Arch. Moll. | 116 | (1/3) | 25–45 | Frankfurt am Main, 25. 10. 1985

Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken.

II. Arionoidea und Trigonochlamydoidea (Gastropoda: Pulmonata).*)

Von

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

Mit 1 Abbildung und 4 Tafeln.

A. Einleitung.

Im ersten Teil unserer Untersuchungen (JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981)[1]) wurden erste vergleichende rasterelektronenmikroskopische Radula-Untersuchungen vorgelegt, die die Landnacktschnecken der Limacoidea und Zonitoidea umfaßten. Dort sind auch allgemeine Bemerkungen zur Radula (1981: 15-17) nachzulesen.

Die Landnacktschnecken stellen eine polyphyletische Gruppe dar, die Taxa ganz unterschiedlicher Herkunft umfaßt, deren Ähnlichkeit im Habitus als Ergebnis einer Parallelentwicklung anzusehen ist (s. hierzu auch LIKHAREV & WIKTOR 1979, 1980; WIKTOR & LIKHAREV 1980).

Mit diesem zweiten Teil werden die Untersuchungen fortgesetzt und vorerst abgeschlossen. Behandelt werden die Radulae von zwei ökologisch unterscheidbaren Gruppen unterschiedlicher phylogenetischer Herkunft:

a) Trigonochlamydoidea und Oleacinoidea:
die hierher gehörenden Arten sind carnivor, ihre Radula ist als Beutegreifapparat entwickelt. Der Zahntyp ist daher auch grundsätzlich von dem der anderen, insgesamt behandelten Arten verschieden (Abb. 1; vgl. JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981: 16, Abb. 1). Die Adaptation geht bei dieser Gruppe in eine ganz andere Richtung als bei den nachfolgenden

b) Arionoidea:
hierher sind mycophage oder phytophage Arten zu rechnen, bei denen die Radula zum Abraspeln und zum Zerkleinern der Nahrung dient.

---

*) mit Unterstützung der DFG

[1]) s. Anmerkungen zu Teil I auf Seite 36.

Anschriften der Verfasser: Dr. Dr. J. H. JUNGBLUTH, Naturhistorisches Museum der Stadt Mainz, Reichklarastraße 1, D-6500 Mainz; Prof. Dr. I. M. LIKHAREV, Zoological Institute, Academy of Sciences, 199034 Leningrad, USSR; Prof. Dr. A. WIKTOR, Museum of Natural History, Wroclaw University, Sienkiewicza 21, 50-335 Wroclaw, Poland.

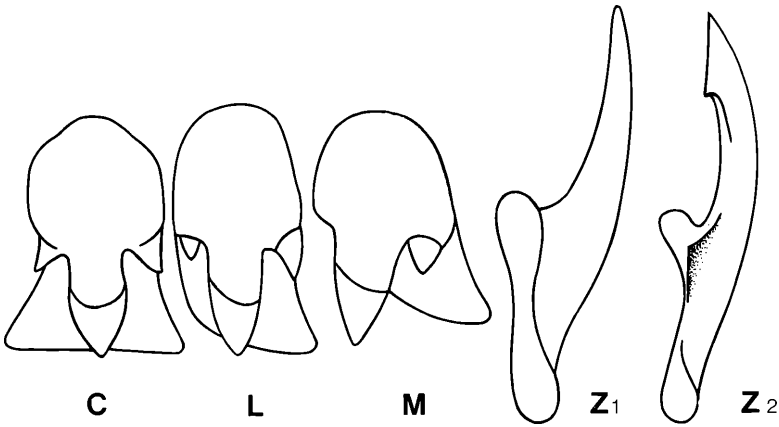


Abb. 1. Zahnformen (nach TAYLOR 1894–1900): Bei den polyphagen Arten sind drei voneinander unterscheidbare Zahntypen zumeist regelmäßig angelegt (Beispiel: *Arion subfuscus*): C = Centralzahn, L = Lateralzahn, M = Marginalzahn (s. a. Abb. 1 im Teil I sowie die Tafeln des Teils II). — Demgegenüber weisen die meisten carnivoren Arten lediglich einen Zahntypus auf: Z_1 = dolchförmig (*Trigonochlamys*), Z_2 = dornförmig (*Testacella*).

Der Ursprung der Trigonochlamydoidea ist bislang unbekannt, die Beziehungen zu den übrigen Nacktschneckengruppen sind ebenfalls noch unklar. Es erscheint durchaus möglich, daß die Trigonochlamydoidea zusammen mit den Limacoidea von gemeinsamen Vorfahren abstammen, wie SCHILEYKO (1979) annimmt.

Die Testacellidae gehören zu einer ganz anderen Gruppe als die Trigonochlamydoidea; sie sind mit den Oleacinidae verwandt (nach ZILCH 1959–1960 gehören sie zur Superfamilia Oleacinacea; SCHILEYKO 1979 zählt sie zur Subordo Oleacinina).

Die Arionoidea sind eine Gruppe, deren Abstammung ebenfalls noch ungeklärt ist. Die Mehrzahl der Autoren stellt sie mit den Endodontoidea in eine gemeinsame Gruppe, wie es bereits PILSBRY (1948) getan hat. Ausgangspunkt hierfür war die Ähnlichkeit der Radulastruktur, d. h. besonders der breiten Marginalzähne, die sich in beiden Gruppen finden lassen. Nach LIKHAREV & WIKTOR (1980) besitzen andere Gruppen jedoch ebenfalls Zähne dieses Typs. Nach der Analyse mehrerer Merkmale kamen diese Autoren zu der Auffassung, daß die Arionoidea vergleichsweise urtümlich sind. Dieselben urtümlichen Merkmale (Habitus, Pallialkomplex, Genitaltrakt etc.; s. WIKTOR & LIKHAREV 1980: 444) findet man bei allen hierher gehörigen Taxa (LIKHAREV & WIKTOR 1980: 85, Tabelle 2); gleichzeitig unterscheiden sie sich jedoch von allen anderen Gastropoden, so daß die Aufstellung einer selbständigen Kategorie gerechtfertigt ist. Mit welchen Taxa die Arionoidea näher verwandt sind, läßt sich im Augenblick noch nicht abschließend begründen. Es ist möglich, daß die Arionoidea näher mit den Helicoidea als mit den Endodontoidea verwandt sind (LIKHAREV & WIKTOR 1980: 87).

Die Philomycidae und Arionidae sind sicher sehr nah verwandt. Vor wenigen Jahren hat ALTENA (1966) die Oopeltinae als selbständige Familie von den Arionidae

abgetrennt, sicher zu recht, was durch weitere Untersuchungen bestätigt werden dürfte. Ob die übrigen Unterfamilien, wie sie PILSBRY (1948) in der Familie Arionidae zusammengefaßt hat, hier insgesamt richtig eingeordnet sind, bleibt weiterhin zu prüfen und zu belegen. Im Augenblick kann hier innerhalb der Familie Arionidae für die Unterfamilie Arioninae anhand des vorliegenden Materials sowie der vorhandenen Kenntnisse eine gut begründete Beurteilung geliefert werden; für die übrigen Unterfamilien bedarf es weiterer phylogenetisch-systematischer Untersuchungen.

