

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ, Dr. F. HAAS und Dr. A. ZILCH

Herausgegeben von Dr. R. JANSSEN

Arch. Moll. | 117 | (1/3) | 1-17 | Frankfurt am Main, 7. 11. 1986

Radula, Gehäuse und Weichkörper der Zwillingsarten *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) und *G. pennanti* (PHILIPPI)

(Gastropoda: Prosobranchia: Trochidae).

Von

LOTHAR BECK.

Mit 9 Abbildungen, 1 Tabelle und 1 Tafel.

Einleitung.

Die beiden Kreiselschnecken *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA 1778) und *G. pennanti* (PHILIPPI 1851) sind häufige Bewohner der Gezeitenzone atlantischer Felsküsten. Die geographische Verbreitung wird für *umbilicalis* mit Süd- und West-Großbritannien, Irland, den Atlantikküsten Frankreichs und der Iberischen Halbinsel angegeben, für *pennanti* werden die Britischen Kanalinseln und die atlantischen Küsten Frankreichs und Spaniens sowie die Kanaren genannt (NORDSIECK 1982).

Die Einordnung der beiden sehr nahe verwandten und weiträumig sympatrisch vorkommenden Schnecken als „Zwillingsarten“ orientiert sich an der von MAYR (1942: 151) gegebenen allgemeinen Definition: Zwillingsarten sind „pairs or even

Anschrift des Verfassers: LOTHAR BECK, FB Biologie/Zoologie der Philipps-Universität, Postfach 1929, D-3550 Marburg.

larger groups of related species which are so similar that they are considered as belonging to one species until a more satisfactory analysis clears up this mistake“

Die gemeinte Aufklärung der Verhältnisse wurde in diesem Fall angebahnt durch PHILIPPI (1851), der 73 Jahre nach Erstbeschreibung von *G. umbilicalis* (DA COSTA 1778) einige ihm als „Varietät“ von *umbilicalis* übergebenen Exemplare als eigene Art („*Trochus pennanti*“) aussonderte. In der Folgezeit änderte sich jedoch zunächst wenig, da man *G. pennanti* — wenn überhaupt — weiterhin als Varietät von *umbilicalis* führte (FORBES & HANLEY 1853, JEFFREYS 1863-1869, DAUTZENBERG 1897) oder allenfalls als Subspezies (WINCKWORTH 1932).

Wenn neuere Darstellungen schließlich zwei Arten unterscheiden (CORNET & MARCHE-MARCHARD 1951, NORDSIECK 1968, 1982, McMILLAN 1968, GRAHAM 1971, GHISOTTI & MELONE 1972), so basiert die Unterscheidung im wesentlichen auf lichtmikroskopischen Untersuchungen der Radula (DAUTZENBERG & FISCHER 1925, GAILLARD 1953/54, nur letzterer mit Abbildungen) sowie auf der Feststellung, daß sich nur bei *G. pennanti* der Nabel des Gehäuses im Laufe der Ontogenese schließt (GAILLARD 1953/54). Alle übrigen morphologischen Angaben blieben widersprüchlich und überwiegend zur Differentialdiagnose wenig geeignet, so auch die Gehäusemerkmale bei NORDSIECK (1968, 1982).

Symptomatisch erscheint eine gewisse „Scheu“, das Gehäuse von *G. pennanti* überhaupt abzubilden (Gehäuseabbildungen fehlen bei GAILLARD 1953/54, McMILLAN 1968 und GRAHAM 1971). NORDSIECK (1982) bietet je eine Skizze von *G. umbilicalis* und *G. pennanti*. Sie entsprechen ungefähr den eigenen Zeichnungen (Abb. 1), die durchschnittliche Verhältnisse in der Bretagne wiedergeben. Derartige Abbildungen ignorieren jedoch die Variabilität von Gehäuseform und -muster und damit wohl die eigentliche Ursache für die verzögerte artliche Abgrenzung von *G. pennanti* und für die Schwierigkeiten, die bis in die neueste Zeit für die Identifikation im Freiland bestehen (s. Diskussion).

Die vorliegende Arbeit versucht eine genauere Definition der beiden Arten mit Hilfe einer Kombination verschiedener morphologischer Verfahren. In licht- und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wird die Verläßlichkeit der Radula-Merkmale geprüft. Als zweites werden Gehäuseform und -färbung erneut gesichtet und der genaue Zeitpunkt des Nabelschlusses bei *G. pennanti* ermittelt. Schließlich wird die Morphologie des Weichkörpers vergleichend untersucht.

In das Radula-Kapitel werden aus Vergleichsgründen z. T. Ergebnisse von zwei weiteren *Gibbula*-Arten einbezogen, und zwar von *G. cineraria* (LINNÈ 1766) und *G. tumida* (MONTAGU 1803).

Material und Methode.

Das gesamte den Untersuchungen zugrundeliegende Material stammt aus der Sammlung der Marburger Zoologie, und zwar von folgenden Fundorten:

Roscoff (Bretagne, Frankreich): *G. umbilicalis*, *G. pennanti*, *G. cineraria* (1982/83, eigene Aufsammlungen),

Jersey (Brit. Kanalinseln): *G. umbilicalis*, *G. pennanti* (1979, Prof. H. O. v. HAGEN, Marburg),

Hendaye (Biscaya, Frankreich): *G. umbilicalis*, *G. pennanti* (1982, eigene Aufsammlungen),

Zarautz (Biscaya, Spanien): *G. umbilicalis* (1982, eigene Aufsammlungen),

Vigo (Nordwest-Spanien): *G. umbilicalis*, *G. pennanti* (ded. Dr. E. ROLAN, Vigo),
 Chipiona (Südwest-Spanien): *G. umbilicalis* (1985, Prof. H. O. v. HAGEN, Marburg),
 Helgoland (Deutsche Bucht): *G. tumida* (1985, Dr. S. HEINIG, Marburg).

Radula-Untersuchungen: Für alle angegebenen Arten und Fundorte wurden 10-20 adulte Exemplare (mind. 5 Gehäusewindungen) lichtmikroskopisch untersucht und 5-10 Exemplare gezeichnet; zusätzlich wurden 15 Exemplare mit 3 bis 4½ Gehäusewindungen und 20 Exemplare mit unklarer Gehäuse-Morphologie überprüft. Am Rasterelektronenmikroskop (REM, Leitz AMR 1200 B mit integriertem Fotoaufsatz Leica M4-P) entstanden Aufnahmen aus dem mittleren Radulabereich von jeweils 10 Radula-Exemplaren von *G. umbilicalis* und *pennanti* aus Roscoff. Zur Ergänzung wurden 2-5 Exemplare beider Arten aus Jersey und Vigo untersucht, außerdem 2 Exemplare von *umbilicalis* aus Hendaye und 5 von *cineraria* aus Roscoff.

Das Aufkleben der präparierten Radula in Längsrichtung auf einem 1 cm langen und 1.5 mm dicken Kupferdraht hob die störende Längsaufrollung auf und ermöglichte einen besseren Einblick in die Zahnzwischenräume (vgl. ähnliches Verfahren bei PLOEGER & BREURE 1977). Goldbedampfung (Schichtdicke 8-10 nm) mittels eines Baker Union Sputter.

Das zur Untersuchung von Gehäuseform und -färbung herangezogene Material (Stichprobenumfänge für die metrischen Untersuchungen s. Tab. 1) wurde in allen Zweifelsfällen (subadulte und gehäusemorphologisch unklare Exemplare) mit Hilfe derjenigen Gehäuse „geeicht“, deren Radulamorphologie bekannt war. Die mit einer Schublehre abgegriffenen Gehäusemaße sind der Abb. 1 zu entnehmen. Aus Höhe (H) und größtem Durchmesser (D) wurde der H/D-Index bestimmt, gemittelt und mit Hilfe des t-Tests verglichen.

