

Die Abstammung der holarktischen Landnacktschnecken  
=====

(Mollusca: Gastropoda)  
=====

Mit 13 Abbildungen

ANDRZEJ WIKTOR, Wrocław

Die Schnecken weisen trotz ihrer großen Vielfalt im Aussehen einen grundsätzlich einheitlichen Körperbau auf. Der Körper besteht aus einem axial langgezogenen Cephalopodium und einem Eingeweidesack, den man mit einem Buckel vergleichen kann. Das den Eingeweidesack umhüllende Integument wird als Mantel bezeichnet. Der Mantel bildet ein kalkiges Schälchen oder ein Gehäuse. Bei den Nacktschnecken fehlt dieser Buckel und das äußerlich sichtbare Gehäuse. Der Körper dieser Schnecken ist spindelförmig und das Gehäuse ist /falls vorhanden/ als kleines Schälchen im Weichkörper versteckt (Abb. 1 A,B).

Die Paläontologie hat bis jetzt die Abstammung der Nacktschnecken noch nicht erklärt. Fossile Schälchen von Nacktschnecken sind zwar bekannt, doch weisen diese keine für taxonomische Zwecke verwendbare Merkmale auf, deshalb sind sie auch nicht bestimmbar. Aus diesem Grunde können wir unsere Überlegungen über die evolutive Entwicklung der Nacktschnecken auch nur auf Argumente der vergleichenden Morphologie stützen. Unter den rezenten Schnecken gibt es Übergangsformen zwischen Gehäuse- und Nacktschnecken. Wenn wir nun diesen Umstand ausnutzen und eine vergleichende Analyse des Baues der einzelnen Organe und Systeme, wie auch der Embryonalentwicklung beider morphologisch verschiedener Schneckentypen durchführen, können wir feststellen, daß Gehäuseverlust ein sekundäres Merkmal ist. Man kann die Reduktion des Gehäuses von den Gehäuseschnecken zu den Nacktschnecken über verschiedene Zwischenstufen nachweisen. Sicherlich war dieser Prozeß ein Anpassungsergebnis an entsprechende ökologische Verhältnisse auf dem Lande.

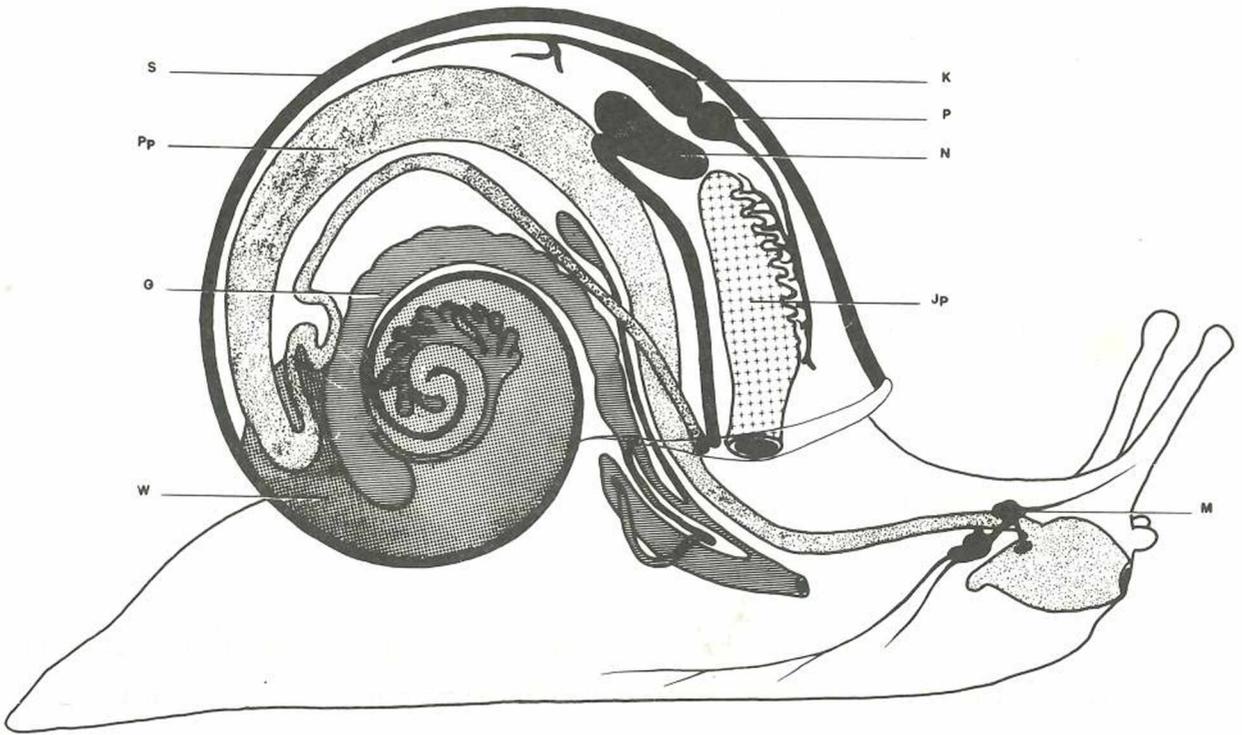
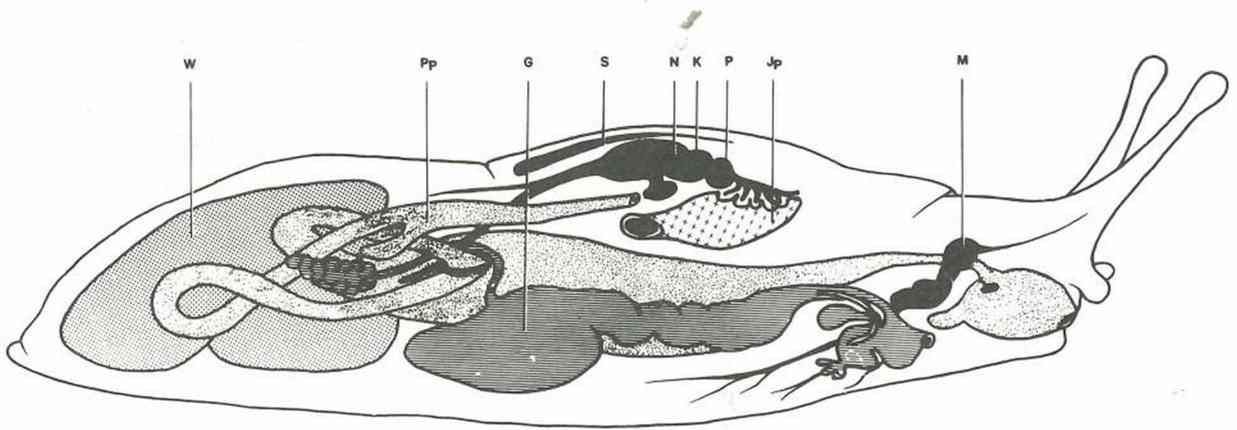


Abb. 1: Schema der inneren Organisation

A: Gehäuseschnecke

G - Geschlechtsorgane, Jp - Lungenhöhle, K - Herzkammer,  
M - Zentralnervensystem, N - Niere, P - Herzvorkammer,  
Pp - Verdauungssysteme, S - Gehäuse oder Schälchen, W - Leber  
[Original].



B: pflanzenfressende Nacktschnecke [Deroceras, Original].

Zum Gehäuseverlust der Nacktschnecken kam es durch die starke axiale Körperverlängerung und durch die Reduzierung des "Buckels" oder Eingeweidesackes, was durch die Versenkung der Eingeweide in den sich in die Länge ziehenden Körper möglich wurde. Zusammen mit dem "Buckel" wurde sowohl das Gehäuse als auch der Mantel reduziert. Der letzte umgibt die Reste des Gehäuses, d.h. des Schälchens, von allen Seiten (Abb. 2) (LIKHAREV & WIKTOR 1979).

