

Aus dem Zoologischen Institut der Martin-Luther-Universität

Halle-Wittenberg

(Direktor: Prof. Dr. J. O. Hüsing)

Radula und Radulatypes der Gastropoda unter besonderer Berücksichtigung einiger einheimischer Arten¹

Von

Hans Wagner

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 7. Dezember 1965)

	Seite
1. Einleitung	184
2. Allgemeines zur Radula	185
2.1. Morphologisches	185
2.2. Zur Entstehung der Radula	186
2.3. Die Differenzierung der Radula	186
3. Die Radulatypes einheimischer Gastropoden	187
3.1. Die Radulaverhältnisse der Prosobranchier unter Berücksichtigung einiger verbreiteter Arten	187
3.2. Einige Bemerkungen zu den Radulaverhältnissen der Opisthobranchier	192
3.3. Die Radulaverhältnisse verbreiteter heimischer Pulmonaten	193
4. Schlußbemerkung	204
Schrifttum	205

1. Einleitung

Eine genauere Untersuchung der Radulaverhältnisse einheimischer Schnecken lohnt; denn in der älteren wie neueren Literatur finden sich zwar Angaben und Abbildungen über die Gebißdifferenzierung der Gastropoden, unsere einheimischen Schnecken sind dabei jedoch recht kurz gekommen.

Jaeckel führt in Stresemanns Exkursionsfauna von Deutschland (Stresemann 1961) etwa 70 Schneckenfamilien mit ca. 300 Arten an. Ob dieser Materialfülle und der Schwierigkeit der Beschaffung ergibt sich von vornherein der zu beschreitende Weg: wir müssen uns auf die Darstellung herausragender Vertreter beschränken.

Das verwandte Material stammt vornehmlich aus Thüringen (Gebiet um Pößneck, Höhenlage etwa 300 m über N. N., Gebiet um Scheibe-Alsbach, Thüringer Wald, Höhenlage etwa 650 m über N. N., Gebiet um Jena, Höhenlage etwa 200 m über N. N.).

¹ Für Thema und Betreuung der Arbeit danke ich Herrn Doz. Dr. Johannes Klapperstück.

Auch einige Vertreter heimischer Meeresschnecken, die von der Biologischen Station Helgoland freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurden, gelangten zur Untersuchung. Das Präparationsverfahren der Gastropodenradula ist allgemein bekannt: wir trennen die Mundteile der vorher in abgekochtem oder destilliertem Wasser getöteten Schnecke mit einigen Scherenschnitten heraus (bei sehr kleinen Schnecken schneiden wir gleich den gesamten Kopfteil ab) und mazerieren die Teile in etwa 10%iger Kalilauge. Die Anwendung von Kalilauge hat den Vorteil, daß die uns interessierenden chitinigen Zähne der Schnecke wenig angegriffen werden, dagegen alle anhaftenden Fleischteile sich in der starken Lauge schon nach geringer Kochdauer vollständig gelöst haben.

In der üblichen Weise werden dann Dauerpräparate angefertigt. (Zur Sicherung klarer Konturen der Radulazähne schien es ratsam, die Präparate leicht mit Eosin anzufärben.)

2. Allgemeines zur Radula

2.1. Morphologisches

In der sogenannten Zunge der Schnecke, die die Radula trägt, haben wir ein Organ von kompliziertem Bau vor uns. Die Grundlage der Zunge bildet das Radulastützpolster (von älteren Autoren als Zungenknorpel bezeichnet).

Selbst bei jungen Schneckenlarven will Troschel (1856—1863) die Zungenknorpel schon in entwickeltem Zustand gefunden haben. Gleiches gilt nach seinen Angaben auch für die Radula, denn er erwähnte, „daß bereits bei ungeborenen Jungen, welche sich im Uterus der Mutter befinden, die Radula wahrgenommen werden kann.“

Die das Radulastützpolster bedeckende fibrilläre Hüllmembran — und mit diesem häufig verwachsen — bildet nach hinten einen geschlossenen Schlauch, die Radulascheide.

Diese Radulascheide kann in den Fällen, in denen für einen ausgiebigen und schnellen Ersatz der Radulaplatten gesorgt werden muß, wie etwa bei Patella und Littorina, die oft kalkhaltigen tierischen oder pflanzlichen Bewuchs von einer felsigen Unterlage abweiden, eine bedeutende Länge erreichen.

Im extremen Fall übertrifft die Radulascheide die Körperlänge des Tieres um ein Beträchtliches und ist dann spiralig aufgerollt.

Am Grunde der Radulascheide entwickelt sich die Radula (siehe unten!). Diese stellt eine durchsichtige, biegsame chitinöse Membran dar, deren Einzelheiten nur das Mikroskop sichtbar macht. Der „tätige“ Teil der Raspel liegt dem Vorderteil des Stützpolsters auf; der größere („unfertige“) Teil steckt in der Vagina radulae, wobei hier die Ränder der Grundmembran nach oben gebogen sind und die Radula gleichsam eine Rinne bildet. In der Oberfläche der Radula finden sich in regelmäßiger Anordnung Platten und nach rückwärts gerichtete Zähne von mannigfaltigster Gestalt, sehr unterschiedlicher Anzahl und wechselnder Anordnung.

Diese Bewaffnung der Reibplatte zu analysieren ist der eigentliche Gegenstand der vorliegenden Untersuchung.

2.2 Zur Entstehung der Radula

Recht unterschiedliche Aussagen wurden in der Vergangenheit über die Art und Weise der Bildung der Radula gemacht. Heute scheint die Frage nach der Entstehung der Schneckenraspel beantwortet zu sein.

Den zentralen und einheitlichen Ausgangspunkt bilden die Odontoblasten.

Die Odontoblasten werden bestimmt als hohe Zellen mit geringem Ribonucleinsäure-Gehalt. An ihrer freien Fläche liegen nach den Angaben von Gabe und Prenant (1952) lange Cilien. Die Cilien konnten bis in die homogene Substanz der gebildeten Zahnplatten hinein verfolgt werden.

Die meisten Autoren geben fünf Odontoblastenquerreihen an. Die vorderste Reihe soll die sogenannte Basalmembran der Radula bilden, während die übrigen Odontoblasten gemeinschaftlich einen Zahn absondern, der ein echtes Sekretionsprodukt der Odontoblasten darstellt (vgl. auch Gabe und Prenant 1952). Die im ventralen Epithel der Radulascheide gelegenen Odontoblasten enthalten tatsächlich Sekrettropfen, deren Farbe mit der der Radulazähne übereinstimmt. Nach erfolgter Zahnproduktion werden die Odontoblasten zu gewöhnlichen Epithelzellen, die durch neue Zahnbildnerzellen nach vorn verdrängt werden. Die Bildung von Zahnplatten geht also auch beim fertigen Tier weiter und verläuft um so lebhafter, je stärker der Verschleiß an Zähnen ist.