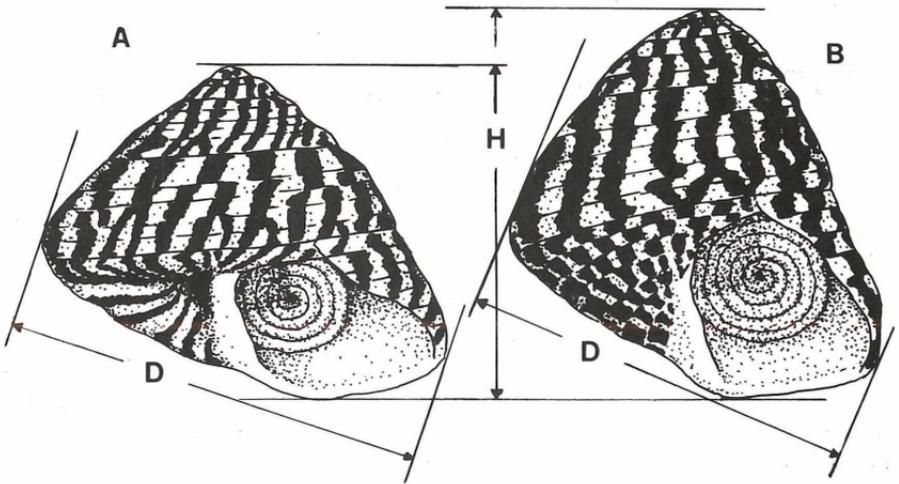


Abb. 1. Gehäuse (Form und Muster in durchschnittlicher Ausprägung) aus Roscoff (Bretagne). A) *Gibbula umbilicalis*, B) *Gibbula pennanti* — H = Gehäusehöhe, D = Gehäusedurchmesser.

Die Morphologie des Weichkörpers wurde am betäubten (und damit unkontrahierten) lebenden Tier untersucht, und zwar an je 12 Exemplaren von *G. umbilicalis* und *G. pennanti* aus Roscoff und 3 weiteren Exemplaren von *G. umbilicalis* aus Chipiona. Verfahren: Überführung der lebenden Tiere in 500 cm³ Meerwasser, in welches 20-30 Tropfen gesättigte MgCl₂-Lösung gegeben wurden; nach Einsetzen der Betäubung (6-12 Std.) vorsichtiges Entfernen des Gehäuses (Schraubstock, Durchtrennen des Columellar-Muskels); submerse Untersuchung unter dem Binokular. Zum Aufsuchen der Urogenitalöffnung (zum Begriff s. FRETTER & GRAHAM 1962) mußte die Mantelhöhle auf der rechten Seite aufgeschnitten werden (Abb. 5).

Ergebnisse.

Radulamorphologie.

1. Lichtmikroskopische Befunde

Die Radula der untersuchten *Gibbula*-Arten ist von typisch rhipidoglossom Aufbau (Abb. 2), doch zeigt der erste Marginalzahn (M₁, vgl. Taf. 1, Fig. 7 und 8) einen auffallend großen Zahnkörper und vermittelt in seiner Form zwischen den Lateralzähnen und den übrigen Marginalzähnen. Wahrscheinlich verstärkt dieser Zahn eine besonders stark beanspruchte Radulapartie. Insgesamt ergibt sich somit folgende Radulaformel (Erklärung der Buchstaben in der Legende von Abb. 2):

$$\begin{array}{cccccccc} M_{2-n} & M_1 & L & Ce & L & M_1 & M_{2-n} \\ \infty & + 1 & + 5 & + 1 & + 5 & + 1 & + \infty \end{array}$$

Die Skizzen B und C der Abb. 2 wurden von GAILLARD (1953/54) übernommen und jeweils durch die ersten drei Marginalzähne ergänzt. Die eigenen lichtmikroskopischen Zeichnungen (Abb. 3) wurden so angelegt, daß sie mit diesen Skizzen unmittelbar verglichen werden können.

In der Abb. 3 sind repräsentative Radulazeichnungen für die verschiedenen Fundorte zusammengestellt. Bei *G. umbilicalis* (Nr. 1-6) zeigt sich am Zentralzahn ein durchweg breiter Zahnhals mit breiter wulstförmiger Zahnkrone, die relativ selten (Nr. 3 und 4 und auch an diesen Fundorten nicht bei allen Exemplaren) die bei GAILLARD eingezeichnete mediane mundwärts gerichtete Aufbiegung (s. Pfeil) erkennen läßt. Am Zahnhals befinden sich beiderseits flügelartige, relativ schmale Lamellen, die GAILLARD nicht angegeben hat. Doch läßt auch seine Zeichnung ein anderes wichtiges Detail erkennen, das sich in Abb. 3 (Nr. 1-6) zeigt: Der Lateralzahn L₅ besitzt immer einen schmalen Zahnkörper.

Der Zentralzahn von *G. pennanti* (Nr. 7-10) hat einen relativ schmalen Zahnhals, der in einer ähnlich schmalen, nie in der Mitte aufgebogenen Zahnkrone endet. Eine mediane Umbiegung dieser Krone in Richtung Radulatasche ist nicht so regelmäßig und ausgeprägt zu finden, wie die Zeichnung von GAILLARD erwarten läßt. Die seitlichen Lamellen des Halses erscheinen relativ breit. Breiter ist auch der Körper von L₅. Dieser Zahn trägt im Vergleich zu *G. umbilicalis* eine ausgesprochen kräftige Zahnkrone mit einem besonders deutlichen distalen ohrförmigen Außenfortsatz (Pfeil in Nr. 7). Es ist anzunehmen, daß GAILLARD die letztgenannten

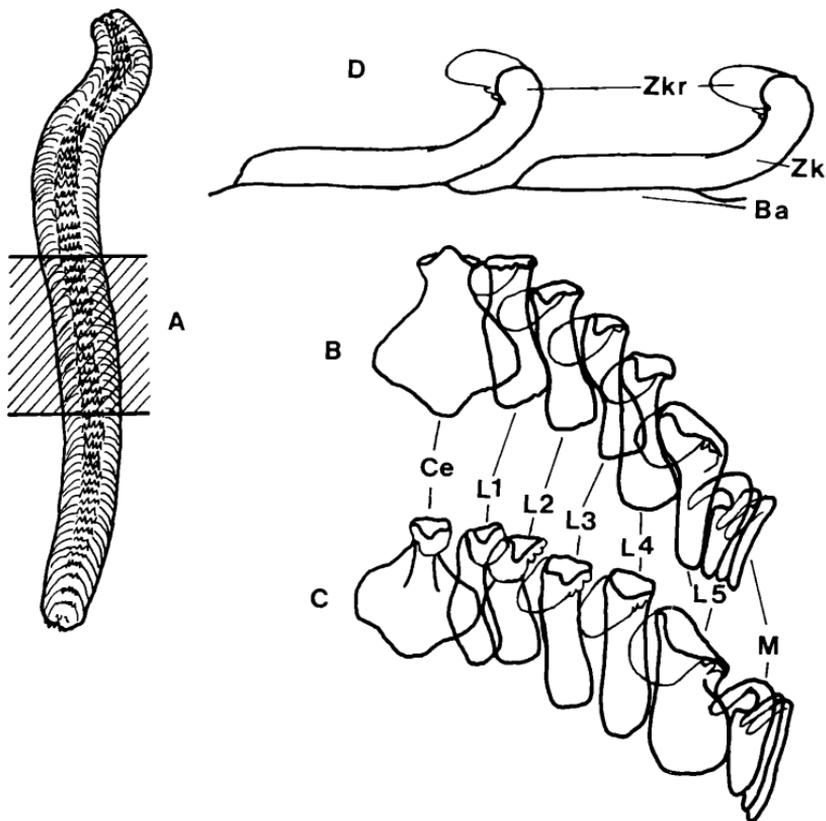


Abb. 2. Radula und Radulazähne. A) Zur Untersuchung herangezogener Radula-Abschnitt (distal = oben); B, C) Halbe Zahnquerreihe von *G. umbilicalis* (B) bzw. *pennanti* (C); von den zahlreichen Marginalzähnen wurden nur die ersten drei gezeichnet; D) Lateralzähne im Längsschnitt. — Distal ist in A-C oben, in D rechts, Ba = Basismembran, Ce = Zentralzahn, L₁-L₅ = Lateralzähne, M = Marginalzähne, Zk = Zahnkörper, Zkr = Zahnkrone. — (B und C nach GAILLARD 1953/54 unter Hinzufügung von M).