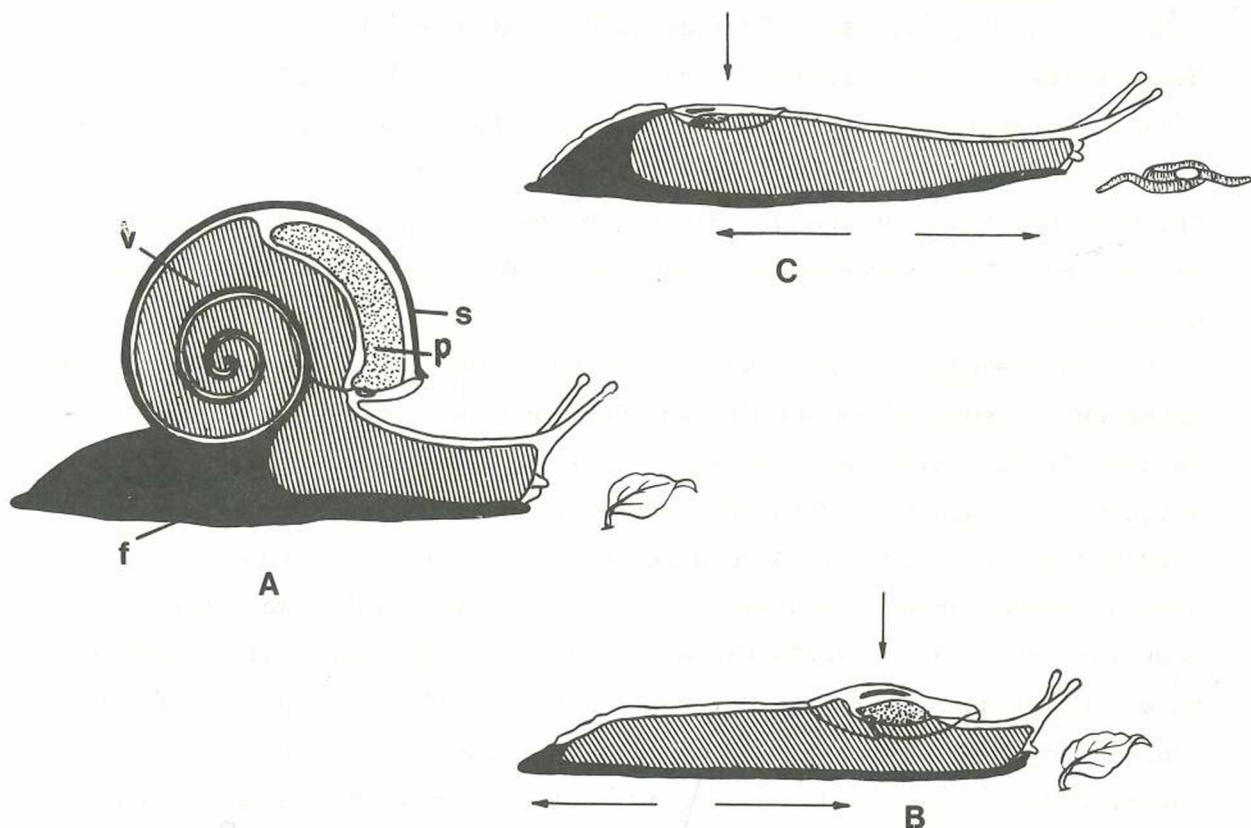


Abb. 2: Schema des Körperbaues

A - Gehäuseschnecke, B - pflanzenfressende Nacktschnecke,  
C - räuberische Nacktschnecke, s - Gehäuse, f - Fuß,  
v - Eingeweide, p - Lungenhöhle (nach LIKHAREV & WIKTOR 1979,  
verändert).

Eine solche Veränderung der Körperform ist von großer funktioneller Bedeutung. Das langgezogene, weiche und nun leichtere Tier wird dadurch beweglicher, es kann sich nun durch enge Öffnungen und Spalten zwängen, leichter im Boden vergraben usw. Das verkümmerte Gehäuse verliert seine ehemalige schützende Funktion vollkommen, doch behält es weiterhin die Funktion eines Skelettelementes. Die gewonnene Beweglichkeit und Ge-

schwindigkeit des Körpers ersetzt den verlorenen Schutz vollkommen, welchen vorher das Gehäuse bietete, zudem eröffnen sich für das Tier ganz neue Lebensmöglichkeiten. Man kann sich davon überzeugen, da man Nacktschnecken selbst noch an xerothermen Standorten antreffen kann, Sie finden in engen Spalten zwischen Felsen, im Boden oder unter Steinen Schutz, wo sie trockene Perioden nicht schlechter überstehen als Gehäuseschnecken. Der Gehäuseverlust ist bei rezenten Schnecken eine keinesfalls seltene Erscheinung. Unter den etwa 70 Familien der Stylommatophoren (ZILCH 1959 unterscheidet nur 60, SILEJKO 1979 dagegen 74) umfassen 14 Familien verschiedene Nacktschnecken (Athoracophoridae, Arionidae, Opelelidae, Philomycidae, Parmacellidae, Milacidae, Limacidae, Agriolimacidae, Boettgeriellidae, Otoconchidae, Urocyclidae, Testacellidae, Trigonochlamydidae, Chlamydephoridae). Unabhängig davon gibt es auch in einigen anderen Familien neben Gehäuseschnecken verschiedene Gattungen, die Nacktschnecken umfassen.

Die Entstehung der "Nacktheit" kann nicht nur auf äußerlich sichtbare Merkmale - insbesondere auf die Verkümmernng des Gehäuses - bezogen werden. Es handelt sich hier um einen komplizierten Entwicklungsprozeß, durch welchen topographische Veränderungen beinahe im ganzen Körper bewirkt wurden (Abb. 1). Diese Veränderungen bemerken wir in der Anordnung der verschiedenen Organe - und was dabei wichtig erscheint - man kann bei allen Nacktschnecken in den Veränderungen konstante Gesetzmäßigkeiten erkennen. Ohne Schwierigkeiten kann man feststellen, daß die "Nacktheit" sich unabhängig nach zwei verschiedenen Schemen entwickelt hat, einerseits bei den räuberischen Formen, andererseits bei den pflanzen- und allesfressenden Formen.

Die Spezialisierung der räuberischen Schnecken, die im Boden nach verschiedenen Oligochaeten jagen, führte u.a. zur Verlängerung des vorderen Körperabschnittes. Dies war mit der starken Entwicklung des Pharynx verbunden, der als Fangorgan entwickelt wurde. Die gefangene Beute, welche im Verhältnis zu den Körperausmaßen der Schnecke relativ groß ist (Abb.3) (WIKTOR 1958), wird durch den Pharynx zum Verdauungssystem transportiert. Gleichzeitig wurden andere Teile des Verdauungssystems reduziert, was auf den Übergang zu tierischer Nahrung zurückzuführen ist. Die starke Entwicklung des vorderen Körperabschnittes bewirkte zugleich eine Verschiebung der meisten Eingeweide

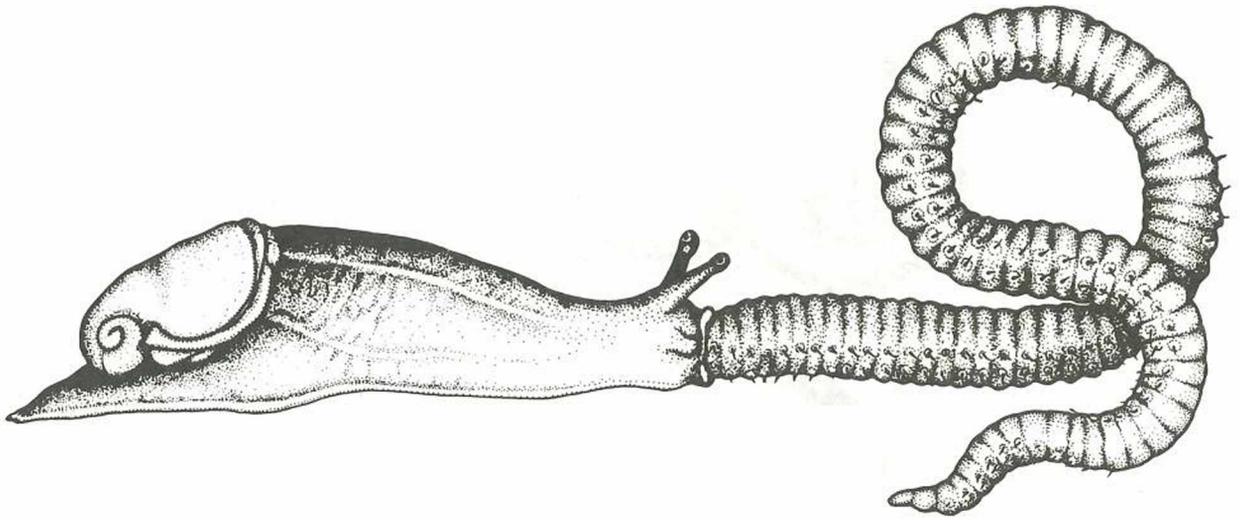


Abb. 3: *Daudebardia rufa* (DRAP.) beim Verschlucken eines Regenwurmes (nach WIKTOR 1958).

Die Spezialisierung der pflanzen- und allesfressenden Schnecken stand dagegen in keinem Zusammenhang mit der Nahrung und deren Beschaffung. Die "Nacktheit" dieser Schnecken ist mit neuen Ausnutzungsformen der umgebenden Umwelt verbunden. Die erhöhte Beweglichkeit brachte diesen Schnecken eine wirksame Konkurrenzfähigkeit im Vergleich zu den Gehäuseschnecken. Obwohl diese Schnecken ihre Nahrung nicht geändert haben, konnten sie durch neue Anpassungen an andere, den Gehäuseschnecken unzugängliche Nahrungsquellen herankommen. Bei den nackten Pflanzenfressern hat sich der vordere Abschnitt des Cephalopodiums nicht wesentlich geändert. Die Schale und der Mantel sind trotz der starken Abflachung und Reduzierung am alten Platz geblieben. Die Versenkung der Eingeweide - insbesondere des langen Darmes und der großen Leber - im spindelförmigen Körper bewirkten eine starke Verlängerung seines hinteren Abschnittes (Abb. 2).

