

# Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken.

## I. Limacoidea und Zonitoidea (Gastropoda: Pulmonata)<sup>1)</sup>

Von

JÜRGEN H. JUNGBLUTH, ILJA M. LIKHAREV & ANDRZEJ WIKTOR.

Mit Tafel 1-5 und 1 Abbildung.

### A. Einleitung

Die Mehrzahl der Weichtiere weist als typische Vorderdarmspezialisierung eine Reibe- oder Raspelzunge — die Radula — am Anfang des Verdauungstraktes auf. Diese liegt im Schlundkopf und steht im Dienst der Nahrungsaufnahme. Bei den herbivoren Arten dient sie der Nahrungszerkleinerung, bei den carnivoren dem Ergreifen und Hineinziehen der lebenden Beute in den Schlund. Bei den Gastropoden liegt die Radula im Schlundkopf als Band über einem knorpelartigen Gebilde, dem Radulapolster, Radulaknorpel oder Odontophor. Dieser verfügt über ein kompliziertes Muskelsystem, das, zusammen mit der Schlundmuskulatur, die Bewegung des Odontophors bewirkt.

Die Radula besteht aus einer hornigen Basalmembran, die auf der Oberseite des Odontophors aufliegt und den darauf angehefteten Zähnen. Jeder Zahn besteht aus einer Basalplatte (Ba, s. Abbildung 1), die unmittelbar auf der Basalmembran aufliegt und aus der Zahnplatte/Zahnkörper (Zk), die nach oben und hinten gewölbt ist. Am freien Ende befindet sich die Zahnkrone (Zkr) mit einem wechselnden Dentikelbesatz (Me, En, Ec).

Die Zähne sind auf der Basalmembran in regelmäßigen Quer- und Längsreihen angeordnet. Da sich die Zähne bei der Nahrungsaufnahme fortlaufend abnutzen, erfolgt eine kontinuierliche Neubildung in der sog. Radulatasche, die im hinteren Teil des Schlundkopfes liegt.

Innerhalb einer gewissen Variationsbreite zeigen die Zähne einer Längsreihe gleiche Form und Größe, Unterschiede sind lediglich durch den Abnutzungsgrad bedingt. Demgegenüber lassen sich innerhalb einer Querreihe deutlich von einander unterscheidbare Zahnformen erkennen. Gewöhnlich werden hier drei Haupttypen unterschieden: ein Centralzahn (C), mehrere Lateral- (L) und Marginalzähne (M).

Die bedeutendsten Unterschiede im Aufbau der Radula lassen sich bei den Prosobranchiern finden, was bei dieser Gruppe wiederholt zur Aufstellung von Radula-Typen geführt hat, die auch für die Art-Diagnose und Klassifizierung

<sup>1)</sup> mit Unterstützung der DFG.

herangezogen wurden (TROSCHEL 1856-1895, GÖTTING 1974 u. a.). Demgegenüber zeichnet sich die Radula der Pulmonaten und auch der Opisthobranchier durch eine größere Einheitlichkeit im Aufbau und in der Anordnung der Zähne aus. Hier gehen die genannten Hauptzahnarten innerhalb einer Querreihe von der Mitte nach außen hin oft  $\pm$  fließend ineinander über. Weiter unterscheidet sich die Radula hier gegenüber den Prosobranchiern durch eine größere Anzahl von Zähnen je Querreihe, die zudem meist kleiner und im Lichtmikroskop oft nur schwer erkennbar sind. Hieraus resultiert auch die oft vertretene Auffassung, daß die Radula bei den Pulmonata für die Klassifizierung und Diagnostik ungeeignet sei (FRANC 1968, GÖTTING 1974, HYMAN 1967 u. a.).

Nichtsdestoweniger haben bereits im vorigen Jahrhundert verschiedene Autoren (GRAY 1855) darauf hingewiesen, daß sich hier einige Gruppen mit bestimmten Radulatypen unterscheiden lassen. So hat auch TAYLOR (1894-1900) bei seinen Beschreibungen der Radulae verschiedener Pulmonata den Versuch gemacht, hier Radulatypen zu unterscheiden. Bei den Stylommatophora hat er folgende Typen beschrieben: *Pycnoglossa* (bei den Helicidae), *Dichoglossa* (bei den Zonitidae und Limacidae) und *Beloglossa* (bei den Testacellidae).

Die Typologie von TAYLOR fand jedoch bei den Bearbeitern des Systems der Pulmonata keinen Anklang und geriet in Vergessenheit, obwohl es auch später nicht an Versuchen gefehlt hat, die Radula als Klassifikationsmerkmal zu verwenden. PILSBRY (1896) legte seinem System der Stylommatophora hauptsächlich charakteristische Merkmale des Aufbaues von Niere und Fuß zugrunde, benutzte aber auch Radulakriterien für die Charakteristik einzelner Gruppen. Hier maß er insbesondere der Form der Marginalzähne Bedeutung für die Charakteristik solch nah verwandter Überfamilien (aus damaliger Sicht) wie z. B. den Limacoidea (= Zonitoidea) und den Arionoidea (= Endodontidea) zu.

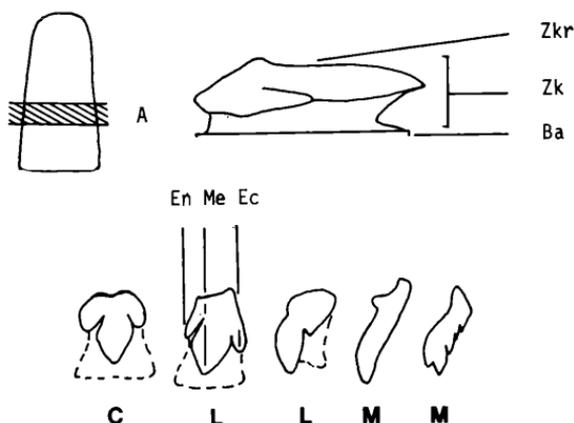


Abb. 1. Radula und Zahnaufbau. — A = zur Untersuchung herangezogener Radula-ausschnitt; Zkr = Zahnkrone, Zk = Zahnkörper, Ba = Basalmembran; die Zähne der halben Querreihe einer Radula schematisch dargestellt: C = Centralzahn, L = Lateralzahn, mit Conenbezeichnung: En = Endoconus, Me = Mesoconus, Ec = Ectoconus; M = Marginalzahn, sowohl unidenticulär als auch polydenticulär ausgebildet.

In den meisten Untersuchungen, die sich mit der Pulmonaten-Radula beschäftigen, begnügen sich die Autoren mit der Beschreibung und Abbildung der drei Hauptzahn-Typen einer Querreihe, wobei das Schwergewicht auf die Form des Zahnes (der Zahnplatte) gelegt wird. In der Regel dienen diese Angaben als zusätzliche Charakteristik der einen oder anderen Art. Die Zahl der Versuche, Radulamerkmale für die Charakteristik der Taxa höherer Ordnung heranzuziehen, blieb demgegenüber vergleichsweise gering. So legte beispielsweise WAGNER (1919, 1920) seinem System der Clausiliidae neben Merkmalen von Gehäuse und Genitaltrakt auch Charakteristika der Radula zugrunde. Später konnten LIKHAREV (1962) und NORDSIECK (1978) jedoch zeigen, daß die beiden Radulatyphen, denen WAGNER im Bereich der Gattungen einer Unterfamilie der Clausiliidae taxonomische Bedeutung einzuräumen gedachte, auch außerhalb dieser Familie auftreten und in Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Nahrung ausgebildet werden. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt GITTENBERGER (1973) bei seinen Radula-Untersuchungen innerhalb der Chondrininae. Andererseits kam SOLEM (1973) anhand von Radula-Untersuchungen an Vertretern von fünf Familien (Charopidae, Endodontidae, Enidae, Partulidae und Camaenidae) zu dem Schluß, daß der Bau der Radula konvergente Merkmale, bedingt durch ein ähnliches Nahrungsspektrum, aufweist.