Weil man selten Mitosen findet, nehmen Gabe und Prenant (1950 und 1952) wohl zu recht an, daß sich der Ersatz der Odontoblasten rhythmisch in nur großen Zeitabständen wiederholt.

2.3. Die Differenzierung der Radula

Das Grundelement der Radula bildet der Zahn. Im typischen Fall besteht ein Radulazahn aus der einer Basalmembran aufliegenden Basalplatte, die sich am Vorderende aufwölbt und rückwärts eine Schneide ausbildet. Diese enthält eine unterschiedliche Anzahl Spitzen, die man in Haupt- und Nebenzacken untergliedern kann. Bei regelmäßiger Ausbildung der Zahnspitzen lassen sich Meso-, Ecto- und Entokonus erkennen.

Im Falle der höchsten Differenzierung unterscheidet man einen Mittelzahn (Rhachiszahn), die Seiten- oder Zwischenzähne (Lateralzähne) und die Randzähne (Marginalzähne).

Diese Zahntypen sind oft deutlich voneinander abweichend; häufiger aber ist ein allmählicher Übergang von einer Zahnkategorie zur anderen. Bei den Pulmonaten ist das beinahe allgemein der Fall.

Die Radula insgesamt ist in eine sehr unterschiedliche Anzahl von Querreihen und Längsplatten gegliedert. Jede Querreihe bildet allgemein eine in der Mitte gebrochene Linie, wobei der Rhachiszahn sowohl der vorderste („procoele“ Radula) als auch der hinterste („opisthocoele“ Radula) Punkt sein kann. Die Schenkel bilden häufig geschweifte Linien unterschiedlicher Form. Die verschiedene Richtung des Winkels, den die Radulahälften miteinander bilden, weist auf die Verschiedenheiten der Raspelbewegung hin. Viele Schnecken stoßen nämlich die Radula in der Richtung von hinten nach vorn vor, andere bewegen die Seiten gegen die Mittellinie, Lymnaea kombiniert endlich beide Bewegungen.

Über hohe Zahnzahlen verfügen die Pulmonaten. Bei ihnen sinkt die Anzahl der Platten für eine Querreihe nicht unter 15 herab, sie kann aber mehrere Hundert betragen (vgl. Simroth/Hoffmann 1928). Für die Pflanzenfresser ist eine reichliche Bezahnung typisch, während die Fleischfresser, bei denen es nicht darauf ankommt, die Kost fein zu zerreiben, eine nur geringe Zahl von Zähnen ausbilden. Dafür sind die Zähne des Fleischfressers größer und spitzer als diejenigen des Pflanzenfressers.

Die Prosobranchier besitzen im Gegensatz dazu eine sehr differenzierte Zahnraspel, so daß man diese Schneckengruppe früher im wesentlichen nach der Radulaform systematisierte. Von den so aufgestellten Gruppen sind im deutschen Binnenland allerdings nur die **Taenioglossen** oder Bandzüngler und die **Rhipidoglossen** oder Fächerzüngler vertreten. Durch die Taenioglossen wird repräsentiert die Hauptmasse unserer Kiemenschnecken. Ihre Radula ist ein langes, schmales Band und enthält in der Querreihe im typischen Fall sieben kräftige Zähne mit mehrzackigen Schneiden. Die Radula der Rhipidoglossen (typische Vertreter dieser Gruppe gehören zur Familie der Neritidae) trägt je Querreihe einen oft nur kleinen Mittelzahn. Dieser wird flankiert von jederseits vier unterschiedlich großen Seitenzähnen. Eine stattliche Anzahl häufig zweispitziger Randzähne vervollständigt das Bild. (Auf weitere Radulatyphen gehen wir weiter unten ein).

Zur allgemeinen Kennzeichnung einer Radula lassen sich Formeln verwenden. Jede Radulaquerreihe wird danach in Form eines Bruches geschrieben, dessen Zähler die Anzahl der Zähne (= Zahnplatten) und dessen Nenner die Zahl der Spitzen eines Zahnes repräsentiert. Die Zahl der Querreihen erscheint als Faktor am rechten Ende der Formel.

Als Illustrationsbeispiel geben wir hier die Taylorsche Radulaformel für *Aegopina nitidula* wieder: $\left(\frac{30+1}{1} \frac{1}{2} + \frac{4}{2} + \frac{1}{3} + \frac{4}{2} + \frac{1+30}{2} \frac{1}{1} \right) \times 35 = 2485$ Zahnplatten insgesamt.

Die Formel besagt also, daß *Aegopina nitidula* 35 Querreihen von Zahnplatten hat, von denen jede aus einem dreispitzigen Mittelzahn und jederseits vier zweispitzigen Seitenzähnen und 31 Randzähnen besteht, deren innerster zwei Spitzen hat, wohingegen die äußeren einspitzig sind.

3. Die Radulatyphen einheimischer Gastropoden

3.1. Die Radulaverhältnisse der Prosobranchier unter Berücksichtigung einiger verbreiteter Arten

Die Radula der Prosobranchier ist, wie wir erwähnten das schon, von herausragender Bedeutung für das System dieser Unterklasse. Ihre Zahnraspel läßt, von nur wenigen Ausnahmen abgesehen, eine bestimmte Entwicklungstendenz erkennen, und zwar reduziert sich die Anzahl der Zahnplatten je Querreihe von phylogenetisch älteren zu jüngeren Formen, so daß aus der polystichen Form eine oligostiche, eine distiche und schließlich eine monostiche wird. Als ursprüngliche Radulaform muß die rhipidoglosse Radula, die Fächerzunge, gelten (siehe oben!). Die Seitenplatten (auch Zwischenplatten genannt) zeigen zumindest in den Familien charakteristische Formen. Die Randplatten sind schmal und lang gestreckt, stehen in schrägen Reihen und ähneln damit den Falten eines Fächers.

Allgemeine Verbreitung in Deutschland besitzt die Familie **Viviparidae**. Nach Troschel (1856 bis 1863) stand das Gebiß der zur Gattung *Viviparus* gehörenden Schnecken immer schon im Mittelpunkt des Interesses. Davon zeugt die umfangreiche Literatur, die seit Lister (1695) über diese Gattung entstanden ist.

Die Radula der einheimischen Vertreter dieser Familie zeigt den taenioglossen Typus, der gekennzeichnet ist durch sieben Zahnplatten in einer Querreihe. Die Zahnraspel ist kurz, fast gedrungen. Wegen der Breite der Platten (das gilt für die Mittelplatten und die beiden Seitenplatten) entsteht dieser Eindruck. Innen- und Außenplatten sind nach vorn leicht abgerundet und mehrfach gezähnelte. Die am Hinterende verbreiterte Mittelplatte der Radula von *Viviparus viviparus* (L.) trägt elf Zähnchen, wovon der Mesokonus kräftig entwickelt ist. Die gleiche Anzahl von Zacken findet sich an den Seitenplatten und der inneren Randplatte; die äußere Randplatte hat in ihrer Schneide nur acht gleichmäßige, spitze Zähnchen.

