

Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III)

Atlanta inflata, *A. helicinoides*, *A. echinogyra* und *A. plana*
(Prosobranchia: Heteropoda).

Von

GOTTHARD RICHTER

Mit 7 Tafeln.

Abstract: The recent paper deals with four *Atlanta*-species which — due to certain similarities in their shell-sculpture — have been confused repeatedly and by several authors. A comparison of the specific features in different organs as shells, eyes, radulae and opercula prove that *A. inflata*, *A. helicinoides*, *A. echinogyra* and *A. plana* are in fact valid species and not "formae" or varieties of one polymorphic species.

1961 versuchte TOKIOKA mit einer möglichst präzisen Beschreibung der Opercula zusätzliche Merkmale zur Bestimmung zweifelhafter Atlantiden (besonders solcher mit aufgelösten Gehäusen) zu gewinnen. Er war nicht der erste, der die Opercula dieser Heteropodenfamilie auf taxonomisch relevante Strukturen untersuchte, denn auch VAYSSIÈRE (1904), TESCH (1908) und BONNEVIE (1920) geben mehr oder weniger genaue Beschreibungen und Abbildungen dieses Organs bei einzelnen Arten. TOKIOKA hat aber als erster Abbildungen geliefert, die bei hoher Vergrößerung eine Fülle von bis dahin unbekanntem Einzelheiten der sehr dünnen und transparenten Opercula zeigen. Der Wert dieser sehr sorgfältigen Untersuchungen wird allerdings dadurch gemindert, daß dem Autor eine Reihe schwerwiegender Bestimmungsfehler unterliefen. So identifizierte er eine (vermutlich!) *Atlanta gibbosa* SOULEYET als *Protatlanta souleyeti* (E. A. SMITH) (fig. 35) und ordnete Opercula, die entweder von *A. inflata* (fig. 13) oder *A. helicinoides* (fig. 14) stammen dürften, *A. gaudichaudi* zu, die mit Sicherheit ein ganz anderes Operculum hat. In fig. 11 u. 12 (: 287, 288) stellt er 10 Opercula dar, die er einer Art, und zwar *A. inflata* zuschreibt: "whorl-formula of the shells having such an operculum ... conform well to those of *A. inflata*" (1961: 286).

Diese „whorl-formula“, 1955a von TOKIOKA vorgestellt und (1955a u. b) angewandt, 1966 von FRONTIER bei der Beschreibung von *A. peresi* benutzt, 1972 von VAN DER SPOEL verbessert und für die Bestimmung von Weichkörpern (bei aufgelöstem Gehäuse) geringfügig verändert, ist nach meinen Erfahrungen für die praktische taxonomische Arbeit an Atlantiden fast wertlos. Die mit ihrer Hilfe meß- und

Anschrift des Verfassers: Dr. GOTTHARD RICHTER, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt a. M.

darstellbaren Unterschiede zwischen ähnlichen Arten sind oft außerordentlich gering und die ermittelten Werte schwanken wegen der hohen Variabilität der Gehäuseformen (und der Möglichkeit von Meßfehlern) in sehr weiten Grenzen. Gegen die Brauchbarkeit der „whorl-formula“ liefert das hier aufgeführte Beispiel einen sehr deutlichen Beweis, denn die dargestellten Opercula gehören zu zwei verschiedenen Arten und keine von ihnen ist *A. inflata*. 1972 beschrieb ich beide als *A. plana* und *A. echinogyra*. 1976 schreibt VAN DER SPOEL (: 149): „From *A. inflata* two species are splitted off by RICHTER...“, eine zumindest inkorrekte Darstellung, denn sie impliziert, daß beide Arten besonders nahe mit *A. inflata* verwandt seien — was sicher nicht der Fall ist

Um dem taxonomischen Verwirrspiel ein Ende zu setzen, werde ich im Folgenden zunächst die grundsätzlichen Unterschiede zwischen den Artenpaaren *A. inflata*/*A. helicinoides* und *A. plana*/*A. echinogyra* darstellen, um anschließend beide Arten jeweils eines Paares miteinander zu vergleichen. Dabei läßt es sich leider nicht vermeiden, Beschreibungen zu wiederholen und zu ergänzen, die bereits an anderer Stelle publiziert wurden (TESCH 1908, 1949; RICHTER 1972, 1974; VAN DER SPOEL 1976).

Alle vier hier untersuchten Arten haben in der Tat nur ein Merkmal gemeinsam, die stärkere oder schwächere, immer aber vorhandene Spiralskulptur auf den inneren Umgängen der Gehäuse-Oberseite. Gerade diese, von allen Autoren offenbar für besonders wichtig gehaltene Skulptur erweist sich aber bei eingehender vergleichender Untersuchung als ebenso unspezifisches wie variables Merkmal und kann deshalb in der jeweiligen Art diagnose weitgehend vernachlässigt werden (Taf. 1 u. 4).

Bei den Gehäusen vom *A. inflata*/*A. helicinoides*-Typ schließen alle Umgänge eng aneinander (Taf. 1 Fig. 5-8). Auf der Spira ist die Sutura flach und so undeutlich, daß es schwer fällt, sie im Muster der Spiralreifen zu erkennen. Bei *A. plana* und *A. echinogyra* dagegen sind die Umgänge der Spira-Oberseite scharf gegeneinander abgesetzt, die Sutura ist tief und deutlich (Taf. 1 Fig. 1-4). Ein recht auffälliger Unterschied in der Gehäuseskulptur kann — mit gewissen Einschränkungen — die Unterscheidung beider Artenpaare erleichtern: Bei *A. plana* und *A. echinogyra* ist die Umbilical-Region, d. h. die inneren Umgänge (soweit sichtbar) der Gehäuse-Unterseite, stets glatt (Taf. 2 Fig. 13, 14), bei *A. helicinoides* und *A. inflata* dagegen mit einer mehr oder weniger deutlichen Spiralskulptur geziert (Taf. 2 Fig. 10-12, 15, 16). (Das gilt nach meinen Untersuchungen allerdings nicht für *A. inflata* aus dem Mittelmeer [Golf von Neapel, Str. v. Messina], deren Umbilical-Region vollständig glatt ist [Taf. 2 Fig. 9].) Bei *A. inflata* ist diese Skulptur meist feiner und weniger deutlich als bei *A. helicinoides* und oft nur im REM-Bild sicher zu erkennen, was wohl erklärt, warum TESCH (1906, 1908) sie bei dieser Art nicht fand. So schreibt er (1908: 23) über *A. helicinoides*: „...; this sculpture exists also at the under side of the shell, on the penultimate whorl, where it is wholly absent in *A. inflata* and *A. depressa*.“ Auch dieses Merkmal variiert allerdings stark, und im tropischen Atlantik — wo auch *A. helicinoides* sehr auffallend skulpturiert ist — kann die umbilicale Spiralskulptur bei einzelnen *A. inflata* etwa ebenso stark ausgeprägt sein wie bei manchen *A. helicinoides* (etwa aus dem Indischen Ozean).

Für die grundsätzliche Trennung beider Artengruppen sind aber Unterschiede im Innenaufbau der Gehäuse weit wichtiger. Betrachtet man Gehäuse, die mit Na-Hypochlorid mazeriert wurden, im Durchlicht (Aufhellung durch beliebige Einbet-

tungsmittel), so erkennt man, daß bei *A. inflata*/*A. helicinoides* die Umgangswände innerhalb der Spira aufgelöst, bei *A. plana* und *A. echinogyra* dagegen unverändert erhalten sind (Taf. 5 Fig. 33-38). Es besteht also ein Unterschied in Form und Material, und Kontrolluntersuchungen im REM zeigen, daß die inneren Trennwände der Spira bei nicht mazerierten *A. inflata*/*A. helicinoides* als entkalkte, flexible Membranen, bei *A. plana* und *A. echinogyra* dagegen als starre Wände in originaler Form und Material (Aragonit) ausgebildet sind (Taf. 5 Fig. 38-40). Da die Larvengehäuse aller Atlantiden voll verkalkt sind, hat bei *A. inflata* und *A. helicinoides* demnach eine sekundäre Entkalkung der Innenwände der Spira stattgefunden (ein Vorgang, der auch bei wenigen anderen *Atlanta*-Arten [*A. inclinata*, *A. affinis*] die Regel ist).

Dieses Merkmal war mir zur Zeit der Erstbeschreibung von *A. echinogyra* und *A. plana* nicht bekannt und wurde deshalb auch nicht erwähnt. Es ist jedoch so grundsätzlicher Art, daß es allein genügen sollte, beide Artengruppen sicher gegeneinander abzugrenzen. So bleibt noch zu klären, ob es sich bei den beiden Artenpaaren tatsächlich um Vertreter verschiedener Arten oder um extreme Varietäten jeweils einer Art handelt.