Die Verwendung der Radulamerkmale für eine Klassifikation der Pulmonata wird zudem noch durch eine alters-, individual- und interpopulationsbedingte Variation kompliziert. WALDÉN (1962) hat am Beispiel von *Lehmannia valentiana* (FÉRUSAC) gezeigt, daß während der Postembryogenese und bis zum Eintreten der Geschlechtsreife die Anzahl der Radulazähne innerhalb der Quer- und auch der Längsreihen variiert und, daß sich darüber hinaus auch noch die allgemeine Form der Zähne ändert.

Die vorgelegten Ergebnisse basieren auf der vergleichend-morphologischen Analyse des Radulabaues von Vertretern aus acht palaearktischen Nacktschneckenfamilien, wobei alle derzeitig bekannten Gattungen und Untergattungen berücksichtigt wurden. Neben der vergleichenden Beschreibung werden besondere Merkmale, die für eine Systematik zu berücksichtigen sind, hervorgehoben. In der systematischen Reihung wird der neuen Klassifizierung der Nacktschnecken von LIKHAREV & WIKTOR (1980) gefolgt.

## B Material und Methode.

Die Untersuchungen umfassen folgende Arten aus fünf palaearktischen Familien:

### Limacoidea.

#### Agriolimacidae.

1. *Deroceras (Deroceras) laeve* (MÜLLER 1774).  
Hessen, Heuberg bei Eschwege; 05. 1974, leg. G. LEHMANN, det. J. H. JUNGBLUTH.
2. *Deroceras (Deroceras) sturanyi* (SIMROTH 1894).  
Bayern, München, Konrad-Peuttinger-Straße 4; 10. 1973, leg. et det. G. FALKNER.
3. *Deroceras (Agriolimax) reticulatum* (MÜLLER 1774).  
Hessen, Neckarsteinach, Neckartal; 10. 1978, leg. et det. J. H. JUNGBLUTH.

4. *Deroceras (Agriolimax) agreste* (LINNAEUS 1758).  
Hessen, Kohlwald im Vogelsberg; 08. 1969, leg. et det. J. H. JUNGBLUTH.
5. *Deroceras (Plathystimulus) subagreste* (SIMROTH 1892).  
Nord-Kaukasus, Russkaja Gora bei Stawropol; 20. 04. 1964, leg. Z. REZNIK, det. I. LIKHAREV.
6. *Deroceras (Plathystimulus) rodnae* GROSS & LUPU 1965.  
Schweiz, Lindenthal ob Boll; V. 1971, leg. et det. M. WÜTHRICH.
7. *Deroceras (Liolytopelte) caucasicum* (SIMROTH 1901).  
Süd-Ost Kasachstan, bei Alma-Ata; 26. 10. 1976, leg. et det. I. LIKHAREV.
8. *Kryniceillus melanocephalus* KALENICZENKO 1851.  
Grusien, am Weg zwischen Bakuriani und Borschomi; 09. 1962, leg. et det. I. LIKHAREV.
9. *Lytopenelte maculata* (KOCH & HEYNEMANN 1874).  
Tadschikistan, Duschanbe; leg. W. SHADIN, det. I. LIKHAREV.
10. *Megalopelte simrothi* LINDHOLM 1914.  
Transcaucasien, Adsharien, Zelenyi Mys bei Batumi; 02.-03. 09. 1968, leg. et det. A. RIEDEL.
11. *Mesolimax brauni* POLLONERA 1888.  
Griechenland, Insel Rhodos, Sianna; unter Steinen; 05. 12. 1971, leg. W. H. NEUTEBOOM, det. A. WIKTOR.

#### Boettgerillidae.

12. *Boettgerilla pallens* SIMROTH 1912.  
Hessen, Brasselsberg in Kassel; 09. 1972, leg. P. SUBAI, det. J. H. JUNGBLUTH.

#### Limacidae.

##### Eumilacinae.

13. *Metalimax varius* (O. BOETTGER 1884).  
Westlicher Kaukasus; leg. ?, det. I. LIKHAREV.
14. *Eumilax brandti* (MARTENS 1880).  
Grusien; leg. ?, det. I. LIKHAREV.
15. *Eumilax intermittens* (O. BOETTGER 1883).  
Kaukasus, Abchasia, bei Tkwardscheli (Laubwald); 02. 09. 1973, leg. J. SCHAPIRO, det. I. LIKHAREV.

##### Bielziinae.

16. *Bielzia coerulans* (M. BIELZ 1851).  
Polen, Krempana b. Jaslo, B. Niedźwiedzia; 05. 1967, leg. et det. A. WIKTOR.

##### Limacinae.

17. *Turkomilax (Turkomilax) nanus* (SIMROTH 1901).  
Kirgizien SSR, Ferghana-Gebirge, Dorf Kizy-Ungur, 11. 06. 1961, leg. BABADZANOV, det. I. LIKHAREV.
18. *Turkomilax (Michaelisia) natalianus* (MICHAELIS 1892).  
Ost-Kasachstan, Dsungar-Gebirge, am Fluß Terekty; 08. 1936, leg. SCHNITNIKOV, det. I. LIKHAREV.
19. *Turkomilax (Taulimax) turkestanus* (SIMROTH 1898).  
Tian-Schan, Zailyski-Alatau-Gebirge, bei Alma-Ata, ca. 2500 m NN; 15. 08. 1972, leg. UVALIEVA, det. I. LIKHAREV.

20. *Gigantomilax (Gigantomilax) lederi* (O. BOETTGER 1883).  
Grusien, bei Borschomi; 05. 10. 1910, leg. MLOKOSIEWICZ, det. I. LIKHAREV.
21. *Gigantomilax (Vitrinoides) monticola armeniacus* (SIMROTH 1886).  
Azerbaidshan, bei Schuscha; 07. 1969, leg. G. ALIEV, det. I. LIKHAREV.
22. *Gigantomilax (Monochroma) lenkoranus* SIMROTH 1912.  
Ost-Azerbaidshan, Isti-su, 02. 08. 1964, leg. DAREVSKI, det. I. LIKHAREV.
23. *Caspilimax keyserlingi* (MARTENS 1880).  
Nord-Iran, Fluß Kara-su, Molla-kara; 16. 07. 1914, leg. A. KIRITSCHENKO, det. I. LIKHAREV.
24. *Caucasolimax caucasicus* (SIMROTH 1898).  
Zentral-Kaukasus, Pass Krestovyi; 18. 07. 1949, leg. Z. KALITINA, det. I. LIKHAREV.
25. *Malacolimax tenellus* (MÜLLER 1774).  
Hessen, Bilsteinklippen/Habichtswald b. Kassel; 24. 09. 1972; leg. P. SUBAI, det. J. H. JUNGBLUTH.
26. *Limax (Limax) maximus* LINNAEUS 1758.  
Hessen, Gießen/Stadtgebiet; VI. 1973, leg. G. RIETSCHEL, det. J. H. JUNGBLUTH.
27. *Limax (Limax) cinereoniger* WOLF 1803.  
Hessen, Hohes Gras b. Kassel; 10. 1972, leg. P. SUBAI, det. J. H. JUNGBLUTH.
28. *Limax (Limacus) flavus* LINNAEUS 1758.  
Baden-Württemberg, Laborzucht des Zoologischen Institutes Heidelberg I; leg. K. KERTH, Weiterzucht et det. J. H. JUNGBLUTH.
29. *Limax (Limacus) maculatus* (KALENICZENKO 1851), (syn. *Limax grossui* LUPU 1970).  
Kaukasus, Daghestan; leg. D. RUCHLADEV, det. I. LIKHAREV.
30. *Lehmannia marginata* (MÜLLER 1774).  
Hessen, Bilsteinklippen/Habichtswald b. Kassel; 09. 1972, leg. P. SUBAI, det. J. H. JUNGBLUTH.
31. *Lehmannia nyctelia* (BOURGUIGNAT 1861).  
Bulgarien, Rila-Gebirge b. Skakvica, 1700-1900 m NN; 02. 07. 1969, leg. et det. A. WIKTOR.
32. *Lehmannia rupicola* (LESSONA & POLLONERA 1884).  
Hessen, Hoherodskopf im Vogelsberg; 08. 1969, leg. J. H. JUNGBLUTH, det. L. FORCART, G. SCHMID.