Den Prozeß der allmählichen Überwachsung des Gehäuses durch den Mantel kann man am Beispiel von Vertretern der Familie Vitrinidae (Abb. 4) beobachten. In dieser Familie gibt es Arten mit Gehäusen unter denen sich noch das ganze Tier verbergen kann, weiter kommen Arten vor, bei welchen nur ein geringer Teil der Eingeweide unter dem reduzierten Gehäuse Schutz findet (Halbnacktschnecken) und schließlich Arten ohne äußere Gehäusereste (Nacktschnecken). Noch besser kann man das bei den Vertretern der Familie Parmacellidae beobachten, wo der ganze Entwicklungsprozeß von der Gehäuseschnecke bis zur Nacktschnecke im Entwicklungsgang jedes Individuums stattfindet. Junge Exemplare, die gerade erst das Ei verlassen haben, besitzen genügend

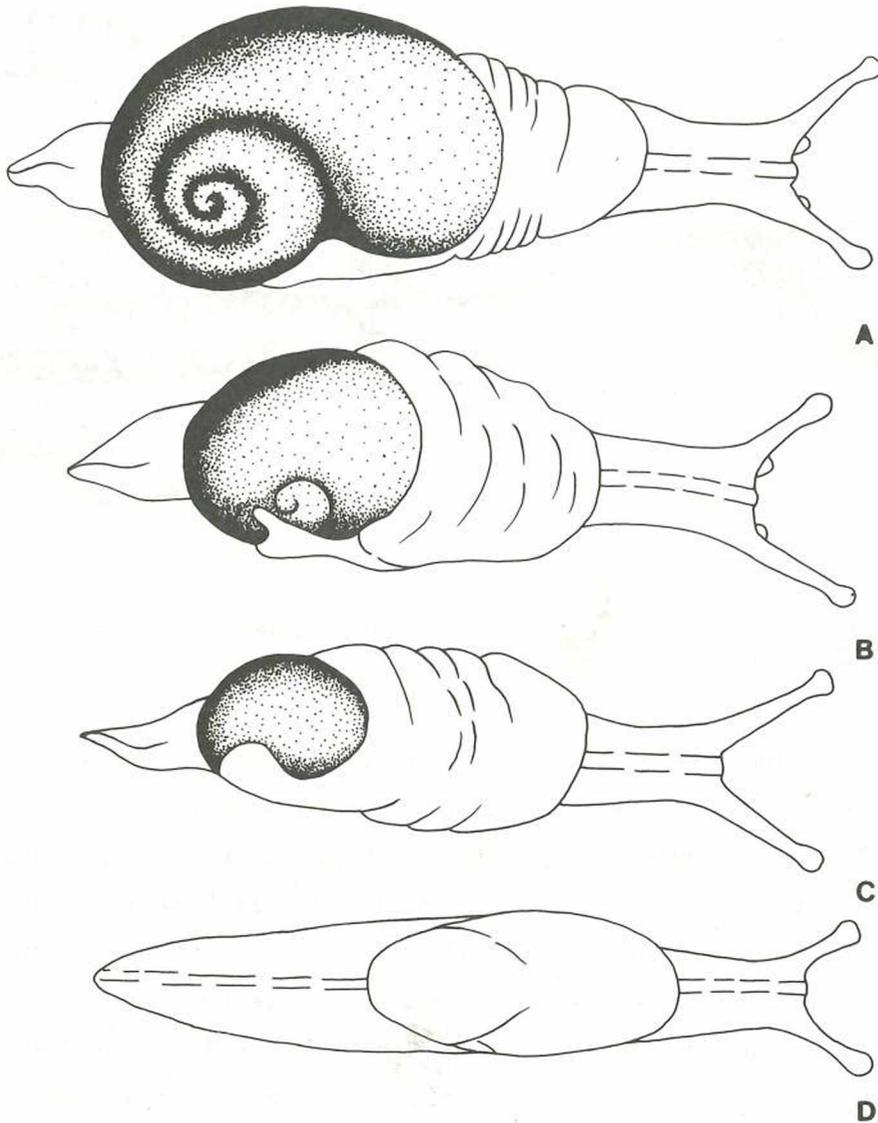


Abb. 4: Gehäusereduktion bei verschiedenen Vitriniden: von oben - Phenacolimax annularis (STUD.), Vitrina pellucida (MÜLL.), Semilimax semilimax (FER.), Plutonia atlantica (MOR.), (nach LIKHAREV & WIKTOR 1979).

große Gehäuserudimente, um darin den ganzen Körper zu verbergen. Während des Wachstums wächst der Weichkörper schneller als das Gehäuse. Letzteres wird in kurzer Zeit mit den Falten des Mantels bedeckt und in einer Höhle eingeschlossen, zu der von außen nur noch ein schmaler Schlitz führt (Abb. 5).

Etwas schwieriger sind die Veränderungen der Gehäuse wiederzugeben. Bei den Nacktschnecken bildet das Schälchen meistens ein flaches linsenförmiges Plättchen ohne Gewinde. Man kann hier zwei Hauptformen unterscheiden, nämlich zweiseitig symmetrische Schalen und asymmetrische, in denen der

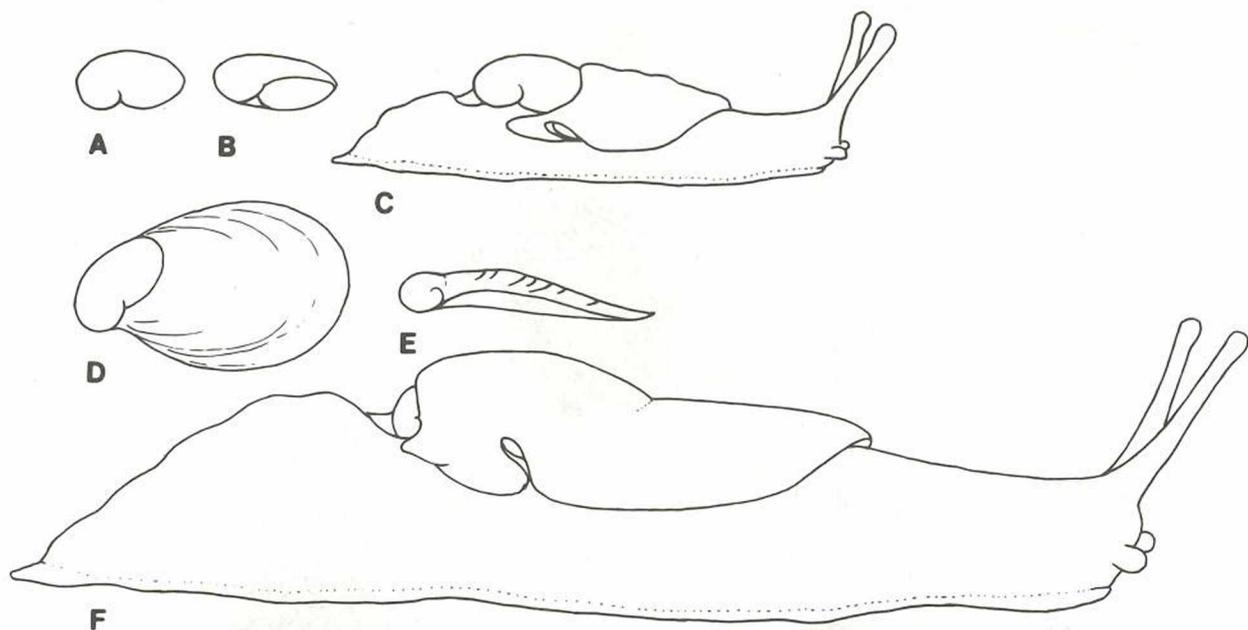


Abb. 5 : Parmacella. A-B - Schälchen einer Jungschnecke von oben und von der Seite, C - Jungschnecke, D-E - Schälchen einer ausgewachsenen Schnecke von oben und von der Seite, F - erwachsene Schnecke. [Original].

embryonale Teil nach links verschoben ist. Am Beispiel der Übergangsformen (Abb. 6) kann man annehmen, daß die symmetrischen Schälchen durch die Umbildung von Gehäusen mit flachem Gewinde entstanden sind, wie sie etwa bei den Zonitiden anzutreffen sind. Für die asymmetrische Schale kennen wir keine Übergangsformen, doch kennen wir unter den Schnecken der Familie Succineidae, die in der Regel hohe Gehäuse besitzen, deren letzter Umgang stark erweitert ist, eine Gattung mit nackten Vertretern (Abb. 12). Hier finden wir ein asymmetrisches rudimentäres Gehäuse. Man könnte daraus schließen, daß auch für die übrigen Nacktschnecken mit asymmetrischen Schälchen die Ausgangsformen ein Gehäuse mit stark erweitertem letztem Umgang - ähnlich wie bei der Gattung Succinea - besaßen (LIKHAREV & WIKTOR 1979).