Atlanta inflata und *Atlanta helicinoides* SOULEYET 1852.

Synonymie: siehe VAN DER SPOEL 1976.

Material: *A. inflata*: mehrere 1000 Exemplare aus Ost- und tropischem Mittelatlantik, westl. Indik und Mittelmeer („Meteor“-Fahrten 1, 19, 36, 51, sowie mehrjährige eigene Aufsammlungen im zentralen Mittelmeer). 167 LM- und REM-Präparate von Gehäusen, Opercula, Radulae. Zirkumtropische Art, vorwiegend im Oberflächenwasser (ca. 90% oberhalb 50 m nach Stufenfängen M 51).

Atlanta helicinoides: 800 Exemplare aus Ost- und trop. Mittelatlantik sowie westl. Indik. („Meteor“-Fahrten 1, 19, 36, 51). 103 LM- und REM-Präparate. Zirkumtropische Art (nicht im zentralen und östl. Mittelmeer!), vorwiegend im Oberflächenwasser (ca 90% oberhalb 30 m nach Stufenfängen M 51).

Beide Arten faßt TESCH sowohl 1908 wie 1949 in einer Formgruppe zusammen und betont (1949: 19): “ that it requires considerable attention to discriminate them.” Von einigen späteren Autoren (auch von mir [RICHTER 1961]) ist diese Warnung ebensowenig ernst genommen worden wie die entsprechende Bemerkung des Erstbeschreibers SOULEYET «Cette espèce [*A. helicinoides*] a des grands rapports avec l'Atlante renflée;». FRONTIER (1966) orientierte sich leider an TOKIOKA (1961) und verwechselte dementsprechend *A. inflata* und *A. echinogyra*. Zwangsläufig kam er dann bei der noch verbleibenden *A. helicinoides* zu 2 Formen (A u. B; 133, F. 20-23), die tatsächlich *A. helicinoides* und *A. inflata* entsprechen. VAN DER SPOEL (1972, 1976) übernahm FRONTIER's Darstellung von einer *A. helicinoides* mit 2 „formae“, bereicherte aber überdies völlig unverständlicherweise die *A. helicinoides*-Gruppe um *A. fusca* SOULEYET, obwohl *A. fusca* sich in vielen Merkmalen deutlich von *A. helicinoides* unterscheidet und sicher nicht mit ihr zu verwechseln ist und überdies TESCH (1908, 1949) und RICHTER (1961) mit guten Gründen *A. fusca* und *A. turriculata* in einer Formgruppe vereinigten.

Vergleichende Untersuchungen an sehr reichem Material aus dem atlantischen und indo-pazifischen Raum zeigen, daß *A. inflata* und *A. helicinoides* einander nicht

Tabelle 1.

	<i>Atlanta inflata</i>		<i>Atlanta helicinoides</i>	
	♂ (n 17)	♀ (n 12)	♂ (n 10)	♀ (n 6)
Zahnreihenzahl	65 113	64 97	61 119	72 121
Radulalänge	390 590 µm	335 - 415 µm	380 720 µm	300 760 µm
Radulabreite	105 140 µm	55 75 µm	92 130 µm	50 94 µm
Wachstumswinkel	14 12° (Ø: 15.9°)	9 12° (Ø: 11.2°)	10 16° (Ø: 11.8°)	7 10° (Ø: 8.8°)
größte Breite / Länge	1:3 1:4 (Ø: 1:3.7)	1:4.8 1:6 (Ø: 1:5.4)	1:3.7 1:5.8 (Ø: 1:4.6)	1:5.0 1:8.1 (Ø: 1:6.5)

nur in einer Reihe wichtiger und auffälliger Merkmale sehr ähneln, sondern auch in vielen dieser Merkmale (Gehäuseskulptur) eine beträchtliche spezifische Variabilität zeigen, was die Trennung beider Arten nicht gerade erleichtert (Taf. 3, Taf. 4 Fig. 25-28). Deutliche und relativ konstante Unterschiede bestehen in der allgemeinen Gehäuseform, und diese Unterschiede lassen sich auch (und gerade) an den Gehäusen von Larven und frisch metamorphisierten Jungtieren nachweisen (RICHTER 1974: Abb. 8). Das Gehäuse von *A. helicinoïdes* ist bei Jungtieren bei gleichem Durchmesser fast doppelt so hoch wie das von *A. inflata* und zwar infolge der viel größeren Breite der einzelnen Umgänge, nicht einer höheren Umgangszahl (Taf. 5 Fig. 33, 34). Dementsprechend ragt auch die Spira in Frontalansicht deutlich weiter über die Ebene des letzten Umganges hinaus (siehe auch TESCH 1949: F. 13 u. 14). Auch der letzte Umgang und die Mündung sind bei *A. helicinoïdes* breiter als bei dem seitlich kompressen Gehäusen von *A. inflata*, und entsprechend breiter ist das Operculum von *A. helicinoïdes* bei sonst gleicher Größe. Da alle Umgänge des Gehäuses bei *A. helicinoïdes* sehr eng aneinander schließen, ist auch die Innenseite der Mündung deutlich konkav eingebuchtet und das Gleiche gilt naturgemäß auch für die Unterkante des Operculum. Bei *A. inflata* ist die Unterkante dagegen gerade oder nur sehr schwach eingebuchtet. Alle anderen Gehäusemerkmale, wie Zahl, Ausdehnung und Breite der Spiralreifen, Feinskulptur der letzten Umgänge (Punktreihen) oder Färbung von Spira, Kielbasis und Mündung, sollten dagegen nicht oder nur mit großer Vorsicht zur Bestimmung der Art eingesetzt werden.

Ein konstantes und auffälliges Unterscheidungsmerkmal liefert dagegen die verschiedene Form des Augenpigments beider Arten. Leider bleicht dieses — beim lebenden oder frisch fixierten Tier tief schwarz — relativ schnell aus, so daß die Augenform an älterem Sammlungsmaterial nur ausnahmsweise noch zu erkennen ist. Dies dürfte auch der Grund dafür sein, daß ein so hervorragender Kenner der Heteropoden und sorgfältiger Beobachter wie TESCH die Augenform nur selten erwähnt und bei seinen Beschreibungen nicht berücksichtigt.

Bei *A. inflata* (wie auch bei *Protatlanta* und allen Arten der Gattung *Atlanta* außer *A. helicinoïdes*) bildet das Pigment einen Zylinder oder Kegelstumpf, dem vorn die bei allen Heteropoden kugelige Linse aufsitzt. Auf seiner Dorsalseite ist dieser Pigmentmantel durch ein Fenster unterbrochen. Das Augenpigment von *A. helicinoïdes* gleicht in seiner Form dagegen dem von *Oxygyrus keraudreni*, es ist dorsalventral abgeflacht, ohne pigmentfreies Fenster und zieht an der Augen-Innenseite weit nach vorn (bis über den Vorderrand der Linse hinaus). SOULEYET (1852) stellt dieses auffällige Merkmal sehr gut dar, überraschenderweise allerdings bei *A. inflata* ebenso wie (weniger eindeutig) bei *A. helicinoïdes* (pl. 19 fig. 21, 26; pl. 20 fig. 30). Man muß danach vermuten, daß selbst SOULEYET — bei den gezeichneten Exemplaren — beide Arten verwechselte und so Merkmale der einen in die Darstellung der anderen übernahm. Leider geht SOULEYET in seiner Artenbeschreibung nicht auf die Augenform ein. Diese für die Gattung *Atlanta* einmalige Form des Augenpigments von *A. helicinoïdes* wurde m. W. von mir zum ersten Mal (RICHTER 1974), dann wieder von VAN DER SPOEL (1976) erwähnt.

In Wachstums- und Formprinzipien der Radula und der Einzelzähne, einschließlich eines ausgeprägten Sexualdimorphismus, stimmen *A. inflata* und *A. helicinoïdes* wieder weitgehend überein, die geringen, vorhandenen Unterschiede scheinen jedoch relativ konstant zu sein. Als allein typisch für die Formgruppe seien hier zunächst die Radulen adulter ♂ miteinander verglichen.