Merkmale ebenfalls zum Ausdruck bringen wollte, doch sind bei ihm gerade die Lateralzähne allgemein relativ ungenau skizziert (Abb. 2).

Kontrollen an relativ jungen Exemplaren (3½ bis 5 Umgänge) zeigten, daß die aufgeführten Radula-Merkmale bei beiden Arten schon bei 3½ bis 4 Windungen sicher erkennbar sind. Bei jüngeren Tieren ist in der Regel die Morphologie des Zentralzahns noch nicht vollständig ausgeprägt.

Die zu Vergleichszwecken abgebildeten Zahnreihen von *G. tumida* und *G. cineraria* (Abb. 3, Nr. 11 bzw. 12) unterscheiden sich von den beiden bisher besprochenen Arten vor allem durch die auffällige Breite des Zentralzahns, der bei *tumida* (Nr. 11) außerdem praktisch halslos ist. Bei *G. cineraria* ist der Zahnkörper des Zentralzahns im proximalen Bereich so tief ausgehöhlt, daß bereits im Lichtmikro-

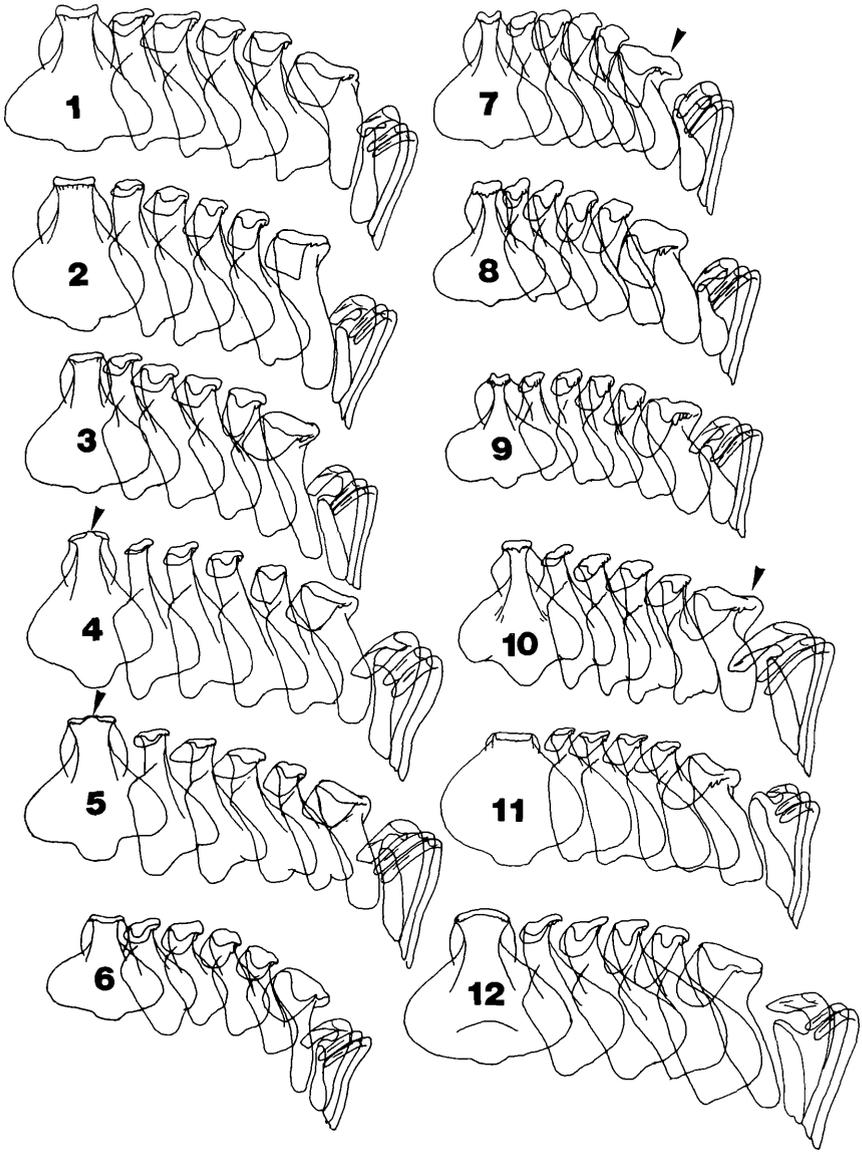


Abb. 3. Radulazähne verschiedener *Gibbula*-Arten von folgenden Fundorten: *G. umbilicalis*: 1 Roscoff, 2 Jersey, 3 Hendaye, 4 Vigo, 5 Chipiona, 6 Zarautz; *G. pennanti*: 7 Roscoff, 8 Jersey, 9 Hendaye, 10 Vigo; *G. tumida*: 11 Helgoland; *G. cineraria*: 12 Roscoff. — Die Pfeile weisen auf eine mediane Aufbiegung des Zentralzahns bzw. auf den ohrförmigen Außenfortsatz des 5. Lateralzahns.

skop eine Stufe auffällt (Nr. 12). Eine mittlere Aufbiegung der Zahnkrone (vgl. *umbilicalis*) fehlt bei beiden Vergleichsarten.

Als Ergebnis der lichtmikroskopischen Untersuchungen läßt sich zusammenfassen:

– Die Variabilität der Radula von *G. umbilicalis* und *G. pennanti* ist — trotz einiger Korrekturen an den Skizzen von GAILLARD (vor allem in Hinblick auf den Zentralzahn) — nicht so groß, daß nicht verläßliche Artunterschiede übrigbleiben. Sie betreffen vor allem den Zentralzahnhalss und dessen Krone sowie die Form von L_5 .

– Die Unterschiede, die zwischen den unstrittigen Arten *G. cineraria* und *G. tumida* und zwischen jeder dieser Arten und den beiden hier verglichenen Zwillingsarten bestehen, sind nicht wesentlich größer als die Unterschiede zwischen diesen beiden Zwillingsarten.

2. Rasterelektronenmikroskopische Ergebnisse

Die Überprüfung der lichtmikroskopischen Befunde anhand von REM-Aufnahmen (Taf. 1) bestätigt die vorstehend zusammengestellten Unterschiede zwischen *G. umbilicalis* und *G. pennanti*. Ein Vergleich der Fig. 7 und 8 unterstreicht nochmals den großen Formunterschied des äußeren Lateralzahns (L_5): Der distale ohrförmige Außenfortsatz ist bei *G. pennanti* (Fig. 8) erheblich größer als bei *umbilicalis* (Fig. 7) und auch als bei der nicht abgebildeten Vergleichsart *G. cineraria*. Am Zentralzahn (Fig. 5 mit Fig. 6) bestätigt sich vor allem die größere Breite der Lamellen am Zahnhalss von *G. pennanti*.