## Zonitoidea.

### Parmacellidae.

33. *Parmacella ibera* EICHWALD 1841.  
Kaukasus, Sotschi, im Park; 05. 05. 1964, leg. DMITRIEVA, det. I. LIKHAREV.
34. *Candaharia rutellum* (HUTTON 1849).  
Tadschikistan, Dorf Schahristan bei Leninabad; leg. MUKCHITDINOV, det. I. LIKHAREV.

### Milacidae.

35. *Milax (Milax) nigricans* (SCHULTZ 1836).  
Mallorca, Manacor; 01. 03. 1968, leg. L. GASULL, det. C. O. VAN REGTEREN ALTENA.
36. *Milax (Milax) gagates* (DRAPARNAUD 1801).  
Nordrhein-Westfalen, Köln-Holweide; 08. 08. 1978, leg. et det. P. SCHNELL.
37. *Tandonia rustica* (MILLET 1843).  
Hessen, Kratzenberg in Kassel; 05. 1973, leg. P. SUBAI, det. J. H. JUNGBLUTH.
38. *Tandonia budapestensis* (HAZAY 1881).  
Baden-Württemberg, Ludwigsburg; 09. 1975, leg. et det. G. SCHMID.

Das in 70%igem Aethanol fixierte Material wurde in 5%iger Kalilauge kalt über mehrere Tage oder kurz erhitzt mazeriert (s. JUNGBLUTH & PORSTENDÖRFER 1975). Anschließend wurden die Radulae in destilliertem Wasser ausgewaschen und in 70%iges Aethanol überführt. Die Montierung auf dem Objektträger für die REM-Untersuchung erfolgte mit Hilfe einer zweiseitig-selbstklebenden fotokett-Unterlage. Hierbei wurden die Radulae in Alkohol auf den Träger aufgebracht und unter dem Stereomikroskop orientiert, während die Klebwirkung des fotoketts mit der Verdunstung des Alkohols einsetzte. Große Radulae wurden in der Mitte quer geteilt, so daß beide Hälften besser zu montieren waren.

Bei der Präparation und der Montage treten zwei Schwierigkeiten auf, die teilweise erst bei der Betrachtung mit dem REM erkennbar werden: einmal liegt eine Haut auf der Radula, die wegen ihrer Durchsichtigkeit bei der Montage unter dem Stereomikroskop nicht zu erkennen ist, und zum anderen schlagen sich Teile des Radularandes ein.

Die vorgelegten Untersuchungen basieren auf lichtmikroskopischen und rasterelektronenmikroskopischen Materialauswertungen. Für letztere wurden ein oder mehrere Exemplare herangezogen. Das Material (Radula und Tierkörper) liegt beim zuerst genannten Verfasser vor. Den Tafeln liegen seitengetreue Abbildungen zugrunde, auch wenn hierfür Ausschnitte der linken und rechten Radulahälfte verwendet werden mußten. Bei der Wahl der Ausschnitte wurde auf eine einheitliche Vergrößerung der jeweiligen Tafel geachtet.

Für die REM-Untersuchungen wurden die Objekte in einer Vakuumbedampfanlage (Sputter-Anlage, Goldbedampfung in Argonatmosphäre; Firma BALZERS / Liechtenstein) behandelt. Für die REM-Untersuchung stand ein Stereoscan 600 (Firma CAMBRIDGE) zur Verfügung.

### C. Ergebnisse.

Die vorgelegten Radula-Untersuchungen wurden an umfangreichem, palaearktischem Material vorgenommen, um deren Bedeutung für die Differentialdiagnose innerhalb der Familien und Gattungen zu klären. Bei den Nacktschnecken der Überfamilien Limacoidea und Zonitoidea lassen sich hiernach vier Radula-Typen unterscheiden:

#### 1. Der S-förmige Typ.

Die Centralzähne und Lateralzähne weisen einen Trend zur Reduktion der Seitenconen bei gleichzeitig starker Ausprägung des Mesoconus auf; letzterer kann schaufelförmig ausgebildet sein.

Die Marginalzähne sind stets S-förmig gebogen und polydenticular.

Charakteristische Arten: 30. *Lehmannia marginata*, 31. *Lehmannia nyctelia*, 32. *Lehmannia rupicola*.

#### 2. Der säbelförmige Typ.

Bei den Centralzähnen und Lateralzähnen sind die Ecto- und Endoconen sowie die Seitenconen des Centralzahnes vergleichsweise gut entwickelt; die Mesoconen sind immer spitz zungenförmig angelegt.

Die stets gerade oder leicht säbelförmig gebogenen Marginalzähne sind unidenticular oder höchstens mit einem kleinen Ectoconus ausgestattet.

Charakteristische Arten: Marginalzähne ohne Ectoconus: 2. *Deroceras sturanyi*, 3. *Deroceras reticulatum*, 5. *Deroceras subagreste*, 6. *Deroceras rodnae*, 7. *Deroceras caucasicum*, 9. *Lytopenelte maculata*, 10. *Megalopenelte simrothi*, 11. *Mesolimax brauni*, 13. *Metalimax varius*, 17. *Turcomilax nanus*, 18. *Turcomilax natalianus*, 19. *Turcomilax turkestanus*, 21. *Gigantomilax monticola armeniacus*, 24. *Caucasolimax caucasicus*, 26. *Limax maximus*, 29. *Limax maculatus*, 33. *Parmacella ibera*, 36. *Milax gagates*, 38. *Tandonia budapestensis*.

Äußere Marginalzähne mit kleinem Ectoconus: 1. *Deroceras laeve*, 4. *Deroceras agreste*, 8. *Kryniceillus melanocephalus*, 14. *Eumilax brandti*, 15. *Eumilax intermittens*, 27. *Limax cinereoniger*, 34. *Candaharia rutellum*, 35. *Milax nigricans*, ? 37. *Tandonia rustica*.

Ausnahmen: Bei *Lytopenelte maculata* wird bei vereinzelt Marginalzähnen ein Ectoconus ausgebildet. — *Limax maculatus* weist am Centralzahn schwache Seitenconen und an den Lateralzähnen einen schwachen Ectoconus auf. Die spitz-zungenförmige Grundgestalt bleibt jedoch erhalten, und der Centralzahn ist zusätzlich durch eine breite Rippe in der Mitte der Krone ausgezeichnet.

### 3. Der polydentuläre Typ

Die Centralzähne und die Lateralzähne besitzen jeweils gut entwickelte Endo- und Ectoconen; der Mesoconus ist abgestumpft kegelförmig oder spitz zungenförmig.

Die Marginalzähne sind leicht gebogen, jedoch nicht S-förmig; teilweise polydenticular ausgeprägt.

Charakteristische Arten: 12. *Boettgerilla pallens*, 20. *Gigantomilax lederi*, 22. *Gigantomilax lenkoranus*, 28. *Limax flavus*.