B. Material und Methode.

Die Untersuchungen dieses zweiten Teiles umfassen folgende Arten aus fünf Familien:

Trigonochlamydoidea.

Trigonochlamydidae.

Die Arten dieser Familie sind im Kaukasus sowie in den angrenzenden Gebieten Kleinasiens und des N-Irans beheimatet.

1. *Trigonochlamys imitatrix* O. BOETTGER 1881.
   Georgien, Adsharien, bei Batum; 10. 11. 1958, leg. A. RIEDEL, det. I. M. LIKHAREV.
2. *Selenochlamys pallida* O. BOETTGER 1883.
   Georgien, Abchasien, beim Dorf Amtkel im Wald unter Steinen; 7. 7. 1974, leg. et det. I. M. LIKHAREV

Oleacinoidea.

Testacellidae.

Die hierzu gehörenden Arten treten west-mediterran, teilweise west-europäisch und auf den Kanarischen Inseln sowie auf Madeira auf.

3. *Testacella haliotidea* DRAPARNAUD 1801.
   Hessen, Frankfurt a. M., Friedrich-Ebert-Anlage; 25. 5. 1969, leg. et det. G. SCHMID (eingeschleppt; heute wohl erloschen).

Arionoidea

Philomycidae.

In der O-Nearktis, in der Neotropis (Mittel- und S-Amerika bis Kolumbien), in der O-Orientalis (SO-Asien, Indonesien, Formosa, Japan), in der O-Palaearktis (Primorski Krai, UdSSR); auf Hawai eingeschleppt.

4. *Meghimatium bilineatum* (BENSON 1842).
   Korea, Provinz Phjöngjang-si, Jongak-san, trockener Wald mit *Quercus* sp. und *Pinus* sp.; 29. 05. 1974 (No. 46), leg. A. SZEPTYCKI, det. A. WIKTOR.

5. *Philomycus carolinianus* (Bosc 1802).
USA, Westbank Cumberland Falls, Mc. Creary Co., Kentucky; 16. 6. 1954 (198648), leg. et det. A. Solem.
6. *Pallifera hemphilli* Binney 1885.
USA, Forney Ridge to Clingmans Dome, 6300-6643 m NN, Tennessee; 18. 7. 1954, leg. A. Solem, det. A. Wiktor (Coll. Mus. Nat. Hist. Wroclaw ex Coll. Field Museum Chicago).

Arionidae.

Die Arten dieser Familie kommen in der Holarktis (Palaearktis und Nearktis) vor.

Arioninae.

In der Palaearktis verbreitet.

7. *Arion (Arion) rufus* (Linnaeus 1758).
Hessen, Gießen (Stadtgebiet); März 1970 (No. 82/006/A), leg. et det. J. H. Jungbluth.
8. *Arion (Arion) ater* (Linnaeus 1758).
Schweden, Westergötland, Wndelsberg; 01. 7. 1978, leg. et det. H. W. Waldén.
9. *Arion (Arion) lusitanicus* (Mabille 1868).
Baden-Württemberg, Eppelheim, Hainkopf; April 1975, leg. M. Kirchesch, det. J. H. Jungbluth.
10. *Arion (Mesarion) subfuscus* (Draparnaud 1805).
Österreich, Auen westlich von Braunau am Inn; Mai 1972, leg. et det. J. H. Jungbluth.
11. *Arion (Mesarion) sibiricus* Simroth 1901.
Sowjet-Union, Chabarowskhirai, Dorf Petropawlowka; 5. 6. 1971, leg. Moskwitschewa, det. I. M. Likharev.
12. *Arion (Carinarion) circumscriptus* Johnston 1828.
Hamburg, Sasel; 1978, leg. et det. G. Falkner.
13. *Arion (Carinarion) silvaticus* Lohmander 1937.
Hessen, Vogelsberg/Oberhessen, Forst Storndorf; Juli 1971, leg. B. Fischer & B. Marcus, det. G. Schmid.
14. *Arion (Carinarion) fasciatus* (Nilsson 1822).
Bayern, München, Untersendling; 12. 12. 1978, leg. et det. G. Falkner.
15. *Arion (Kobeltia) distinctus* Mabille 1868.
Hessen, Schiffenberg bei Gießen; Mai 1972, leg. et det. J. H. Jungbluth.
16. *Arion (Microarion) intermedius* Normand 1852.
Hessen, Vogelsberg/Oberhessen, Forst Storndorf; Juni 1971, leg. B. Fischer & B. Marcus, det. J. H. Jungbluth.
17. *Arion (Ischnusarion) isseli* Lessona & Pollonera 1882.
Sardegna, Nuoro, Monte Spada, presso la Velta; 23. April 1975, leg. et det. F. Giusti (in Coll. Nat. Hist. Mus. Wroclaw).
18. *Geomalacus maculosus* Allman 1843.
Portugal, Serra do Gerez; Oktober 1976, leg. et det. M. M. Seixas.
19. *Geomalacus (Arrudia)*, sp.
Spanien, Provinz Malaga, Colmanar; 25. 03. 1981, leg. E. Bylińska, det. A. Wiktor.
20. *Letourneuxia numidica* Bourguignat 1866.
Marokko, Taza-Bab-Rih; 21. 05. 1975, leg. A. Riedel, det. A. Wiktor.

Binneyinae.

Die Arten dieser Unterfamilien finden sich in der W-Nearktis (Kalifornien, Oregon, Washington, Idaho) und in Mexiko.

21. *Hemphillia camelus* PILSBRY & VANATTA 1897
USA, Lochsa R., ostwärts von Lowell, Idaho Co., Idaho; 24. 04. 1960, leg. et det. A. SOLEM & M. L. WALTON.

Anadeninae.

In der Orientalis (Himalaya, Japan, China) und in der W-Nearktis (im Westen von N-Amerika von Alaska bis Kalifornien).

22. *Anadenus altivagus* THEOBALD 1862.
Nepal, Ghundruk, 20 km nordwestlich Pokhara (südlich Annapurna), 2000 m NN; 16. 09. 1981, leg. A. KUŚKA, det. A. WIKTOR.

23. *Prophysaon andersoni* (J. G. COOPER 1872).
USA, Wildcat Canyon, Tilden Park, Berkeley, Alameda Co., Californien; 11. 12. 1960 (111544), leg. A. G. SMITH, det. A. SOLEM.

Ariolimacinae.

In der W-Nearktis (von Alaska bis Kalifornien, Idaho, West-Montana).

24. *Ariolimax columbianus* (GOULD 1851).
USA, Kalifornien; 1843, leg. I. WOZNESENSKI, det I. M. LIKHAREV.

25. *Zacoleus idahoensis* PILSBRY 1903.
USA, Kootenai Falls, Lincoln Co., Montana; 17. 09. 1959 (117624 L 590917 10), leg. D. FORRESTER.

Oopeltidae.

Die Arten dieser Familie sind in der S- und SW-Aethiopis verbreitet (Ghana, Süd-Afrika).

26. *Oopelta nigropunctata* MÖRCH in HEYNEMANN 1867.
Süd-Afrika, Stelenbosch; 1969, leg. W. F. SUKKELS, det. A. WIKTOR.