Die Reduktion des Mantels, besonders dessen Verkleinerung, bewirkte deutliche Veränderungen im Aussehen des Pallialkomplexes. Bekanntlich stellte dieser Komplex im Entwicklungsprozeß der Gastropoden immer eine Einheit dar, die sich in der Mantelhöhle befindet. Bei den Nacktschnecken verbleibt dieser Komplex weiterhin in Verbindung mit der Lungenhöhle,

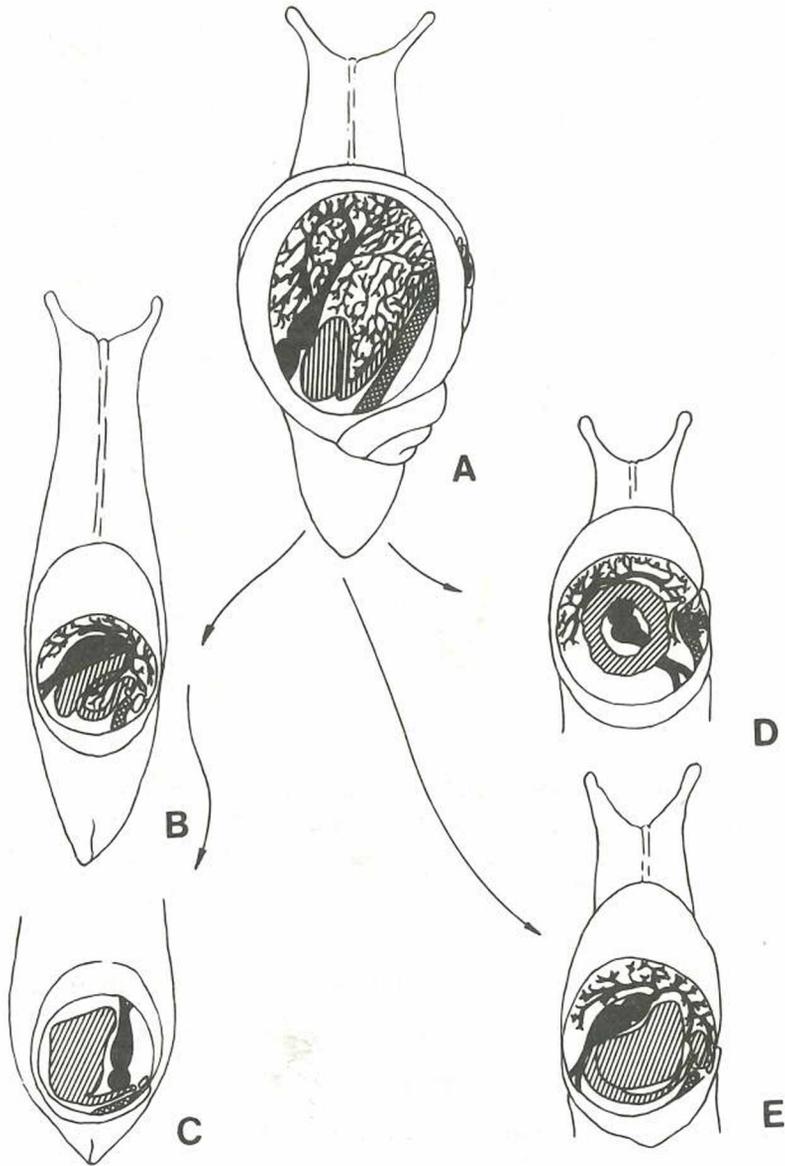


Abb. 7: Schema der Umbildung des Pallialkomplexes

A - Gehäuseschnecke, B - *Trigonochlamys* [Trigonochlamydidae],  
C - *Selenochlamys* [Trigonochlamydidae], D - *Arion*  
[Arionidae], E - *Limax* [Limacidae], B-C - räuberische  
Schnecken, D-E - pflanzenfressende Schnecken (nach  
LIKHAREV & WIKTOR 1979).

ganze Pallialkomplex umgedreht wird. In extremen Fällen (bei *Selenochlamys*)  
wird der ganze Pallialkomplex um 180° gewendet, wodurch das Herz mit der  
Aorta nach vorn verlagert wird, und die Niere sich nun nicht mehr auf der  
rechten, sondern auf der linken Seite befindet. Auch das Pneumostom, das  
primär in der vorderen Hälfte des Mantels liegt, wird nach hinten verlagert.

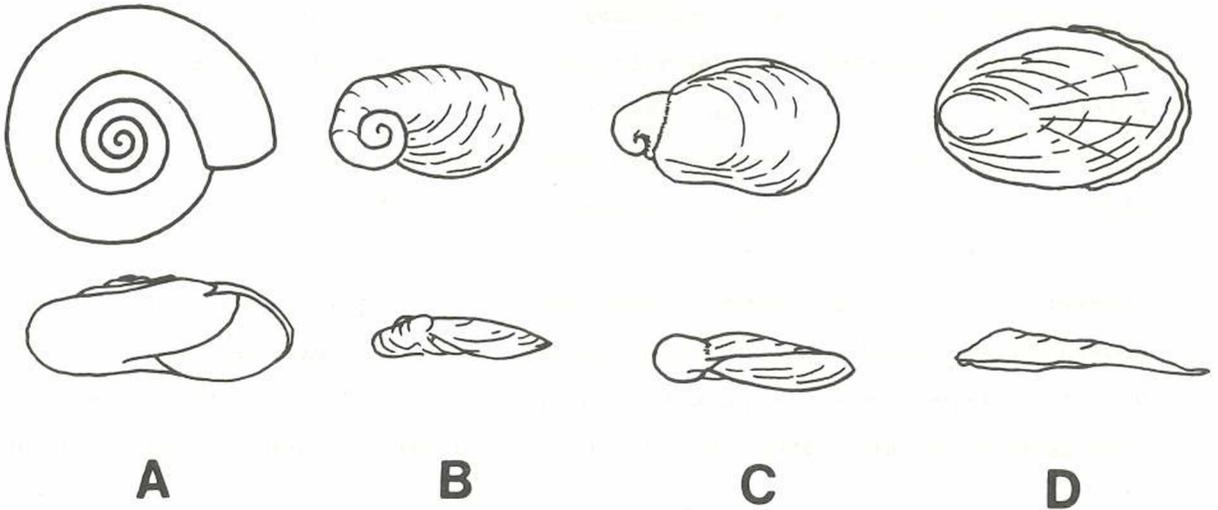


Abb. 6: Gehäuse verschiedener Zonitoidea. Von links Oxychilus, Daudebardia, Parmacella, Milax (auch LIKHAREV & WIKTOR 1979).

doch durch den begrenzten Raum kommt es hier zur Aneinanderpressung der Organe und zu deren Formveränderungen. Das Herz - besonders dessen Vorkammer (Atrium) - und die Hauptader verkürzen sie sich hier stark. Auch die Niere, die wegen Platzmangel das Herz bogen - oder kreisförmig umgibt - verkürzt sich hier deutlich. Manchmal kommt es vor, daß die Niere in den engen Raumverhältnissen einen Lobus bildet und dadurch ein zweischichtiges Organ bildet (WIKTOR & LIKHAREV 1980). Auch die Lunge verändert ihre Form (Abb. 7). Sie wird im Zusammenhang mit der verstärkten Hautatmung mehr oder weniger stark reduziert. Die Nacktschnecken erlangen diese Atmungsform nicht nur durch die Freilegung der Körperoberfläche auf Grund der Reduktion des Gehäuses, sondern auch durch eine sehr starke Entwicklung der Hautskulptur, was zu einer Vergrößerung der Atmungsfläche führt. Bei den pflanzenfressenden Nacktschnecken verbleibt der Pallialkomplex ungefähr in seiner primären Lage. Bei den räuberischen Formen wird durch die Verschiebung des Mantels und des Pallialkomplexes nach hinten der letztere umgewendet. Bei den Stylommatophoren überkreuzt sich die Aorta mit der Intestinalschlinge. Die Verschiebung des Pallialkomplexes bewirkt jedoch keine gleichzeitige Verschiebung der Intestinalschlinge. Dadurch wird das Herz, welches sich primär vor der Überkreuzung der Aorta mit dem Darm befindet, hinter diese Überkreuzung verschoben. Dabei durchzieht die Aorta, die mit dem Darm zusammenhängt, das wandernde Herz, wobei dieses und der

Dieses neue Merkmal scheint sich übrigens für die Schnecken sehr günstig auszuwirken, denn beim Kriechen in den Gängen von Regenwürmern kann das Pneumostom nun ständig offen bleiben.