### 4. Die Übergangsform.

Centralzähne und Lateralzähne haben schwach entwickelte Endo- und Ectoconen; der Mesoconus ist spitz zungenförmig.

Die randlichen Marginalzähne weisen je einen fast gleichlang ausgebildeten Meso- und Ectoconus auf; sie sind säbelförmig, und ihre Zahnkrone ist zur Mitte hin eingelenkt.

Charakteristische Arten: 16. *Bielzia coerulans*, 23. *Caspilimax keyserlingi*, 25. *Malacolimax tenellus* (die zuletzt genannte Art auch mit polydenticular Marginalzähnen, s. FLASAR 1961).

Bei allen angeführten Radulotypen lassen sich in der Ausbildung der einzelnen Zahntypen gemeinsame Entwicklungsrichtungen nachweisen. Sie werden im folgenden nach Zahntypen getrennt besprochen.

### Der Centralzahn.

Der Centralzahn befindet sich in der Längsachse der Radula und hebt sich durch seine symmetrische Form deutlich von den jeweils seitlich anschließenden Zähnen ab. Die Anzahl dieser Zähne (Lateral- und Marginalzähne) kann variieren.

(a) **Zahnkörper** Sowohl der Zahnkörper selbst als auch die Basalplatte sind symmetrisch aufgebaut und axial deckungsgleich angeordnet.

(b) **Dentikelbesatz** Die Krone des Centralzahnes ist meistens tridenticulär ausgebildet. In manchen Fällen sind die Seitenconen jedoch nur schwach entwickelt oder der Centralzahn nimmt insgesamt eine Schaufelform an, ohne daß Dentikel (Conen) zu erkennen sind (z. B. 30. *Lehmannia marginata* oder 31. *Lehmannia nyctelia*). Im zuletzt genannten Fall sind die Lateralzähne ebenfalls schaufelförmig.

Der Centralzahn hat entweder die gleiche Größe wie die unmittelbar benachbarten Lateralzähne oder eine geringere. Bis jetzt wurde bei keiner Art ein Centralzahn beobachtet, der größer als die anschließenden Lateralzähne war.

### Die Lateralzähne.

Die Lateralzähne erstrecken sich beiderseits des Centralzahnes bis zum distalen Abknick der Zahnquerreihe, an dem die Marginalzähne beginnen.

(a) **Zahnkörper**: Für die Lateralzähne ist die asymmetrische Anordnung von Zahnkörper und Basalplatte charakteristisch; sowohl der Zahnkörper als auch die Basalplatte sind in sich asymmetrisch aufgebaut und in ihrer axialen Anordnung schräg zueinander verschoben. Hierbei ist die Basalplatte diagonal zum Radularand hin verdreht.

(b) **Dentikelbesatz** In der Abfolge der Lateralzähne ist vom Centralzahn nach außen hin eine Verschiebung des Endoconus zur Zahnspitze (d. h. nach vorne) zu beobachten, während der Ectoconus seine Position im Verhältnis zum Mesoconus beibehält. Insgesamt wird der Endoconus lateralwärts immer kleiner, im Gegensatz hierzu wird der Ectoconus nur bei den äußersten Lateralzähnen schwächer ausgebildet.

### Die Marginalzähne.

Der Radulateil vom Abknicken der Querreihe bis zum Rand wird von den Marginalzähnen eingenommen. Am Knick selbst sind die Endoconen bei keinem Zahn mehr vorhanden. Dieser Abschnitt der Querreihe ist distal abgeknickt.

(a) **Zahnkörper** Als allgemeine Erscheinung fällt zunächst die Verlängerung der Lateralzähne bis zur Messer- bzw. Säbelform ins Auge; gleichzeitig wird die Basalplatte verkleinert. Sie liegt fast parallel zur Radulalängsachse, während die Zahnkrone diagonal zur Radulamitte hin geneigt ist.

(b) **Dentikelbesatz** Bei den meisten untersuchten Arten sind die Marginalzähne unidenticulär, seltener bidenticulär angelegt. Bei einigen Arten tritt ein polydenticulärer Kronenbesatz auf, wobei es sich um Ectoconen handelt (so bei 12. *Boettgerilla pallens*, 20. *Gigantomilax lederi*, 28. *Limax flavus*, 30. *Lehmannia marginata*). Der Wechsel vom polydenticulären zum oligodenticulären Marginalzahn — wie er im Verlauf des Individualwachstums zu beobachten ist — muß als charakteristisch angesehen werden. Die Jungtiere besitzen je Querreihe nur wenige Marginalzähne, unter denen sich auch polydenticuläre befinden. Die Anzahl der polydenticulären Marginalzähne wird im Laufe des Wachstums verringert, gleichzeitig erhöht sich jedoch die Zahl der bi- und monodenticulären Zähne je Querreihe (s. WALDÉN 1962). Hierdurch werden die poly-

denticulären Marginalzähne immer weiter an den Radularand gerückt und schließlich während des Wachstums auch in ihrer Anzahl verringert. Die äußersten Marginalzähne sind stets kleiner und ganz am Rand noch unentwickelt.

Die Messer- bzw. Säbelform der Marginalzähne beim adulten Tier ist funktionell bedingt, da diesen nicht nur eine Abschabefunktion zukommt, sondern darüber hinaus auch eine Greif- und Transportfunktion, um das abgeraspelte Futtermaterial im anschließenden Arbeitstakt der Radula zu greifen, in die zentral gelegene Rinne zu befördern (s. a. RUNHAM 1969) und schließlich in den Oesophagus zu transportieren.

## D Diskussion.

Die vorgelegten Untersuchungen belegen, daß — im Gegensatz zur bisher vorherrschenden Auffassung — die Marginalzähne Hauptunterscheidungsmerkmale liefern. Hier sind zwei Typen verwirklicht: einmal sind die äußeren Marginalzähne polydenticulär differenziert, und zum anderen werden mono- und bidenticuläre Marginalzähne ausgebildet. Im Verlauf der Ontogenese der Tiere mit polydenticulären Marginalzähnen vergrößert sich die Anzahl der mono- und bidenticulären Marginalzähne, während sich die der polydenticulären zunehmend verringert (so auch WALDÉN 1962). Insgesamt ist jedoch eine Erhöhung der Zahnzahl je Querreihe nachzuweisen.

In der Form der Zähne gibt es sowohl deutliche Unterschiede zwischen systematisch nah stehenden Arten als auch Übereinstimmungen zwischen entfernteren Arten, so daß die Radula hier nicht als differentialdiagnostisches Merkmal gelten kann. Nur in der systematischen Betrachtung heben sich hier die Arten des Genus *Lehmannia* ab, für die — im Gegensatz zu den anderen Genera — die S-förmig gebogenen Marginalzähne typisch sind. Aus dem bisher Gesagten wird aber deutlich, daß es sich hierbei um Unterschiede innerhalb der Variationsbreite der Zahnbildungsreihen bzw. um solche durch Lebensalter und Nahrungspreferezen bedingte handelt (z. B. 20. *Gigantomilax lederi* — 21. *Gigantomilax monticola armeniacus*; 26. *Limax maximus* — 28. *Limax flavus*). Es muß als wahrscheinlich angesehen werden, daß die beobachteten Unterschiede der Zahnformen durch das Nahrungsangebot bedingt sind.

Insgesamt gesehen kann die Radula hier wegen ihrer morphologischen Variabilität während des Individualwachstums der Tiere und der Anpassung an zur Verfügung stehende Nahrungs-Ressourcen nicht als taxonomisches Merkmal gewertet werden (im Gegensatz zu den Prosobranchia, s. JUNGBLUTH & PORSTEN-DÖRFER 1975).

