Bei der Schabebewegung und dem „Löffelbiß“ im Sinne von ANKEL werden vor allem die Lateralzähne beansprucht. Die größere Variabilität im Bereich der Marginalia ist möglicherweise auf die geringere funktionelle Beanspruchung und damit verbunden auf den geringeren Selektionsdruck zurückzuführen.

KERTH & KRAUSE (1969) und KERTH (1973, 1976) haben bei *Limax flavus* nachgewiesen, daß die Radula von Odontoblasten-Gruppen im Hinterende der Radulascheide gebildet wird. Die Zahnform wird dabei vom apicalen Flächenprofil und der Sekret-Ausschüttung der Odontoblasten bestimmt. Das Unterepithel der Radulascheide übernimmt den kontinuierlichen, mundwärts gerichteten Transport. Die Odontoblasten sind permanent, also über Ruheperioden hinweg, vorhanden. Störungen in der Zahnausbildung setzen sich daher in der Längsreihe fort. Das ist auch bei *H. maltzani* der Fall (Abb. 6), so daß die grundlegenden Bildungsvorgänge zumindest bei den Pulmonata übereinstimmen



Abb. 3, 5, 7. Radula von *Helix dickhauti*.

- 3) Hinterende mit den jüngsten Zentral- und Lateralzähnen, $\times 210$;
- 5) Hinterende mit den jüngsten Marginalzähnen, $\times 250$;
- 7) Zentral- und Lateralzähne in der Radula-Mitte, $\times 250$.

Abb. 4, 6, 8. Radula von *Helix maltzani*.

- 4) Hinterende mit den jüngsten Zentral- und Lateralzähnen, $\times 250$;
- 6) Störreihe zwischen den rechten Lateralzähnen, $\times 85$;
- 8) Zentral- und Lateralzähne in der Radula-Mitte, $\times 250$.