Das Verdauungssystem wird in Zusammenhang mit dem äußeren Gehäuseverlust ebenfalls stark modifiziert, und zwar in unterschiedlicher Weise bei den räuberischen und pflanzenfressenden Arten. Bei den Räubern erreicht der Pharynx oft monströse Ausmaße, manchmal nimmt er beinahe die Hälfte des gesamten Körpervolumens ein. Dagegen verkürzt sich der Darm sehr stark, und in extremen Fällen verliert er seine Schlinge, wobei er eine fast gerade Lage einnehmen kann (Abb. 8). Der Grund einer solchen Darmausbildung

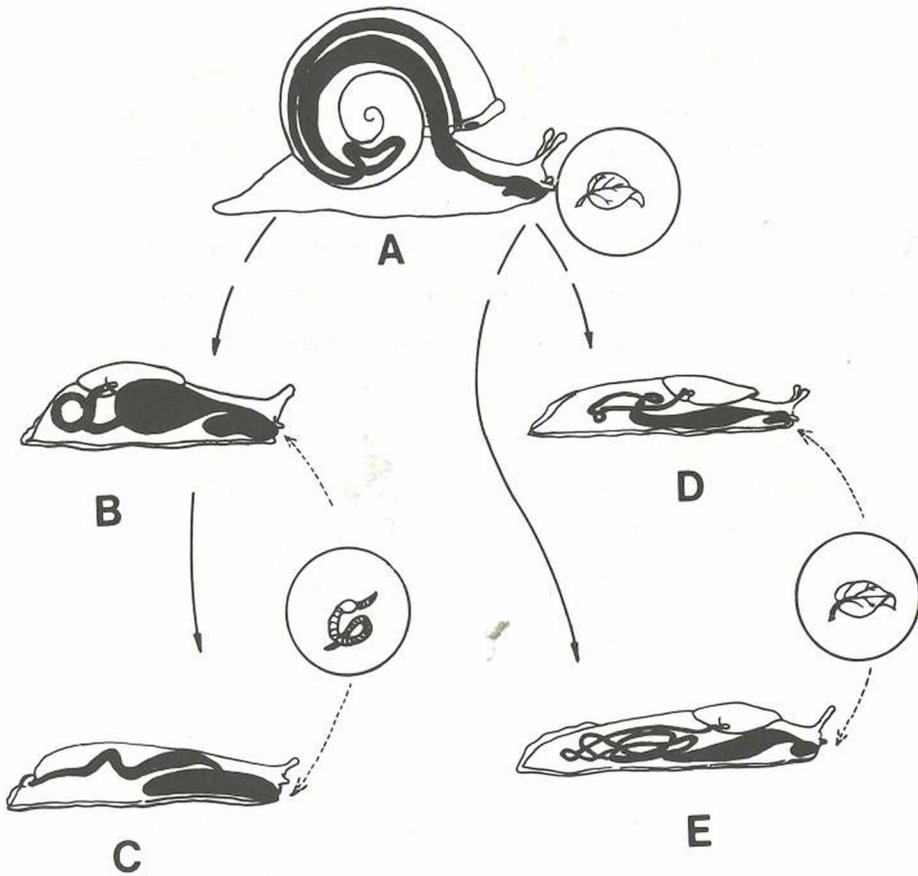


Abb. 8: Umbildungen im Verdauungssystem. Links räuberische Schnecken, rechts pflanzenfressende Schnecken. A - Gehäuseschnecke, B - Hyracanolestes [Trigonochlamydidae], C - Selenochlamys [Trigonochlamydidae], D - Deroceras [Agriolimacidae], E - Limax [Limacidae] (nach LIKHAREV & WIKTOR 1979).

liegt einerseits in der leicht verdaulichen Nahrung tierischer Herkunft, andererseits auch in der Verschiebung des Afters und des Pallialkomplexes nach hinten.

Bei den pflanzenfressenden Nacktschnecken ist die Situation anders. Die Nahrungssubstrate benötigen einen langen Darm. Es bestand auch keine Notwendigkeit zur Umbildung des Pharynx. Das lange Intestinum dagegen, welches bei den Gehäuseschnecken eine lange Schlinge bildete, die sich schraubenartig mit dem ganzen Eingeweidesack drehte, um im spindelförmigen Körper Platz zu finden, entwickelt hier eine zweite, ja bei den Limaciden sogar eine dritte Schlinge. Die Entstehung einer zweiten Intestinalschlinge gehört zu den eigenartigsten Merkmalen, die nur bei Nacktschnecken bekannt ist. Unabhängig davon winden sich alle Schlingen gewöhnlich spiraling um die Körperachse. Diese Windungen sind vermutlich nicht homolog mit den Drehungen des Eingeweidesackes (Abb. 1 b).

Die Veränderungen in der Muskulatur sind nicht nur das Resultat der Veränderung der Körperform, sondern auch von anderen Bewegungsmechanismen. Bei den Gehäuseschnecken leistet das Gehäuse die Skelettfunktion. Hier ist ein großer Retraktor an das Gehäuse angeheftet, der sich in ein sehr kompliziertes Muskelsystem aufteilt, das die verschiedensten Bewegungen ausführt. Bei den Nacktschnecken verkümmert ein bedeutender Teil dieses Retraktors. Es fehlt der Muskel, der den Körper in das Gehäuse hineinzieht, wie auch derjenige, der den Fuß biegt usw. (Abb. 9). Es bleiben hier nur der Kopfretraktor und der Genitalretraktor erhalten. Diese sind nicht, wie bei den Gehäuseschnecken, an das Gehäuse angewachsen, sondern an die Haut, welche die untere Wand der Schälchenhöhle bildet. Gleichzeitig entwickelte sich hier die Muskulatur der Körperbedeckung sehr stark, ebenso ein stark intensiv ausgebildetes System von Körperhöhlen. Die Körperdecke der Nacktschnecken erinnert an einen Hautmuskelschlauch, wie wir ihn von anderen Wirbellosen kennen; die Höhlen dagegen sind mit Körperflüssigkeiten gefüllt und funktionieren als Hydroskelett. Der Fuß der Nacktschnecken ist sehr stark abgeflacht und ist als bandförmiger, ventraler Teil des Hautmuskelschlauches ausgebildet.

Die Nacktschnecken sind - obwohl es den Anschein hat - keine einheitliche Tiergruppe. Sie unterscheiden sich untereinander durch zahlreiche Merkmale, welche eindeutig darauf hinweisen, daß wir es hier mit einer polyphyletischen Gruppe zu tun haben. Die bisher besprochenen Merkmale entstanden einerseits durch die Reduktion von verschiedenen Organen, andererseits durch die Herausbildung von spezifischen neuen Merkmalen. In beiden Fällen deutet dies auf einen hohen Spezialisierungsgrad hin, der als Resultat von Anpassungen an entsprechende Umweltverhältnisse angesehen werden kann.

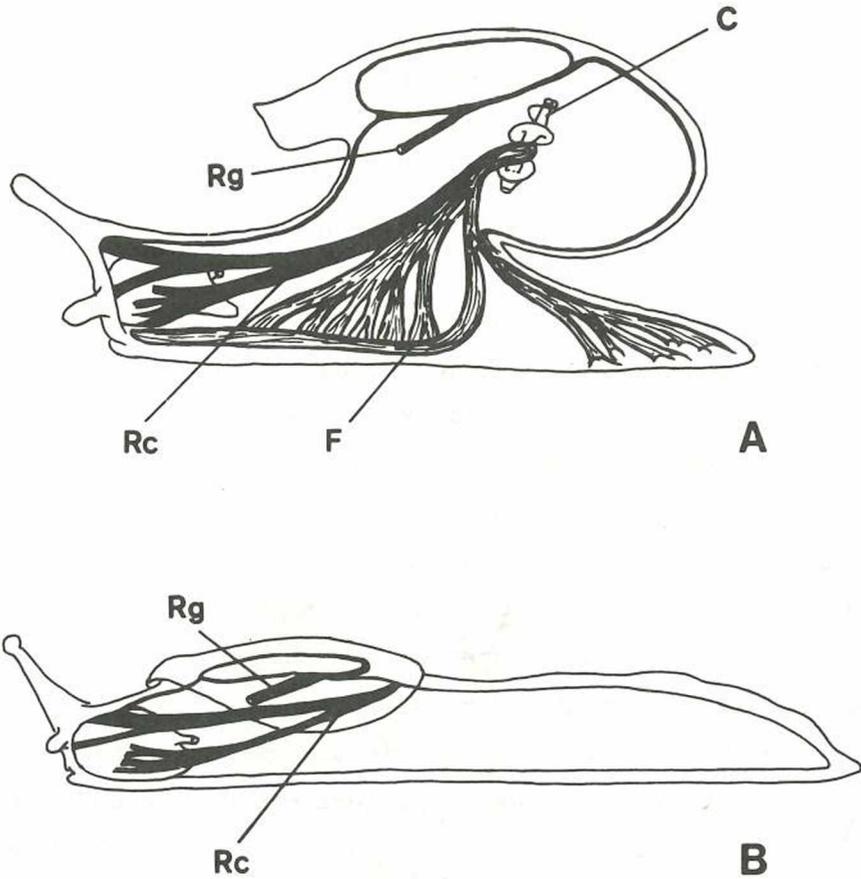


Abb. 9: Retraktorsysteme

A - Gehäuseschnecke, B - Nacktschnecke; F - Fußretractor, Rc - Kopfretractor, Rg - Genitalretractor (nach LIKHAREV & WIKTOR 1979).