Zur Methodik der Materialvorbereitung und Untersuchung mit dem REM sei hier auf die Ausführungen im ersten Teil der Untersuchungen (JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981: 20) verwiesen; hier ergaben sich keine Veränderungen, jedoch mußten die Aufnahmen teilweise aus technischen Gründen mit verschiedenen Rasterelektronenmikroskopen vorgenommen werden. In Heidelberg wurden ein Stereoscan 4 und ein Stereoscan 600 (Firma Cambridge) und in Paderborn ein Hitachi H 3000 benutzt.

C. Ergebnisse.

An dieser Stelle werden zwei unterschiedliche Radulatypen besprochen (s. Einleitung: carnivorer Typ und mycophager/phytophager Typ):

1 Die Radula der carnivoren Nacktschnecken (Raubnacktschnecken).

Die Radula dieser Arten zeigt schräg zueinander angeordnete Hälften in einer Querreihe, die so ein umgekehrtes V bilden und in der Medianachse einen schmalen, zahnfreien Streifen aufweisen.

Die Zähne sind alle dolchförmig ausgebildet und morphologisch nicht differenziert. Die Anzahl der Zähne je Querreihe ist nur gering (bei den Trigonochlamydidae 40-64; bei den Testacellidae, hier *Testacella haliotidea* 36).

Charakteristische Arten: 1. *Trigonochlamys imitatrix*, 2. *Selenochlamys pallida*, 3. *Testacella haliotidea*.

Der Einzelzahn.

Die Basalplatte ist im Vergleich zur Krone klein, bei den Trigonochlamydidae ist sie von der Seite her betrachtet in der Mitte etwas eingedrückt und erinnert an eine liegende 8 (s. Abb. 1).

Zahnkörper und Zahnkrone erheben sich über der Basalplatte leicht gebogen, dolchförmig-schief und enden in einer scharfen Spitze, die manchmal einen kurzen, seitlichen Widerhaken aufweist (z. B. bei *Testacella haliotidea*, *Selenochlamys pallida*).

Die Zähne werden von der Mitte der Halbquerreihe zum Rand und zur Medianachse hin etwas kleiner.

2. Die Radula der phytophagen und mycophagen Nacktschnekken.

Die Zähne bilden bei diesen Arten innerhalb der Querreihe einen flachen Bogen, dessen Ränder schwach distal abgeknickt sind. Die Zähne einer Querreihe sind morphologisch deutlich differenziert, es sind Centralzahn, Lateralzähne und Marginalzähne zu unterscheiden. Die Basalplatte ist meist flach und ziemlich breit, die Zahnkrone weist einen heterodonten Dentikelbesatz auf, in der Regel sind mehrere Dentikel angelegt. Insgesamt sind die Central- und Lateralzähne ähnlich wie bei den Limacoidea und Zonitoidea (vgl. JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981) angelegt, lediglich die Marginalzähne weisen einen abweichenden Bau auf. Die Anzahl der Zähne je Querreihe ist wesentlich höher als bei der zuvor besprochenen Gruppe (z. B. finden sich bei den Arioninae 68-136 Zähne je Querreihe).

a) Der dornförmige Typ.

Dieser Marginalzahntyp entspricht dem bei den Limacoidea und Zonitoidea weit verbreiteten Typ (s. JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981) weitgehend, hinzu treten Unterschiede.

Der Centralzahn ist symmetrisch aufgebaut, der Mesoconus hoch angesetzt, während die Seitenconen nur sehr schwach ausgeprägt sind; hierdurch erscheint der Centralzahn in Aufsicht nahezu dreieckig. Die Ectoconen der Limacoidea und Zonitoidea sind stärker ausgeprägt.

Die Lateralzähne sind asymmetrisch, der Ectoconus ist kaum erkennbar und teilweise nur angedeutet. Bei den Limacoidea und Zonitoidea haben diese Zähne stärkere Conen.

Die Marginalzähne sind gegenüber den Lateralzähnen nur undeutlich abgegrenzt und insgesamt fast gerade, dornförmig angelegt.

Charakteristische Arten: 21. *Hemphillia camelus*, 22. *Anadenus altivagus*.

b) Der gezackte Typ.

Die Centralzähne sind symmetrisch mit großem, hohem Mesoconus und deutlich angesetzten, stark entwickelten Ectoconen. Der Centralzahn weist so eine typisch dreizackige Form auf.

Die Lateralzähne sind breit, meist breiter als hoch; mindestens zweigezackt, wobei der Mesoconus etwas länger als der Ectoconus angelegt wird. Häufig finden sich ein oder zwei zusätzliche Ectoconen, d. h. seitliche Dentikel, die sich aber in ihrer Länge nur wenig unterscheiden, insgesamt jedoch zum Rande hin mehr der Basalplatte genähert sind.

Charakteristische Arten: 4. *Meghimatium bilineatum,* 7. *Arion rufus,* 8. *Arion ater,* 9. *Arion lusitanicus,* 10. *Arion subfuscus,* 11. *Arion sibiricus,* 12. *Arion circumscriptus,* 13. *Arion silvaticus,* 14. *Arion fasciatus,* 15. *Arion distinctus,* 16. *Arion intermedius,* 18. *Geomalacus maculosus,* 23. *Prophysaon andersoni,* 24. *Ariolimax columbianus,* 25. *Zacoleus idahoensis.*

Oopelta nigropunctata (26) gehört allgemein betrachtet ebenfalls zu diesem Typus, jedoch weisen die Marginalzähne Unterschiede zu den anderen angeführten Arten auf. Sie sind schmaler und haben eine höhere Krone; der Ectoconus ist durch eine tiefe Bucht vom Mesoconus getrennt. Insgesamt sind diese Zähne unregelmäßig angelegt und „verkümmern" zum Rand hin (rudimentär).

Der Centralzahn.

Bei den hier behandelten Raubnacktschnecken fehlt der Centralzahn ganz, bei den Arionoidea ist er symmetrisch aufgebaut.

a) Zahnkörper: Die Basalplatte ist nahezu viereckig, die Krone ist in der Regel deutlich dreizackig und nur bei *Anadenus* und *Geomalacus* fast dreieckig, da hier die Ectoconen nur schwach entwickelt sind. Sowohl Zahnkörper als auch Basalplatte sind symmetrisch aufgebaut und axial deckungsgleich angeordnet. Im Vergleich mit den Lateralzähnen ist der Centralzahn jedoch gleichgroß und nicht kleiner. Bei den beiden zuletzt genannten Gattungen handelt es sich wohl nur um eine rudimentäre Modifikation, so daß von einem einheitlichen Zahntypus ausgegangen werden kann.

b) Dentikelbesatz: Die Krone des Centralzahnes ist zumeist tridenticulär ausgebildet. In manchen Fällen sind die Seitenconen jedoch nur schwach entwickelt.

Die Lateralzähne.

Bei den Raubnacktschnecken ist nur ein Zahntypus entwickelt, so daß hier keine Differenzierung zwischen Lateralzähnen und Marginalzähnen nachweisbar ist. Der Zahnkörper ist hier dolchförmig gebogen, der teilweise auftretende Widerhaken ist sicher nicht mit dem Ectoconus homolog, sondern eine Sekundärstruktur, die zur Basalplatte gerichtet ist — im Gegensatz zum Ectoconus.

