Arch. Moll. | 116 | (1/3) | 47–56 | Frankfurt am Main, 25. 10. 1985

Kiefer und Radula in der Gattung *Phyllocaulis* COLOSI

(Pulmonata: Soleolifera: Veronicellidae).

Von

KLAUS-JÜRGEN GÖTTING.

Mit 6 Abbildungen und 3 Tabellen.

Zusammenfassung: *Phyllocaulis boraceiensis, gayi, soleiformis, tuberculosus* und *variegatus* wurden rasterelektronenmikroskopisch auf die Struktur der Kiefer und der Radulae untersucht. Die jeweiligen Merkmale sind so charakteristisch, daß sie zur Differenzierung der Arten benutzt werden können. Für mehrere Arten ließen sich statistisch signifikante Unterschiede im Längenverhältnis von 1. Lateral- und Zentralzahn nachweisen. Die Aussagekraft der Radula-Merkmale für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen wird diskutiert.

Summary: *Phyllocaulis boraceiensis, gayi, soleiformis, tuberculosus* and *variegatus* were investigated by SEM regarding the structure of jaws and radulae. The respective features are highly characteristic, they can be used to differentiate the species mentioned above. For some of these species statistically significant differences of the longitudinal relation between the 1. lateral and the central tooth were indicated. The significance of the radula features for the clarification of the relationships in species of the genus *Phyllocaulis* is discussed.

Die Arten der überwiegend pantropisch verbreiteten Veronicellidae sind von nacktschneckenartigem Habitus und äußerlich sehr gleichförmig. Sie werden daher im wesentlichen nach dem Bau ihres (zwittrigen) Genitalsystems unterschieden und 11 Gattungen zugeordnet (THOMÉ 1975). Wie die anderen bisher untersuchten Spezies leben die *Phyllocaulis*-Arten unter Steinen, am Boden liegendem Holz und unter Kuhfladen, in Wäldern und auf Weiden (THOMÉ & RODRIGUES 1973 und eigene Beobachtungen). Begattung und Eiablage hat zuletzt THOMÉ (1968) beschrieben. Im übrigen ist über die Biologie dieser Tiere wenig bekannt.

THOMÉ (1976) hat die Gattung revidiert und 5 *Phyllocaulis*-Arten anerkannt. In der vorliegenden Arbeit werden die Ergebnisse rasterelektronenmikroskopischer Untersuchungen an Kiefer und Radulae dieser fünf Arten mit den bisher von anderen Autoren analysierten anatomischen Verhältnissen verglichen, um eventuell zu einer Aussage über die Verwandtschaftsverhältnisse zu kommen.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. KLAUS-JÜRGEN GÖTTING, Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie, Stephanstr. 24, D-6300 Gießen.

Abb. 1. *Phyllocaulis gayi f. clara* am Fundort (morsches Holz) bei Mehuín, Chile (39°24′S 73°10′W). Länge des Tieres ca. 65 mm; phot. 6. 3. 1982.

Material und Methode.

Es wurden je 5 Tiere folgender Arten und Formen untersucht:

Phyllocaulis boraceiensis THOMÉ 1972, Fundort: Blumenau, Rio Grande do Sul, Brasilien; ex coll. FZB (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre) Nr. 3195.

P. gayi (P. FISCHER 1871), Fundort: Mehuín, nördlich Valdivia, Chile; leg. GÖTTING 6. 3. 1982.

P. soleiformis (ORBIGNY 1835), Fundorte: Form A: Rua Ramiro Barcelos 1740, Porto Alegre; leg. J. C. LANZER 6. 7. 1975; FZB Nr. 4329. — Form B: São Borja, Rio Grande do Sul; leg. („Studenten") 15. 10. 1965; FZB Nr. 1718. — Form C: Vila Oliva, Caxias do Sul; leg. S. SCHERER 4. 5. 1975; FZB Nr. 4142.

P. tuberculosus (MARTENS 1868), Fundort: Morro de Côco, Viamão, Rio Grande do Sul; leg. J. W. THOMÉ 28. 5. 1966; FZB Nr. 1916.