Darüberhinaus verdeutlichen jedoch die REM-Aufnahmen eine Reihe weiterer Unterschiede. Der Eindruck des schmäleren Halses am Zentralzahn von *G. pennanti* (Fig. 6) ist z. T. eine Folge des hier (im Bilde unten) breiteren Zahnkörpers. Der gemeinte Proximalbereich des Zentralzahns erweist sich noch in anderer Hinsicht als aufschlußreich: Die bei *G. cineraria* bereits im Lichtmikroskop auffallende, mit einer Stufe beginnende Aushöhlung (Abb. 3: Nr. 12) wird in der REM-Aufnahme von *G. cineraria* (Fig. 4) als symmetrische Doppeleinbuchtung erkennbar. An entsprechender Stelle zeigt nun *G. umbilicalis* (Fig. 5) zwei kleine rundliche Mulden, die durch einen breiten Mittelsteg getrennt werden, während die beiden Mulden bei *G. pennanti* (Fig. 6) zu einer einzigen langgestreckten Einsenkung verschmolzen sind.

Weniger ausgeprägte Unterschiede betreffen schließlich kleine Dentikel jeweils außen an den Zahnkronen der Lateralzähne. Die Dentikelzahl je Zahn schwankt — was auf Taf. 1 nicht zum Ausdruck kommt — bei *umbilicalis* zwischen 2 und 5, bei *pennanti* zwischen 3 und 5. Auch für die Marginalzähne, die am oberen Zahnbogen außen kleine Dentikel tragen, bestehen derartige Unterschiede: *umbilicalis* zeigt dort 1-2, *pennanti* 1-3 Dentikel.

Wie bei allen drei abgebildeten Arten ersichtlich, befindet sich auch an der Außenseite der Lateralzähne (L_1 bis L_4) jeweils am Zahnhalss eine lichtmikroskopisch nicht erkennbare Lamelle, die den Zentralzahnlamellen entspricht.

Form und Färbung des Gehäuses.

Wie bereits eingangs erwähnt, reicht die Mehrzahl der in der Literatur (NORDSIECK 1968, GHISOTTI & MELONE 1972 u. a.) angeführten Gehäusemerkmale für

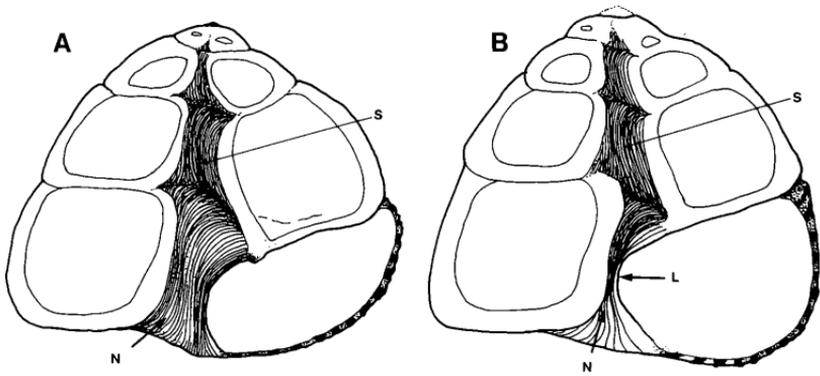


Abb. 4. Gehäuse-Längsschnitte von *Gibbula umbilicalis* (A) *Gibbula pennanti* (B). — Dimension der Spindelhöhle (S) bei den ersten 3-4 Umgängen für beide Arten etwa gleich. Nabel (N) verschließt sich bei B durch verstärktes Dickenwachstum des letzten Umgangs (U) und durch Umschlagen der Lippe (L).

eine sichere Artunterscheidung nicht aus, da sie zu variabel sind. Das gilt auch für so spezielle Merkmale wie Anzahl der Spirallinien auf den Gehäusewindungen, Form des letzten Umgangs, Basiswinkel und Form der Gehäusemündung.

Einen Schritt weiter müßte das *pennanti*-Merkmal „Nabel adult verschlossen“ führen, doch ist dabei folgendes zu berücksichtigen:

- Der genaue Zeitpunkt des Verschlusses war bisher unbekannt. Er vollzieht sich, wie Abb. 4 erkennen läßt, normalerweise im Laufe des 5. Umgangs. In dieser Wachstumsphase sind die Tiere jedoch längst adult zu nennen. Im Zuge der Weichkörperuntersuchungen (s. u.) konnte nämlich festgestellt werden, daß beide Arten schon bei einem Gehäusedurchmesser von 8-9 mm (entspricht ca. 4 Windungen) Fertilität zeigen (vgl. dazu auch WILLIAMS 1964).
- Vor dem Erreichen des 5. Umgangs kann man aus geringer Nabelgröße nicht mit Sicherheit folgern, daß sich ein späterer Verschluss anbahnt: Es kommen große *umbilicalis*-Gehäuse mit sehr kleinem Nabel vor (Abb. 5: Nr. 3 u. 4).
- Es gibt *pennanti*-Gehäuse, bei denen sich der Nabel auch nach 5 Umgängen nicht vollständig schließt (GAILLARD 1953/54, eigene Untersuchung), sowie *umbilicalis*-Gehäuse, bei denen der Nabel im Laufe der adulten Wachstumsphase durch einen dünnen Spindelkallus bedeckt wird. Dieser Kallus ist allerdings nur bei adulten Exemplaren von Maximalgröße zu finden (mit 5½ Windungen und dicker Perlmuttschicht in der Mündung).

Hilfreich ist vielfach die Bestimmung von Gehäusehöhe und -durchmesser und vor allem die Berechnung des H/D-Index. Wie Tab. 1 zeigt, liegt der H/D-Index bei *G. pennanti* in einem engen Spielraum um 0.91. Der Wert ist damit im Mittel um 0.1 größer (Ausnahme: Vigo) als der etwas variabelere H/D-Index von *G. umbilicalis*. Diese Unterschiede des Mittelwerts sind zwar ein weiteres Indiz für den Artcharakter der beiden Formen, doch läßt sich der Index im Einzelfall nicht immer als sichere Bestimmungshilfe verwenden. So gibt es *umbilicalis*-Gehäuse mit einem H/D-Wert

Tabelle 1. Gehäusemaße (vgl. Abb. 1) und H/D-Index von *G. umbilicalis* und *pennanti* (nur Gehäuse mit mind. 5 Umgängen). Interspezifische Unterschiede (H/D-Index) gesichert auf dem Niveau $p < 0.001$ (Ausnahme Vigo: $p < 0.2$). Intraspezifische (regionale) Unterschiede (H/D-Index) für *G. umbilicalis* auf dem Niveau $p < 0.05$ gesichert (Ausnahme Jersey/Chipiona). H/D-Index von *G. pennanti* relativ konstant.

| Fundort | <i>Gibbula umbilicalis</i> | | | <i>Gibbula pennanti</i> | | |
|---------|----------------------------|-----------------|---------------------|-------------------------|-----------------|---------------------|
| | Höhe (H) | Durchmesser (D) | H/D-Index | Höhe (H) | Durchmesser (D) | H/D-Index |
| Roscoff | 12.40±0.59 | 14.95±0.31 | 0.82±0.03 n = 30 | 13.72±0.88 | 15.0±0.31 | 0.91±0.04 n = 30 |
| | 12.15±0.86 | | 0.80±0.05 n = 63 | | | 0.91±0.03 n = 54 |
| | | | 0.78±0.05 n = 25 | | | 0.91±0.01 n = 5 |
| | | | 0.85±0.05 n = 10 | | | — |
| | | | 0.88±0.04 n = 31 | | | 0.90±0.05 n = 16 |
| | 0.80±0.07 n = 40 | — | | | | |

> 0.91 (*pennanti*-Bereich), die jedoch besonders weit genabelt sind (gewöhnlich *umbilicalis*-Merkmal).