Bei beiden Arten ist der Grundriß der Radula wegen des schnellen Breitenwachstum der Seitenzähne dreieckig, nicht bandförmig. Am deutlichsten ist dies bei *A. inflata*, bei der alle Merkmale dieses Radulatypes geradezu überdeutlich entwickelt sind (Taf. 6 Fig. 51, 53). Der Mittelzahn ist bei beiden Arten stark verbreitert und von geringer Höhe, meist ist der Mittelzahndorn deutlich reduziert und fehlt ganz (Taf. 7 Fig. 60, 62). Die Seitenzähne sind über ihre ganze Länge kräftig geschwungen und sehr breit, bei gleichzeitig sehr geringer Höhe. Sie sind stets einspitzig. Bei *A. inflata* sind die Randzähne außerordentlich schlank und etwa ebenso lang wie die ihnen entsprechenden Seitenzähne breit sind, so daß die Randzahnspitzen die Spitze des entsprechenden Seitenzahns fast decken. Im gleichen Paar sind die Randzähne gleich lang (Taf. 6 Fig. 45). Bei *A. helcimoides* ist die Verbreiterung der Seitenzähne etwas geringer, ihre Grundplatten sind etwas höher, der Einzelzahn wirkt dadurch kräftiger. Die Randzähne sind lang und schlank, stets aber etwas kürzer als die entsprechenden Seitenzähne breit sind, so daß zwischen Seiten- und Randzahnspitzen eine (kleine) Lücke klapft. Die Randzähne des gleichen Paares sind von geringfügig verschiedener Länge (Taf. 6 Fig. 43). (Bei allen vier hier beschriebenen Arten bleiben alle einmal gebildeten Zähne im Verband der Radula, die infolgedessen die Zahl ihrer Querreihen mit fortschreitendem Wachstum ständig erhöht. Ebenso läßt sich die Morphogenese aller Zahnformen auf der Radula eines adulten Tieres ablesen.)

Die Radulae der ♀ beider Arten sind weit weniger charakteristisch. Bei ihnen verbreitern sich die Seitenzähne nur mäßig, die Radula bleibt mehr oder weniger bandförmig, die Randzähne sind stets deutlich kürzer als die entsprechenden Seitenzähne und tragen sogar bei manchen adulten Tieren noch einen akzessorischen Außendorn als Rudiment der ehemals großen zweiten Seitenzahnspitze. Der Mittelzahndorn wird weniger stark reduziert (Taf. 7 Fig. 61, 62), die Mittelzahplatte nur mäßig verbreitert. Den Radulen der ♀ fehlen damit nahezu alle Merkmale, die die der ♂ unverwechselbar machen, und ohne ergänzende Informationen über Geschlecht, Größe, Gehäuseform usw. des Trägers läßt sich eine solche Radula kaum sicher bis zur Art bestimmen (Taf. 6 Fig. 44, 46, 52). In Tab. 1 sind einige Meßwerte aus den Radulen beider Arten nach Geschlechtern getrennt zusammengestellt.

Atlanta plana und *Atlanta echinogyra* RICHTER 1972.

Synonymie: siehe VAN DER SPOEL 1976

Material: *Atlanta plana*: ca. 500 Exemplare aus dem westl. Indik („Meteor“-Fahrt 1). 79 LM- u. REM-Präparate von Gehäusen, Opercula und Radulae. Indopazifische Art. Vertikalwanderung unbekannt.

Atlanta echinogyra: ca. 1000 Exemplare aus dem westl. Indik („Meteor“-Fahrt 1). 94 LM- u. REM-Präparate. Indopazifische Art. Vertikalwanderung unbekannt.

Beide Arten haben ein voll verkalktes Gehäuse, das auf den inneren Umgängen oberseits mit mehr oder weniger deutlichen Spiralreifen geziert ist (Taf. 1 Fig. 1-4, Taf. 4 Fig. 29-32). Bei beiden schließen die Umgänge fest aneinander, bei *A. plana* löst sich der letzte auf höchstens $\frac{1}{4}$ Umgang vom vorletzten. Die Opercula beider Arten tragen auf ihrem Nucleus eine Reihe spiralig angeordneter Stacheln, die Augen sind bei beiden Arten vom Typ a (RICHTER 1974), d. h. ohne pigmentfreien Transversalschlitz, dicht hinter dem Vorderrand des Pigmentmantels.

Trotz der beschriebenen Ähnlichkeiten — von denen sie einige mit einer ganzen Reihe anderer Arten teilen — unterscheiden sich *A. plana* und *A. echinogyra* deutlich voneinander, schon in der Größe. Mit Gehäusedurchmessern von ca. 4·5 mm max. gehört *A. plana* zu den großen, mit Durchmessern von 2·5 mm *A. echinogyra* zu den kleinen Atlantiden. Die Spira, bei *A. plana* flach und im Verhältnis zum Gesamtgehäuse auffallend klein, ist bei *A. echinogyra* getürmt und relativ groß. Auch diese Unterschiede zeigen sich bereits an den Gehäusen juveniler Tiere (Taf. 5 Fig. 35, 36).

Das Operculum von *A. plana* ist oligogyr mit kleinem Spiralteil (Nucleus) und ähnelt insoweit dem von *A. peroni*, *A. gaudichaudi* oder *A. gibbosa*. Es unterscheidet sich von ihnen durch eine Spirallinie radiär gerichteter Dornen auf dem Nucleus. Ihre Zahl beträgt 35-40, sie liegen der Außenfläche des Operculum flach auf (Taf. 5 Fig. 41). Bei *A. echinogyra* ist das Operculum „monogyr“ (ca. 1½ Umgänge) und ähnelt damit dem von *A. inflata* und *A. helicinoïdes*. Sein Nucleus trägt eine Art offener Schleife, deren Rand aus der Operculum-Außenfläche schräg nach außen oben hervorragt und eine Reihe (15-20) kräftiger, hakenartig gekrümmter Dornen trägt (Taf. 5 Fig. 42).

Auch die Radulae beider Arten unterscheiden sich in mehreren Punkten, doch beziehen sich die Unterschiede mehr auf Größe (relativ wie absolut) und Form des ganzen Organs als auf bestimmte Zahnformen. So ist bei Tieren gleicher Größe die Radula von *A. plana* beträchtlich breiter, nicht aber länger als die von *A. echinogyra* (Taf. 6 Fig. 49, 50), die Zahl ihrer Querreihen ist deutlich geringer. Keine der beiden Arten zeigt einen erkennbaren Sexualdimorphismus in Radula- und Zahnformen. Die Radula von *A. plana* kann nach meinen Messungen eine Länge von 1600 µm erreichen und eine Breite von 250-270 µm (Breiten/Längenverhältnis 1:5·9-1:6·4). Bei adulten *A. echinogyra* beträgt die Länge ca. 700 µm, die Breite 80-90 µm (Breite/Länge 1:7·4-1:7·8).

Die Mittelzähne sind bei *A. plana* wie bei *A. echinogyra* breit rechteckig, nie aber spangenartig verbreitert wie bei *A. inflata* oder *A. helicinoïdes* (Taf. 7 Fig. 56, 57). Mitteldorn und Seitenflügel werden nicht reduziert. Die Seitenzähne wachsen von Querreihe zu Querreihe bei beiden Arten etwa gleichmäßig in Höhe und Breite. Ihre Grundform bleibt somit etwa erhalten, abgesehen von der totalen Reduktion der bei juvenilen *Atlanta* stets vorhandenen 2. (äußeren) Spitze. Die Randzähne eines Paares sind verschieden lang und deutlich kürzer als der entsprechende Seitenzahn breit ist (bei beiden Arten). Das Höhen/Breitenverhältnis des Seitenzahns (gemessen zwischen Redularand und Seitenzahnspitze) beträgt bei *A. plana* 1:3·3-1:3·4, bei *A. echinogyra* 1:3·7-1:4·0.

Die aufgezählten Unterschiede mögen deutlich genug erscheinen, sicher erkennbar sind sie jedoch nur im direkten Vergleich möglichst gleich großer Tiere. Da die Unterscheidung beider Arten an Hand anderer Merkmale (Spira, Operculum, Gehäuseform und -größe) sicherer und weit weniger aufwendig ist als die Präparation der kleinen Radulae, sollte man die Unterschiede in Form und Größe dieses Organs als Bestätigung für die Existenz zweier Arten ansehen und eine Bestimmung nach diesen Merkmalen nur anwenden, wenn Gehäuse und Operculum stark beschädigt oder verloren sind.

Zur Erleichterung der Bestimmung der vier hier untersuchten Arten sind anschließend die wichtigsten Merkmale noch einmal vergleichend zusammengestellt.