P. variegatus (SEMPER 1885), Fundort: Canoas, Rio Grande do Sul; leg. K. SAALFELD, 11. 2. 1975; FZB Nr. 3957.

Aus den alkoholfixierten Tieren wurden die Schlundköpfe herauspräpariert, die Radulae und Kiefer soweit wie möglich vom anhängenden Gewebe befreit und anschließend mit KOH (heiß), Laborreiniger 7 X, Wasser, 70% Alkohol und Ultraschall gereinigt. Die Objekte wurden nach Montage mit Gold besputtert (Polaron E 5000) und im JEOL SM-1 bei Vergrößerungen zwischen 30:1 und 1000:1 untersucht.

„Länge" und „Breite" werden im folgenden stets auf die Körperachsen der Schnecke bezogen.

Ergebnisse.

1. Kiefer:

Der Kiefer ist eine schmale, sichelförmig gebogene und parallel zur Körperlängsachse rippenstreifige Platte. Form, Breite und Anzahl der Rippen sind von Art zu Art verschieden. Die Kiefer sind 0·25-0·3 mm lang und 1·3-2·1 mm breit. Das Material reichte nicht aus, um die Einflüsse von Körpergröße und Artzugehörigkeit auf die Kiefermaße zu analysieren.

Der Kiefer von *P. boraceiensis* weist etwa 15 Rippen auf, die tütenartig ineinandergesteckt erscheinen (schmale „Basis" der Tüte mediad gerichtet.) Nur der schmale Mittelteil des Kiefers ist nahezu symmetrisch, die übrigen, kräftigwulstigen Rippen sind asymmetrisch. Im REM zeigen die Rippen eine feine Querstreifung. Die Wölbung des Kiefers ist in der Mitte besonders kräftig; zu den Rändern hin ist er abgeflacht.

Ganz anders ist der Kiefer von *P. gayi* gestaltet. Er erscheint auch median ziemlich flach und trägt etwa 24 kräftige, scharf vorspringende, untereinander ungleiche Rippen, die fein quergestreift sind. Einige der Hauptrippen sind fein längsgerippt. Eine Symmetrie ist auch hier nicht erkennbar. *P. soleiformis* hat – in allen drei untersuchten Formen – ca. 29 Rippen, die besonders in den Formen B und C längsgerippt, bei C zusätzlich fein quergerippt sind. Auch diese Kiefer sind in sich nur schwach gewölbt. Ebenfalls 29 Rippen zeigt der Kiefer von *P. tuberculosus*; schmale und breitere Rippen wechseln unregelmäßig miteinander; die äußeren Rippen entspringen tütenförmig auseinander. Letzteres ist auch bei *variegatus* der Fall; dieser Kiefer weist allerdings nur 22 Rippen auf, von denen einige im Querschnitt dreikantig erscheinen.