Die Lateralzähne erstrecken sich beiderseits des Centralzahnes bis zum distalen Abknick der Zahnquerreihe, an dem dann die Marginalzähne beginnen. Der Abknick ist bei den hier behandelten Arten weniger deutlich ausgeprägt (vgl. Jungbluth, Likharev & Wiktor 1981).

a) Zahnkörper: Der Zahnkörper ist asymmetrisch entwickelt, Basalplatte und Krone sind in ihrer axialen Anordnung schräg diagonal zum Rand hin verdreht (verschoben).

b) Dentikelbesatz: Während der Mesoconus gut entwickelt ist, wird der Ectoconus zum Rand hin reduziert. Im Gegensatz zu den im Teil I besprochenen Arten fehlt der Endoconus hier ganz oder ist höchstens schwach angedeutet.

Die Marginalzähne.

Wie im Abschnitt über die Lateralzähne (s. o.) bereits ausgeführt, findet sich bei den Raubnacktschnecken nur ein Zahntypus. Die Marginalzähne nehmen bei den hier behandelten Arten den nur schwach distal abgeknickten Teil der Zahnquerreihe ein.

a) Zahnkörper: Der Zahnkörper ist hier – mit Ausnahme des dornförmigen Typus – breit, die Basalplatte liegt fast quer zum Zahnkörper. Die Krone des dornförmigen Typus ist dolchförmig, es ist nur der Mesoconus angelegt, Seitenconen fehlen ganz.

b) Dentikelbesatz: Die Krone des mehrzackigen Marginalzahnes ist teilweise sehr stark zur Mitte hin gebogen. Der Mesoconus ist hier stets deutlich größer, manchmal zugespitzt (*Arion distinctus*). Der Ectoconus sowie die weiter angelegten Dentikel sind oft dreieckig, unregelmäßig oder gezackt (*A. distinctus* u. a.).

Allgemein zeigt sich eine Tendenz zur Verbreiterung der Marginalzähne, wobei häufig ein sägeblattähnlicher Eindruck entsteht.

Anmerkung: Die Marginalzähne können zu mehreren miteinander verwachsen sein.

D. Diskussion.

Bei den hier untersuchten Raubnacktschnecken wurde – obwohl diese sicher nur entfernt miteinander verwandt sind – ein übereinstimmender Radula-Aufbau festgestellt; die Form der Zahnkrone und auch die Funktionsweise sind nahezu identisch. Der Bautypus entspricht dem der gehäusetragenden Raublungenschnecken (Oleacinidae: *Poiretia*, s. SUBAI 1980). Bemerkenswert ist, daß bei letzteren noch Rudimente des Centralzahnes angelegt werden. Insgesamt ist die Entwicklung dieses Radulatypus als eine hohe Spezialisierung an die carnivore Ernährungsweise anzusehen. Die Tatsache, daß bei *Poiretia* noch Rudimente des Centralzahnes vorhanden sind, spricht offenbar für eine weniger starke Anpassung an eine carnivore Lebensweise als bei den Testacellidae.

Anmerkung: Die Radula wird bei diesen Raubnacktschnecken durch die Mundöffnung vorgestülpt, wobei sich die Zähne der Halbreihen nach außen abspreizen, so daß sie in das Beutetier eindringen können und dieses beim Einschwenken während des Zurückziehens der Radula festhalten. Auf diese Weise wird das Beutetier in den Pharynx gezogen. Bedingt durch diese bemerkenswerte Funktionsweise ist am Pharynx eine völlig abweichende Muskulatur angelegt (LIKHAREV & WIKTOR 1980: 97).

Die vorliegenden Untersuchungen an phytophagen und mycophagen Nacktschnecken belegen erneut, daß die Radula nur bei den Marginalzähnen deutliche

Unterschiede aufweist. Dabei sind für die Arionoidea die breiten Marginalzähne mit ihren breiten Zahnkronen äußerst charakteristisch. Lediglich die Gattungen *Anadenus* und *Hemphillia* stellen eine Ausnahme dar, sie weisen dornförmige Marginalzähne auf.

Die Central- und Lateralzähne sind im Gegensatz zu den Marginalzähnen im Bau mit denen der Limacoidea und Zonitoidea identisch.

Zusammenfassung (Teil I und II).

Die hier zusammengefaßten Ergebnisse entstammen den Radula-Untersuchungen des Teils I (JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981) und des hier vorgelegten Teils II.

1. In die vergleichenden Radula-Untersuchungen wurden folgende Landnacktschnecken-Taxa einbezogen: Oleacinoidea: Testacellidae; Trigonochlamydoidea: Trigonochlamydidae; Arionoidea: Philomycidae, Arionidae, Oopeltidae; Zonitoidea: Parmacellidae, Milacidae; Limacoidea: Limacidae, Agriolimacidae, Boettgerillidae. Insgesamt wurden 10 Familien unterschiedlicher Herkunft untersucht.

2. Wenn die von TAYLOR (1894–1900) vorgeschlagene Radula-Typologie – die dem gegenwärtig verwendeten System der Stylommatophora weitgehend entspricht – zu Grunde gelegt wird, kann die Summe in der Mannigfaltigkeit der Radulastrukturen bei den untersuchten Landnacktschnecken drei Haupttypen zugeordnet werden: Pycnoglossa, Dichoglossa und Beloglossa.

A. Pycnoglossa: Die Central-, Lateral- und Marginalzähne sind hier gut differenziert. Die Basalplatte der Marginalzähne ist medial relativ schmal angelegt; der Querschnitt hingegen breit und in der Regel sind 2 kurze, massive Dentikel angelegt, die dem gezackten Typus zuzurechnen sind.

Ernährungsbiologisch gesehen weisen phytophage und mycophage Arten diesen Radulatypus auf.

Familien mit diesem Radulatyp: Philomycidae, Arionidae, Oopeltidae und von den Gehäuseschnecken die meisten Helicoidea.

B. Dichoglossa: Bei dieser Gruppe sind die Zähne stärker differenziert. Die Basalplatte der Marginalzähne ist medial lang und im Querschnitt schmal ausgebildet. Der Zahnkörper ist säbelförmig oder dornförmig gestreckt (säbelförmiger Typus) und nur wenige Arten weisen sekundäre Dentikel auf (polydenticulärer Typus).

Ernährungsbiologisch betrachtet findet sich dieser Radulatypus bei phytophagen, mycophagen und polyphagen Arten.

Familien dieses Radulatypus sind: Agriolimacidae, Boettgerillidae, Limacidae, Parmacellidae und Milacidae sowie bei den Gehäuseschnecken Zonitidae, Helicarionidae u. a.

C. Beloglossa: Hier besteht die Radula aus gleichartig geformten Zähnen. Die Basalplatte ist relativ klein und ähnelt im Umriß einer 8. Der Zahnkörper ist langgestreckt dolch- oder dornförmig.

Ernährungsbiologisch weist diese Gruppe nur carnivore Arten auf.

Familien mit diesem Radulatypus finden sich bei Nacktschnecken mit den Trigonochlamydidae und den Chlamydephoridae (WATSON 1915), bei den Halbnacktschnecken mit den Testacellidae und auch bei den Gehäuseschnecken mit den Oleacinidae, Streptaxidae u. a.