Gehäuse

sehr klein (ca. 1.5 mm Ø), festschalig, mit eng aneinander schließenden Umgängen. Spira relativ flach, mit feiner Spiralskulptur auf Ober- und Unterseite (bei Mittelmeertieren Unterseite glatt). Skulptur sehr variabel! Innere Umgangswände entkalkt und nur als flexible dünne Lamellen erhalten. Spira durch violette oder gelbbraune Tönung deutlich gegen letzten Umgang abgesetzt. Kielbasis dunkel. Letzter Umgang seitlich kompress, schlank oval, nur Mündung erweitert.

klein (ca. 2 mm Ø), festschalig, mit eng aneinander schließenden Umgängen. Spira groß und relativ hoch, mit grober Spiralskulptur auf Ober- und Unterseite (sehr variabel!). Innere Umgangswände der Spira entkalkt und nur als flexible, dünne Lamellen erhalten. Ganzes Gehäuse blaß gelblich-violett getönt, Spira etwas dunkler. Kielbasis oft dunkel, aber nicht so scharf abgesetzt wie bei *A. inflata*. Letzter Umgang bauchig, Mündung breit oval.

Operculum

monogyr und schlank oval. Unterkante konvex bis schwach konkav.

monogyr und breit, mit deutlich konkav ausgebuchteter Unterkante.

Augen

mit zylindrischem Pigmentmantel mit Dorsalfenster.

mit dorso-ventral abgeflachtem und lateral verbreitertem Pigmentmantel ohne Dorsalfenster. Pigment an Augeninnenseite weit nach vorn gezogen.

Radula

♂: breit dreieckig, mit schnellem Breitenwachstum der Seitenzähne. Mittelzahn hantelförmig, meist mit totaler Reduktion des Mitteldorns. Seitenzähne stark geschwungen, sehr breit und flach, einspitzig. Randzähne sehr lang und schlank, etwa ebenso lang wie der entsprechende Seitenzahn, im gleichen Paar von gleicher Länge.

♀: bandförmig. Mittelzahndorn reduziert, jedoch stets vorhanden. Seitenzähne einspitzig, gelegentlich mit akzessorischem Außendorn. Randzähne stets deutlich kürzer als die entsprechenden Seitenzähne und im gleichen Paar verschieden lang.

♂: dreieckig, ähnlich der von *A. inflata*, jedoch Seitenzähne höher und kräftiger. Mittelzahn hantelförmig, meist mit totaler Reduktion des Mitteldorns. Seitenzähne geschwungen, einspitzig, breit. Randzähne lang und schlank, aber deutlich kürzer als die entsprechenden Seitenzähne, im gleichen Paar von etwas verschiedener Länge.

♀: wie bei *A. inflata*-♀, jedoch mit kräftigeren Zähnen.

Gehäuse

groß (ca. 4 mm Ø), festschalig und stark abgeflacht. Spira sehr klein, Sutura tief und deutlich. Sehr schwache Spiralskulptur auf den 2 inneren Umgängen der Spira. Spira blaß violett, Kielbasis dunkel gesäumt. Letzter Umgang sehr flach, Mündung deutlich erweitert. Innere Umgangswände der Spira voll verkalkt.

klein (max. 2.5 mm Ø), festschalig. Spira mäßig groß, getürmt, mit deutlicher Spiralskulptur. Sutura tief und deutlich. Spira kräftig rot-violett getönt, Kielbasis dunkel gesäumt. Letzter Umgang bauchig, mit erweiterter Mündung. Innenseite der Mündung dunkel getönt. Innere Umgangswände der Spira voll verkalkt.

Operculum

schlank oval, oligogyr mit kleinem Nucleus, der mit einer Spiralreihe radiär gerichteter Dornen (35-40) geziert ist.

breit oval, monogyr. Nucleus mit 15-20 kräftigen, hakenartig gekrümmten Stacheln in spirali ger Anordnung.

Augen

mit zylindrischem Pigmentmantel und dreieckigem Dorsalfenster.

wie *A. plana*.

Radula

groß, schmal dreieckig, mit großen Zähnen. Mittelzahn breit rechteckig, mit kräftigem Dorn und Seitenflügeln. Seitenzähne einspitzig, mit auffallend hoher Grundplatte. Randzähne des gleichen Paares verschieden lang und stets deutlich kürzer als der entsprechende Seitenzahn. Kein Sexualdimorphismus.

mäßig groß, bandförmig. Mittelzähne wie bei *A. plana*. Seitenzähne einspitzig, weniger hoch als bei *A. plana*. Randzähne wie bei *A. plana*. Radula gleich großer Tiere etwa ebenso lang, aber deutlich schmaler als bei *A. plana*. Kein Sexualdimorphismus.

Nach den hier vorgelegten Untersuchungsergebnissen dürfte es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß *A. plana* und *A. echinogyra* selbständige Arten sind und keinesfalls zum Formenkreis *A. inflata* gehören. Daß sie — auch vor ТОКИОКА — häufig mit dieser verwechselt wurden, ist sicher. *A. plana* wie *A. echinogyra* sind nach meinen Untersuchungen rein indopazifisch, sie kommen weder in Mittelmeer noch Atlantik vor und unterscheiden sich auch in diesem Punkt deutlich von den zirkumtropischen Arten *A. inflata* und *A. helicinoides*.

Während adulte Exemplare von *A. plana* und *A. echinogyra* wegen ihrer ganz verschiedenen Größe leicht voneinander zu unterscheiden sind, fällt dies bei *A. helicinoides* und *A. inflata* schwer, es sei denn, man habe Tiere mit unausgebleichtem Augenpigment, also frisches Material zu untersuchen. Wie für andere „Zwillingsarten“ unter den Atlantiden (RICHTER 1986) gilt auch für diese, daß sie sicher nur im direkten Vergleich und bei Berücksichtigung aller Merkmalskomplexe zu identifizieren sind. Erfahrungsgemäß variieren die Gehäuse beider Arten „in gleicher Richtung“, d. h. biotop-abhängig. In Meeresgebieten, wo *A. inflata*-Gehäuse relativ hoch und stark skulpturiert sind, gilt dasselbe auch für die Gehäuse von *A. helicinoides*, so daß der „morphologische Abstand“ zwischen beiden Arten etwa gleich bleibt.

Da in der vorliegenden Arbeit Radula- und Zahnformen ein relativ großer taxonomischer Wert beigemessen wird, während Buchmann(1924), TESCH (1949) und VAN DER SPOEL (1976) einen solchen strikt verneinen, möchte ich hier — in kurzer Wiederholung früherer Arbeiten (STERKI 1893, RICHTER 1961, 1963, 1968) die Bedeutung der sehr auffallenden Morphogenese dieses Organs für die praktische taxonomische Arbeit am Beispiel von *A. inflata* und *A. helicinoides* beschreiben. Alle Zähne der adulten Atlantidenradula (und der Gastropodenradula allgemein) lassen sich von Grundformen ableiten, die bei Jungtieren aller Arten in fast identischer Form als erste Zahnbildungen auftreten. Mittelzahn mit kräftigem Dorn und quadratischer oder sogar hoch rechteckiger Grundplatte (Taf. 7 Fig. 55, 58). Seitenzähne vielspitzig, mit mäßig verbreiteter Grundplatte (Taf. 6 Fig. 54). Rand-

zähne deutlich kürzer als der entsprechende Seitenzahn, sehr schwach gekrümmt und im gleichen Paar verschieden lang. Innerer Randzahn (als erster gebildet) meist zweispitzig. Von diesen Grundformen entfernen sich die einzelnen Zahntypen im Verlauf des Radulawachstums sukzessiv verschieden weit und unter Betonung spezifischer Charaktere. Vergleicht man die Radulabeschreibungen von *A. inflata* und *A. helicinooides* mit den vorliegenden Angaben, so ergibt sich, daß die Radula von *A. inflata*-♂ sich am meisten von den allgemeinen Grundformen unterscheidet, etwas weniger die von *A. helicinooides*-♂ und am wenigsten die der ♀ beider Arten. Da aber bei beiden Arten die morphogenetische Entwicklung etwa gleich verläuft (weil juvenile wie adulte Zähne einander ähnlich sind), müssen zwangsläufig die Zahnformen von *A. inflata*-♂ in einem bestimmten Entwicklungsstadium denen der adulten ♀ weitgehend gleichen, in einem späteren denen von *A. helicinooides*-♂ und erst nach Abschluß ihrer vollen Morphogenese die spezifische Form erhalten. Für den taxonomischen Vergleich dürfen also nur Zahnformen adulter Tiere benutzt werden und zwar ausschließlich aus den Endabschnitten der verglichenen Radulae. Radula-Taxonomie verlangt also nicht nur aufwendige und langwierige Präparationsarbeiten, sondern auch eine sehr vorsichtige und sorgfältige Auswertung der Ergebnisse. Sie deshalb zu vernachlässigen hieße aber, einen Merkmalskomplex zu mißachten, dessen wir gerade bei einer so merkmalsarmen Tiergruppe wie den Heteropoden dringend bedürfen.