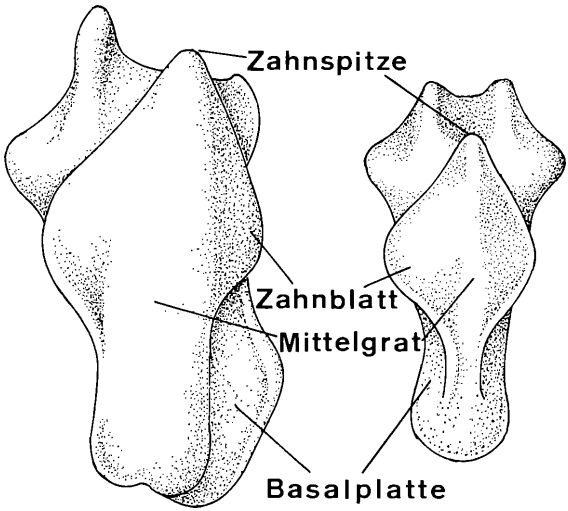
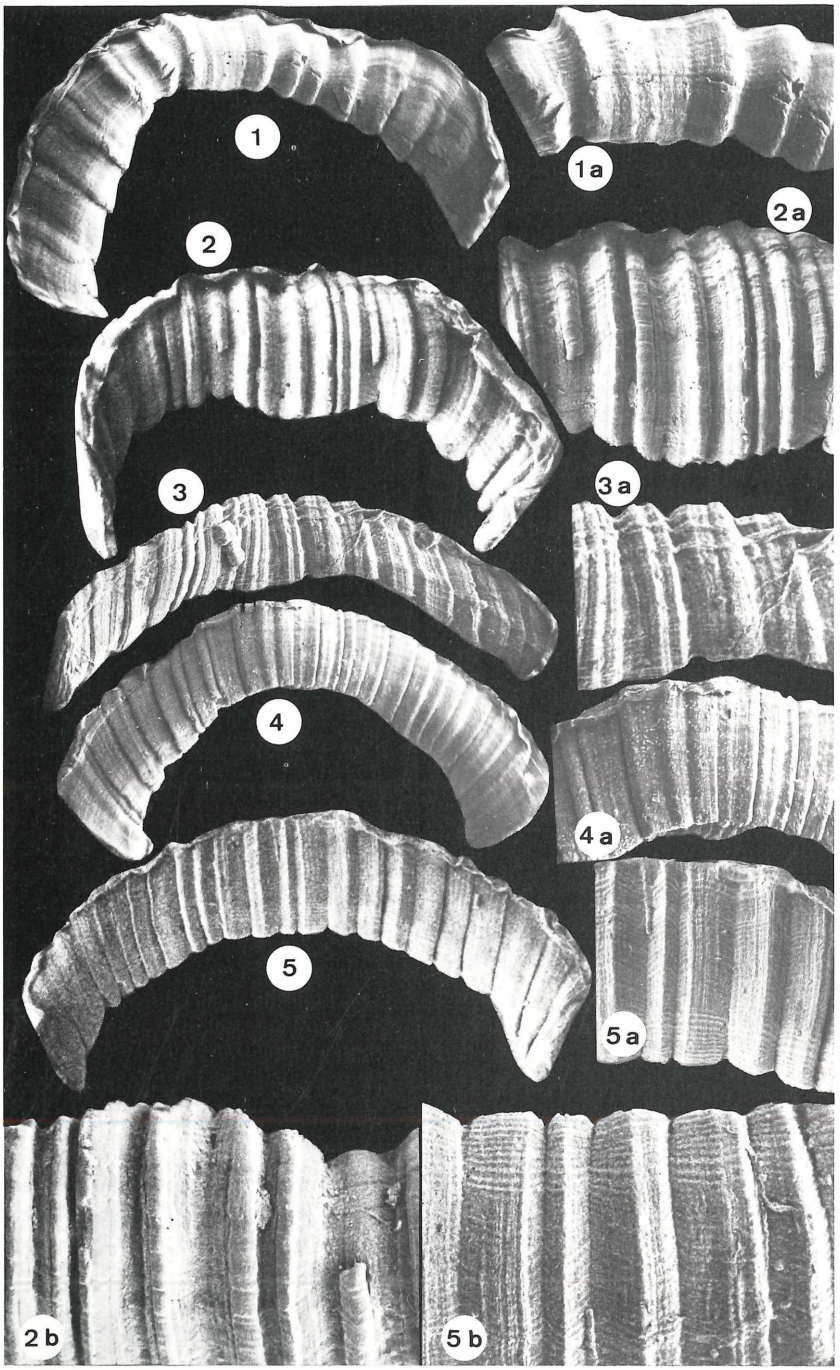


Abb. 2. Leicht schematisierte Darstellung des 1. Lateralzahns (links) und des Zentralzahns (rechts) von *Phyllocaulis soleiformis* mit den hier verwendeten Bezeichnungen der Teile.


1
1a
2
2a
3
3a
4
4a
5
5a
2b
5b

2. Radula:

Da sich die Tiere bei der Konservierung zusammenziehen, wurde auf den Versuch verzichtet, Radula- und Körperlänge zu korrelieren. Mit 9 mm war die Radula einer ausgewachsenen *boraceiensis* am längsten, die meisten Radulae, von mittelgroßen (~5 cm) Tieren stammend, waren 4·5-5 mm lang und etwa halb so breit.

Tab. 1. Radula-Längen und Anzahl der Zähne der *Phyllocaulis*-Arten.