Bei den hier untersuchten carnivoren Arten sind keine Centralzähne angelegt, statt dessen findet sich ein schmaler zahnloser Medianstreifen.

Die genannten Merkmale sind nicht für alle carnivoren Nacktschnecken typisch. So weist *Troglolestes sokolovi* (Trigonochlamydidae) an dieser Stelle noch rudimentäre Zähne auf. Diese sind wie die übrigen ebenfalls dolchförmig (LIKHAREV & WIKTOR 1980). WATSON (1915) fand, daß es bei den Raubnacktschnecken der Gattung *Chlamydephorus* sowohl Arten mit als auch solche ohne Centralzähne gibt. Bei diesen Arten finden sich auch Lateralzähne.

3. Die Radula der carnivoren Nacktschnecken weist drei Eigentümlichkeiten auf: erstens beträgt die Anzahl der Zähne je Querreihe nur die Hälfte oder ein Drittel der bei phytophagen Nacktschnecken beobachteten, obwohl die Schnecken über gleiche Körpergröße verfügen; zweitens sind die einzelnen Zähne deutlich größer ausgebildet. So beträgt zum Beispiel die Zahnlänge bei *Selenochlamys pallida* bis zu 440µ während der phytophage *Deroceras laeve* bei etwa gleicher Körpergröße Zähne mit einer Länge von nur 26µ besitzt (LIKHAREV & WIKTOR 1980). Drittens zeigt die Radula der Raubnacktschnecken schräg zueinander angeordnete Hälften innerhalb einer Querreihe, die ein umgekehrtes V bilden. Bei den polyphagen und phytophagen Arten ist der Bereich von Centralzahn und Lateralzähnen innerhalb der Querreihe bogenförmig angeordnet. Die Marginalzähne bilden eine schräg zur Radulaachse liegende Verlängerung des Bogens. Die Anzahl der Zähne je Querreihe ist wesentlich höher als bei den Raubnacktschnecken.

4. Die Zähne können drei deutlich voneinander unterscheidbaren Zahntypen zugeordnet werden: Centralzahn, Lateralzähne und Marginalzähne.

Der Centralzahn ist symmetrisch ausgebildet und meist dreizackig oder dreieckig, ausnahmsweise spatelförmig.

Die Lateralzähne sind asymmetrisch, diagonal zur Medianachse hin gedreht. Allgemein ist eine Tendenz zur Reduktion der Endo- und Ectoconen festzustellen. Innerhalb der Querreihe wird von der Radulamitte zum Rand hin zunächst der Endoconus und dann auch der Ectoconus reduziert.

Die Marginalzähne weisen die größten Unterschiede innerhalb eines Zahntypus auf. Der Abschnitt der Marginalzähne ist innerhalb der Querreihe – im Gegensatz zu dem der Lateralzähne – schräg zum Mittelteil angeordnet. Die Marginalzähne verkleinern sich zum Rand hin; der Mesoconus ist jeweils der größte Dentikel, sehr oft bleibt der Ectoconus erhalten und zusätzlich können weitere Dentikel angelegt sein. Die Marginalzähne sind zumeist säbel- oder messerförmig, nur bei der Mehrzahl der Arionoidea sind sie breit und kurz gezackt.

Ursprünglich waren alle drei Zahnformen des Centralzahnes dreizackig; die dreieckigen, spatelförmigen sowie dolchförmigen entstanden durch Reduktion der Seitenconen. Die Lateralzähne stammen ebenfalls von einer dreizackigen Grundform ab; dies trifft auch für die Marginalzähne zu, die sehr oft sowohl einen Mesoconus als auch einen Ectoconus besitzen. Man kann davon ausgehen, daß die sekundäre Vermehrung der Seitenconen einer Vergrößerung der Arbeitsfläche der Marginalzähne dient.

5. Im Radulabau der Nacktschnecken läßt sich eine Parallelentwicklung (Evolutions-Parallelismus) erkennen, die von der Eigenart der Nahrungsressourcen und dem Mechanismus der Nahrungsaufnahme abhängt. Aus diesen Gründen besitzt die Radula für die Klassifikation nur additiven Wert.

6. Zusammenfassend ist festzustellen, daß sich die Radula der Nacktschnecken von der gehäusetragender Pulmonaten nicht spezifisch unterscheidet.

Results (Part I and II).

This section has the results of comparative studies on radula morphology discussed in detail both in Part I (JUNGBLUTH, LIKHAREV & WIKTOR 1981) and in Part II, published presently.

1. Studies comprised 10 slug families of various evolutionary origin. They are: Oleacinoidea: Testacellidae; Trigonochlamydoidea: Trigonochlamydidae; Arionoidea: Philomycidae, Arionidae, Oopeltidae; Zonitoidea: Parmacellidae, Milacidae; Limacoidea: Limacidae, Agriolimacidae, Boettgerillidae.

2. Adopting the typology of radula structure of TAYLOR (1894–1900) and applying it to the current systematics of Stylommatophora, three basic radula structure types can be distinguished in the above listed slugs: pygnoclossa, dichoglossa and beloglossa.

A. Pycnoglossa: Teeth are differentiated into: central, lateral and marginal. Basal plates of marginal teeth are short in medial section, wide in cross section. Marginal teeth have two short denticles (cusps) as a rule, we include it to the serrate type.

As regards feeding biology, this radula type is typical of phyto- or mycophagous slugs.

This type occurs in: Philomycidae, Arionidae, Oopeltidae and among snails in e. g. Helicoidea.

B. Dichoglossa: Teeth are differentiated, like in pycnoglossa, into the same three groups, the differences between the groups being still more clear. Basal plates of marginal teeth are long in medial section, narrow in cross section. Marginal teeth are sabreshaped or spiny (sabre type). In some species there may be an additional secondary denticle (cusp). This in our terms will be the polydenticular type.

As regards feeding biology, this radula type is typical of phyto- and polyphagous slugs.

This type occurs in: Agriolimacidae, Boettgerillidae, Limacidae, Parmacellidae and Milacidae, among snails in e. g. Zonitidae and Helicarionidae.

C. Beloglossa: All radula teeth are of one type – dagger-shaped or spiny. Basal plates are relatively small, shaped like horizontally lying figure 8.

As regards feeding biology, this radula structure is typical of predators.

It occurs in: Trigonochlamydidae and Chlamydephoridae (WATSON 1915), in semislugs in Testacellidae and in predatory snails in e. g. Oleacinidae and Streptaxidae.

In predatory slugs that we studied there are no central teeth, along the centre of the radula there is an empty, toothless space. This is not a rule with all predatory slugs, for e. g. in *Troglolestes sokolovi* (Trigonochlamydidae) there are central teeth, though small and vestigial, also of the dagger-shaped type (LIKHAREV & WIKTOR 1980). WATSON (1915) found that in slugs of the genus *Chlamydephorus* there are central teeth in some species, while in others they are absent. He found also that in slugs of this genus there are teeth of some other type than we described.