Wenn wir die holarktischen Nacktschnecken in Bezug auf die bei ihnen vorkommenden Unterschiede betrachten, können wir feststellen, daß diese in mehrere Gruppen von unterschiedlichem taxonomischem Rang einzuteilen sind. Unter 8 holarktischen Nacktschneckenfamilien (Philomycidae, Arionidae, Milacidae, Parmacellidae, Trigonochlamydidae, Agriolimacidae, Boettgerillidae, Limacidae<sup>1)</sup>) zeigen zwei sicherlich enger miteinander verwandte Familien, d.h. die Philomyciden und die Arioniden, deutliche Abweichungen. Es erscheint richtig und begründet, diese beiden Familien in einer Über-

1) In meinen Überlegungen lasse ich die Testacelliden unbeachtet, da ich diese nicht näher untersuchen konnte. Es ist dies die neunte holarktische Nacktschneckenfamilie.

familie Arionoidea<sup>2)</sup> (LIKHAREV & WIKTOR 1980) zu vereinigen. Bei diesen Schnecken besteht eine allgemeine Tendenz zur starken Reduktion des Schälchens. Am besten ist diese Schale bei der amerikanischen Gruppe Binneyinae entwickelt, wo sie noch von außen sichtbar ist und im Aussehen an die Gehäuse der europäischen Vitriniden erinnert. Bei den übrigen besitzt das Gehäuse die Form eines fast symmetrischen Plättchens, oder es finden sich lose Kristalle (Arioninae), ja das Schälchen kann sogar ganz fehlen, wie bei den Philomyciden. Der Fuß dieser Schnecken ist meistens breit und ohne Längsfurchen ausgeprägt. Das hintere Körperende ist bei der Mehrzahl der Vertreter sanft abgerundet. Das Retraktorensystem besitzt die allgemeine Tendenz zur Abtrennung der hinteren Anheftungen. Mit wenigen Ausnahmen (Zacoleus, Hemphillia) haben die Retraktoren der rechten und linken Fühler selbständige Anheftungen an beiden Diaphragmaseiten. Die verhältnismäßig große Niere nimmt eine zentrale Lage im Pallialkomplex ein und umgibt das Herz beinahe immer ringförmig (Abb. 10). Der Kiefer ist odontognath und die Marginalzähne der Radula sind breit und kurz. Bei den Philomycus ist ein Stylophor vorhanden, der wahrscheinlich ein phylogenetisch altes Merkmal ist, denn er fehlt bei allen anderen Gattungen. Unabhängig davon fehlt bei einem beachtlichen Teil der Gattungen der Penis (Arioninae) - und bei Letourneuxia fehlt nicht nur der Penis, sondern auch der Epiphallus. Die Funktion des Kopulationsorganes übernimmt hier das Atrium oder die Ligula in seinem Inneren (Abb. 11).

Bei den übrigen Familien, obwohl diese auch keine einheitliche Gruppe darstellen, kommt immer ein rudimentäres Schälchen vor. Fast immer hat es die Form eines Plättchens, das vollkommen vom Mantel verdeckt ist. Nur bei den Vertretern der Familie Parmacellidae finden wir an der Schale noch Reste eines Gewindes - und in Jugendstadien ist das Gehäuse von außen sichtbar. Der Fuß ist schmal, durch Längsfurchen geteilt, und der Körper ist hinten zugespitzt. Die Retraktoren vereinigen sich miteinander und besitzen eine gemeinsame Ansatzstelle. Die Niere umgibt das Herz zumindest von 3 Seiten sichelartig (Abb. 10). Der Kiefer ist oxygnath und die Marginalzähne der Radula sind schmal, dolchförmig. Die Kopulationsorgane besitzen die allgemeine Tendenz zur Komplizierung des Baues, wobei verschiedene zusätzliche Organe erscheinen (Abb. 11).

Beim Vergleich dieser Gruppen können wir feststellen, daß die Arionoidea höchstwahrscheinlich nicht mit den übrigen holarktischen Nackt-

---

2) Zu dieser Überfamilie sollte wohl auch die südafrikanische Familie Oopeltidae gestellt werden.

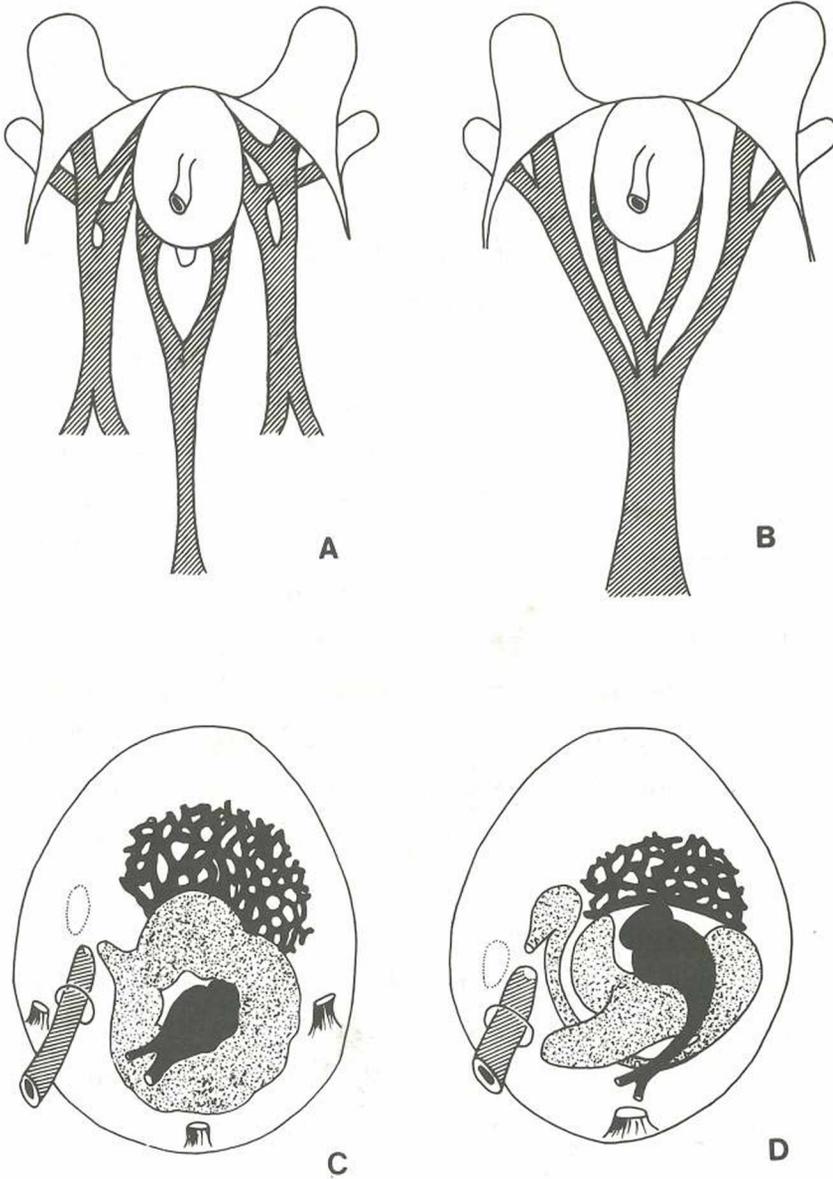


Abb. 10: Kopfretraktorensystem (A-B) und Pallialkomplexe (C-D)  
A - Arion, B - Limax, C - Arion, D - Deroceras [Original].

schnecken verwandt sind. Leider kennen wir bislang nicht die Ausgangsformen dieser Schnecken und können deshalb auch nicht sagen, mit welchen Gehäuse-schnecken die behandelten Nacktschnecken verwandt sind. Nach PILSBRY (1948) sollten die Arionoidea den Endodontiden nahe stehen. Diese Konzeption wurde auf Ähnlichkeiten im Bau von Radula und Kiefer gestützt, doch heutzutage ist eine solche Betrachtung nicht mehr vertretbar, nicht nur wegen der