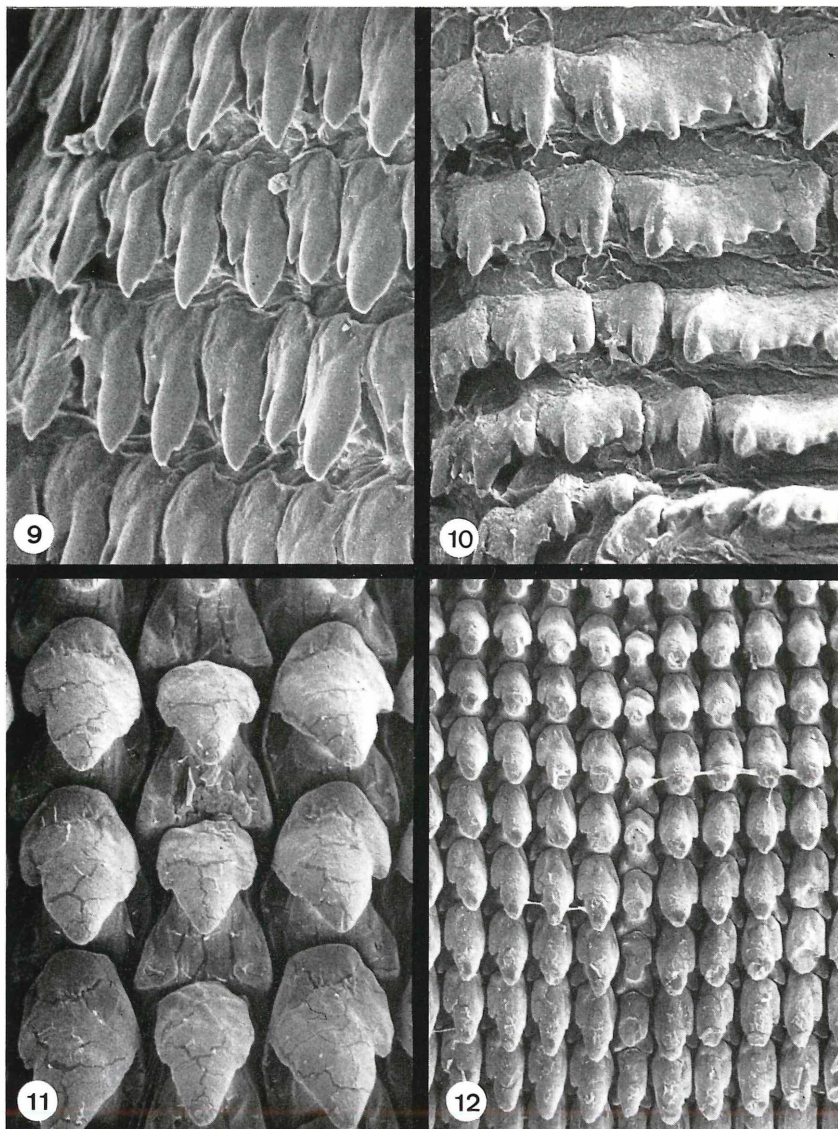


Abb. 9, 11. Radula von *Helix dickhauti*.

9) Linke Marginalzähne in der Radula-Mitte, $\times 240$;

11) Älteste Zentral- und Lateralzähne der Radula-Spitze, $\times 240$.

Abb. 10, 12. Radula von *Helix maltzani*.

10) Linke Marginalzähne in der Radula-Mitte, $\times 240$;

12) Älteste Zentral- und Lateralzähne am Radula-Vorderende, $\times 85$.

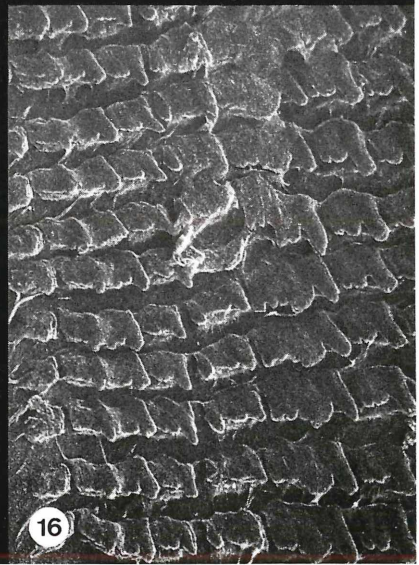
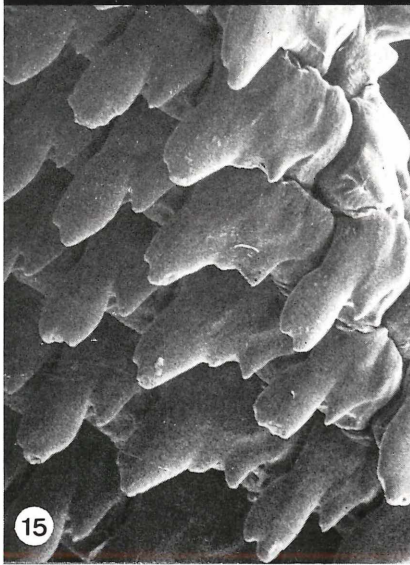
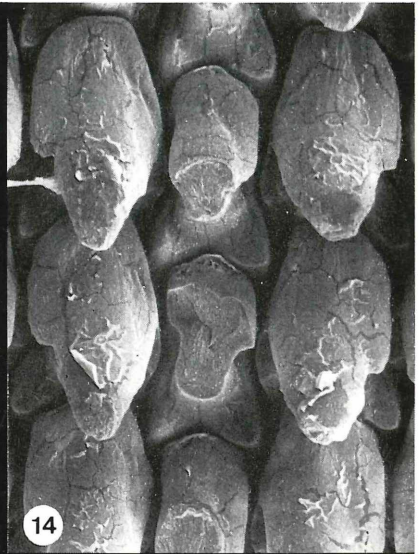
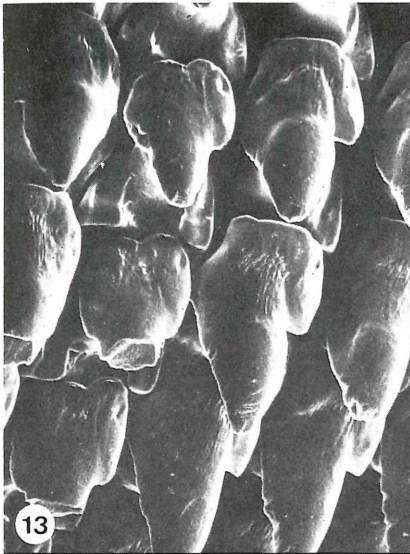


Abb. 13, 15. Radula von *Helix dickhauti*.