3. Typical characters of predatory slugs are:

a) a clearly lower number of teeth in the transverse row. They are 2-3 times fewer than in phytophagous slugs of an equal body size.

b) particular teeth are proportionately much bigger, e. g. in *Selenochlamys* teeth are 440μ, while in *Deroceras laeve*, of roughly the same size, the respective teeth are 26μ (LIKHAREV & WIKTOR 1980).

c) in predatory slugs teeth of the right and the left side of the transverse row are situated obliquely (like the inverted V). In polyphagous and phytophagous slugs the total teeth number in the transverse row is always higher than in predatory ones. Central and lateral teeth from an arch in the transverse row, the marginal teeth are a prolongation of the arch, situated obliquely.

4. Teeth may be divided into three groups: central, lateral and marginal.

Central tooth is symmetrical and usually has three cusps (cones), sometimes is triangular or spatuliform.

Lateral teeth are asymmetrical, their crowns being obliquely inclined to both the radula axis and to the basal plates. Lateral cusps tend commonly to get reduced, i. e. both endocones and ectocones. In the same row they usually become gradually smaller till they are completely reduced, starting from the radula middle to its edges, first endocones, then ectocones.

Marginal teeth of the same transverse row are most varied. A whole row section that they form is situated at acute angle to the radula axis, so that on the boundary between lateral and marginal teeth transverse row is as if bent to the rear of the radula. The following teeth, starting from the part near the middle within the same row, become smaller from the part near

the middle within the same row, become smaller and smaller. Mesoconus is always preserved in their crowns. Sometimes there occurs also an ectoconus, and in some cases also a secondary ectoconus besides the primary, marginal teeth are usually sabre-shaped, when wide their crowns are serrate.

Originally all teeth were tricuspid and were similar to most often met central teeth. Triangular, spatuliform or sabre-shaped teeth originated due to secondary transformation and reduction in lateral cusps. Also marginal teeth can be derived from such tricuspide teeth. Ectocones, often occuring in those teeth, witness this, as does also endocones sometimes. Originating of an additional, secondary ectocone seems a secondary adaptation enlarging the abrasive surface of the tooth.

5. In slugs there is evolutionary parallelism, evident in the similarity of radula structure. This results from taking food of similar kinds. Because of this radula features are not useful in systematics of these slugs.

6. The slug radula is not different in structure in anything particular from the radula of snails (with well-developed shell).

Anmerkungen zum Teil I.

1. In der Einleitung zum Teil I sind auf Seite 15 zwei Sätze umzuformulieren: Absatz 2, 1. Satz: statt „horniger Basalmembran" muß es richtig heißen: „Die Radula besteht aus einer elastischen, Protein und Chitin enthaltenden Basalmembran, die auf der Oberseite des Odontophors aufliegt und den darauf angehefteten Zähnen." — In Abssatz 3, ist der 2. Satz deutlicher zu formulieren: „Am Vorderende der Radula werden Basalmembran und Zahnbasis durch körpereigene Enzyme (nicht durch Bakterien) zerstört, so daß die Zähne ausfallen. Dieser Regel-Abbau wird durch Neubildung in der sog. Radulatasche, die im hinteren Teil des Schlundkopfes liegt, kompensiert." — Diese beiden Hinweise verdanken wir Herrn Kollegen Professor Dr. K. Kerth (Würzburg).

2. Folgende Druckfehler sind zu korrigieren: Auf Seite 18 muß es bei den Arten 17.-18. jeweils *Turcomilax* statt *Turkomilax* heißen, ebenso auf Seite 28 in den Erläuterungen zu Tafel 2. Auf den Seiten 28, 32 und 34 muß es in den Erläuterungen zu den Tafeln 2, 4 und 5 bei den Arten 21., 20. und 22. jeweils *Gigantomilax* statt *Gigantolimax* heißen.

Danksagung: Für Material oder Materialleihgaben möchten wir an dieser Stelle Herrn Dr. M. M. P. Seixas (Lisabon/Portugal) und Herrn Dr. A. Solem (Chicago/USA) danken.

Schriften.

Altena, C. O. van Regteren (1966): Notes on slugs, 11. Arionidae, Milacidae and Limacidae from South Africa (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). — Zool. Meded., **41**: 269-298, pls. 1-2.

Jungbluth, J. H., Likharev, I. M. & Wiktor, A. (1981): Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken. I. Limacoidea und Zonitoidea (Gastropoda: Pulmonata). — Arch. Moll., **111**: 15-35.

Likharev, I. M. & Wiktor, A. (1979): Parallelisms in the structure of slugs of the superorder Stylommatophora and their systematic position. — Proc. zool. Inst. Acad. Sci. USSR, **80**: 70-86. [russ., mit engl. Titel].

— & — (1980): The Fauna of Slugs of the USSR and adjacent countries (Gastropoda terrestria nuda). — Fauna of USSR, (Nov. Ser., **122**) Mollusca **III** (5): 437 S.; Leningrad [russ., mit engl. Titel].

PILSBRY, H. A. (1948): Land Mollusca of North America (North of Mexico). **2** (2) [Monogr. Acad. nat. Sci. Philad., **3**]: XLVII, 521-1113.

SCHILEYKO, A. A. (1979): The system of the order Geophila (= Helicida) (Gastropoda: Pulmonata). — Proc. zool. Inst. Acad. Sci. USSR, **80**: 44-69 [russ., mit engl. Titel].

SUBAI, P. (1980): Revision der lebenden Arten der Gattung *Poiretia*. (Gastropoda: Oleacinidae). — Arch. Moll., **110**: 151-172.

WATSON, H. (1915): Studies on the Carnivorous Slugs of South Africa. — Ann. Natal Mus., **3** (2): 107-267.

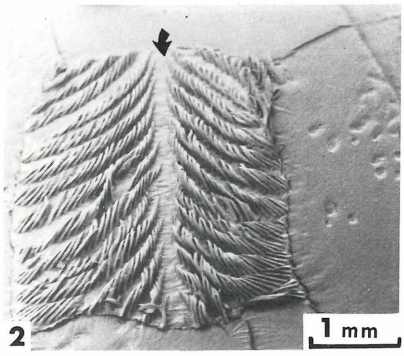
WIKTOR, A. & LIKHAREV, I. M. (1980): The pallial complex of Holarctic terrestrial slugs (Pulmonata, Stylommatophora) and its importance for classification. — Zool. polon., **27**: 421-460.

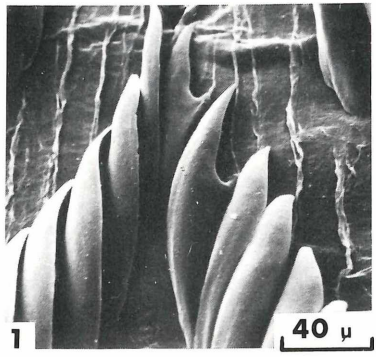
ZILCH, A. (1959–1960): Gastropoda. Teil 2 Euthyneura. — In: H. SCHINDEWOLF: Hdb. Paläozool., **6** (2): XII, 834 S.; Berlin.

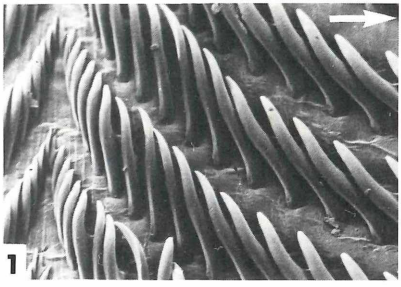
Erklärungen zu Tafel 1.