Art	Länge der Radula (mm)	Anzahl der Längsreihen	Anzahl der Querreihen	Gesamtzahl der Zähne
boraceiensis	9·0	95	110	10450
gayi	6·7	111	116	12876
soleiformis	3·8	81	96	7776
	4·4	91	112	10192
tuberculosus	4·6	87	122	10614
variegatus	5·0	115	122	14030

Die Anzahl der Zähne gleichgroßer Radulae unterscheidet sich nur geringfügig. Einige Beispiele – wegen der geringen Individuenzahl nicht statistisch bearbeitet – sind als Anhaltspunkt in Tab. 1 zusammengestellt. Dabei fällt auf, daß die „große" Radula von *boraceiensis* (9 mm lang) nicht mehr Zähne trägt als die halb so langen Radulae von *soleiformis* und *tuberculosus*. Es lag daher nahe, die Zahngrößen zu ermitteln. Die Mittelwerte sind in Tab. 2 zusammengestellt. Bei den Messungen waren die Zahnneigungen zu berücksichtigen. Um ein winkelunabhängiges Maß zu bekommen, wurden auch die Quotienten der Länge des 1. Seitenzahnes und des Mittelzahnes gebildet (Tab. 2). Dieses Längenverhältnis Seitenzahn: Mittelzahn (Q) wurde zwischen den Arten verglichen und mit dem t-Test überprüft (Tab. 3). Es ist signifikant verschieden zwischen *boraceiensis* und *soleiformis*, *gayi* und *soleiformis*, *tuberculosus* und *soleiformis* C, *variegatus* und *soleiformis* C. Interessanterweise unterscheidet sich die *soleiformis*-Form C signifikant von den Formen A und B, und es wäre anhand anderer Merkmale zu überprüfen, ob es sich wirklich um eine *soleiformis* handelt.

◀ Abb. 3. Kiefer der *Phyllocaulis*-Arten. 1) *boraceiensis*, 2) *gayi*, 3) *soleiformis*, Form C, 4) *tuberculosus*, 5) *variegatus*; ca. 40×. 1a-5a) zugehörige Ausschnitte aus dem mittleren Teil des Kiefers; ca. 65×. 2b) *gayi*, 5b) *variegatus;* medioventraler Teil des Kiefers, ca. 100×.

Tab. 2. Durchschnittslängen (L, in µm) mit Standardabweichungen (s) der Mittel- und 1. Seitenzähne der *Phyllocaulis*-Arten. Q gibt das Längenverhältnis von 1. Seitenzahn zum Mittelzahn an.

Art	Mittelzahn L	Mittelzahn s	1. Seitenzahn L	1. Seitenzahn s	N	Q	$S(Q-\bar{Q})^2$	Zähne/mm^2
1 *boraceiensis*	37·9	2·12	56·4	3·30	7	1·491	0·0118	672
2 *gayi* f. *clara*	35·5	2·22	54·4	3·67	8	1·534	0·0456	680
3a *soleiformis* A	35·8	0·96	48·4	0·62	5	1·352	0·0046	1200
3b *soleiformis* B	35·8	2·59	47·7	2·62	13	1·338	0·0613	720
3c *soleiformis* C	23·7	1·31	40·3	1·03	7	1·701	0·0706	1792
4 *tuberculosus*	32·3	3·06	45·4	4·21	15	1·410	0·1072	1200
5 *variegatus*	43·0	1·76	62·0	2·78	9	1·446	0·0817	864

P. soleiformis C hat die kleinsten Zähne (1. Seitenzahn ca. 40, Zentralzahn ca. 24 µm lang; Basalplatte nicht berücksichtigt); die größten finden sich bei *variegatus* (62 bzw. 43 µm). Die Ermittlung der Zahndichte (= Anzahl der Zähne pro mm^2) ist wegen der dreidimensionalen Krümmung der Radularmembran schwierig. Die Werte in Tab. 2 können daher nur als Näherungswerte betrachtet werden; sie gelten für den medianen Teil im vorderen Drittel der Radula. *P. soleiformis* B unterscheidet sich durch die geringere Zahndichte von den beiden anderen Formen dieser Art: die lateralen Abstände der Seitenzähne sind größer.