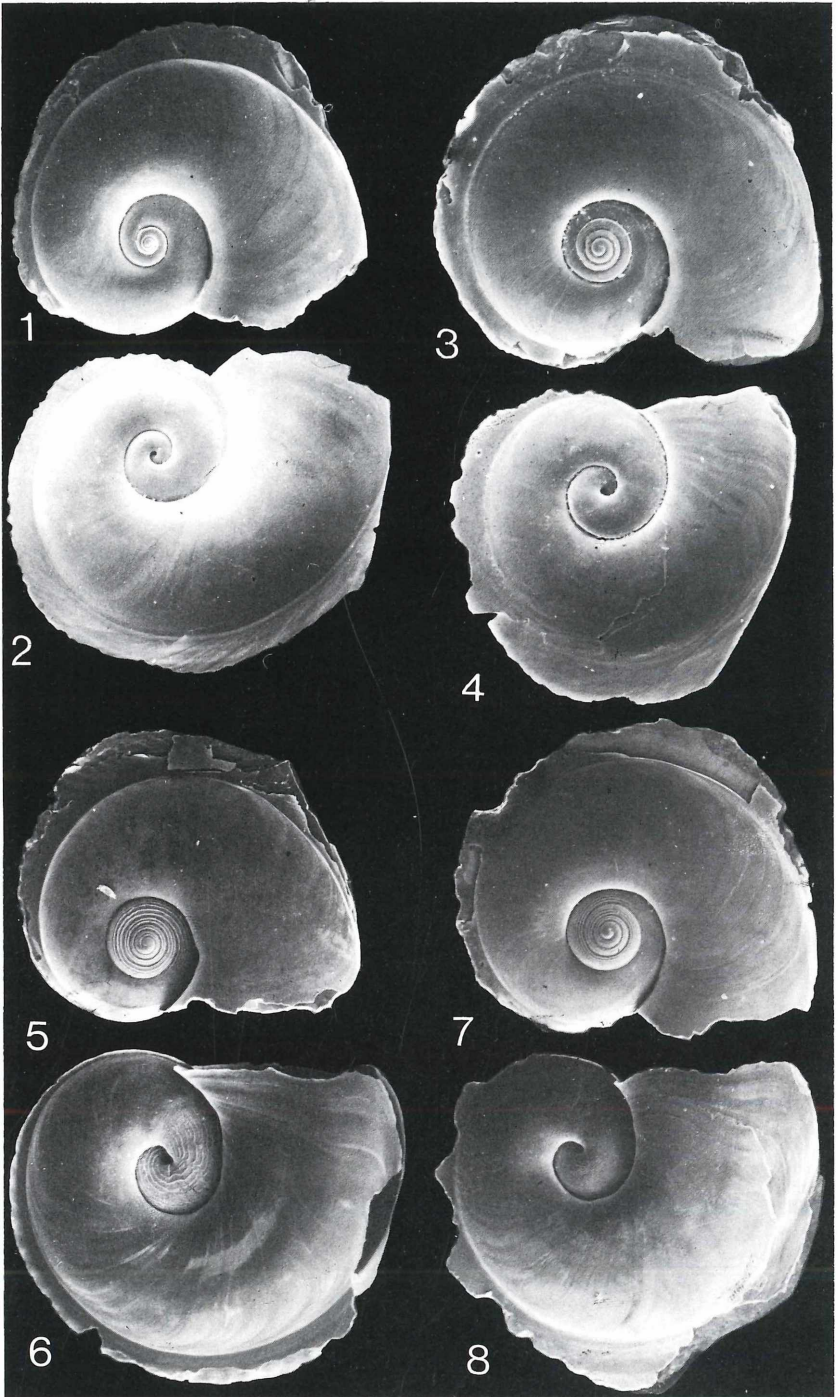
Schriften.

- BONNEVIE, K. (1920): Heteropoda. — Rep. sci. Res. "Michael Sars" North Atl. Deep Sea Exp. 1910, 3 (2) (Zool.): 3-16.
- BUCHMANN, K. (1924): Über den Pharynx der Heteropoden. — Z. Anat. Entw.-Gesch., 73: 501-540.
- FRONTIER, S. (1966): Notes morphologiques sur les *Atlanta* récoltées dans le plancton de Nosy Bé (Madagascar). — Cah. O. R. S. T. O. M., sér. Oceanograph., 4 (2): 131-139.
- RICHTER, G. (1961): Die Radula der Atlantiden (Heteropoda, Prosobranchia) und ihre Bedeutung für die Systematik und Evolution der Familie. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 50: 163-238.
- — — (1963): Untersuchungen zur Morphogenese der Gastropodenradula. — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. Sonderband 3 (Meeresbiol. Symp.): 142-152.
- — — (1968): Heteropoden und Heteropodenlarven im Oberflächenplankton des Golfs von Neapel. — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 36 364-400.
- — — (1972): Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta*. — Arch. Moll., 102 (1/3): 85-91.
- — — (1974): Die Heteropoden der „Meteor“-Expedition in den Indischen Ozean 1964/65. — „Meteor“ Forsch. Erg., (D) 17: 55-78.
- — — (1986): Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (II). *Atlanta lesuewri* SOULEYET und *Atlanta obligogrya* TESCH. — Arch. Moll., 117 (1/3): 19-31.
- SOULEYET, F. L. A. (1852): In EYDOUX & SOULEYET, Voyage autour du monde 1836 et 1837 de la «Bonite». Zoologie, 2: 1-664 (+ Atlas).
- SPOEL, S. VAN DER (1972): Notes on the identification and speciation of Heteropoda (Gastropoda). — Zool. Meded., 47: 545-560.
- — — (1976): Pseudothecosomata, Gymnosomata and Heteropoda. — 1-484. Utrecht (BOHN, SCHELTEMA & HOLKEMA).

- STERKI, V. (1983): Growth changes in the radula in land-mollusc. — Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **1893**: 388-400.
- TESCH, J. J. (1906): Die Heteropoden der „Siboga“ Expedition. — Siboga Rep., **51**: 1-112.
- — — (1909): Systematic monograph of the Atlantidae with enumeration of the Leyden Museum. — Notes Leyden Mus., **30**: 1-30.
- — — (1949): Heteropoda. — Dana Rep., **34**: 1-53.
- ТОКИОКА, Т. (1955a): On some plancton animals collected by the “Syunkotu-Maru” in May-June 1954. II. Shells of Atlantidae (Heteropoda). — Publ. Seto. mar. Biol. Lab., **4** (2-3): 227-236.
- — — (1955b): Shells of Atlantidae (Heteropoda) collected by the “Sôyô Maru” in the southern waters of Japan. — Publ. Seto. mar. Biol. Lab., **4** (2-3): 237-250.
- — — (1961): The structure of the Operculum of the species of Atlantidae (Gastropoda, Heteropoda) as a taxonomic criterion, with records of some pelagic Molluscs in the North Pacific. — Publ. Seto. mar. Biol. Lab., **9** (2): 267-332.
- VAYSSIÈRE, A. (1904): Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes «Hirondelle» et «Princesse Alice». — Res. Camp. sci. Albert d. Monaco, **26**: 3-57.

Erklärungen zu Tafel 1.

- Fig. 1-8. Gehäuse total, Apical- und Umbilical-Ansicht.
1-2) *A. plana*, REM, Vergr. 14×.
3-4) *A. echinogyra*, REM, Vergr. 22×.
5-6) *A. helicinoides*, REM, Vergr. 24×.
7-8) *A. inflata*, REM, Vergr. 32×.



G. RICHTER: Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III).

Erklärungen zu Tafel 2.

Fig. 9-16. Gehäuse, Umbilicalregion.