In solchen und anderen unklaren Fällen ist bei leeren Gehäusen (also ohne die Möglichkeit, auf die Radula zurückzugreifen) nur noch der Rekurs auf das Farbmuster möglich. Angesichts der Schwierigkeiten, die in diesem Zusammenhang die Gehäusewindungen bereiten (s. u.), richtet sich die Aufmerksamkeit verstärkt auf die Musterung der Gehäusebasis (vgl. FRETTER & GRAHAM 1962 für die Unterscheidung von *G. umbilicalis* und *G. cineraria*). Die in Abb. 5 gezeichneten Farbmuster der Gehäusebasis sind verlässlicher, als zu befürchten war. Typisch für *G. umbilicalis* sind radiäre Farbbänder, die vom Nabelbereich zur Basiskante ziehen (Abb. 5: Nr. 1). *G. pennanti* (Nr. 2) zeigt dagegen ein schachbrettartiges Farbmuster auf der Gehäusebasis. Sofern bei *G. umbilicalis* partielle Anklänge an ein solches Schachbrettmuster auftreten, bleiben doch an anderen Stellen der Basis radiäre Farbbänder erkennbar (Nr. 3). Die Bänder können ihre Krümmungsrichtung übrigens umkehren (Nr. 4). Die Zugehörigkeit dieser Varianten (Nr. 3 und 4) zu *G. umbilicalis* wurde durch Radulakontrollen bestätigt.

Die Farbflammen der Gehäusewindungen stehen bei *G. pennanti* an allen Fundorten durchschnittlich etwas enger und rufen einen etwas dunkleren Gesamteindruck als bei der Schwesterart hervor (Abb. 1). Doch ist dieser Eindruck schwer zu präzisieren, und häufig ist die Farbschicht der Windungen durch Abnutzungen bzw. Aufwuchs ohnehin überwiegend unkenntlich.

Neben den Artunterschieden gibt es eine geographische Variation der Färbung, an der beide Zwillingarten teilhaben: In Roscoff und Jersey sind die Farbflammen dunkelviolett auf creme-grauem Grund, in der Biscaya graubraun auf fast weißem Grund und in Vigo (und Chipiona) rotbraun auf hellbraunem Grund (wobei sich die Farbflammen im letztgenannten Fall z. T. in unregelmäßige Farbsprenkel auflösen können). Korrespondierend mit den regionalen Unterschieden in der Radulamorphologie (Abb. 3) läßt Tab. 1 erkennen, daß auch Höhe und Durchmesser der

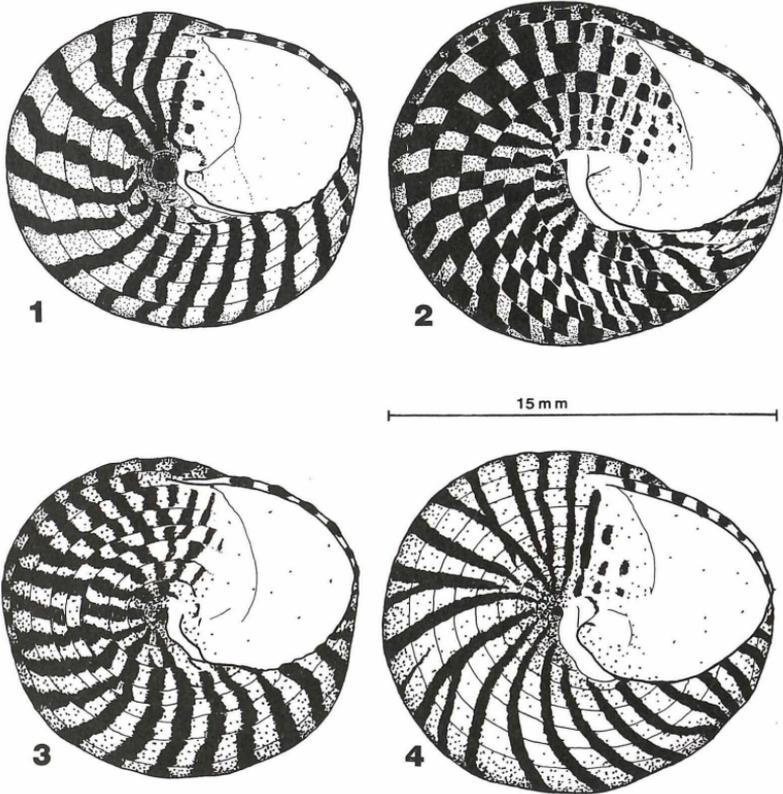


Abb. 5. Farbmuster der Gehäusebasis. 1, 2) typisches Farbmuster von *Gibbula umbilicalis* (1) bzw. *Gibbula pennanti* (2); 3, 4) häufige Farbmustervarianten von *Gibbula umbilicalis* (alle aus Roscoff).

Gehäuse eine artunabhängige geographische Variation zeigen. Man kann hier mindestens zwei Gruppen unterscheiden. Eine lusitanische Gruppe (Hendaye, Vigo) mit kleineren Abmessungen steht bei beiden Arten einer keltisch-borealen Gruppe mit größeren Gehäusemaßen gegenüber (Roscoff und Jersey). Maximalwerte liegen aus Roscoff vor: *G. umbilicalis* 14·8/17·1 mm; *G. pennanti* 16·5/17·3 mm.

Morphologie des Weichkörpers.

In der Literatur findet man nur für *G. umbilicalis* und *G. cineraria* Abbildungen bzw. Beschreibungen zur Weichkörpermorphologie (FORBES & HANLEY 1853, RANDES 1905, FRANK 1914, ANKEL 1936, GERSCH 1936, FRETTER & GRAHAM 1962). Der bisher nicht beschriebene Weichkörper von *G. pennanti* ist hier in

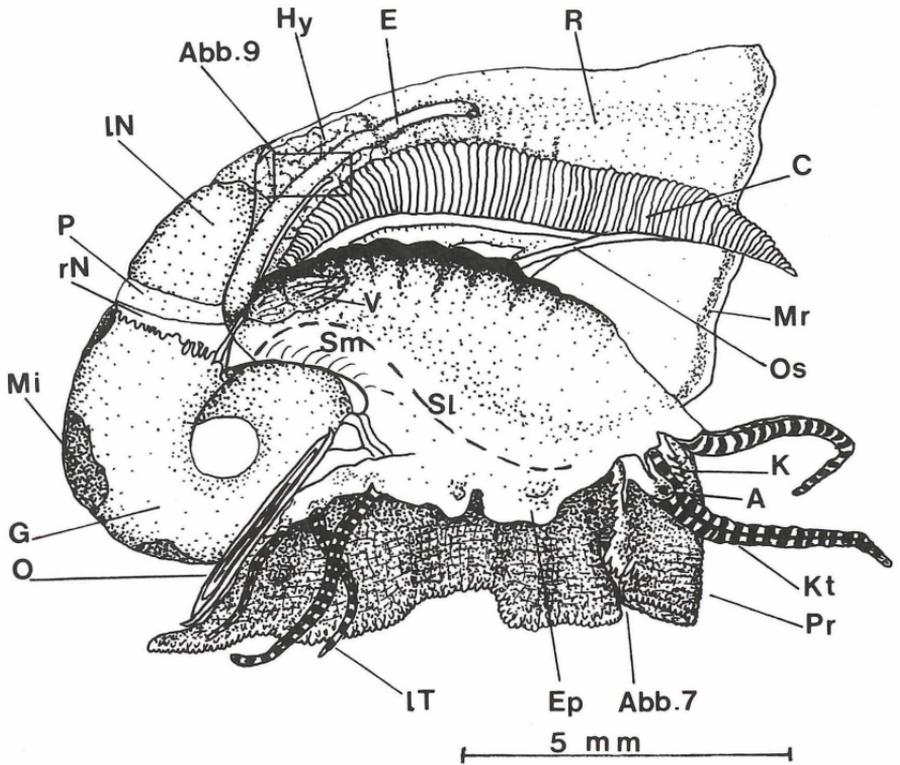


Abb. 6. Weichkörper von *Gibbula pennanti* aus Roscoff: Übersicht mit Hinweisen auf die Detailzeichnungen der ventralen Pseudoproboscis (Abb. 7) bzw. der Urogenitalöffnung (Abb. 9). — A = Auge mit Augensiel und (nur rechtsseitig vorhandenem) zipfelartigen Fortsatz an der Unterseite, C = Ctenidium, E = Enddarm, Ep = rechtes Epipodium (linkes Epipodium ähnlich, jedoch am Rand stark ausgefranst), G = Gonade, Hy = Hypobranchialdrüse, K = Kopflappen, Kt = Kopftentakel, LN = linke Niere (Papillarsack), LT = laterale Tentakel, Mi = Mitteldarmdrüse, Mr = Mantelrand mit Pigmentzellen, O = Operculum, Os = Oosphradium, P = Pericard, Pr = Pseudoproboscis, R = Rinne im Manteldach, rN = rechte Niere, Sl = Schnittlinie (Präparation), Sm = Spindelmuskel, V = Schlinge des Vorderdarms.