13) Älteste Zentralzähne mit Bruchflächen und Lateralzähne am Radula-Vorderende, $\times 240$;

15) Rechte Marginalzähne am Radula-Vorderende, $\times 250$.

Abb. 14, 16. Radula von *Helix maltzani*.

14) Älteste Zentral- und Lateralzähne mit Abnutzungserscheinungen am Radula-Vorderende, $\times 250$;

16) Linke Marginalzähne am Radula-Vorderende, $\times 215$.

dürften. Entsprechende Störungen werden von SIMROTH & HOFFMANN bei *H. pomatia* beschrieben. Die von ihnen erwähnten „interpolierten Riesenplatten“ sind wahrscheinlich — wie auch im vorliegenden Falle der *H. maltzani* — durch Verschmelzung zweier benachbarter Odontoblasten-Gruppen entstanden.

Es fällt auf, daß die jüngstgebildeten Marginalzähne (Abb. 5) sich mit ihrer tricuspiden, „lappigen“ Form erheblich von den Marginalzähnen in der Radulamitte unterscheiden, bei denen der Endoconus wesentlich kleiner, der Mesoconus spitzer geworden ist (Abb. 9). Das dorsale (und laterale?) Epithel des Radulasackes trägt also nicht nur zur Verstärkung der Zähne, sondern auch zur Formveränderung bei. Dadurch sind die, auch aus der tabellarischen Zusammenstellung hervorgehenden Unterschiede in der Zahnausbildung der Radula-Areale bedingt: die spezifischen Eigenheiten sind am klarsten bei den jüngeren Zentral- und Lateralzähnen ausgeprägt. Weiter nach vorn, also mit zunehmendem Alter der Zähne, werden die Charakteristika undeutlicher — zunächst durch die fortschreitende Verstärkung und später durch die Abnutzung. Diese Abnutzungserscheinungen sind auch von anderen Arten bekannt (RÜCKER 1883, RUNHAM & THORNTON 1967, SOLEM 1974, WIEGMANN 1876). Für die Analyse artbedingter Unterschiede sind also bevorzugt die jüngeren Zentral- und Lateralzähne zu benutzen. Am besten geeignet ist bei den untersuchten Arten ein Areal, das etwa an der Grenze zwischen erstem und zweitem Drittel (von der Bildungszone an gerechnet) der Radula-Längsachse liegt.

Während also „synchrone“ Unterschiede in den Zahnformen sowohl in der longitudinalen wie in der transversalen Radula-Achse ausgeprägt sind, läßt sich über die „allochronen“ Veränderungen anhand der vorliegenden, adulten Tiere nichts aussagen. Solche Veränderungen im Verlaufe der Ontogenese sind schon von WIEGMANN für *H. pomatia* und von STERKI (1893) für andere Landschnecken beschrieben worden. RICHTER (1961) machte übereinstimmende Beobachtungen an den Atlantidae. BERTSCH (1976) stellte fest, daß angebliche intraspezifische Variationen bei *Discodoris*-Arten (Opisthobranchia) ebenfalls ontogenetisch bedingt sind. Es ist also auch für die *Maltzanella*-Arten zu erwarten, daß die Zahnformen sich während der Individualentwicklung ändern.

Seit TROSCHEL (1856) versucht hat, „das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification“ zu verwenden, hat es Meinungsverschiedenheiten über den diagnostischen Wert der Radula gegeben. Für die Prosobranchia haben mehrere Autoren artbedingte Unterschiede beschrieben. Die Unsicherheiten und unterschiedlichen Ergebnisse sind zu einem großen Teil auf die unzureichenden technischen Möglichkeiten zurückzuführen, die älteren Autoren zur Verfügung standen. So hat KRULL (1935: 414) im Anschluß an die Untersuchung der Radulae einiger Prosobranchia (darunter *Bythinella*) geschrieben: „Die Radula gibt hier ein deutliches Bild der verwandtschaftlichen Beziehungen, übereinstimmend mit dem anderer Organe, ist aber für die Unterscheidung naheverwandter Arten nur beschränkt brauchbar.“ JUNGBLUTH & PORSTENDÖRFER stellen nach rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen an *Bythinella*-Arten zwar gewisse Unterschiede fest, wollen jedoch die taxonomische Wertigkeit dieser Unterschiede nicht abschließend beurteilen. RICHTER (1961) kommt, ebenfalls nach REM-Aufnahmen, zu dem Ergebnis, „daß die Radula der Atlantiden eine Unterscheidung der Arten mit großer Sicherheit gestattet“ (vgl. auch RICHTER 1976a, b).