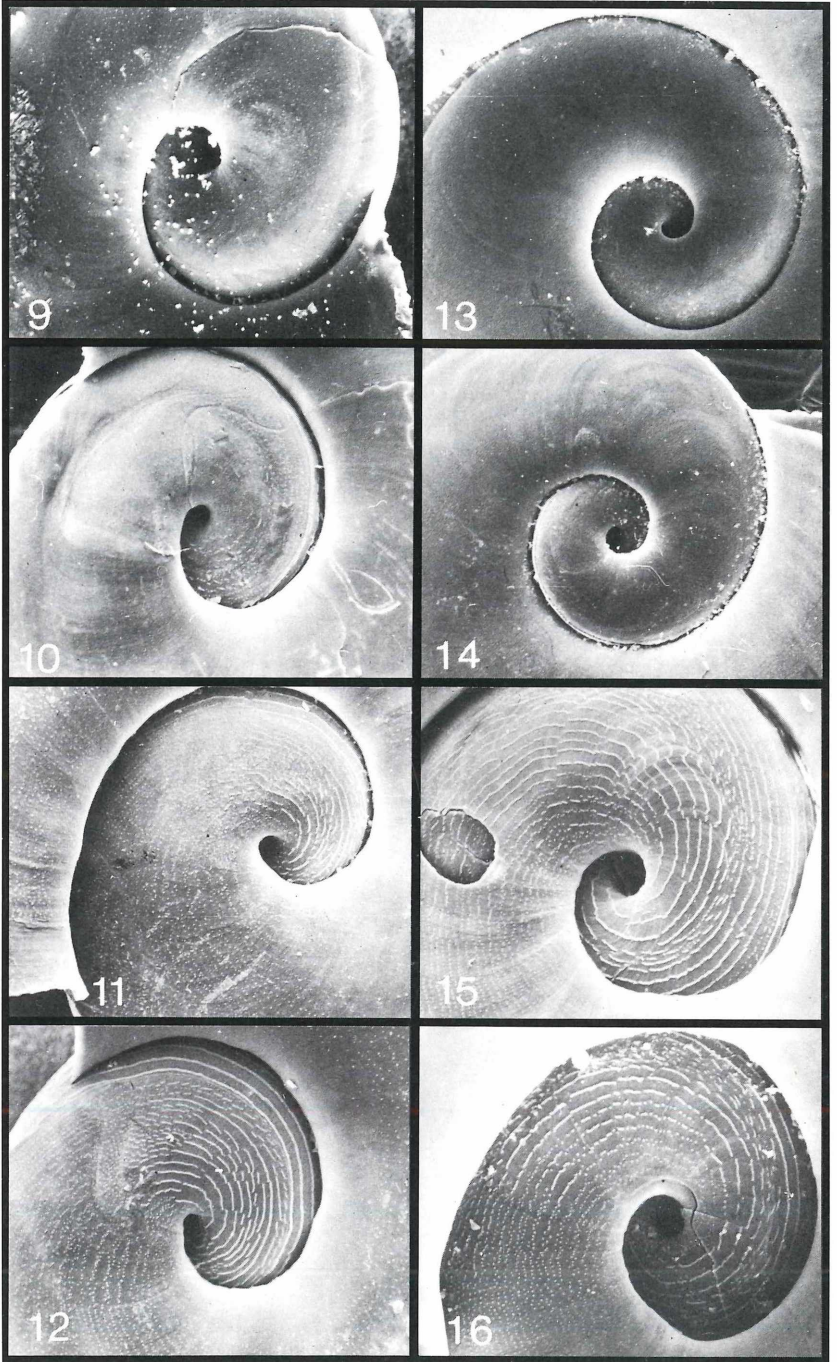
9-12) *A. inflata*, REM, Vergr. 100×.

9) Golf v. Neapel, 10) Arab. Meer, 11, 12) Trop. Mittelatlantik.

13) *A. plana*, REM, Vergr. 50×.

14) *A. echinogyra* Arab. Meer, REM, Vergr. 50×.

15-16) *A. helicinoides*, Arab. Meer, REM, Vergr. 100×.



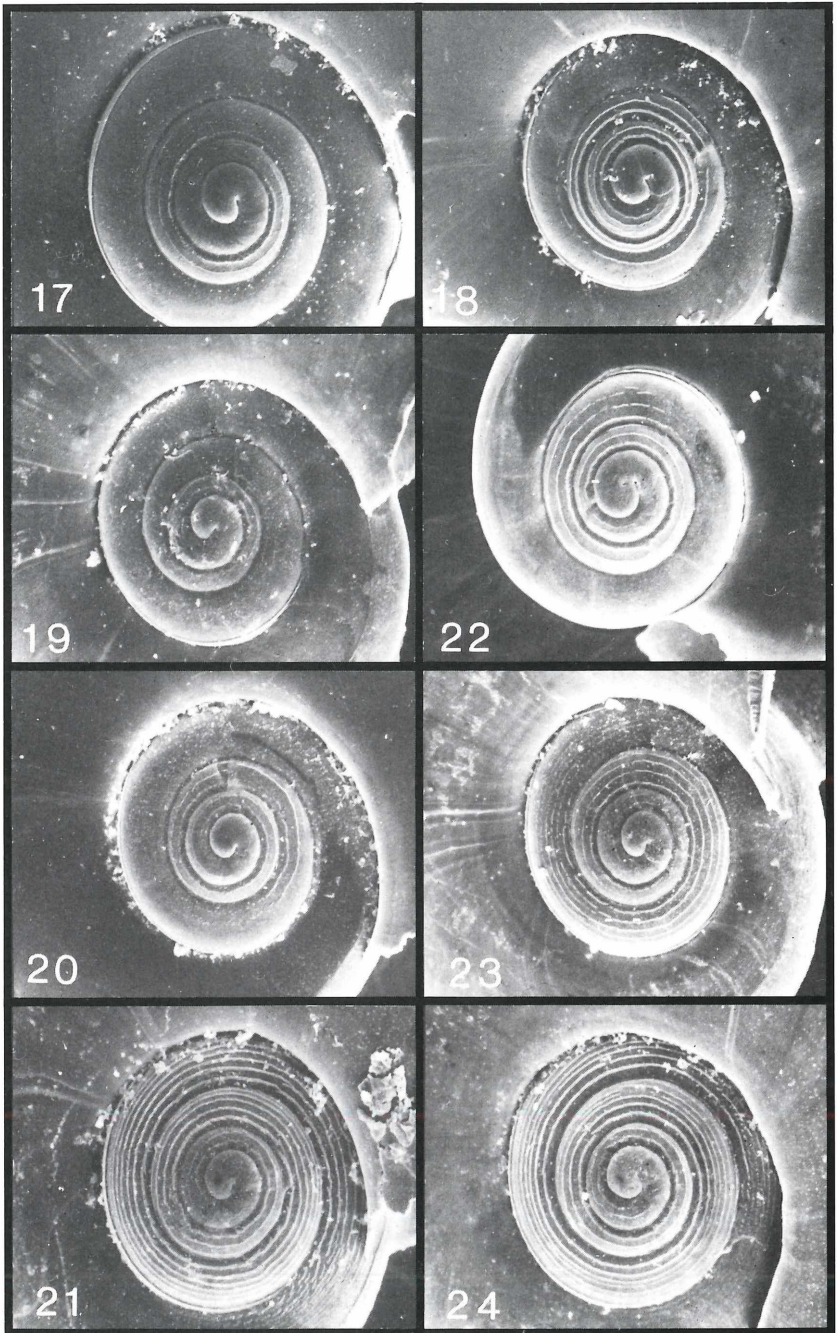
G. RICHTER: Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III).

Erklärungen zu Tafel 3.

Fig. 17-24. Gehäuse, Ausschnitte apical, Variabilität der Spiralskulptur.

A. inflata, REM, Vergr. 94×.

17) Golf v. Neapel, 18) Arab. Meer, 19-24) Trop. Mittelatlantik (22°W, 2°S-3°N).



G. RICHTER: Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III).

Erklärungen zu Tafel 4.