## Zusammenfassung.

1. An Radula-Untersuchungen bei Pulmonaten fehlt es in der Literatur nicht, auch wurden hin und wieder Versuche unternommen, dieses Kriterium als Merkmal für Diagnose und Systematik heranzuziehen. Zumeist geschah dies jedoch an kleineren Gruppen, so daß zusammenfassende Darstellungen und Erörterungen bislang noch fehlen. Dies ist u. a. auch auf die relativ schwierige Untersuchung der dünnen, hyalinen und daher wenig deutlich erkennbare Struktur bietenden Radula im lichtmikroskopischen Bild zurückzuführen. Im Gegensatz zur Radula der Prosobranchier weist die der Pulmonaten erheblich mehr Längs- und Querreihen je Tier und damit auch eine erheblich höhere Anzahl

von Zähnen auf. Zudem sind die Einzelzähne wesentlich kleiner und werden zum Rand hin rudimentär, so daß sie lichtmikroskopisch nur äußerst schwer voneinander zu trennen sind.

In der vorgelegten Studie werden insgesamt 38 Landnachtschnecken-Arten aus fünf Familien untersucht und die mögliche Wertigkeit dieser Struktur für Diagnose und Systematik diskutiert.

2. Anhand des untersuchten, umfangreichen Materiales — das Vertreter aller derzeit bekannten Gattungen und Untergattungen der erörterten Familien umfaßt — erscheint eine neue Bewertung der Radula notwendig. Gegenüber früher vertretenen Auffassungen, daß die Marginalzähne keine differentialdiagnostischen Merkmale liefern, wird hier belegt, daß diese charakteristisch ausgebildet werden. Sie liefern Hauptunterscheidungsmerkmale, die zur Aufstellung von vier Radula-Typen geführt haben. Allgemein sind bei den Marginalzähnen zwei Typen verwirklicht: 1. der polydentikuläre Marginalzahn, 2. der mono- oder bidentikuläre Marginalzahn.

3. Bei den Nachtschnecken der Überfamilien Limacoidea und Zonitoidea lassen sich folgende vier Radula-Typen unterscheiden: 1. der S-förmige Typ, 2. der säbelförmige Typ, 3. der polydentikuläre Typ und 4. die Übergangsform.

4. Bei der Form der Zähne sind sowohl deutliche Unterschiede bei nah stehenden Arten als auch bei entfernt verwandten festzustellen. Insgesamt gesehen kann die Radula der Pulmonaten (bedingt durch morphologische Variabilität während des Individualwachstums, Anpassungen an die verfügbaren Nahrungs-Ressourcen) bislang — im Gegensatz zu den Prosobranchiern — nicht als taxonomisches Merkmal berücksichtigt werden.

## S u m m a r y

1. There are several radula studies in the pulmonates and also some attempts to use this feature as an important characteristic for differentiation and also systematics in this gastropod group. These attempts mostly were based on small groups, so that there is a lack of comparative and comprehensive view of this feature in the pulmonates. Otherwise there is a great difficulty to get a detailed and correct view of the very thin, hyaline and poor in structure radula in the light microscope. In contrast to the prosobranchs there are much more teeth in longitudinal and transversal rows. Over that, the teeth are also smaller than in the prosobranchiate gastropods and become smaller and smaller to the edge of the radula. So it is more difficult to look for the single tooth near the edge and to get a correct view of it in the light microscope.

In this SEM study in total 38 land slugs of each genus and subgenus of the 5 families in the Palaearctic are discussed. Facilities of the use for differentiation and systematics are discussed, too.

2. The results brought out a new view of the radula in this pulmonate group. In former times the central- and lateral-teeth were described and its morphology had been discussed, not so the marginal-teeth. Common sense was, that the last ones will give no typical structure to differentiate species or genus and that there is also no characteristic for the systematics in this gastropod group. The SEM studies showed that there are important differences in the marginal-teeth, which can be used to describe four morphological plans or types. In general the marginal-teeth show two different structures: 1. the polydenticular type and 2. the mono- or bidenticular type.

3. In the superfamilies of the palaearctic land slugs of the Limacoidea and Zonitoidea there are four radula types: 1. the S-shaped type; 2. the sabre or saber Type; 3. the polydenticular type and 4. the transitional type.

4. In the morphology of teeth there are differences between closely related species and less closely related ones, too. So we propose that the radula of the pulmonates today

is no characteristic for differentiation and systematics within this gastropod group because of its morphological variability in the individual ontogenese and because of adaption to existing food resources — in contrast to the prosobranchiate gastropods.

Verzeichnis der benutzten Abkürzungen Zähne: C = Centralzahn, L = Lateralzahn, M = Marginalzahn; Zahnaufbau: Zkr = Zahnkrone, Zk = Zahnkörper, Ba = Basalplatte; Dentikelbesatz: Me = Mesoconus, En = Endoconus, Ec = Ectoconus.

Bemerkungen zu den Tafeln Auf den Tafeln werden jeweils Ausschnitte von Querreihen gezeigt, die den Centralzahn mit anschließenden Lateralzähnen, den Übergang von den Lateralzähnen zu den Marginalzähnen und das Auslaufen der Marginalzähne zum Radularand hin abbilden. Aus Materialgründen können für eine Art sowohl Abschnitte der rechten als auch der linken Hälfte der Querreihe vorliegen. Für die Abbildung von Centralzahn und Marginalzähnen ist dies ohne Belang; auf dem Ausschnitt der Übergangszone Lateralzähne/Marginalzähne ist die Richtung zum Radularand durch einen Pfeil angezeigt. Die Vergrößerung ist jeweils auf einer Tafel gleich, auch wenn es sich um große und kleine Arten handelt. Die Arten werden nach den hier beschriebenen Radula-Typen zusammengefaßt und in systematischer Reihenfolge abgebildet.

Danksagung Frau Dr. N. EHLER und Herrn Dr. W. BARTHOLOTT (Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Universität Heidelberg) möchten wir für die Hilfe bei der Ausführung der REM-Untersuchungen danken.

## Schriften

- FLASAR, I. (1961): Über die Variabilität der Radula bei der Nacktschnecke *Limax tenellus* MÜLL. — Zool. Anz., 167: 381-389.
- FRANC, A. (1968): Sous-classe des Pulmonés. — In: Traité de Zoologie V (3) (Mollusques Gastéropodes et Scaphopodes): 325-607, Paris.
- GITTENBERGER, E. (1973): Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea, III. Chondrininae. — Zool. Med., 127: 1-267.
- GÖTTING, K.-J. (1974): Malakozoologie. Grundriß der Weichtierkunde. — 320 S., Stuttgart.
- GRAY, J. E. (1855): Catalogue of the Pulmonata or Air-breathing Mollusca in the collection of the British Museum. Part I. — 192 S., London.
- HYMAN, L. H. (1967): The Invertebrates. VI. Mollusca 1. — 792 S., New York.
- JUNGBLUTH, J. H. & PORSTENDÖRFER, J. (1975): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur Morphologie der Radula mitteleuropäischer *Bythinella*-Arten (Mollusca: Prosobranchia). — Z. Morph. Tiere, 80: 247-259.
- LIKHAREV, I. M. (1962): Clausiliidae. — In: Fauna USSR, Mollusca III, f. 4, N. S., N 83. — 317 S. [in Russisch], Moskva-Leningrad.
- LIKHAREV, I. M. & WIKTOR, A. (1980): The fauna of slugs of the USSR and adjacent countries (Gastropoda terrestria nuda). — In: Fauna USSR, Mollusca III, f. 5, N. S., N 122. — 437 S. [in Russisch]. Leningrad.
- NORDSIECK, H. (1978): Zur Anatomie und Systematik der Clausiliidae XIX. Das System der Clausilien, I. Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien. — Arch. Moll., 109: 67-89.