Für die Pulmonata war man sich bisher einig — und so geben es auch neuere Lehrbücher wieder (FRANC 1968, GÖTTING 1974, HYMAN 1967), —, daß die Radula wegen der großen Gleichförmigkeit ihrer Zähne keinen artdiagnostischen Wert hätte. Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß zwischen zwei Pulmonaten-Spezies, die so eng verwandt sind, daß wir sie einer Untergattung zurechnen, Unterschiede bestehen. Diese Unterschiede sind zwar geringfügig, aber doch ausreichend, um die beiden Arten auseinanderhalten zu können. Die differentiellen Merkmale wurden erst bei REM-Untersuchung sichtbar, wobei sich die im Vergleich zur Lichtmikroskopie größere Tiefenschärfe vorteilhaft bemerkbar macht.

Künftige Untersuchungen werden zeigen, ob die hier für zwei *Maltzanella*-Arten gemachte Aussage allgemeinere Gültigkeit hat. Es ist zu erwarten, daß auch bei anderen Pulmonata der Radula ein artdiagnostischer Wert zukommt.

Zusammenfassung.

Die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung an *Helix (Maltzanella) maltzani* und *H. (M.) dickhauti* deckt artcharakteristische Merkmale der Kiefer auf. Sie ergibt auch für die Radula zwar geringfügige, aber deutliche spezifische Unterschiede. Die beiden Arten zeigen die bei vielen terrestrischen Gastropoda ausgeprägte Tendenz zur Bildung unicuspider Zähne. Die Formen der Zähne unterscheiden sich sowohl in longitudinaler wie in transversaler Richtung. Zentral- und Lateralzähne sind sehr einheitlich ausgebildet, während die Marginalzähne stärker variieren. Um intraspezifische Unterschiede zu erfassen, sollten die Radulae von mindestens 5 Individuen untersucht und einander entsprechende Radula-Areale verglichen werden. Aus den Befunden wird geschlossen, daß auch der Radula der Pulmonata ein artdiagnostischer Wert zukommt.

Summary

The jaws and radulae of *Helix dickhauti* and *H. maltzani* investigated by scanning electron microscopy have little, but significant differences. Like other species of terrestrial gastropods, the two *Helix* species reveal the general tendency towards becoming unicuspid. The median and lateral teeth are very uniform, while the marginal teeth demonstrate more variability. For a comprehensive inspection of intraspecific variations it is necessary to consider at least 5 specimens of each species. Furthermore, radular areas of the same position are only comparable. Considering these points, the jaws and the radulae of *Helix dickhauti* and *H. maltzani* are of species-diagnostic value.

Schriften.

- ANKEL, W. E. (1938): Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. — Verh. dtsh. zool. Ges. (Gießen), Zool. Anz., Suppl. 11: 223-295.
- BERTSCH, H. (1976): Intraspecific and ontogenetic radular variation in opisthobranch systematics. — System. Zool. (Lawrence), 25: 117-122.
- EIGENBRODT, H. (1941): Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 37: 735-791.