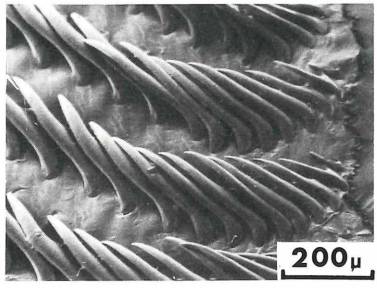
Allgemeine Erläuterungen: wie bei den Tafeln des Teil I sind die Ausschnitte aus den Zahnreihen in 2-3 Spalten angeordnet: links wird jeweils der Centralzahl (C) abgebildet; in der mittleren Spalte die Lateralzähne (L), hier wird die Richtung zum Radularand durch einen Pfeil angezeigt; rechts finden sich die Marginalzähne (M).

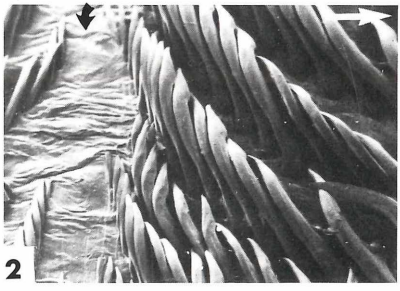
1) Der carnivore Typ:
   1. *Trigonochlamys imitatrix*, 2. *Selenochlamys pallida*, 3. *Testacella haliotidea*.

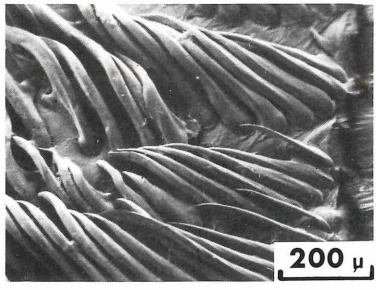


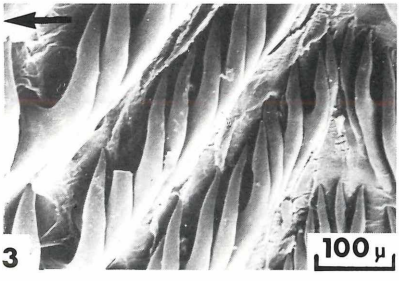


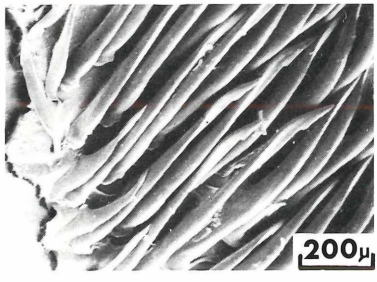








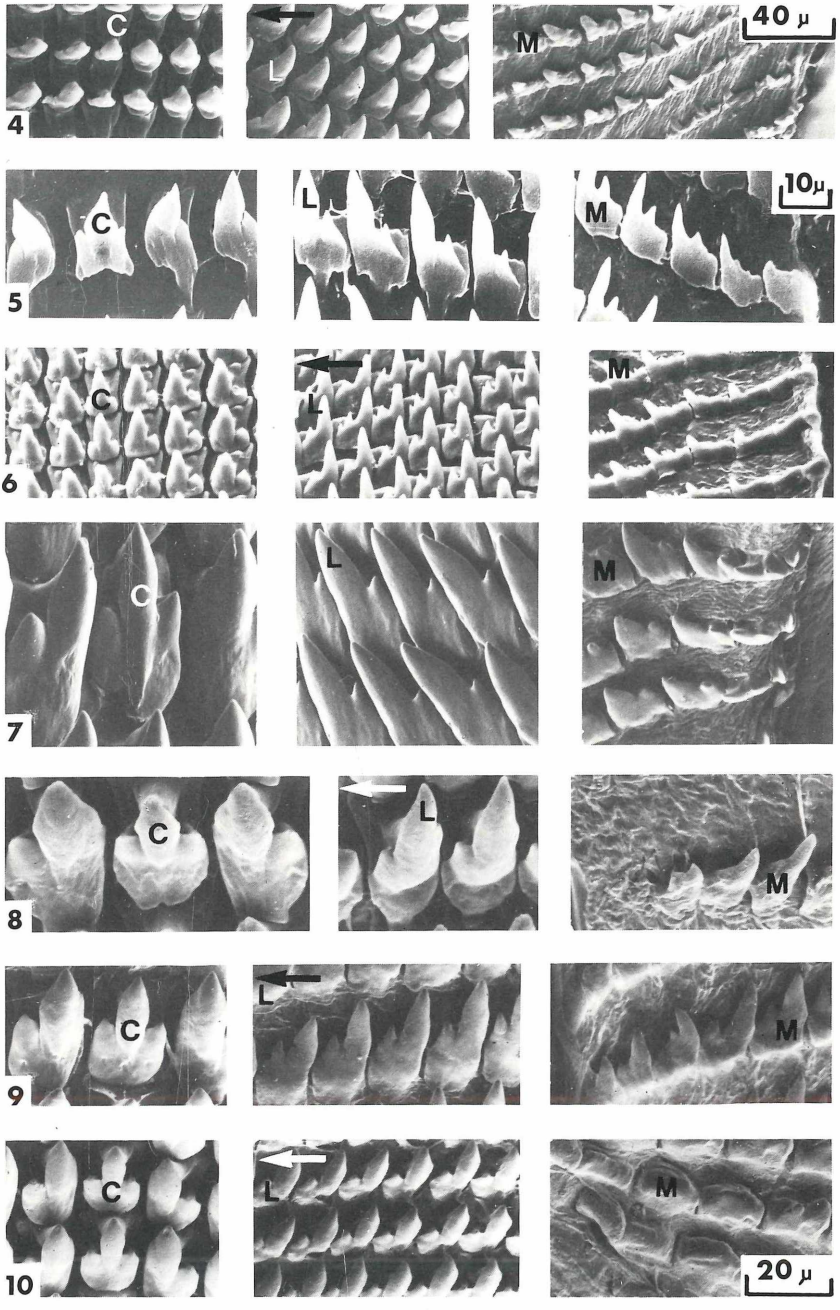




J. H. Jungbluth, I. M. Likharev & A. Wiktor: Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken.

Erklärungen zu Tafel 2.

2) Der polyphage und phytophage Typ:
4. *Meghimatium bilineatum*, 5. *Philomycus carolinianus*, 6. *Pallifera hemphilli*, 7. *Arion rufus*, 8. *Arion ater*, 9. *Arion lusitanicus*, 10. *Arion subfuscus*.