Die Zahnformen sind verschieden. Wie früher dargelegt (GÖTTING 1978), wurden für den Vergleich der Arten die Zentral- und Lateralzähne im vorderen Drittel der Radula herangezogen. Die Seitenzähne sind in den Querreihen bei allen Arten gleichförmig und asymmetrisch. Der Hauptteil des Zahnes ist blattförmig und wird longitudinal durch einen Mittelgrat versteift. Dieser Grat ist bei *boraceiensis* klar ausgeprägt, bei *tuberculosus* bei den jüngsten Zähnen deutlich, bei den älteren auf den Zentralzahn beschränkt. Bei *variegatus* ist er noch erkennbar, bei *gayi* und

Tab. 3. Statistische Auswertung des Längenverhältnisses Q (vgl. Tab. 2) der 1. Seitenzähne zum Mittelzahn. Linke Seite: errechnete t-Werte. Rechte Seite: + signifikant verschieden für eine Sicherheitsgrenze von P = 0.001; ? P = 0.01; – kein signifikanter Unterschied.

	bor.	*gayi*	*sol.*A	*sol.*B	*sol.*C	*tub.*	*var.*
boraceiensis		-	+	+	+	?	-
gayi	1·249		+	+	?	?	-
soleiformis A	5·862	4·730		-	+	-	-
soleiformis B	5·123	5·814	0·414		+	?	?
soleiformis C	4·739	3·411	6·874	9·046		+	+
tuberculosus	2·295	3·321	1·425	2·360	6·742		-
variegatus	1·093	1·966	1·987	2·944	4·851	0·921	

soleiformis schwach. Bei allen Arten sind die Seitenzähne laterad ziemlich ausladend geschwungen (vgl. Abb. 4). Die Spitzen der ältesten Zähne sind oft abgebrochen (Abb. 4: Fig. 4). Fehlbildungen wie Zweispitzigkeit wurden bei den Randzähnen beobachtet (Abb. 4: Fig. 3c). Die Lateralzähne von *boraceiensis, soleiformis* A und *tuberculosus* sind relativ breiter als die der anderen Arten (Längen-Breiten-Verhältnis etwa 1·6 1, bei den anderen mindestens 2 1). Wegen der unterschiedlichen Zahnformen und -wölbungen ist es schwierig, eine gemeinsame Bezugsebene zu finden, so daß das Längen-Breiten-Verhältnis der Lateralzähne nicht quantitativ ausgewertet wurde.