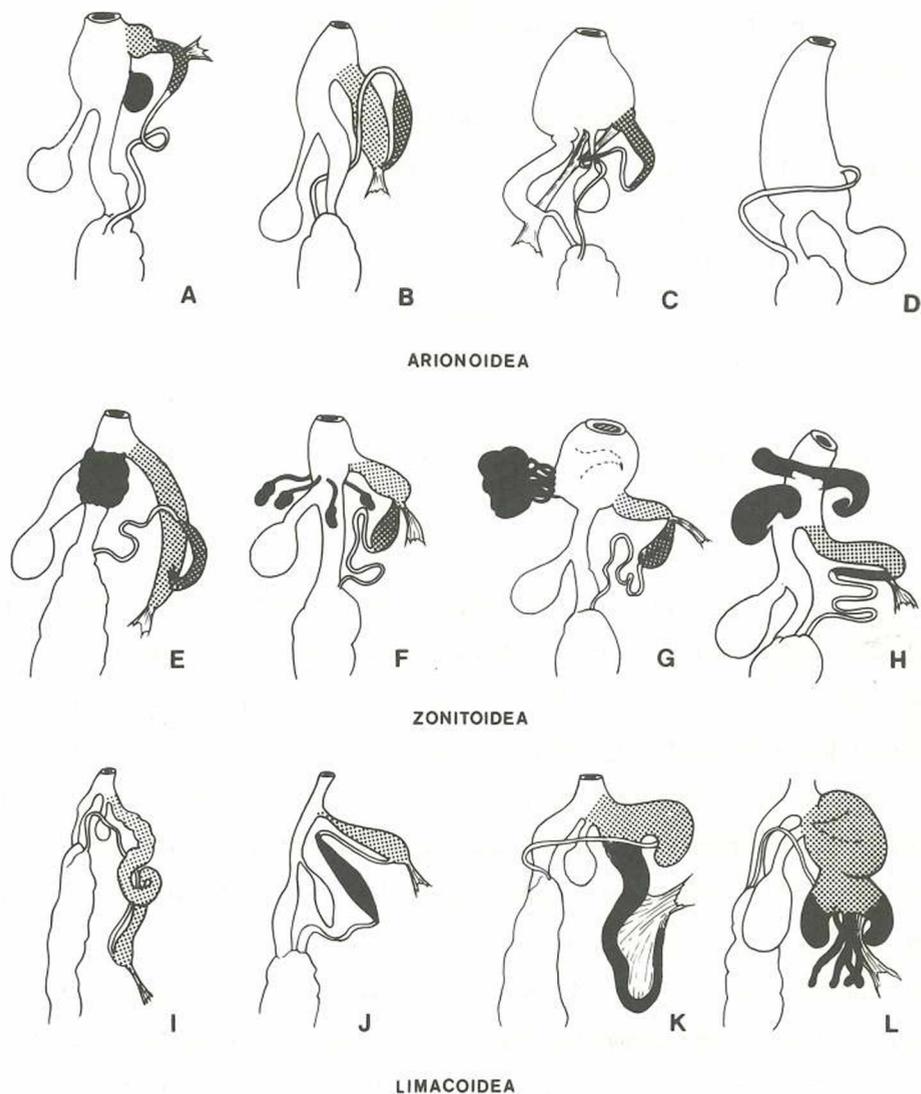


Abb. 11: Schemata von Genitalien.

A - Philomycus, B - Agriolimax, C - Arion, D - Letourneuxia,  
E - Zonitidae, F - Tandonia, G - Milax, H - Parmacella,  
I - Limax, J - Boettgerilla, K - Eumilax, L - Deroceras [Original].

geringen Verwendbarkeit der genannten Merkmale für taxonomische Zwecke, sondern auch wegen der bekannten Tendenz zur Komplizierung und Weiterentwicklung der langgewindigen Gehäuse, die bei den Endodontitiden zu beobachten ist. Interessant ist die Auffassung von SILEJKO (1980) zu diesem Problem. Dieser Verfasser sieht zwischen den Arionoidea und vielen

primitiven Gehäuseschnecken, u.a. mit den Heliciden verwandtschaftliche Beziehungen.

Am leichtesten erscheint die Feststellung der Verwandtschaft und gemeinsamen Herkunft zweier sich sehr nahe stehenden Familien der Parmacellidae und Milacidae. Diese sind sicherlich auch nahe mit den Familien Zonitidae und Daudebardiidae verwandt, so daß es gut begründet erscheint, diese vier Familien in der Überfamilie Zonitoidea zusammenzufassen (LIKHAREV & Wiktor 1980). Die Vertreter der Familie Zonitidae besitzen zwar relativ große Gehäuse, in welche der ganze Schneckenkörper zurückgezogen werden kann, doch zeigen sie Tendenzen zur Rückbildung des Gehäuses. Gewöhnlich ist das Gehäuse hier recht dünn, sehr oft ist die Entwicklung erweitert, wodurch das Gewinde kleiner wird. Die Schnecken dieser Familie sind hauptsächlich polyphag. Von dieser Gruppe lassen sich sowohl die fleischfressenden Daudebardiidae, wie auch die polyphagen Parmacellidae und die pflanzenfressenden Milacidae ableiten. Bei den Daudebardiiden ist der Anpassungsverlauf typisch für Räuber, d.h. das Gehäuse verlagerte sich nach hinten. Bei den letzten beiden pflanzenfressenden Familien ist das Gehäuse an der primären Stelle geblieben. Trotz dieser zwei unterschiedlichen Adaptationsprozesse kann man alle Formen in eine Reihe einordnen, in der es allmähliche Übergänge von den spiraligen Gehäusen der Zonitiden bis zu plattenförmigen symmetrischen Schälchen der Milaciden gibt (siehe oben, Abb. 6). Viele gemeinsame Merkmale kann man auch im Bau der Genitalien feststellen. Gemeinsam ist das Vorkommen verschiedener zusätzlicher Organe im weiblichen Kopulationsapparat und die Anwesenheit des Epiphallus. Zu den Merkmalen, nach denen man diese Familien trennen kann, gehören: das äußere Aussehen des Gehäuses und viele Einzelheiten im Bau der Genitalien (Abb.11).

Die übrigen vier Familien stehen verwandtschaftlich von der Überfamilie Zonitoidea wahrscheinlich nicht weit entfernt, obwohl sie vermutlich unter den Gehäuseschnecken einen anderen Vorfahren hatten. Das wesentliche Merkmal, durch das sich die besprochenen Schnecken von den Vertretern der Zonitoidea unterscheiden, ist das vollkommen anders ausgebildete, asymmetrische, linsenförmige Schälchen. Der embryonale Teil liegt hier auf der linken Seite und die späteren Zuwachslinien weisen darauf hin, daß das Ausgangsmodell hier ein anderes Gehäuse war, als wir es von den Vertretern der Familie Zonitidae kennen. Möglicherweise hatte dieses Gehäuse eine ähnliche Form wie bei der Gattung Succinea (Abb. 12) worauf schon früher hingewiesen wurde (LIKHAREV & WIKTOR 1979). Gemeinsam für diese Familien ist auch der verhältnismäßig einfache Bau des weiblichen Teiles der Genitalien, wo