Die **Lacunidae**, Meeresschnecken der atlantischen Küsten (*Lacuna divaricata* (Fabricius) dringt bis zu den Küsten Mecklenburgs vor), ernähren sich von kleineren Algen, auch größeren Rot- und Braunalgen und von Seegras. Das zierliche, etwa 3 mm hohe Gehäuse von *Lacuna divaricata* birgt eine Schnecke, deren Radula etwa 5 mm lang, dabei aber sehr schmal ist (Abb. 2a). Der Rhachiszahn mit seiner fünfzackigen Schneide ist im hinteren Fünftel seitlich eingeschnürt (Abb. 1a). Dadurch kommt, wie es unsere Abbildung deutlich macht, eine sechseckige Urnenform zustande. Außer dem Mittelzahn tragen auch die Seitenplatten schabeartige, gezackte Schneiden, die so einen eindeutigen Hinweis auf die Nahrungsquellen dieser Schnecke liefern.

Die **Littorinidae** sind die charakteristischen Schnecken der Gezeitenzone. Ihre Ernährungsgrundlage bilden die Algen. Auch bei den Vertretern dieser Familie ist es augenscheinlich, daß die Art und Weise der Nahrungsaufnahme im Ergebnis einen Radulotyp geprägt hat, der in hervorragender Weise zum Algenabweiden geeignet ist. Die Radula bildet nämlich bei allen untersuchten Arten ein schmales, unterschiedlich langes Band. Die genaue Anzahl der einzelnen Glieder festzustellen, ist ob der großen Vielzahl recht schwierig. Obendrein bilden die Zahnquerreihen stark gebogene Linien, weil die Seitenplatten hinter der Mittelplatte, die Randplatten wieder hinter den Seitenplatten ansetzen.

Die Unterschiede von Länge und Breite der Radula der untersuchten Arten entnehme man der folgenden Übersicht.

A r t	Höhe des Gehäuses	Radula	
		Länge	Breite
<i>Littorina littorea</i> (L.)			
1. Exemplar		3,7 cm	etwa 0,4 cm
2. Exemplar	etwa 1,3 cm	3,9 cm	
<i>Littorina saxatilis</i> (Oliv.)	etwa 0,5 cm	1,9 cm	etwa 0,2 cm
<i>Littorina obtusata</i> (L.)			
1. Exemplar		0,9 cm	etwa 0,2 cm
2. Exemplar	etwa 1,5 cm	1,1 cm	

Die Mittelplatten aller genannten und untersuchten Arten zeigen mit ihren dreizackigen Schneiden große Übereinstimmung. Sie sind vorn verbreitert, etwa halbkugelig abgerundet und enden hinten seitlich in zwei deutlichen Zipfeln. Für *Littorina saxatilis* gilt das im besonderen (Abb. 2b). Eigenartig sind die Seitenplatten gestaltet. Wir erkennen in der Seitenplattenschneide einen sehr großen, seicht abgerundeten ersten Zahn, der an Breite einem zweiten gleichkommt. Dieser erreicht aber etwa die doppelte Länge. Eine dritte nur kleine Zacke vervollständigt das Bild. Die gekennzeichnete Situation der Differenzierung der Seitenplatten ist für *Littorina obtusata* besonders charakteristisch. Von den Randplatten trägt die innere einen stark umgeschlagenen Rand, der fünf Zähne sehr unterschiedlicher Größe enthält.

Die Familie **Bulimidae** wird bei uns repräsentiert durch *Bulimus tentaculatus* (L.), einer Schneckenart, die als Standort stehende und langsam

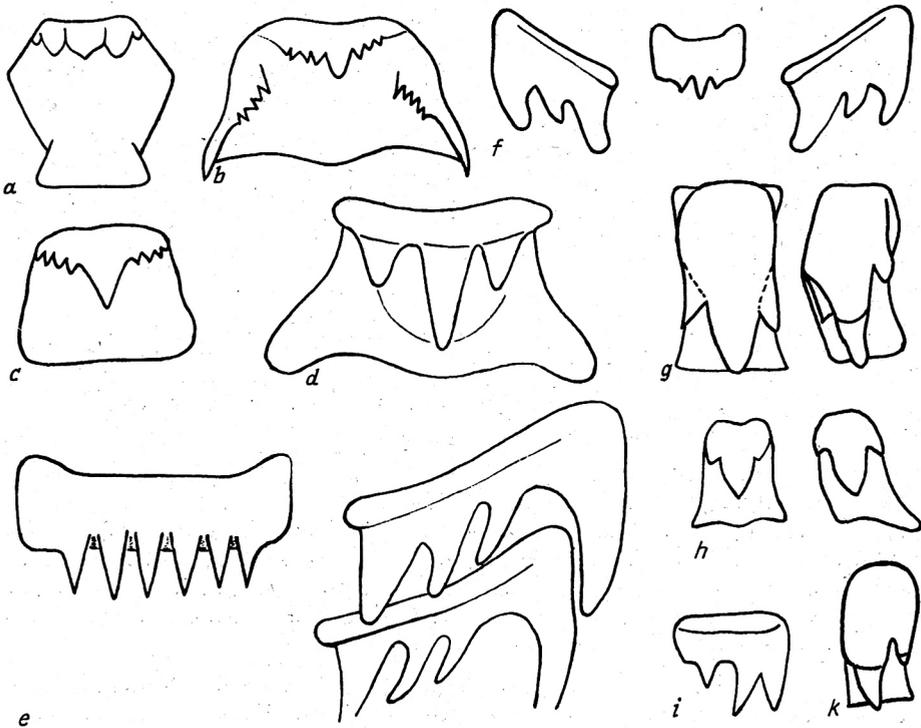


Abb. 1a) Mittelplatte von *Lacuna divaricata* (Fabricius);
 b) Mittelplatte von *Bulimus tentaculatus* (L.);
 c) Mittelplatte der Radula von *Crepidula fornicata* (L.)
 d) Mittelplatte der Radula von *Natica nitida* (Donovan);
 e) Teil eines Radulagliedes von *Buccinum undatum* L.;
 f) Ein Radulaglied von *Colus* spec.;
 g) Mittelplatte und Seitenplatte von *Deroceras agreste* (L.);
 h) Mittel- und Seitenplatte von *Euomphalia strigella* (Draparnaud);
 i) Einzelne Randplatte der Radula von *Helicodonta obvoluta* (O. F. Müller);
 k) Einzelne Seitenplatte der Radula von *Helix pomatia* L.

fließende Gewässer bevorzugt (Abb. 1b, 2c). Die Abbildungen lassen den Radulabau erkennen: die nach vorn verschmälerte Mittelplatte in procoeler Stellung ist an ihrem Hinterende verbreitert und seitlich in zwei Spitzen ausgezogen, an deren Basen fünf sogenannte Basalzähnchen stehen. Die Schneide bildet einen starken Mesokonus, dazu beiderseits noch vier kleinere Nebenzacken aus. Die Seitenplatten sind größer als die Mittelplatte. Ihre Schneiden tragen acht Zacken, von denen nach innen neben dem stumpfen Hauptzahn drei, nach außen vier spitze Zähnchen sitzen. Von den Randplatten ist die innere stark einwärts gekrümmt, so daß deren mit 14 kleinen Zähnchen besetzte krallenförmige Schneide unmittelbar hinter der des Seitenzahnes zu liegen kommt.