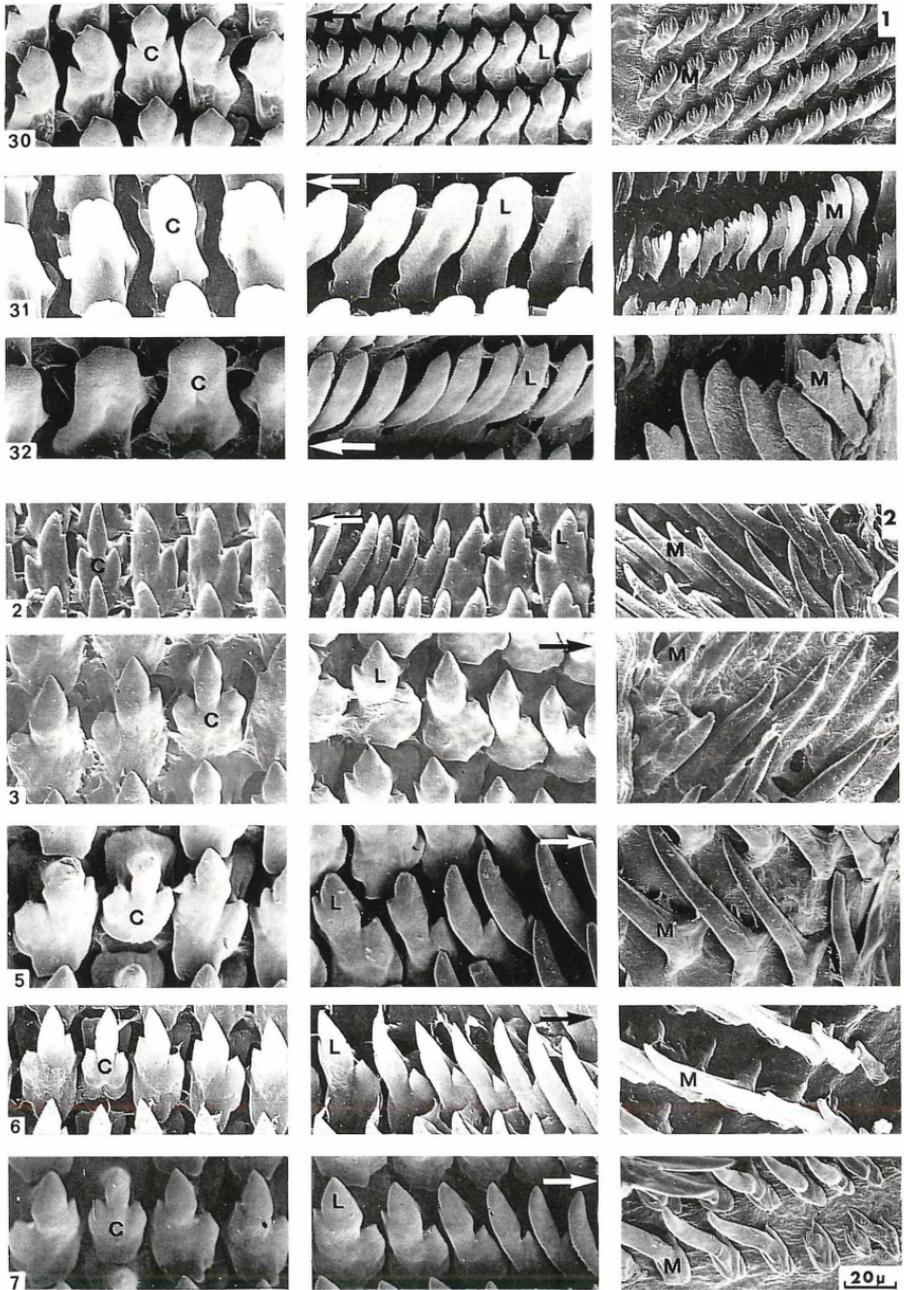
- PILSBRY, H. A. (1896): The Aulacopoda, a primary division of the monotremate Pulmonata. — *Nautilus*, 9: 109-111.
- RUNHAM, N. W. (1968): The use of scanning electron microscope in the study of the Gastropod radula: the radulae of *Agriolimax reticulatus* and *Nucella lapillus*. — *Malacologia*, 9: 179-185. (Proc. 3rd. Europ. Malac. Congr. Wien 1968).
- SOLEM, A. (1973): Convergence in pulmonate radulae. — *Veliger*, 15: 165-171.
- TAYLOR, J. W. (1894-1900): Monograph of the Land & Freshwater Mollusca of the British Isles. Vol. I. — VI, 454 S., Leeds.
- TROSCHEL, F. (1856-1893): Das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. 2 Bde. — Berlin.
- WAGNER, A. (1919-1920): Zur Anatomie und Systematik der Clausiliiden. — *Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges.*, 51: 49-60, 87-104, 129-147; 1919; 52: 1-13, 67-78, 97-108, 145-158; 1920.
- WALDÉN, H. W. (1962): On the variation, nomenclature, distribution and taxonomical position of *Limax (Lehmannia) valentianus* FÉRUSSAC (Gastropoda, Pulmonata). — *Ark. Zool.*, (2) 15: 71-96.
- WIKTOR, A. & LIKHAREV, I. M. (1979): Phylogenetische Probleme bei Nacktschnecken aus den Familien Limacidae und Milacidae (Gastropoda, Pulmonata). — *Malacologia*, 18: 123-131. (Proc. 6th. Europ. Malac. Congr. Amsterdam 1977).

Anschriften der Verfasser: Dr. Dr. J. H. JUNGBLUTH, Zoologisches Institut I der Ruprecht-Karl-Universität, Im Neuenheimer Feld 230, 6900 Heidelberg, F.R.G. — Prof. Dr. I. M. LIKHAREV, Zoological Institute Academy of Sciences, 199 164 Leningrad, U.S.S.R. — Prof. Dr. A. WIKTOR, Museum of Natural History, Wroclaw University, Sienkiewicza 21, 50-335 Wroclaw, Poland.

---

### Erklärungen zu Tafel 1.

- 1) Der S-förmige Typ:  
30. *Lehmannia marginata*, 31. *Lehmannia nyctelia*, 32. *Lehmannia rupicola*.
- 2) Der säbelförmige Typ, Marginalzähne ohne Ectoconus:  
2. *Deroceras sturanyi*, 3. *Deroceras reticulatum*, 5. *Deroceras subagreste*, 6. *Deroceras rodnae*, 7. *Deroceras caucasicum*.