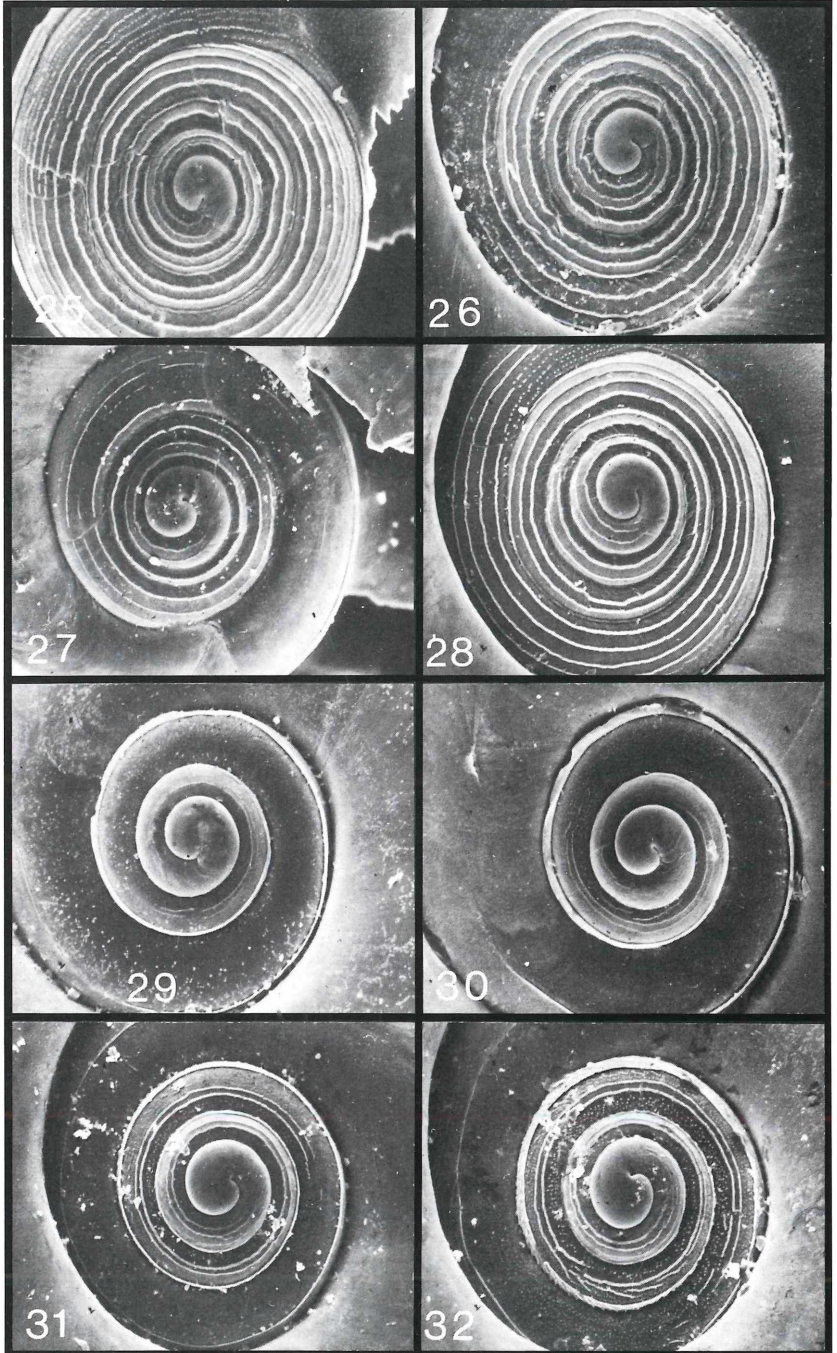
Fig. 25-32. Gehäuse, Ausschnitte apical.

25-28) *A. helicinoides*, Variabilität der Spiralskulptur, REM, Vergr. 94×.

25-26) Trop. Mittelatlantik, 27-28) Arab. Meer.

29-30) *A. plana*, Arab. Meer, REM, Vergr. 94×.

31-32) *A. echinogyra*, Arab. Meer, REM, Vergr. 94×.



G. RICHTER: Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III).

Erklärungen zu Tafel 5.

Fig. 33-36. Juvenile Gehäuse.

- 33) *A. helicinoides*, Durchlicht, Vergr. 66×.
- 34) *A. inflata*, Durchlicht, Vergr. 66×.
- 35) *A. plana*, Durchlicht, Vergr. 66×.
- 36) *A. echinogyra*, Durchlicht, Vergr. 66×.

Fig. 37-38. Geöffnete Gehäuse.

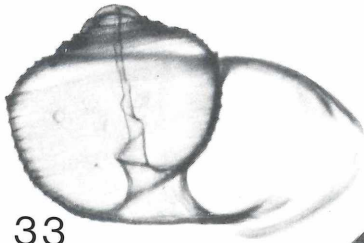
- 37) *A. inflata*, REM, Vergr. 46×.
 - 38) *A. plana*, REM, Vergr. 46×.
- (alle Gehäuse mit Na-Hypochlorid mazeriert)

Fig. 39-40. Geöffnete Gehäuse unbehandelt (organische Trennwände innerhalb der Spira erhalten).

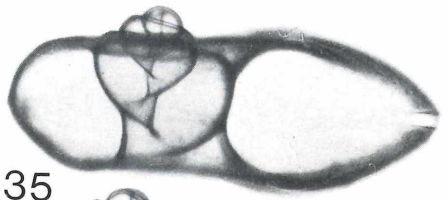
- 39) *A. inflata*, REM, Vergr. 234×.
- 40) *A. helicinoides*, REM, Vergr. 234×.

Fig. 41-42. Operculum, Ausschnitt Nucleus.

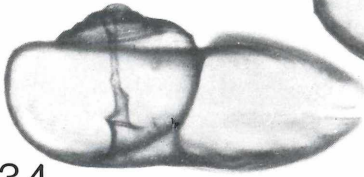
- 41) *A. plana*, REM, Vergr. 100×.
- 42) *A. echinogyra*, REM, Vergr. 100×.