Abb. 6 (Übersichtsskizze mit eröffneter Mantelhöhle) dargestellt. Die allgemeine Morphologie ist der von *G. umbilicalis* sehr ähnlich, die Färbung an Kopf, Fuß und Mantelhöhlenboden bei *G. pennanti* etwas dunkler, nämlich grünlich grauschwarz.

Im Zuge von Detailuntersuchungen ließen sich einige klare Merkmalsunterschiede finden:

– Die Pseudoproboscis (Abb. 7) zeigt bei beiden Arten ventralmedian eine Rinne, doch ist diese Rinne bei *G. umbilicalis* flach und kurz und wird in symmetrischer Weise von mehreren wulstigen kleinen Fortsätzen begleitet. Bei *G. pennanti* ist die Rinne deutlich tiefer und länger, und die Fortsätze lassen eine Rechts-Links-Asymmetrie erkennen.

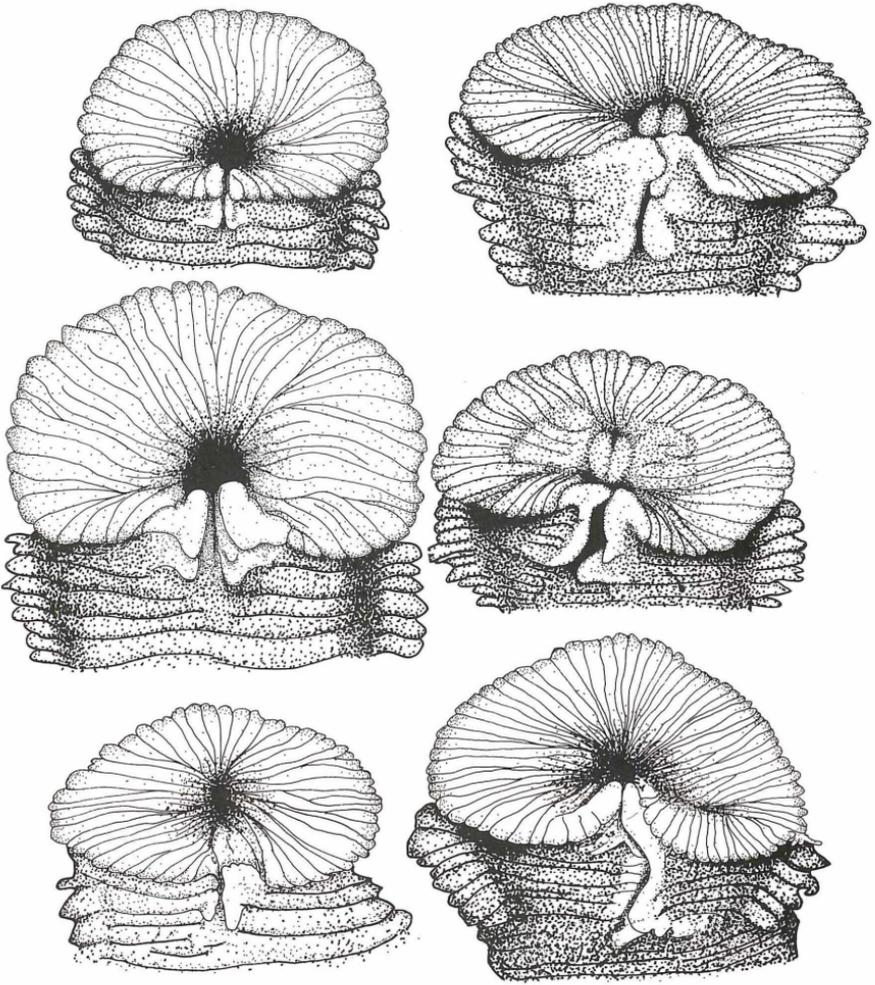


Abb. 7. Pseudoproboscis von ventral (vgl. Hinweis in der Übersichtsskizze Abb. 6). Artunterschiede von innerartliche Variation. Links *Gibbula umbilicalis*, rechts *G. pennanti*.

– Der Radulaknorpel (Abb. 8) ist bei *G. pennanti* breiter und deutlicher S-förmig geschwungen als bei der Schwesterart.

– Besonders deutliche Artunterschiede zeigen sich im Bau der drüsigen Rosette, welche die weibliche Urogenitalöffnung umsteht (die männliche Geschlechtsöffnung ist in beiden Fällen ein einfacher Spalt). Um funktionsbedingte Defekte auszuschließen, wurden für diese Untersuchungen nur Exemplare im gleichen Reifungsstadium der Ovarien („stage 2... Lips of right Kidney-opening well

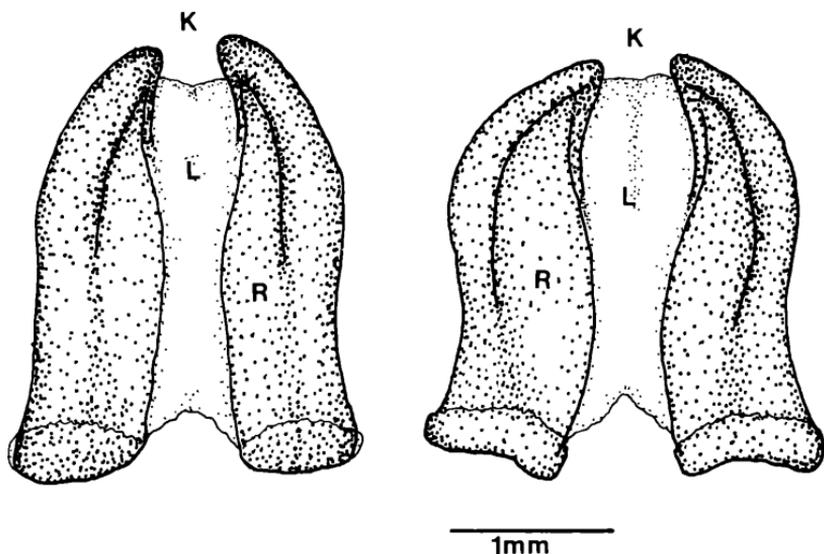


Abb. 8. Radulaknorpel (Odontophor) von dorsal. Links *Gibbula umbilicalis*, rechts *G. pennanti*. — K = (vordere) Knickkante, L = medianes Ligament, R = Knorpelhälfte.