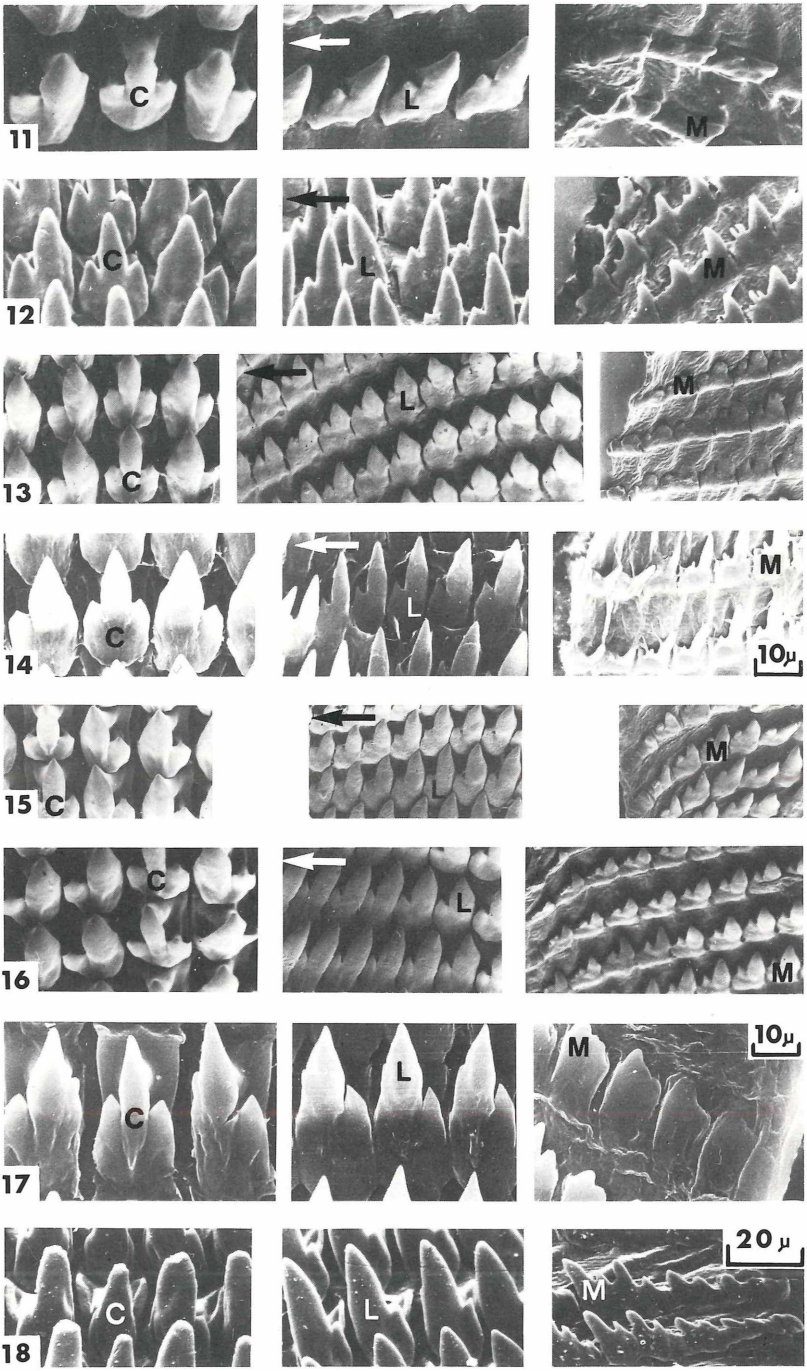


J. H. Jungbluth, I. M. Likharev & A. Wiktor: Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken.

Erklärungen zu Tafel 3.

noch 2 (polyphager und phytophager Typ):

11. *Arion sibiricus*, 12. *Arion circumscriptus*, 13. *Arion silvaticus*, 14. *Arion fasciatus*, 15. *Arion distinctus*, 16. *Arion intermedius*, 17. *Arion isseli*, 18. *Geomalacus maculosus*.

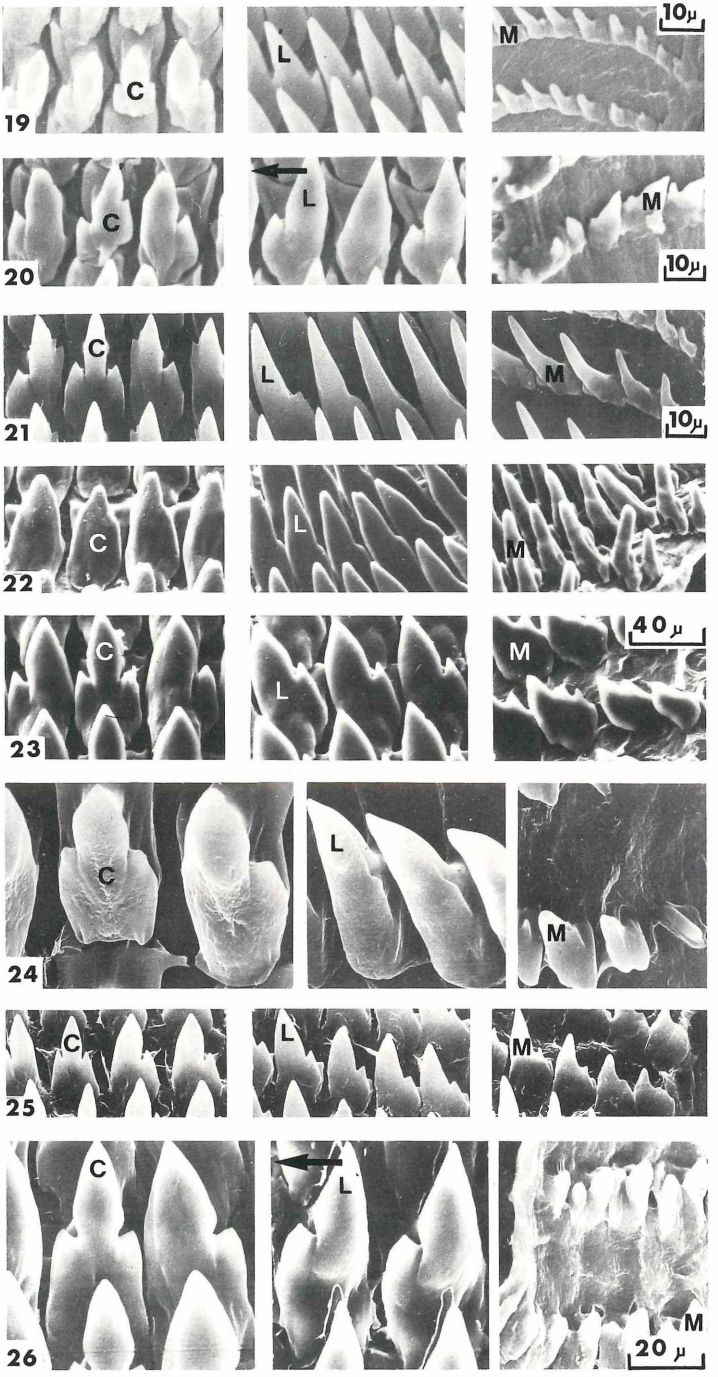


J. H. Jungbluth, I. M. Likharev & A. Wiktor: Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken.

Erklärungen zu Tafel 4.

noch 2 (polyphager und phytophager Typ):

19. *Geomalacus (Arrudia)* sp., 20. *Letourneuxia numidica*, 21. *Hemphillia camelus*, 22. *Anadenus altivagus*, 23. *Prophysaon andersoni*, 24. *Ariolimax columbianus*, 25. *Zacoleus idahoensis*, 26. *Oopelta nigropunctata*.



J. H. Jungbluth, I. M. Likharev & A. Wiktor: Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 116

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

Artikel/Article: Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken. II. Arionoidea und Trigonochlamydoidea (Gastropoda: Pulmonata). 25-45