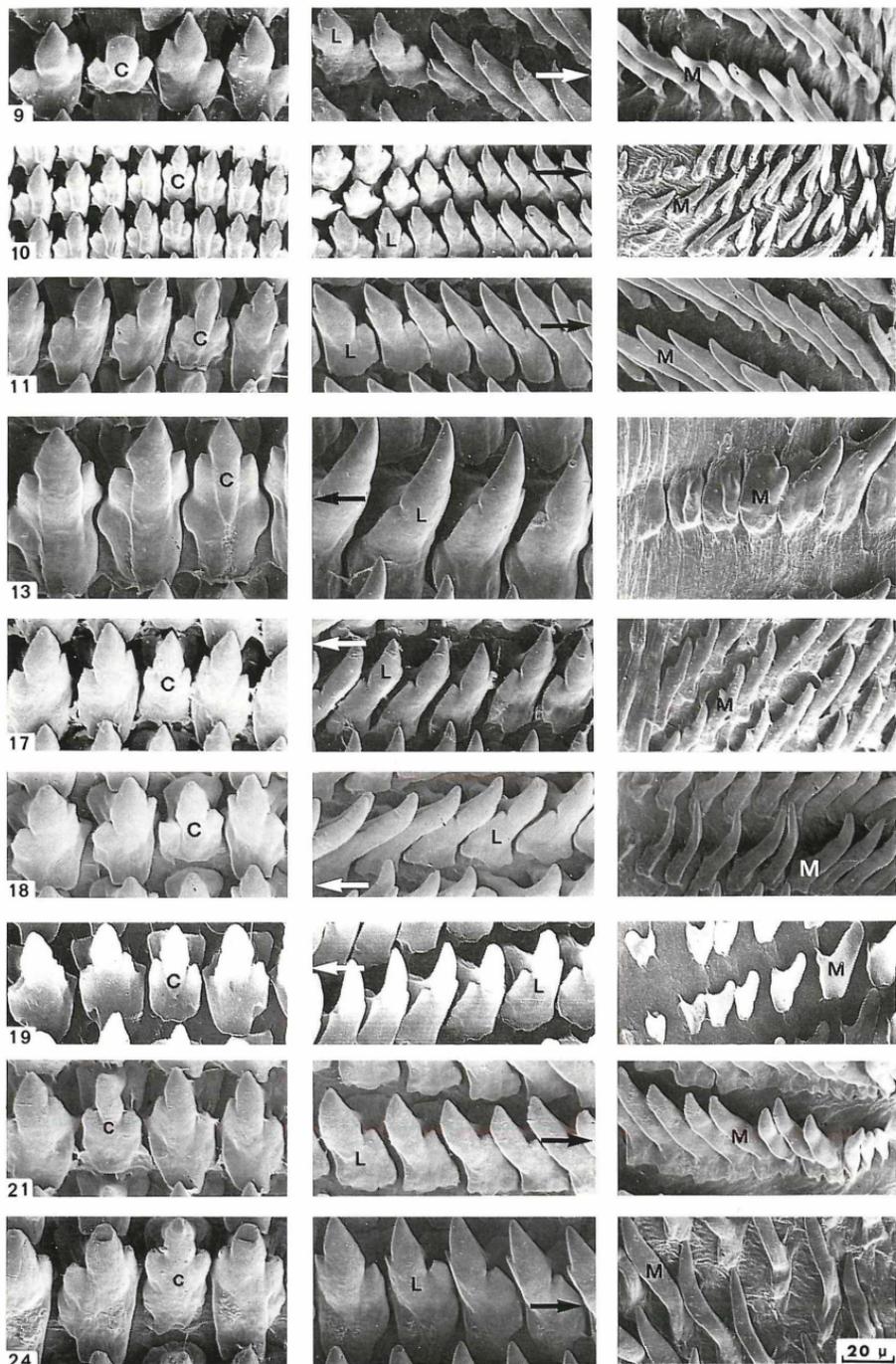


JUNGBLUTH, J. H., LIKHAREV, I. M. & WIKTOR, A.:  
Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula  
der Landnachtschnecken.

## Erklärungen zu Tafel 2.

noch 2 (säbelförmiger Typ):

9. *Lytopelte maculata*, 10. *Megalopelte simrothi*, 11. *Mesolimax brauni*, 13. *Metolimax varians*, 17. *Turkolimax nanus*, 18. *Turkolimax natalianus*, 19. *Turkolimax turkestanus*, 21. *Gigantolimax monticola armeniacus*, 24. *Caucasolimax caucasicus*.



JUNGBLUTH, J. H., LIKHAREV, I. M. & WIKTOR, A.:  
Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula  
der Landnacktschnecken.

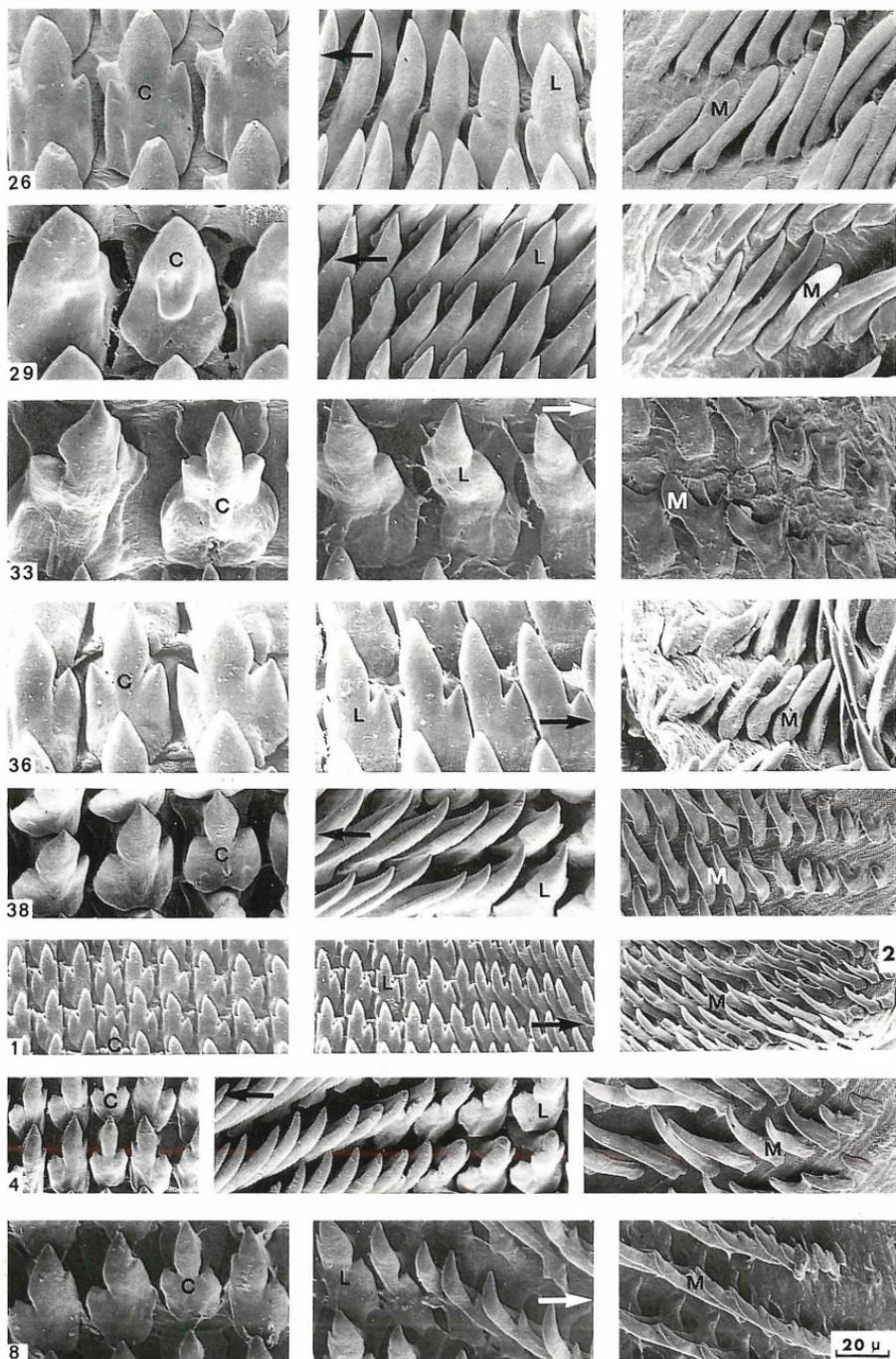
### Erklärungen zu Tafel 3.

noch 2 (säbelförmiger Typ):

26. *Limax maximus*, 29. *Limax maculatus*, 33. *Parmacella iberica*, 36. *Milax gagates*,  
38. *Tandonia budapestensis*.

noch 2 (säbelförmiger Typ), Marginalzähne mit kleinem Ectoconus:

1. *Deroceras laeve*, 4. *Deroceras agreste*, 8. *Krynockillus melanocephalus*.