Auch die **Calyptraeidae** repräsentieren den taenioglossen Radulotyp. Die dieser Familie zugehörige Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* (L.) ist heute an der deutschen Nordseeküste häufig, nachdem sie erst in den dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts von Amerika zu uns eingeschleppt wurde. *Crepidula* ernährt sich als Strudler von Detritus, der dem Atemwasser durch Filterung entnommen wird, durch einen Schleimteppich ventral der Kieme regelrecht zu einer Planktonwurst gerollt und als solche zum Mund befördert wird (Kaestner 1954/55). Die Radula ist bei den Vertretern dieser Familie kurz (bei den von uns untersuchten Exemplaren von *Crepidula fornicata* war die Radula etwa 3 mm lang) und gedrungen, denn die einzelnen Radulaglieder sind recht breit. Unterschiedlich ist die Anzahl der Plattenquerreihen. Bei verschiedenen Exemplaren unserer Art zählten wir 23, 30, 31 und 37 Reihen aus. Die von Troschel (1856 bis 1863) angegebene Gliederzahl von 37 fanden wir also nur in einem Fall (Abb. 1c, 2d). Unsere Abbildungen vermitteln die Besonderheiten der Calyptraeidenradula: viereckige, mit leicht geschweiften Seitenrändern ausgestattete Mittelplatte, deren Schneide neben einem beherrschenden Mittelzahn noch einige viel kleinere Nebenzacken trägt, dreieckig geformte Seitenplatten mit etwas nach vorn durchgebogener Hypotenuse und mit ebenfalls gezählter Schneide.

In der Hauptschneide der Seitenplatte fanden sich in den von uns untersuchten Exemplaren zehn sehr spitze Zähnchen, von denen die außen stehenden viel kleiner als die inneren waren. Nach Troschel (1856 bis 1863) ist die Innenschneide der Seitenplatte fein gezähnt. Das bestätigte sich durch die vorliegenden Untersuchungen nicht: nur vier, aber entsprechend kräftigere Zähnchen konnten nachgewiesen werden. Die weit ausladenden inneren und äußeren Randplatten haben gezackte Ränder.

Eigenheiten in der Nahrungsaufnahme zeigen auch die **Naticidae**. (Mit der Gattung *Natica* haben wir an Deutschlands Nordseeküste einige Vertreter dieser Familie.) Ihre Nahrungsgrundlage bilden kleine Muscheln und Schnecken. Mit dem Fuß wird das Beutetier umfaßt und die Schale mit der Radula regelrecht durchbohrt. Durch die so entstandene Öffnung nimmt ein Rüssel die Weichteile der Beute auf. Es verwundert nun nicht mehr die lange, mit zahlreichen (Troschel, 1856 bis 1863, gibt für das von ihm untersuchte Exemplar von *Natica didyma* 122 Radulaglieder an) Gliedern besetzte Radula dieser Tiere (Abb. 1d, 2e). Wir erkennen eine breite Mittelplatte mit weit umgeschlagener Schneide. Ecto-, Ento- und Mesokonus sind deutlich

ausgebildet. Nach hinten läuft der Rhachiszahn in zwei flügelartige Anhängen aus; dadurch kommt die leichte Wölbung des Hinterrandes dieser Zahnplatte zustande. Die Randplatten sind sensenblattförmig. Eine tiefe Einbuchtung am inneren Rand der Seitenplatte ist gut zu erkennen.

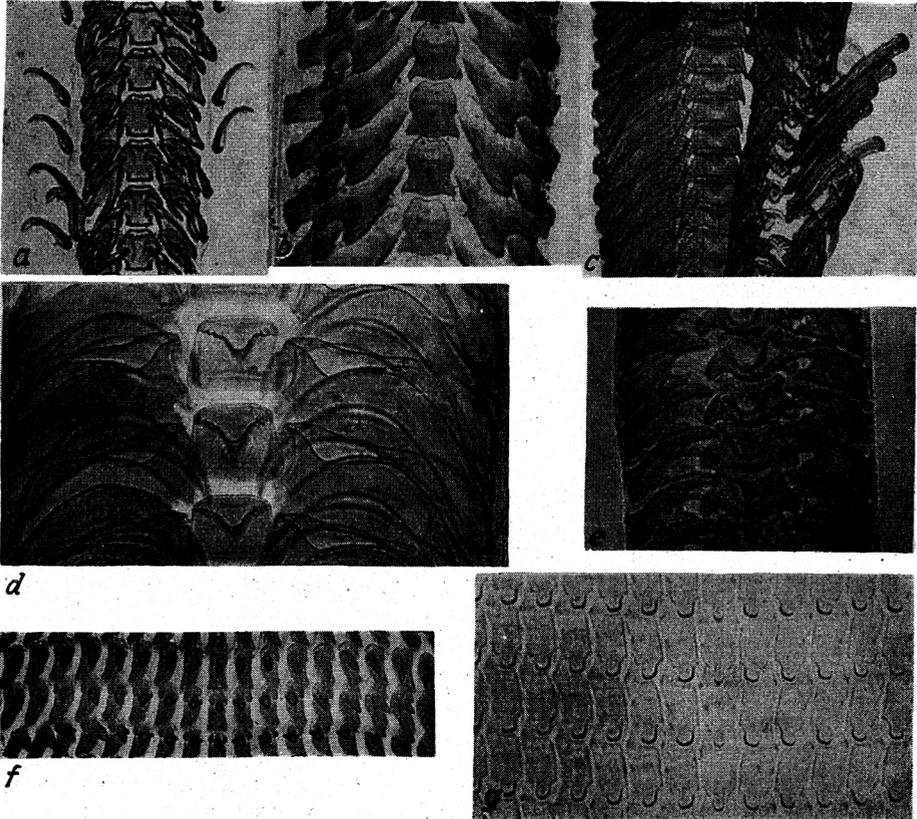


Abb. 2a) Einige Radulaglieder von *Lacuna divaricata* (Fabricius);
 b) Einige Radulaglieder von *Littorina obtusata* (L.);
 c) Einige Radulaglieder von *Bulimus tentaculatus* (L.);
 d) Mehrere Radulaglieder von *Crepidula fornicata* (L.);
 e) Einige Radulaglieder von *Natica nitida* (Donovan);
 f) Mittlere Partie der Radula von *Succinea putris* (L.) mit Mittelplatte und Seitenplatten;
 g) Mittelplatte und Seitenplatten von *Arion rufus* (L.)