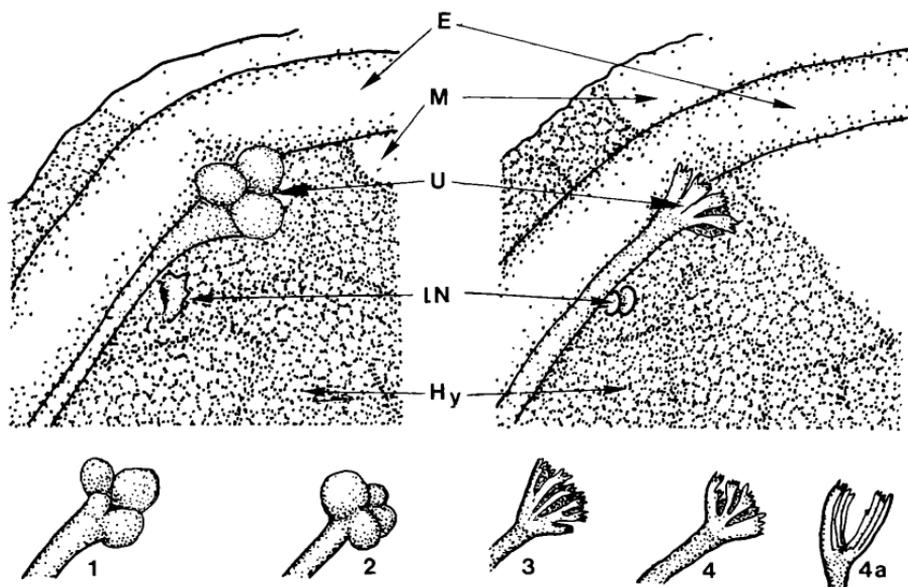


Abb. 9. Lage und Form der drüsigen Anhänge der weiblichen Urogenitalöffnung (vgl. Hinweis in der Übersichtsskizze Abb. 6). Links *Gibbula umbilicalis*, rechts *G. pennanti*. — E = Enddarm, Hy = Hypobranchialdrüse, LN = linke Nierenöffnung, M = Manteldach, U = Urogenitalöffnung (am gemeinsamen Ausführgang von Gonade und rechter Niere). 1, 2, 3, 4, 4a Anhänge anderer Individuen (4a um 90° gedreht).

marked“, nach WILLIAMS 1964) verglichen. Dabei ergab sich, daß die weibliche Urogenitalöffnung bei *G. umbilicalis* immer von wenigen (3-4) kugeligen Drüsenfortsätzen umgeben ist, bei *pennanti* jedoch immer von einer Vielzahl (8-12) fingerförmiger, gefranster Anhänge (Abb. 9).

Bei beiden Arten erwiesen sich Exemplare mit 4 Gehäuse-Umgängen als bereits adult (Gonaden und drüsige Rosette der weiblichen Urogenitalöffnung voll entwickelt).

Diskussion.

Die Ergebnisse verdeutlichen, daß die beiden Zwillingarten *G. umbilicalis* und *G. pennanti* durch eine Reihe von Merkmalen sicher voneinander abgrenzbar sind. Die Unterschiede betreffen nicht nur die Radula, sondern auch das Gehäuse und sogar den Weichkörper, der sonst nur auf dem Gattungsniveau für diagnostische Zwecke herangezogen wurde (s. FRETTER & GRAHAM 1962 für *Gibbula* und *Calliostoma*). Die Aufklärung des gesonderten Artstatus von *G. pennanti*, die 1851 durch PHILIPPI angebahnt wurde und in der Folgezeit nur zögernd Fortschritte machte, kann damit als abgeschlossen gelten.

Es ist hervorzuheben, daß der Rekurs auf das Farbmuster der Gehäusebasis auch die Bestimmung leerer Gehäuse wesentlich erleichtert und sichert. Das Schachbrettmuster der Basis bei *G. pennanti* wurde bereits in der Erstbeschreibung (PHILIPPI 1851) ausdrücklich erwähnt und ist eine wesentliche Stütze für die Annahme, daß PHILIPPI wirklich die Art meint, die heute unter *G. pennanti* geführt wird. Eigenartigerweise hat das Merkmal in die neuere Literatur bisher keinen Eingang gefunden, so daß die Abbildungen und Beschreibungen anfällig für mannigfaltige Verwechslungen blieben: Nach dem Farbmuster zu urteilen, stellt die von GHISOTTI & MELONE (1972) mit „*Gibbula pennanti*“ bezeichnete Abbildung allem Anschein nach nicht diese Art dar, sondern eine hohe Form von *G. umbilicalis* aus der lusitanischen Provinz. Möglicherweise beruht es ebenfalls auf Verwechslungen, wenn NORDSIECK (1982) nicht für *G. pennanti*, sondern für *G. umbilicalis* eine größere Dichte der Farbflammen angibt und ausgerechnet *G. umbilicalis* die größere Formkonstanz zubilligt.

Schließlich sind auch die Angaben von NORDSIECK (1982) über die Zonierung der beiden Arten im Biotop unrichtig: *G. umbilicalis* lebt nicht tiefer als *G. pennanti*. Eigene Freilanduntersuchungen im Felslitoral von Roscoff und Hendaye (BECK 1983) ergaben folgende Zonierungssequenz von oben nach unten: *Monodonta lineata* – *Gibbula umbilicalis* – *Gibbula pennanti* – *Gibbula cineraria* – *Calliostoma zizyphinum*. Dieselbe Abfolge läßt sich auch aus anderen Literaturangaben kombinieren (FRETTER & GRAHAM 1962, GAILLARD 1964, GHISOTTI & MELONE 1972). Wieweit auch die eingangs zitierten Verbreitungsangaben NORDSIECKS (1982) durch Verwechslungen verfälscht sind, wäre noch zu überprüfen.

Aus den hier mitgeteilten Ergebnissen ausgespart bleiben Überlegungen zu der Frage, welche der beiden Arten als ursprünglicher und welche als stärker abgeleitet gelten kann. Auch verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen europäischen *Gibbula*-Arten wurden nicht näher diskutiert. Diese Fragen sollen im Zusammenhang einer in Vorbereitung befindlichen Revision der europäischen *Gibbula*-Arten behandelt werden.

Danksagung: Herrn Prof. Dr. H. O. v. HAGEN (Marburg) danke ich für Themenstellung, Beratung und Kritik, Frau Prof. Dr. A. HENSSEN (Marburg) für Arbeitsmöglichkeit am REM. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. B. BÜDEL für die Anfertigung der REM-Aufnahmen sowie den Herren Dr. E. ROLAN (Vigo) und Dr. S. HEINIG (Marburg) für die Überlassung von Tiermaterial.

Zusammenfassung.

Die Arbeit gibt eine ausführliche Begründung des Artstatus der westeuropäischen Kreisel-schnecken *Gibbula umbilicalis* und *Gibbula pennanti*. Die zugrundeliegenden Materialfunde reichen von der Bretagne bis Südwest-Spanien. Deutliche Artunterschiede wurden für folgende Merkmale gefunden:

1. Radula (lichtmikroskopische u. REM-Befunde): Form des 5. Lateralzahns, Breite des Zentralzahns, dessen Zahnkrone sowie Abstufungen am Zentralzahnkörper;
2. Gehäuse: Nabelgröße, Farbmuster auf der Gehäusebasis, Höhen/Durchmesser-Index;
3. Weichkörper: ventrale Rinne der Pseudoproboscis, Radulaknorpel, drüsige Fortsätze der weiblichen Urogenitalöffnung.

Summary

The species status of the two West European prosobranch topshells, *Gibbula umbilicalis* and *Gibbula pennanti*, is substantiated using material that ranges from Brittany to southwestern Spain. Species-specific differences were found in respect to the following characters:

1. Radula (according to light and scanning electron microscopy): Shape of the 5th lateral tooth, width of the neck of the central tooth, the crown of this tooth and the shape of its basal groove;
2. Shell: Dimension of the umbilicus, colour pattern on the base, ratio of height to diameter (H/D-index);
3. Body: ventral groove of the pseudoproboscis, radula cartilage, glandular processes of the female urinogenital opening.

Schriften.