JUNGBLUTH, J. H., LIKHAREV, I. M. & WIKTOR, A.:  
Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula  
der Landnachtschnecken.

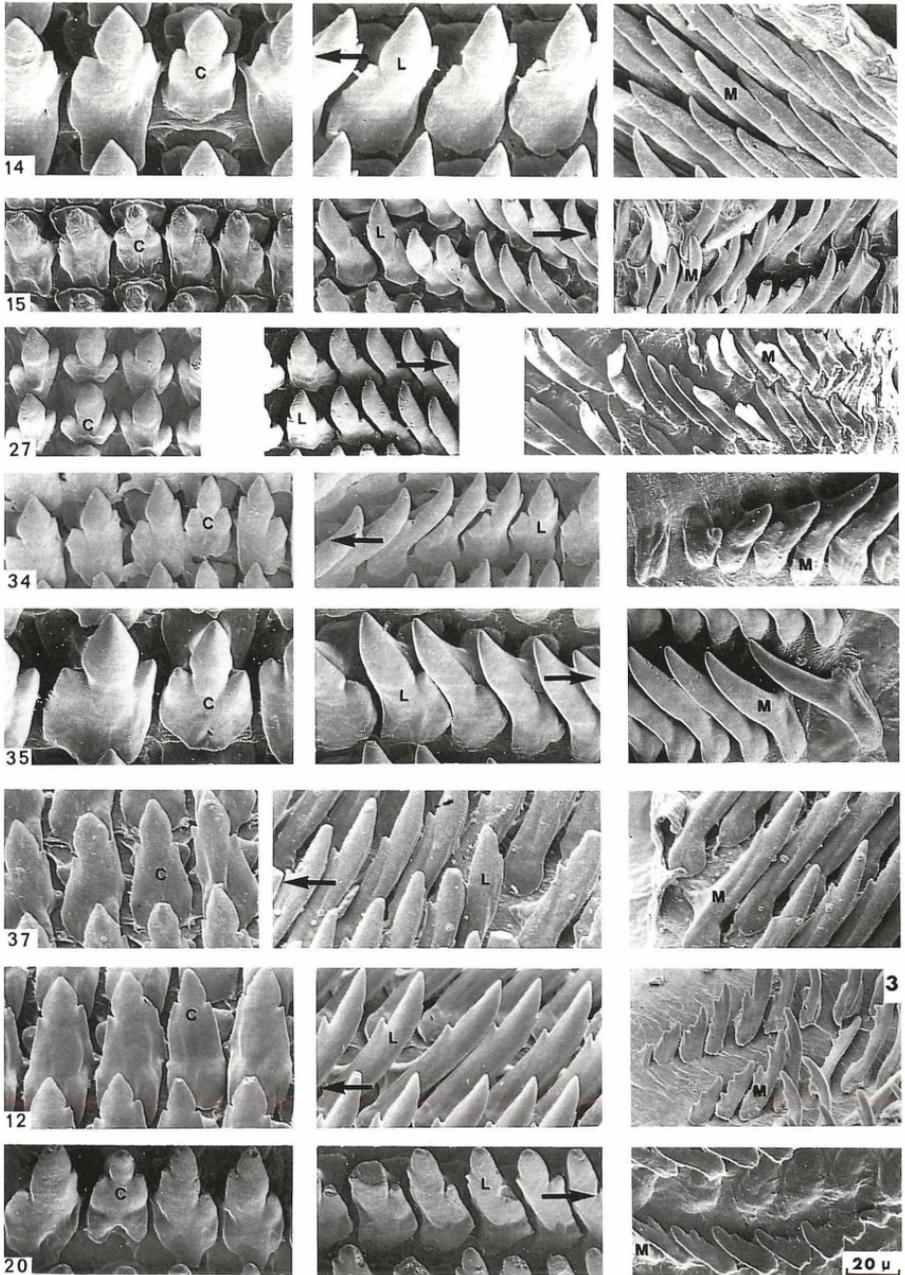
#### Erklärungen zu Tafel 4.

noch 2 (säbelförmiger Typ):

14. *Eumilax brandti*, 15. *Eumilax intermittens*, 27. *Limax cinereoniger*, 34. *Candabaria rutellum*, 35. *Milax nigricans*, 37. *Tandonia rustica*.

3) Der polydenticuläre Typ:

12. *Boettgerilla pallens*, 20. *Gigantolimax lederi*.



JUNGBLUTH, J. H., LIKHAREV, I. M. & WIKTOR, A.:  
Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula  
der Landnachtschnecken.

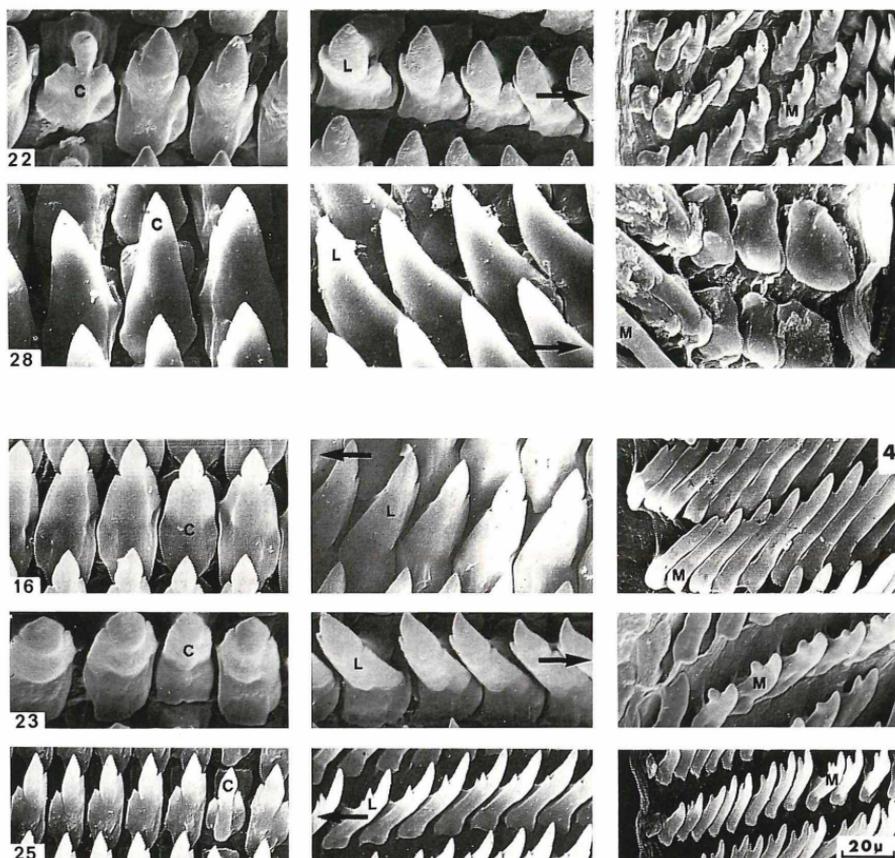
### Erklärungen zu Tafel 5.

noch 3 (polydenticulärer Typ):

22. *Gigantolimax lenkoranus*, 28. *Limax flavus*.

4) Die Übergangsform:

16. *Bielzia coeruleans*, 23. *Caspilimax keyserlingi*, 25. *Malacolimax tenellus*.



JUNGBLUTH, J. H., LIKHAREV, I. M. & WIKTOR, A.:  
Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula  
der Landnacktschnecken.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [111](#)

Autor(en)/Author(s): Jungbluth Jürgen Hans, Likharev I.M, Wiktor Andrzej Hubert

Artikel/Article: [Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken. I. Limacoidea und Zonitoidea \(Gastropoda: Pulmonata\).1\) 15-35](#)