Endlich findet sich innerhalb der Prosobranchier mit der Ordnung **Neogastropoda** noch der **stenoglosse** (= **rhachiglosse**) Radulatypp. Alles deutet darauf hin, daß die Stenoglossen aus den Taenioglossen über eine Verminderung der Zahnplatten hervorgegangen sind. Das Gebiß der „Schmalzüngler“, wie man die Schnecken mit einer rhachiglossen Radula bezeichnet, weist in einer Querreihe nur drei Platten auf, von denen der Rhachiszahn (Name des Typs!) eine beherrschende Stellung einnimmt, so beispielsweise bei den Ver-

tretern der **Buccinidae** mit ihrem Hauptrepräsentanten *Buccinum undatum* L., der Wellhornschnecke. Das von uns präparierte Tier (leider stand nur ein Exemplar zur Verfügung) hatte eine 2,3 cm lange und 1,2 mm breite Radula. Die sogenannte Spreizzahnradula unserer Art soll imstande sein, haselnußgroße Fleischstücke aus Aas herauszureißen (Kaestner 1954/55). Die Zahnplatten sind so groß, daß man sie mit bloßem Auge erkennen kann (Abb. 1e). Durch zwei lappige Vorsprünge erscheint die Mittelplatte eingebuchtet. Die Sohle dieser Einbuchtung verläuft dann aber doch geradlinig. Eine glatte Mittelplattenschneide ist durch sechs starke Zähne bewehrt. (Nach Thiele, 1931, sind für die Rhachisplatte von *Buccinum undatum* vier bis sieben Zähne möglich.)

Die wuchtigen Seitenplatten tragen vier kräftige Zähne; der äußerste Zahn ist gleichzeitig der größte und ähnelt einem Sensenblatt. (Kaestner, 1954/55, bildet die Spreizzahnradula von *Buccinum undatum* im Anschluß an Ankel mit fünfzähligen Seitenplatten ab. Nach Thiele, 1931, sind die Seitenplatten drei-, zuweilen vierzählige.)

Sehr nahe mit *Buccinum* verwandt ist die Gattung *Sipho* mit dem Subgenus *Colus*.

Es war nicht einfach, aus der großen Muskelmasse des stattlichen Tieres (Gehäusehöhe 12 cm) die Radula freizubekommen. Die Zahnraspel entpuppte sich schließlich als ein 2,6 cm langes und 1 mm breites Band (Abb. 1f). Wie uns die Abbildung zeigt, wird das einzelne Radulaglied beherrscht von den beiden dreizähligen Seitenplatten. Die Mittelplatte ist viel kleiner. Von den drei Zähnen ihrer Schneide ist nur der Mesokonus deutlich ausgebildet, während die Nebenzacken zum Verkümmern neigen. Es wurden 106 Reihen ausgebildeter Zähne gezählt, dazu neun noch unfertige Plattenreihen (vgl. auch S. 185).

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Radula der Prosobranchier eine große Vielfalt von Differenzierungen aufweist, die für systematische Zwecke brauchbar sind. Typisch für die gesamte Unterklasse sind die Gebißtypen der **rhipidoglossen**, der selteneren **docoglossen** (= Balkenzunge; von den allgemein drei Seitenzähnen steht der dritte Zahn stark zurückgezogen; Beispiele für diesen Radulatyphen finden sich unter den *Acmaeidae*), der gleichfalls nicht häufigen **ptenoglossen** (= Federzunge; Rhachiszahn fehlt, dafür finden sich zahlreiche und gleichförmige Seitenzähne; Beispiele für diesen Radulatyphen bilden die Zahnraspeln der *Scalidae*), der **taenioglossen** und **stenoglossen** (= **rhachiglossen**) Radula.

3.2. Einige Bemerkungen zu den Radulaverhältnissen der Opisthobranchier

Wir können uns hier nicht auf eigene Untersuchungen beziehen, da kein entsprechendes Material zur Verfügung stand. Es sei verwiesen auf Thiele (1931), Troschel (1856—1863) und Troschel-Thiele (1866—1893).

Hier soll wenigstens versucht werden, einige allgemeine Bemerkungen zur Situation der Radulaausbildung der Opisthobranchier zu machen.

Die Radulae der zu dieser Unterklasse gehörenden Formen zeigen eine solche Formenfülle, daß sie sich kaum nach einheitlichen Gesichtspunkten disponieren lassen. Wir haben keinen Radulatyph von größerer Verbreitung; selbst mit erheblichen Unterschieden im Gebiß der Schnecken innerhalb der gleichen Familie ist zu rechnen. Die Radula schwankt in ihrer Größe bedeutend. Die Zahl der Zahnplatten kann eine recht große sein (wie etwa bei den **Aceridae**). Oft findet sich nur eine beschränkte Zahnplattenzahl in einer einzigen Längsreihe (zum Beispiel bei den **Iduliern** und den **Tergipediden**). In einigen Fällen schließlich ist die Radula zurückgebildet (bei den **Retusiden** und anderen).

Die Zahnplattenformen weisen eine große Mannigfaltigkeit auf, wie auch das Vorhandensein oder Fehlen eines bald kräftigen, bald schwachen Rhachiszahnes und der anderen Zahnplatten so unterschiedlich ist, daß nichts Gemeingültiges gesagt werden kann. Bei den **Sacoglossen** endlich findet sich eine Besonderheit, die nun freilich für vergleichend taxonomische Zwecke vollkommen bedeutungslos ist: die abgenutzten und also verbrauchten Zahnplatten fallen in einen Blindsack des Schlundes.

3.3. Die Radulaverhältnisse verbreiteter heimischer Pulmonaten

Das Gros unserer einheimischen Gastropoden gehört der letzten Unterklasse, den Pulmonaten, an. Es tut sich hier eine Formenfülle auf, die nur schwerlich überblickt werden kann. Das gilt für die Gebißausbildung dieser Schnecken in ganz hervorragendem Maße.

Auffallend sind mit wenigen Ausnahmen die vielen Zähne, die in einer Radulaquerreihe stehen. Für Ostracolethe (Simroth) zum Beispiel werden 700 Zahnplatten je Querreihe angegeben (Simroth/Hoffmann 1928). Und viele solcher Reihen in fast strenger Ordnung machen die Radula aus. Über 100 000 Zähne sind unter diesen Umständen keine Seltenheit; nach Kaestner (1954/55) sind bis 750 000 möglich. Im Zentrum jeder Querreihe findet sich, wie wir das für die Prosobranchier und Opisthobranchier allgemein auch feststellen konnten, die Mittelplatte, die nur einigen Raubschnecken fehlt. Kann dieser Rhachiszahn durch seine besondere Differenzierung von den anderen Zähnen noch verhältnismäßig leicht und rasch unterschieden werden, so gelingt uns die weitere Gliederung innerhalb einer Zahnquerreihe oft nur mit großer Mühe. Die Zahnschneiden sind in ihrer typischen Ausbildung dreizackig: die mittleren Platten gruppieren um einen längeren Hauptzahn (Mesokonus) jederseits eine kleine Nebenzacke (Ecto- und Entokonus). Ecto- und Entokonus sind häufig rudimentär. An den Randplatten dagegen sind die Zacken oft vermehrt.