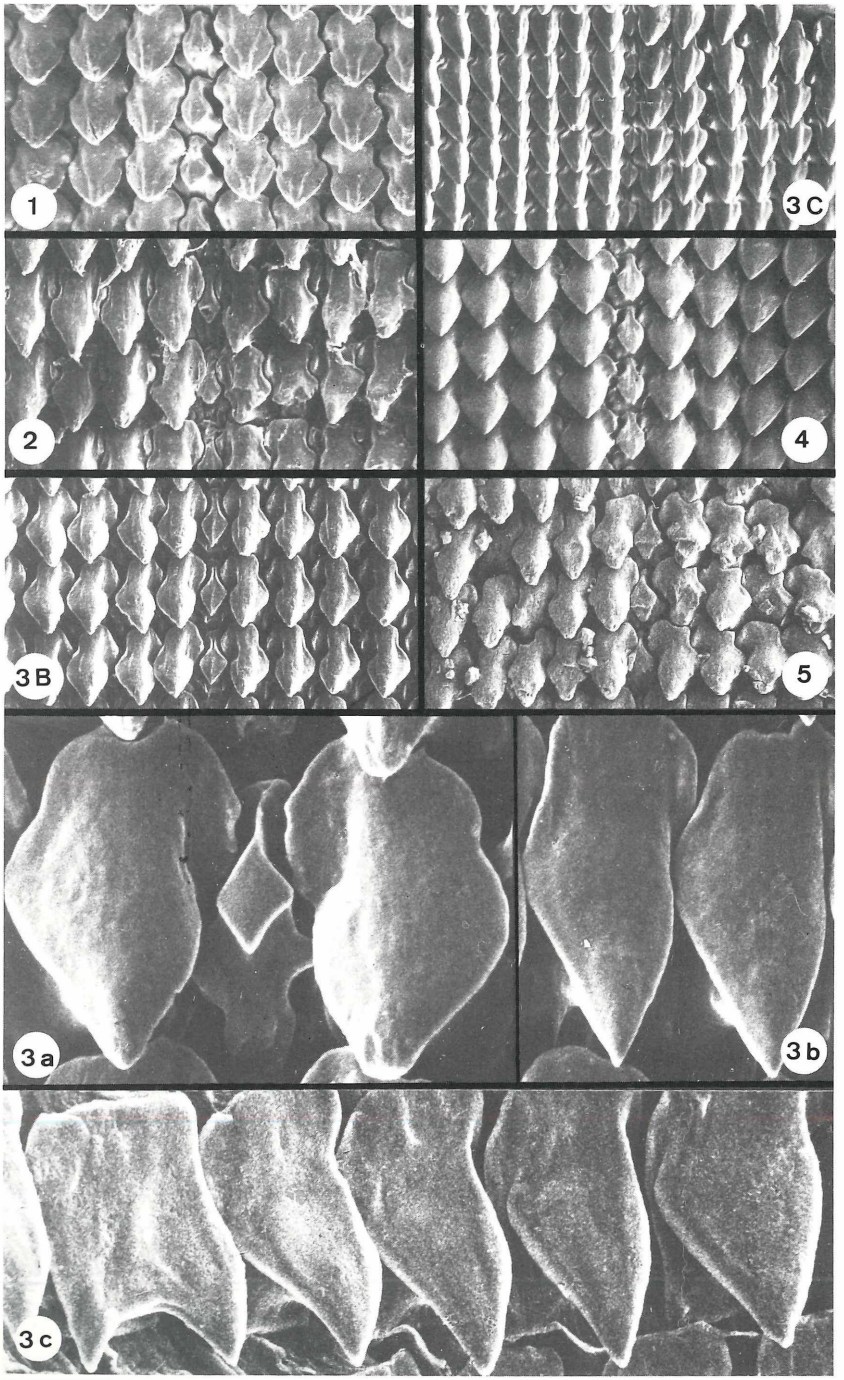
Die Mittelzähne sind symmetrisch und bei allen *Phyllocaulis*-Arten wesentlich kleiner als die Seitenzähne (vgl. Tab. 2 und Abb. 4 und 5). Das Längenverhältnis von Zahnblatt und Basalplatte ist sehr verschieden: während bei *variegatus* die Zahnspitze das hintere Ende der Basalplatte überragt, endet sie bei *gayi* beträchtlich vorher (Zahnblatt erreicht nur etwa $^2/_3$ der Basalplattenlänge). Entsprechend ist das Zahnblatt bei *variegatus* in Aufsicht schlank-lanzettförmig, bei *gayi* rhombisch. Die anderen Arten nehmen eine Zwischenstellung ein.

Diskussion.

Unter den Kiefern nimmt der von *boraceiensis* eine Sonderstellung ein: seine Wölbung, die geringe Anzahl, die Form und Anordnung der Rippen unterscheiden ihn von den Kiefern aller anderen Arten. Der tütenartige Aspekt der lateralen Rippen ist bei *tuberculosus* ähnlich, doch stimmen geringe Wölbung und Rippenzahl mit *soleiformis* überein, insbesondere mit der Form A. Der Kiefer von B weicht von denen der Formen A und C stärker ab: seine Breite beträgt etwa das Fünffache seiner Länge, A und C sind relativ länger; die Längsrippung ist bei B und C jedoch stärker ausgeprägt als bei A. Die Kiefer von *gayi* und *variegatus* sind einander in der Anzahl und in der Form der oft im Querschnitt dreieckig erscheinenden Rippen ähnlich, doch springen die Rippen bei *gayi* stärker vor. Im Vergleich zu *Helix*-Arten (GÖTTING 1978) fallen die zahlreicheren Rippen der *Phyllocaulis*-Spezies auf.