- ANKEL, W. E. (1936): Prosobranchia. — In: GRIMPE & WAGLER (Hrsg.): Tierwelt der Nord- und Ostsee, 9. Leipzig.
- CORNET, R. & MARCHE-MARCHAD, R. (1951): Inventaire de la Faune Marine de Roscoff. — Suppl. 5: 80 S.; Paris.
- DA COSTA, E. M. (1778): The British Conchology. — London.
- DAUTZENBERG, P. H. (1897): Atlas de poche des coquilles des côtes de France. — Paris.
- DAUTZENBERG, PH. & FISCHER, P. H. (1925): Les mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. — Trav. Stat. biol. Roscoff, 3: 1-180.
- FORBES, E. & HANLEY, S. (1853): A History of British Mollusca, and their shells, 2; London (VAN VOORST).
- FRANK, E. J. (1914): Beiträge zur Anatomie der Trochiden. — Jenaer Z. Naturwiss., 51: 377-483.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1962): British Prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. — London (Ray Society).
- GAILLARD, J. M. (1953/54): Révision des espèces des côtes de France du genre *Gibbula* Risso (Mollusque prosobranch). — Bull. Mus. natn. Hist. nat., (2) 25: 584-593 (1953); (2) 26: 238-243, 370-375 (1954).

- GERSCH, M. (1936): Der Genitalapparat und die Sexualbiologie der Nordseetrochiden. — Z.Morphol. Ökol. Tiere, 31: 107-148.
- GHISOTTI, F. & MELONE, G. (1972): Catalogo illustrato delle Conchiglie marine del Mediterraneo, 4. — Conchiglie, 8 (11-12 suppl.): 79-145; Milano.
- GRAHAM, A. (1971): British Prosobranch and other operculate Gastropod Molluscs. — 112 S.; London (Academic Press).
- JEFFREYS, J. G. (1863-69): British Conchology. — 5 Bände; London.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. — New York (Columbia Univ. Press).
- McMILLAN, N. F. (1968): British Shells. — London (WARNE) [reprinted 1973].
- NORDSIECK, F. (1968): Die europäischen Meeres-Gehäuseschnecken (Prosobranchia). Vom Eismeer bis Kapverden und Mittelmeer. — Stuttgart (G. FISCHER).
- — — (1982): Die europäischen Meeres-Gehäuseschnecken (Prosobranchia). Vom Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarzes Meer. — 2. Aufl.; Stuttgart (G. FISCHER).
- PHILIPPI, R. A. (1846-1855): Die Kreiselschnecken oder Trochiden (Gattungen *Turbo*, *Trochus*, *Solarium*, *Rotella*, *Delphinula*, *Phasianella*). — In: MARTINI & CHEMNITZ (Hrsg.): Systematisches Conchylien-Cabinet, 2 (3); Nürnberg (BAUER & RASPE).
- PLOEGER, S. & BREURE, A. S. H. (1977): A rapid procedure for preparation of radulae for routine research with the Scanning Electron Microscope. — Basteria, 41: 47-52.
- RANDLES, W. B. (1905): Some observations on the anatomy and affinities of the Trochidae. — Quart. J. microsc. Sci., 48: 33-78.
- WILLIAMS, E. E. (1964): The growth and distribution of *Gibbula umbilicalis* DA COSTA on a rocky shore in Wales. — J. anim. Ecol., 33 (3): 433-442.
- WINCKWORTH, R. (1932): The British Marine Mollusca. — J. of Conch., 19: 211-251.

Erklärungen zu Tafel 1.

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Radula.

Fig. 1, 5, 7. *Gibbula umbilicalis* von Vigo.

1) Übersichtsbild, 5) Zentralzahn und Lateralzähne L_1 und L_2 , 7) Lateralzähne L_4 und L_5 sowie einige Marginalzähne.

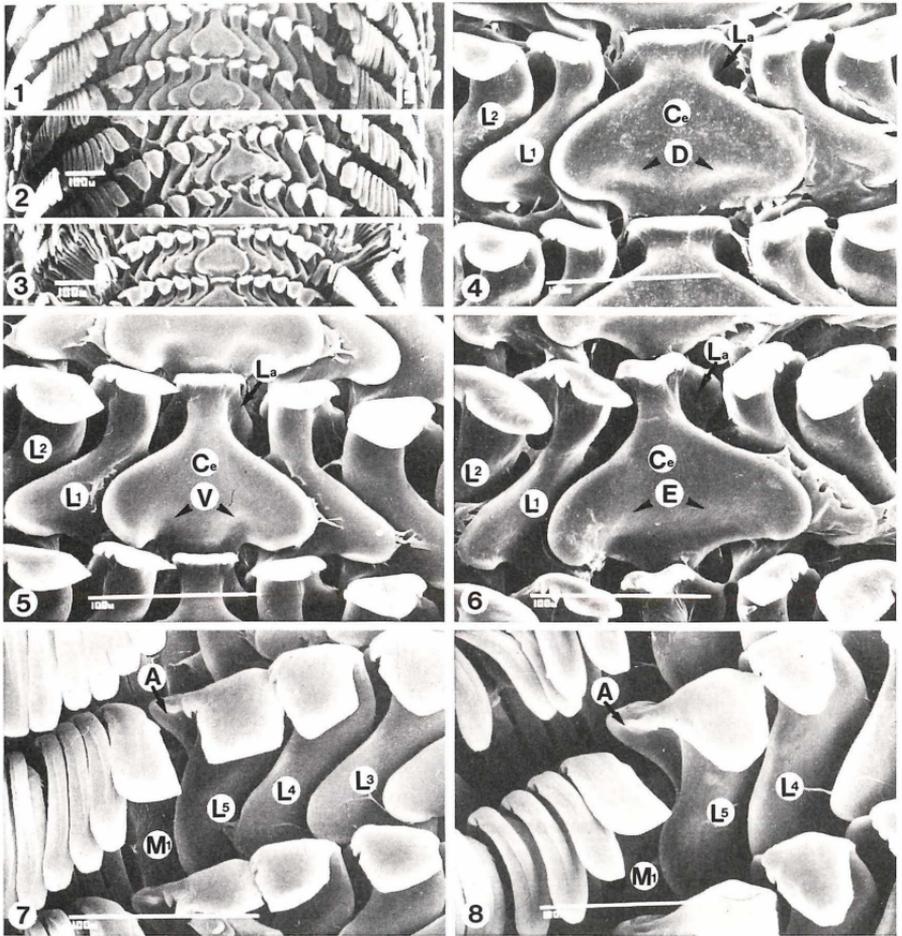
Fig. 2, 6, 8. *Gibbula pennanti* von Vigo.

2) Übersichtsbild, 6) Zentralzahn und Lateralzähne L_1 und L_2 , 8) Lateralzähne L_4 und L_5 sowie einige Marginalzähne.

Fig. 3-4. *Gibbula cineraria* von Roscoff.

3) Übersichtsbild, 4) Zentralzahn und Lateralzähne L_1 und L_2 .

A = Außenfortsatz am Lateralzahn L_5 , Ce = Zentralzahn, D = Doppeleinbuchtung am Zentralzahnkörper von *pennanti*, La = Lamelle am Zentralzahnhsals, L = Lateralzahn, M_1 = erster, besonders geformter Marginalzahn, V = muldenartige, symmetrische, durch einen Mittelsteg getrennte Vertiefungen am Zentralzahnkörper von *umbilicalis*.



L. BECK: Radula, Gehäuse und Weichkörper der Zwillingsarten *Gibbula umbilicalis* (DA COSTA) und *G. pennanti* (PHILIPPI).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [117](#)

Autor(en)/Author(s): Beck Lothar

Artikel/Article: [Radula, Gehäuse und Weichkörper der Zwillingsarten *Gibbula umbilicalis* \(Da Costa\) und *G.pennanti* \(Philippi\) \(Gastropoda: Prosobranchia: Trochidae\) 1-17](#)