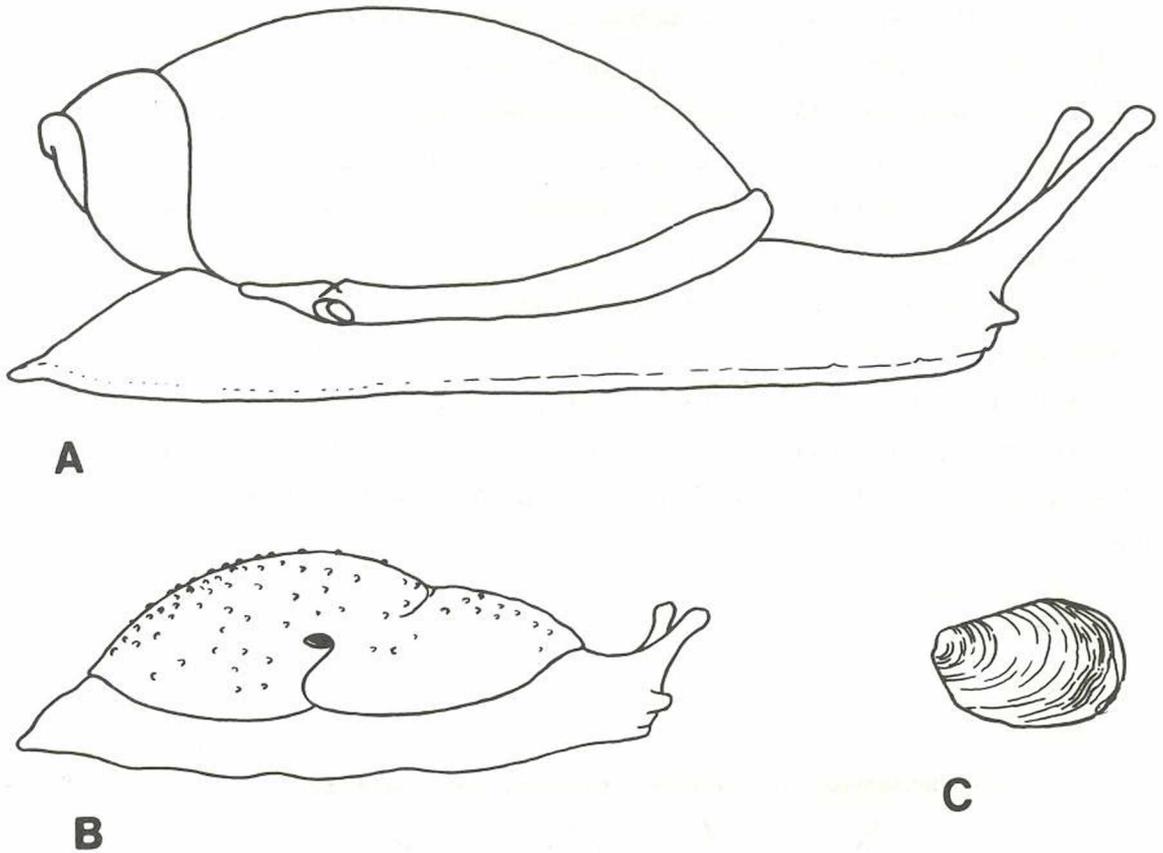


Abb. 12: A - Succinea, B - Hyalimax, C - Schälchen von Hyalimax  
(nach LIKHAREV & WIKTOR 1979 - etwas verändert).

jegliche Zusatzorgane und der Epiphallus fehlen. Im Gegensatz zu den Zonitoida erscheinen hier verschiedene zusätzliche Strukturen am Penis, der oft einen höchst komplizierten Bau aufweist. Es bestehen jedoch konkrete Hindernisse, diese vier Familien in eine Überfamilie zu vereinigen. So finden wir bei allen Vertretern der Familie Trigonochlamydidae extreme Anpassungen an die unterirdische räuberische Lebensweise. Die hierher gehörenden Arten weichen in ihrem Aussehen, Bau und der Lebensweise so stark von allen anderen Schnecken ab, daß eine Ermittlung ihrer Abstammung vorläufig nicht möglich ist und auch in Zukunft sehr schwierig sein dürfte.

Zum Schluß sind nun die drei Familien Agriolimacidae, Boettgerillidae und Limacidae übrig geblieben. Die Ähnlichkeit und wahrscheinlich auch nahe Verwandtschaft zwischen ihnen ist schon früh erkannt worden, deshalb waren sie auch bis vor kurzem in einer Familie vereinigt. Heute kann man diese Familien ohne Bedenken in eine Überfamilie Limacoidea zusammenfassen.

Alle sind Pflanzenfresser und haben ein ähnliches Aussehen. Der Mantel ist in der Regel nicht groß und liegt im vorderen Körperteil, nach hinten ist er zugespitzt, ein Kiel ist überall vorhanden. Auch die Schälchen, Reibzungen und retraktoren sind bei allen Familien sehr ähnlich. Unterschiede bestehen nur in der Fußmuskulatur, in der Darmschlängelung und in den Genitalien.

Zusammenfassend kann man also auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse sagen, daß die holarktischen Nacktschnecken eine polyphyletische Gruppe mit vielen Entwicklungsparallelen darstellen. Die hier vorgestellten acht Familien kann man in vier Überfamilien einteilen, von denen eine phylogenetisch entfert steht, die übrigen drei, oder zumindest zwei von ihnen, sind nahe miteinander verwandt. Diese verwandtschaftlichen Beziehungen stellt Abb.13 dar.

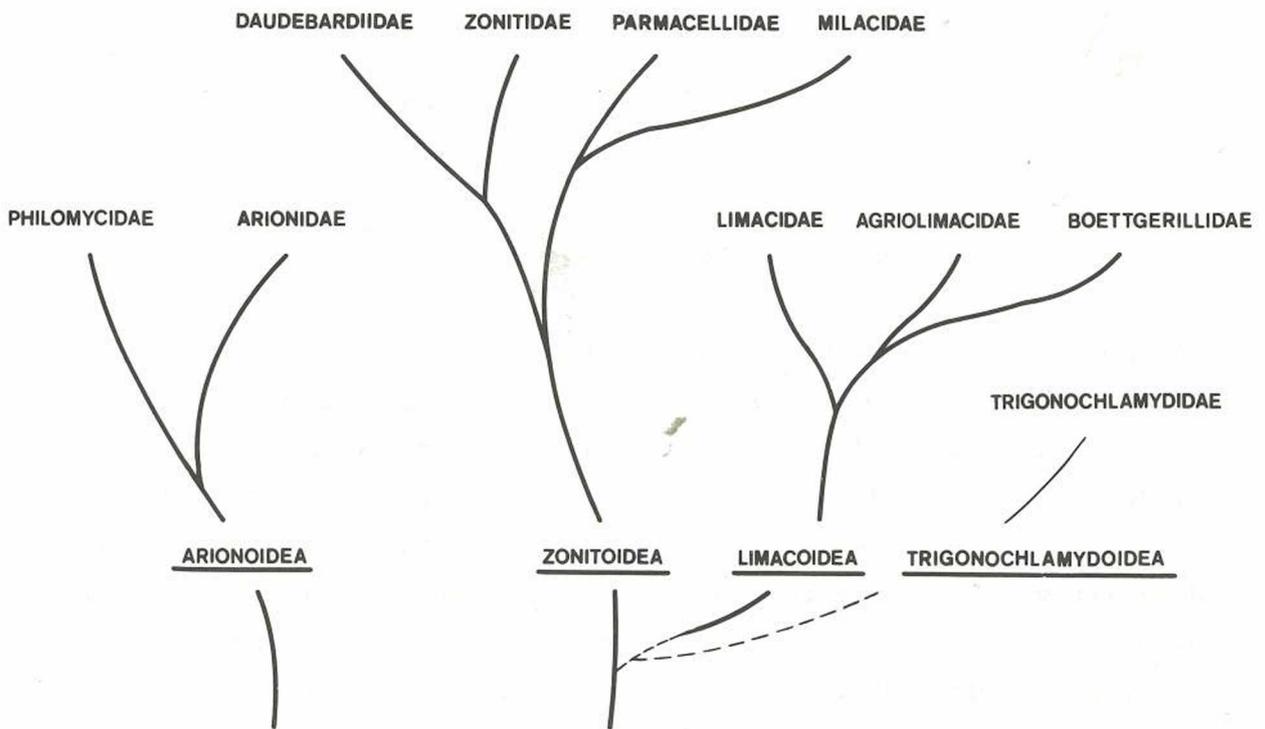


Abb. 13: Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Nacktschnecken.

Schriften

- JUNGBLUTH, J.H., LIKHAREV, I.M., WIKTOR, A. (1981): Vergleichend morphologische Untersuchungen an der Radula der Landnacktschnecken -- Arch. Moll. 111: 15-35.
- LIKHAREV, I.M., WIKTOR, A. (1979): Paralellismus in the structure of slugs of the superorder Stylommatophora and their systematic position. -- Tr. Zool. Inst. AN SSSR, 80: 70-86 [russisch].
- LIKHAREV, I.M., WIKTOR, A. (1980): The fauna of Slugs of the USSR and adjacent countries [Gastropoda terrestria nuda]. -- Fauna SSSR III (5), 438 [russisch].
- PILSBRY, H.A. (1948): Land mollusca of North America [North of Mexico] II.2. Monogr. Acad. nat. Sci. Philadelphia. 3: XLVII + 521 + 1113.
- SILEJKO, A.A. (1980): The system of the order Geophilia [= Helicida] (Gastropoda, Pulmonata). -- Tr. Zool. Inst. A.N.SSSR 80:44-69 [russisch].
- WIKTOR, A. (1958): Biology of feeding in snails. -- Przegł. Zool. II (2): 125-146 [polnisch].
- WIKTOR, A., LIKHAREV, I.M. (1979): Phylogenetische Probleme bei Nacktschnecken aus den Familien Limacidae und Milacidae (Gastropoda, Pulmonata). -- Malacologia 18: 123-131.
- WIKTOR, A., LIKHAREV, I.M. (1980): The pallial complex of holarctic terrestrial Slugs (Pulmonata Stylommatophora) and its importance for classification. -- Zool. Pol. 27 (3): 409-448.
- ZILCH, A. (1959 - 1960): Gastropoda, Teil 2 - Euthyneura, Lief. 2 -- In: Schindewolf, O.H. (Hrsg.), Hdb. Paläozool. Bd. 6, 834 ss.

Anschrift des Verfassers:

Museum of Natural History, Wrocław University  
ul. Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław, Polen

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Deutschen Malakozologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Wiktor Andrzej Hubert

Artikel/Article: [Die Abstammung der holarktischen Landnacktschnecken 119-137](#)