Nach der Rippenanzahl können die Arten wie folgt gruppiert werden: 1. a) *boraceiensis,* b) *gayi* und *variegatus,* c) *soleiformis* und *tuberculosus.* Nach dem Rippenmuster wären dagegen zusammenzustellen: 2. a) *boraceiensis* und *tuberculosus,* b) *gayi, soleiformis* und *variegatus.*

Die *Phyllocaulis*-Radula ist aus zahlreichen, kleinen und unicuspiden Zähnen aufgebaut, die auf den ersten Blick sehr gleichförmig erscheinen. Das hat sie mit der Radula der meisten Pulmonata gemein. Auch wenn man die Veränderungen von Größe und Form der Zähne mit dem Wachstum und dem Abnutzungsgrad berücksichtigt, zeigen sich artcharakteristische Unterschiede zwischen den 5 untersuchten Arten. Da sich Form und Größe mit dem Betrachtungswinkel verändern und es schwierig ist, eine einheitliche Bezugsebene festzulegen, wird hier als Differenzierungsmerkmal das Längenverhältnis von 1. Seitenzahn zum Mittelzahn benutzt. Danach lassen sich folgende Gruppen bilden: 1) *boraceiensis, gayi, variegatus;* 2) *tuberculosus, variegatus, soleiformis* A, B; 3) *soleiformis* C. *P. variegatus* ist hiernach nicht eindeutig zuzuordnen; nach der Anzahl der Querreihen pro Längenmillimeter Radula (ca. 25) könnte man die Art eher in Gruppe 2 einreihen. Doch ist es bei diesen wie bei den anderen Merkmalen fraglich, welches Gewicht ihnen zukommt.


1
3C
2
4
3B
5
3a
3b
3c

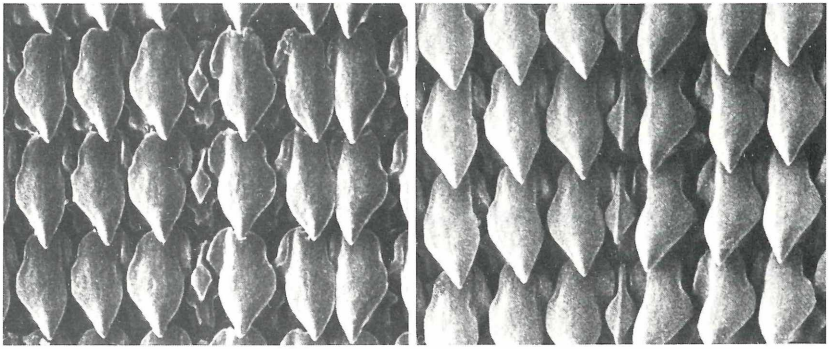


Abb. 5. Ausschnitte aus dem mittleren (links) und hinteren (rechts) Teil der Radula von *Phyllocaulis soleiformis*, Form A; ca. 325×.

Während also die Frage nach der Brauchbarkeit der Radula- und Kiefermerkmale für die Unterscheidung der Spezies positiv zu beantworten ist, bleibt die phylogenetische Erkenntnismöglichkeit gering. Die Auswertung der hier behandelten Merkmale führt zu einem Schema, wie es als Arbeitshypothese in Abb. 6 wiedergegeben ist. Da bisher viel zu wenige Pulmonata (und Soleolifera) rasterelektronenmikroskopisch auf ihre Radulastruktur untersucht worden sind, ist es zur Zeit noch nicht möglich, die diesbezüglichen Synapomorphien der Gattung *Phyllocaulis* anzugeben.

Unter den weitgehend artkonstanten Merkmalen sind bisher die des zwittrigen Genitalsystems am besten untersucht, insbesondere die des männlichen Anteils. Die Arten unterscheiden sich in Form, Größe und Lagebeziehung sowie der Oberflächengestaltung von Glans und Spatha. THOMÉ (1976) schlägt vor, *P. boraceiensis* als die Stammart aufzufassen, aus der sich *tuberculosus* und *variegatus* entwickelt hätten. Aus letzterer sei *soleiformis* entstanden und aus dieser schließlich *gayi*. Doch gibt es bisher auch zur Bewertung der Merkmale des Genitalsystems keine eindeutigen Kriterien.