Bei den Raubschnecken weicht der Radulabau von dem eben skizzierten ab. Meistens stehen hier klauen- oder dornenförmige Hakenplatten in geraden bis leicht gewundenen Schrägreihen. Wenn die Zahnschneiden stark vergrößert sind und die Anzahl der Zahnplatten geringer wird, ist das besonders ausgeprägt. Vielfach besteht die gesamte Radula aus solchen „Raubzähnen“; manchmal sind nur die Randzähne dornen- oder klauenförmig. Die Zahnplatten der Raubschnecken sind durchweg größer als die Zähne der häufigeren Pflanzenfresser.

Eine in Deutschland weite Verbreitung hat die Familie **Succineidae**. *Succinea putris* (L.), die wohl gewöhnlichste einheimische Art, findet sich, wenn nur genügend Feuchtigkeit zur Verfügung steht, vielerorts. An der Radula fällt auf, daß die Mittelplatte kürzer ist als die Seitenplatten. Die für die Pulmonatenzähne übliche Dreispitzigkeit der Schneiden tritt gut hervor, wobei der Mesokonus die randständigen Zacken bedeutend überragt (Abb. 2f). Die nach außen folgenden Platten gleichen den weiter innen stehenden weitgehend, ihre Schneiden sind allerdings nur zweispitzig. Ihr Entokonus ist zurückgebildet, der Mesokonus hat sich entsprechend verlängert. Die Randplatten schließlich sind vierzackig. (Thiele, 1931, gibt für die Randplatten der Succineidenradula zwei bis sieben Zähne an.) Die Zahnplattenzahl je Querreihe ist nach unseren Feststellungen Schwankungen unterworfen. Für eine Querreihe wurden bei verschiedenen Exemplaren von *Succinea putris* 59, 61, 65, 67 und 73 Zähne ausgezählt.

Die zu den **Enidae** zählende Gattung *Ena* hat im Bau ihrer Zahnraspel nichts Originelles aufzuweisen. Die Verhältnisse der Zahndifferenzierung von *Ena montana* (Draparnaud) bestätigen das.

Die opisthocoele stehende Mittelplatte ist nur geringfügig von den anstehenden Seitenplatten verschieden, wengleich die deutliche Dreispitzigkeit des Rhachiszahnes den jederseits 15 Seitenplatten fehlt. Aber auch hier sind drei Zacken in den Schneiden vorhanden. Der Mesokonus ist kräftig entwickelt, der Ectokonus verhältnismäßig stumpf, der Entokonus schließlich stark rudimentär. Die zarteren Randplatten (beiderseits neun) enthalten fünf ungleich große Spitzen in ihren Schneiden, von denen die innerste besonders groß aber stumpf ist. Die außen stehenden Zäckchen dagegen sind viel kürzer aber desto spitzer. Nach der Zahnformel $\frac{9}{5} + \frac{15}{3} + \frac{M}{3} + \frac{15}{3} + \frac{9}{5}$ stehen dann in der Querreihe der Radula von *Ena montana* 49 Zahnplatten.

Die in vielen Gattungen auch bei uns vorkommenden **Clausiliiden** haben das Interesse geweckt in erster Linie durch einen eigenartigen Gehäuseschließapparat, der als wichtigen Teil ein Schließknöchelchen, das namensgebende Clausilium, enthält.

Weitverbreitet in Deutschland ist *Cochlodina laminata* (Montagu). Die opisthocoele gestellte Mittelplatte der verhältnismäßig langen aber schmalen Radula ist nur einzählig; der Zahn ist allerdings sehr kräftig. Die je 12 Seitenplatten enthalten in ihren Schneiden neben der beherrschenden Hauptzacke einen nur kleinen Innenzahn. Ein deutlich ausgebildeter Außenzahn fehlt. Die 9 bis 13 (mehrere Exemplare wurden untersucht) sehr breiten Randplatten sind vier- bis fünfzackig, aber nur die beiden inneren Zacken sind von gewichtiger Größe.

Man könnte demzufolge die Zahnformel von *Cochlodina laminata* wie folgt formulieren: $\frac{9-13}{4-5} + \frac{12}{2} + \frac{M}{1} + \frac{12}{2} + \frac{9-13}{4-5}$. Den Cochlodinen benachbart findet sich im System die Gattung *Lacinaria*. *Alinda* bildet eine eigene Unter-gattung. Die überall in Deutschland vorkommende *Alinda biplicata* (Montagu) stand uns in mehreren Exemplaren zur Verfügung.

Durch die relativ wenigen Zahnplatten (in den von uns untersuchten Exemplaren 43, 47 und 49) in jeder der zahlreichen Querreihen entsteht aber-

mals das Bild einer langen aber schmalen Radula. Der einspitzige Mittelzahn wird nach beiden Seiten eingerahmt von je elf zweispitzigen Seitenplatten; ein Entokonus ist nicht ausgebildet.

Die jeweils zwölf Randplatten sind drei- bis sechszackig, wobei die Dreispitzigkeit am häufigsten auftritt. Die Hauptzacken sind aber oft in sich weiter gespalten oder neben zwei größeren innen stehenden Zäckchen finden sich außen vier zierliche Spitzen.

Die folgende Zahnformel faßt die Zahndifferenzierung der Radula von *Alinda biplicata* zusammen: $\frac{12}{3-6} + \frac{11}{2} + \frac{M}{1} + \frac{11}{2} + \frac{12}{3-6}$. (Nach Ehrmann, Brohmer 1937, besteht die Radula der *Clausiliiden* aus 90 bis 180 Querreihen zu je 35 bis 75 Zähnen. Die Mittelplattenschneiden sollen in manchen Fällen auch Seitenzacken tragen.)

Die bei uns häufig auftretenden **Arioniden** *Arion rufus* (L.), *Arion circumscriptus* Johnston und *Arion subfuscus* (Draparnaud) bestimmen geradezu in manchen Gegenden des Thüringer Waldes die Schneckenfauna.

Machen wir uns zunächst vertraut mit den allgemeinen Eigentümlichkeiten des Radulabaues der Arioniden. Die Radula weist eine stattliche Länge auf, was wohl mit der Pflanzennahrung (eine Ausnahme bildet *Arion rufus*, ein Allesfresser) in Einklang zu bringen wäre. Die bei vielen Arten anderer Familien anzutreffende Schneidenverlängerung über den Rand der oblongen Basalplatte hinaus kommt hier nicht vor (vgl. Abbildung 2g) oder ist doch nur ganz geringfügig angedeutet. Die Gestalt der dreispitzigen Mittelplatte zeigt bei allen untersuchten Arten Übereinstimmung: neben einem beherrschenden Mesokonus stehen symmetrisch angeordnet Ecto- und Entokonus. Manchmal scheint der Rhachiszahn nur einspitzig zu sein, doch erkennt man noch an Einkerbungen die Verschmelzung des Mesokonus mit den Seitenzacken, wodurch also auch für solch einen Fall die primäre Dreispitzigkeit gesichert ist. Die Seitenplatten tragen zwei Zacken recht ungleicher Größe; ein Entokonus ist nicht ausgebildet oder so rudimentär (bei *Arion rufus*), daß er nicht in Erscheinung tritt. Die inneren Randzähne sind den äußeren Seitenzähnen sehr ähnlich, jedenfalls ähnlicher als den äußeren Randzähnen. Das gilt mehr oder weniger streng für die Radulae aller Pulmonaten, bei denen die Grenze zwischen Seiten- und Randzähnen oft nur willkürlich gezogen wird.