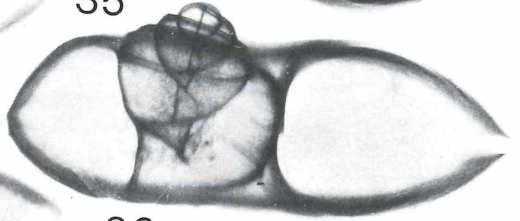
33



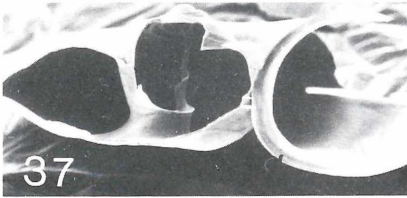
35



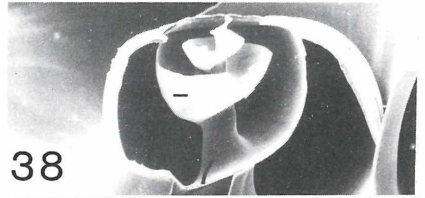
34



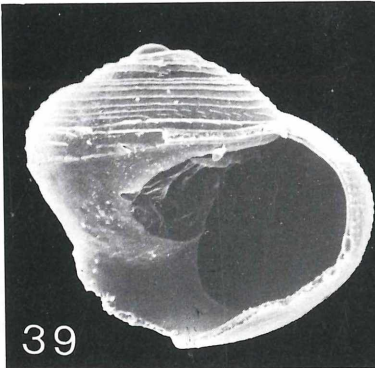
36



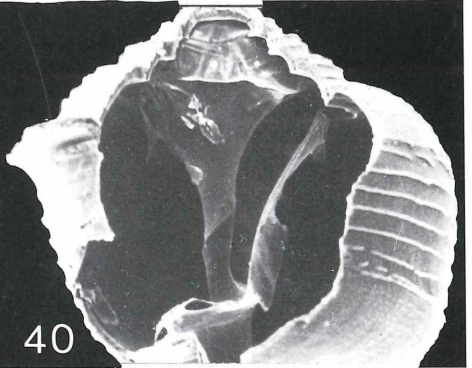
37



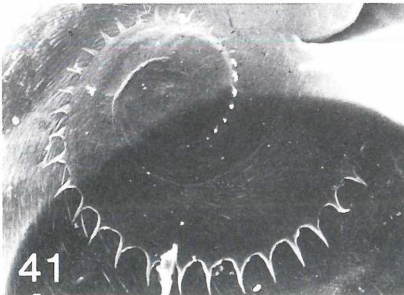
38



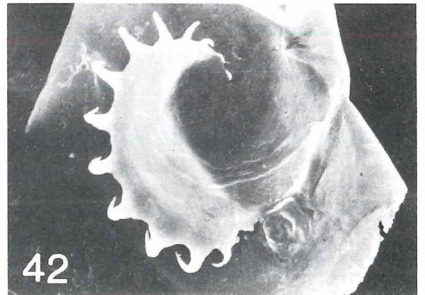
39



40



41

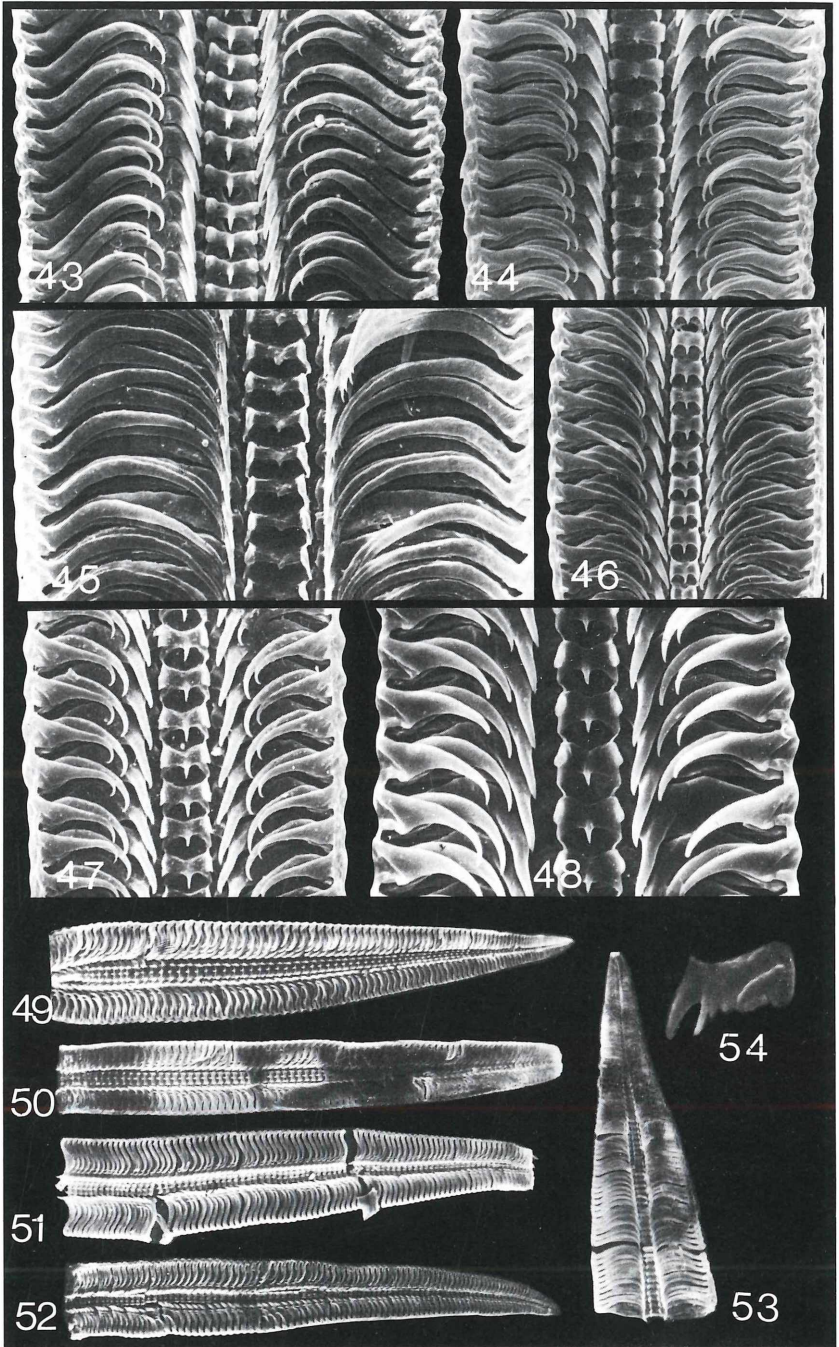


42

Erklärungen zu Tafel 6.

Fig. 43-54. Radulae, Ausschnitte und Übersichten.

- 43) *A. helicinoides*, ♂ ad., REM, Vergr. 500×.
Radula mit atyp. Mittelzähnen (Spitze nicht reduziert).
- 44) *A. helicinoides*, ♀ ad., REM, Vergr. 500×.
- 45) *A. inflata*, ♂ ad., REM, Vergr. 500×.
- 46) *A. inflata*, ♀ imat, REM, Vergr. 500×.
- 47) *A. echinogyra* ad., REM, Vergr. 500×.
- 48) *A. plana* ad., REM, Vergr. 246×.
- 49-50) Radulae total, beide Tiere gleich groß,
49) *A. plana*, REM, Vergr. 50×.
50) *A. echinogyra*, REM, Vergr. 50×.
- 51-53). Radulae total, alle Tiere ± adult.
51) *A. helicinoides* ♂ (Radulaspitze umgeschlagen), REM, Vergr. 100×.
52) *A. helicinoides* ♀, REM, Vergr. 100×.
53) *A. inflata* ♂, REM, Vergr. 100×.
- 54) *A. helicinoides* ♂, REM, Vergr. 2540×.
Vielspitziger Seitenzahn (und rudimentärer innerer Randzahn) aus der Radulaspitze einer adulten *A. helicinoides* ♂. (Die gleiche Seitenzahnform — zwei-vielspitzig — ist für die juvenilen Radulae aller Atlantiden-Arten charakteristisch.)

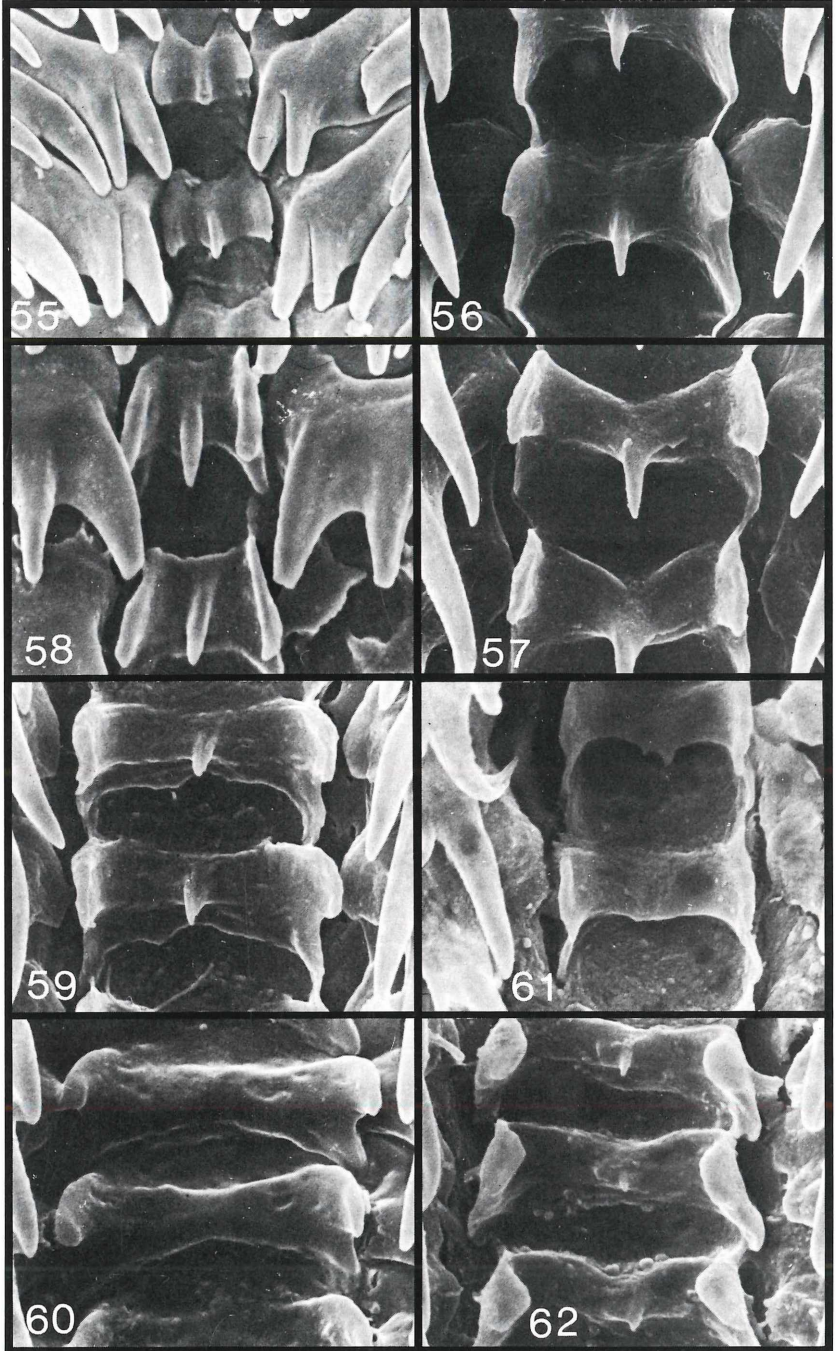


G. RICHTER: Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III).

Erklärungen zu Tafel 7.

Fig. 55-62. Radulae, Mittelzähne und Mittelzahn-Morphogenese.

- 55) *A. plana*, juvenile „Grundform des Mittelzahns“, REM, Vergr. 2600×.
- 56) *A. plana*, Mittelzahn, REM, Vergr. 1000×.
- 57) *A. echinogyra*, ad. Mittelzahn, REM, Vergr. 2540×.
- 58-60) *A. helicinoides*.
 - 58) juvenile Grundform des Mittelzahns, REM, Vergr. 5400×.
 - 59) ad. Mittelzahn ♀, REM, Vergr. 2460×.
 - 60) ad. Mittelzahn ♂, REM, Vergr. 2460×.
- 61-62) *A. inflata*.
 - 61) imat-ad. Mittelzahn ♀ (atyp. Reduktion) der Spitze), REM, Vergr. 2460×.
 - 62) ad. Mittelzahn ♂, REM, Vergr. 2460×.



G. RICHTER: Zur Kenntnis der Gattung *Atlanta* (III).

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): Richter Gotthard

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Gattung Atlanta \(III\) Atlanta inflata, A. helicinoides, A. echinogyra und A.plana \(Prosobranchia: Heteropoda\) 177-201](#)