Eine überzeugende phylogenetische Aussage ist im allgemeinen nur nach einem Vergleich mehrerer, voneinander unabhängiger Merkmale zu machen. Solche Untersuchungen liegen für die *Phyllocaulis*-Arten wie für die meisten anderen Gastropoda nicht vor. So ist die Analyse der Radula und der Kieferstruktur nur als

---

◀ Abb. 4. Ausschnitte aus dem medianen, vorderen Teil der Radula der *Phyllocaulis*-Arten. 1) *boraceiensis*, 2) *gayi*, 3B) *soleiformis*, Form B, 3C) *soleiformis*, Form C, 4) *tuberculosus*, 5) *variegatus;* ca. 200×. 3a) *soleiformis*, Form A, Zentralzahn mit den 1. Lateralzähnen, 3b) Lateralzähne, etwa in der Mitte zwischen Zentralzahn und Radularand, 3c) Marginalzähne, Radularand links; ca. 945×.

ein erster Schritt zu werten, der zweifellos durch die Bearbeitung anderer Organsysteme ergänzt werden muß. Erst dann besteht auch die Aussicht, bestimmte Charaktere als Plesio- oder Apomorphien zu erkennen und eine konsequent-phylogenetische Analyse im Sinne von HENNIG zu erstellen.

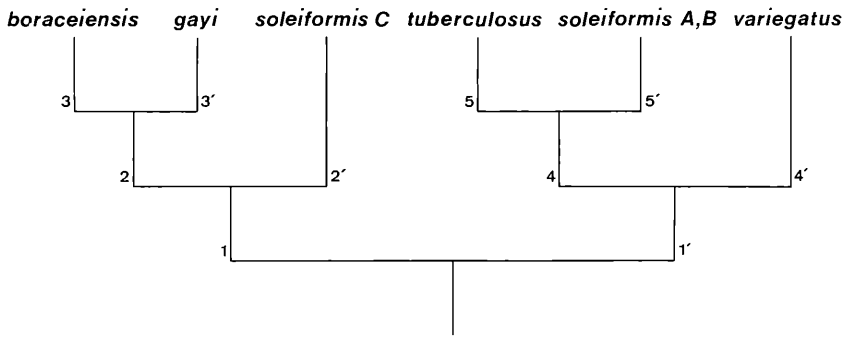


Abb. 6. Hypothetisches Schema der Beziehungen der *Phyllocaulis*-Arten, basierend auf den untersuchten Radula-Merkmalen, insbesondere dem Längenverhältnis Q des 1. Lateralzahnes zum Zentralzahn. Die Ziffern bezeichnen folgende Merkmalsgruppen: 1 – Q ⩾ 1,5; 1′ – Q < 1,5, zwischen 20 und 30 Querreihen Zähne/mm; 2 – Q ≈ 1,5, weniger als 20 Querreihen/mm; 2′ – Q ≈ 1,7, mehr als 30 Querreihen/mm, deutlicher Mittelgrat auf den Zähnen; 3 – Mittelgrat deutlich; 3′ – Mittelgrat sehr schwach; 4 – mehr als 1000 Zähne/mm^2; 4′ – weniger als 900 Zähne/mm^2; 5 – Q > 1,4; 5′ – Q < 1,4.

Danksagung: Herrn Prof. Dr. JOSÉ W. THOMÉ, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, danke ich für die Überlassung des brasilianischen Materials, für mehrfach gewährte Gastfreundschaft und für anregende Diskussionen.

Schriften.

GÖTTING, K.-J. (1978): Radula und Kiefer der Pulmonata als artdiagnostische Merkmale – dargestellt am Beispiel zweier *Helix* (*Maltzanella*)-Arten. — Arch. Moll., **108**: 163-175.

THOMÉ, J. W. (1968): Zur Biologie der Veronicellidae. — Arch. Moll., **98**: 143-149.

— — — (1975): Estado atual da sistemática dos Veronicelídeos americanos. — Arq. Mus. nac. RJ, **55**: 155-165.

— — — (1976): Revisão do gênero *Phyllocaulis* COLOSI, 1922 (Mollusca; Veronicellidae). — Iheringia, (Sér. Zool.) **49**: 67-90. Porto Alegre.

THOMÉ, J. W. & RODRIGUES LOPES, V. L. (1973): Aulas práticas de Zoologia, I. Dissecação de um molusco gastrópode desprovido de concha. — Iheringia, (Sér. Divulg.) **3**: 34-45. Porto Alegre.

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): Götting [Gotting] Klaus-Jürgen

Artikel/Article: Kiefer und Radula in der Gattung Phyllocaulis COLOSI (Pulmonata: Soleolifera: Veronicellidae). 47-56