Die Randplattenschneiden sind also ebenfalls zweispitzig, wobei die Größendifferenz zwischen Haupt- und Nebenzacke noch erheblicher als bei den Seitenplatten in Erscheinung tritt, was besonders für *Arion hortensis* zutrifft. Die Größe der Randplatten nimmt nach außen zu ab. Bei *Arion rufus* sind die äußeren Randplatten nicht nur quantitativ von den weiter innen stehenden verschieden, sondern auch die Differenzierung der Schneide ist anders: die bei den meisten Arioniden-Arten noch vorhandene winzige Außenzacke ist hier so stark zurückgebildet, daß man von Zweizackigkeit nicht mehr sprechen kann. Die Zahnplattenzahlen bewegen sich in beachtenswerten Grenzen, was ob der Größenunterschiede der Arten unserer Gattung nicht weiter verwunderlich ist. Bei *Arion rufus* wurden 89, 101, 105 und 141 (Riesenexemplar von 160 mm Länge) Zahnplatten ausgezählt.

Der folgenden Formel sind auch die Seiten- und Randplattenzahlen (bei 141 Zähnen je Reihe) zu entnehmen: $\frac{49}{1} + \frac{21}{2} + \frac{M}{3} + \frac{21}{2} + \frac{49}{1}$. Die von uns ausgewerteten Radulae von *Arion hortensis* dagegen enthielten je Querreihe nur 67, 75 bzw. 83 Zahnplatten. (Märkel, 1957, gibt im Anschluß an Ankel, 1938, für unsere Art gleichfalls 75 Zahnplattenlängsreihen an.) Bei Betrachtung der Anzahl der Seiten- und Randplatten ergibt sich die Zahnformel (bei 75 Zahnplatten): $\frac{26}{2} + \frac{11}{2} + \frac{M}{3} + \frac{11}{2} + \frac{26}{2}$.

Die Raduladifferenzierung des hellgrauen *Arion circumscriptus* Johnston weicht von dem für die Arioniden oben besprochenen nicht ab: deutlich dreispitzige Mittelplatte, zweizackige Seiten- und Randplatten. Bei letzteren verlängert sich der Hauptzahn mehr und mehr, die Nebenzacke wird mit zunehmender Entfernung von der Radulamitte immer winziger. Die Formel $\frac{22}{2} + \frac{20}{2} + \frac{M}{3} + \frac{20}{2} + \frac{22}{2}$ ist etwas willkürlich, denn die Seitenplatten gehen ohne merklichen Unterschied in die Randplatten über.

Die gleiche Situation findet sich endlich auch bei dem rotbraunen *Arion subfuscus* (Draparnaud), der nach unseren Feststellungen, im Gegensatz zu den Angaben Jaekels in Stresemanns Exkursionsfauna, Laubwald (Rotbuchen) bevorzugt und an Buchenstümpfen und Pilzen häufig von uns angetroffen wurde. Nur die Mittelplatte trägt eine dreizackige Schneide; den Seitenplatten fehlt, wie den anderen Arioniden-Arten auch, der Entokonus. Darüber hinaus ist bei den Randplatten die vorhandene äußere Nebenzacke so winzig, daß sie kaum in Erscheinung tritt. Die wiederholt festgestellte Zahnplattenzahl von 79 je Reihe läßt sich in folgende Formel unterbringen: $\frac{23}{2} + \frac{16}{2} + \frac{M}{3} + \frac{16}{2} + \frac{23}{2}$

Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei den **Limacidae**, den Egelschnecken, an. Unter den Limacidae finden sich regelrechte „Haustiere“, denn die häufig vorkommenden *Limax maximus* L., *Limax flavus* L., *Deroceras agreste* (L.) halten sich mit Vorliebe in feuchten Gemüse- und Kartoffelkellern, sonstigen Speichern, auch in Gewächshäusern auf und werden ob ihrer Freßsucht mit mancherlei Mitteln bekämpft.

Die Radulaverhältnisse von *Limax maximus* L., *Limax cinereoniger* Wolf, einer im Thüringer Wald recht verbreiteten Art, von *Limax arborum* (Bouchard-Chantereaux), *Deroceras agreste* (L.), der weißgelblichen Acker-schnecke und von *Deroceras laeve* (O. F. Müller) konnten untersucht werden.

Der Mittelplatte und den Seitenplatten der *Limaxradula* fehlen allgemein deutlich ausgebildete Nebenzacken; dafür findet sich ein kräftiger Mesokonus. Die Randplatten tragen ebenfalls nur einen einzigen Zahn. Dieser aber ist sehr lang, dolchartig und stark nach innen gekrümmt.

Eine von dieser Raduladifferenzierung abweichende Ausnahme bildet *Limax tenellus* O. F. Müller. Der Radulamittelzahn ist hier deutlich dreispitzig, und auch die Seiten- und Randplatten bilden neben einem die Schneide beherrschenden Hauptzahn einen kleinen Ectokonus aus, so daß

nach Auszählung der Zahnplatten für *Limax tenellus* die folgende Zahnformel aufgestellt werden kann: $\frac{33}{2} + \frac{13}{2} + \frac{1}{3} + \frac{13}{2} + \frac{33}{2}$

Bei *Deroceras agreste* (L.) sind neben einer dreispitzigen Mittelplatte auch die beiderseits 16 Radulaseitenplatten dreizackig: neben einem großen Hauptzahn finden sich ein kleiner Entokonus und ein weit hinten ansitzender Ectokonus (siehe Abbildung 1g). Die Randplattenschneide (die Anzahl der Randplatten ist variabel; von uns ausgezählt: 19, 21, 24, am häufigsten 22) ähnelt mit ihrem langen, dolchartigen Zahn einer Randplatte von *Limax maximus*. Die Raduladifferenzierung von *Deroceras agreste* läßt sich demnach in die Formel $\frac{22}{1} + \frac{16}{3} + \frac{1}{3} + \frac{16}{3} + \frac{22}{1}$ fassen.

Für *Deroceras laeve* (O. F. Müller) fanden wir 69, 73 bzw. 79 Zahnplatten in der Reihe. Auch bei dieser Art bilden die Radulaseitenplatten neben einem Ectokonus einen deutlichen Entokonus aus, so daß man für *Deroceras laeve* bei 79 Zahnplatten je Reihe die folgende Formel aufstellen könnte: $\frac{25}{1} + \frac{14}{3} + \frac{1}{3} + \frac{14}{3} + \frac{25}{1}$.