- FRANC, A. (1968): Sous-classe des Pulmonés (Pulmonata CUVIER 1817). In: GRASSÉ, P.-P., Traité de Zoologie, 5, III. 1083 S., Paris (Masson & Cie.).
- GÖTTING, K.-J. (1974): Malakozoologie. Grundriß der Weichtierkunde. — Stuttgart (G. Fischer), 320 S.
- HYMAN, L. H. (1967): The Invertebrates, 6, Mollusca I. New York (McGraw-Hill Book Co.), 792 S.
- JUNGBLUTH, J. H. & PORSTENDÖRFER, J. (1975): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur Morphologie der Radula mitteleuropäischer *Bythinella*-Arten (Mollusca: Prosobranchia). — Z. Morph. Tiere, 80: 247-259.
- KERTH, K. (1973): Radulaersatz und Zellproliferation in der röntgenbestrahlten Radula-scheide der Nacktschnecke *Limax flavus* L. Ergebnisse zur Arbeitsteilung der Scheidengewebe. — Wilh. Roux' Arch., 172: 317-348.
- — — (1976): Licht- und elektronenoptische Befunde zum Radulatransport bei der Lungenschnecke *Limax flavus* L. (Gastropoda, Stylommatophora). — Zoomorphol., 83: 271-281.
- KERTH, K. & KRAUSE, G. (1969): Untersuchungen mittels Röntgenbestrahlung über den Radula-Ersatz der Nacktschnecke *Limax flavus* L. — Wilh. Roux' Arch., 164: 48-82.
- KRULL, H. (1935): Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jb. (Anat.), 60: 399-464.
- MEISENHEIMER, J. (1912): Die Weinbergschnecke *Helix pomatia* L. — Leipzig (Klinkhardt), 140 S.
- RICHTER, G. (1961): Die Radula der Atlantiden (Heteropoda, Prosobranchia) und ihre Bedeutung für die Systematik und Evolution der Familie. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 50: 163-238.
- — — (1976a): Zur Frage der Verwandtschaftsbeziehungen von Limacinidae und Cavolinidae (Pteropoda: Thecosomata). — Arch. Moll., 107: 137-144.
- — — (1976b): *Creseis chierchiae* BOAS, eigene Art oder Jugendstadium von *Hyalocylis striata* (RANG)? — Arch. Moll., 107: 145-148.
- RÜCKER, A. (1883): Ueber die Bildung der Radula bei *Helix pomatia*. — Ber. oberhess. Ges. Natur- und Heilkunde, 22: 209-229.
- RUNHAM, N. W. (1963): The histochemistry of the radulas of *Acanthochitona communis*, *Lymnaea stagnalis*, *Helix pomatia*, *Scaphander lignarius* and *Archidoris pseudoargus*. — Ann. Histochim., 8: 433-442.
- — — (1969): The use of the scanning electron microscope in the study of the gastropod radula: the radulae of *Agriolimax reticulatus* and *Nucella lapillus*. — Malacol., 9: 179-185.
- RUNHAM, N. W. & THORNTON, P. R. (1967): Mechanical wear of the gastropod radula: a scanning electron microscope study. — J. Zool. (London), 153: 445-452.
- SCHÜTT, H. (1976): Über die *Helix*-Untergattung *Maltzanella* HESSE 1917. — Arch. Moll., 107: 63-71.
- SIMROTH, H. & HOFFMANN, H. (1928): Pulmonata. — In: Bronns Kl. Ordn. Tierreich, 3 (II, 2). Leipzig (Akad. Verl. ges.), 1348 S.
- SOLEM, A. (1972): Malacological applications of scanning electron microscopy. II. Radular structure and functioning. — Veliger, 14: 327-336.
- — — (1973): Scanning electron microscope studies of land snail radulae. — Bull. amer. malacol. Union 1973: 43.
- — — (1974): The Shell Makers. — New York (Wiley & Sons), 289 S.

- STERKI, V. (1893): Growth changes in the radula in land molluscs. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 1893: 388-400.
- TROSCHER, F. H. (1856): Das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. — Berlin (Nicolaische Verl.buchhandl.), Bd. I, 252 S.
- WAGNER, H. (1966): Radula und Radulatypes der Gastropoda unter besonderer Berücksichtigung einiger einheimischer Arten. — Hercynia, 3: 184-205.
- WIEGMANN, F. (1876): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Reibplatte und des Kiefers bei den Landschnecken. — Jb. dtsh. malakozool. Ges., 3: 193-235.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. K. J. GÖTTING, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie, Stephanstraße 24, D-6300 Lahn-Gießen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [108](#)

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

Artikel/Article: [Radula und Kiefer der Pulmonata als artdiagnostische Merkmale dargestellt am Beispiel zweier Helix \(Maltzanella\)-Arten. 163-175](#)