Von den Eulotiden kommt allorts bei uns *Eulota fruticum* (O. F. Müller) vor. Von Hecken und Gebüsch mit kalkigem Untergrund kann man sie massenweise ablesen.

Unsere Abbildung (Abb. 3a) zeigt die leicht opisthocoel gestellte dreispitzige Mittelplatte. Wir erkennen, daß Ecto- und Entokonus nur angedeutet sind. (Ehrmann, Brohmer 1937, spricht deshalb von einem nur undeutlich dreispitzigen Mittelzahn.) Die jederseits der Mittelplatte stehenden 23 Seitenplatten (bei Märkel, 1957, nur 19 Seitenplatten) tragen in ihren Schneiden eine beherrschende Hauptzacke und einen nur schwach ausgebildeten Ectokonus; ein Entokonus fehlt gänzlich.

Von den jeweils 17 Randplatten (bei Märkel, 1957, 18 Randzähne) sind die inneren elf dreispitzig, die sechs äußeren dagegen undeutlich vierzackig. Die zweite Zacke von innen ist die mit Abstand größte.

Für eine der zahlreichen Querreihen haben wir in zwei Fällen 79, bei anderen Exemplaren 77 bzw. 81 Zahnplatten ausgezählt. So ergibt sich die folgende Zahnformel (bei 81 Zähnen): $\frac{6}{4} \frac{11}{3} + \frac{23}{2} + \frac{M}{3} + \frac{23}{2} + \frac{11}{3} \frac{6}{4}$.

Die umfängliche Ordnung der **Stylommatophoren**, wozu alle bisher erwähnten Familien gehören, soll beschlossen werden mit den **Heliciden**, jener Familie, die mit einer Vielzahl von allgemein bekannten Arten in Deutschland weite Verbreitung gefunden hat. Die Heliciden als die artenreichste Familie der deutschen Landschnecken überhaupt werden in fünf Subfamilien gegliedert. Beginnen wir unsere Untersuchung mit den Helicellinen.

Die als Zwischenwirt von *Dicrocoelium lanceatum* bekannte, an den kalkigen Hängen des Saaletales häufig anzutreffende *Helicella itala* (L.) und *Helicella obvia* (Hartmann) standen uns zur Verfügung, und die Radulaverhältnisse dieser Schnecken sollen stellvertretend für die Gebißverhältnisse dieser Subfamilie besprochen werden.

In der verhältnismäßig großen Radula von *Helicella itala* fanden sich nach unserer Auszählung bei verschiedenen Exemplaren 49 bzw. 61 Zahnplatten (Zahnformel: $\frac{20}{2-5} \frac{10}{2} + \frac{M}{3} + \frac{10}{2} \frac{20}{2-5}$).

Wie aus der Zahnformel hervorgeht, ist nur die Mittelplatte dreispitzig (Abb. 3b). Ecto- und Entokonus allerdings sind nur klein. Seiten- und Randplatten zeigen fast Homodontie. Die geringfügigen Unterschiede sind quantitativer Natur: die Größe der Basalplatten nimmt von innen nach außen ab. Nur die äußeren Randplatten sind von den Seitenplatten deutlicher unterschieden: das äußere der beiden Schneidenzäckchen ist oft in sich weiter gespalten. Vereinzelt finden sich auch Schneiden mit einer großen Innenzacke und drei bis vier kleineren Außenzäckchen.

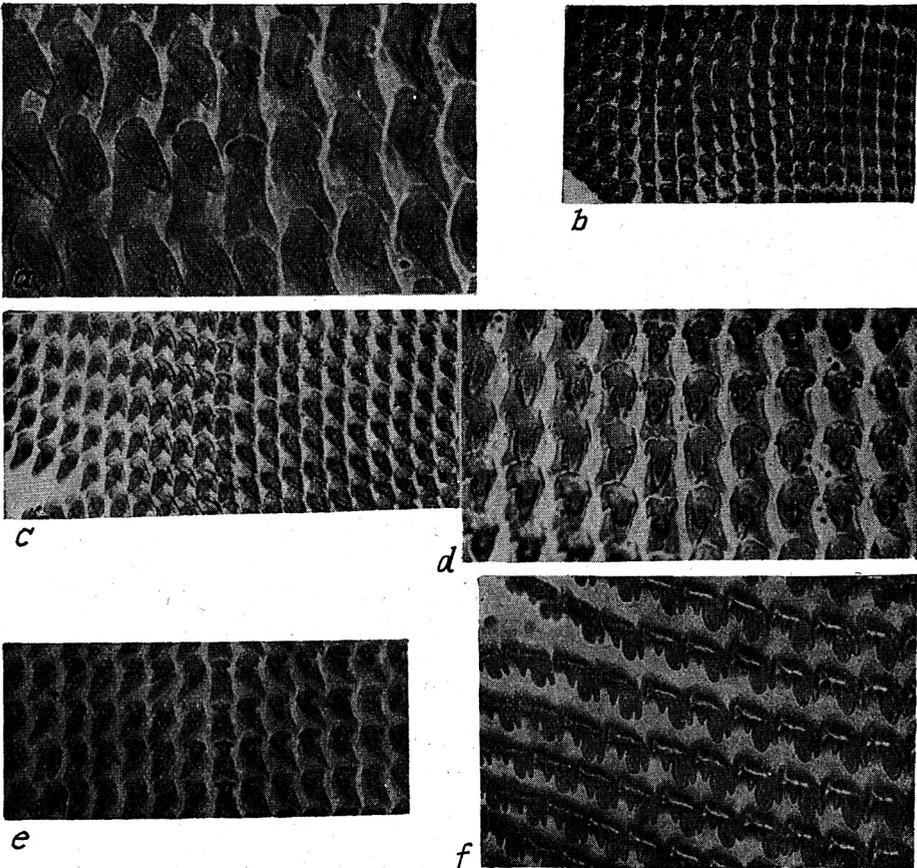


Abb. 3a) Mittelplatte und Seitenplatten von *Eulota fruticum* (O. F. Müller);
 b) Mittelplatte und Seitenplatten von *Helicella itala* (L.);
 c) Mittelplatte und Seitenplatten von *Monachoides incarnata* (O. F. Müller);
 d) Mittelplatte und Seitenplatten von *Euomphalia strigella* (Draparnaud);
 e) Mittelplatte und Seitenplatten von *Arianta arbustorum* (L.);
 f) Randplatten von *Helicigona laticida* (L.)

Typisch jedoch für die Schneidendifferenzierung auch der äußeren Randplatten ist die Zweispitzigkeit.

Die Radulaverhältnisse von *Helicella obvia* stimmen mit denen von *Helicella itala* überein, nur liegen in einer Querreihe nach unserer Auszählung 63 Zahnplatten.

Als häufige Vertreter der Hygromiinae sind *Monachoides incarnata* (O. F. Müller) und *Euomphalia strigella* (Draparnaud) bei uns heimisch.

Im Bau ihrer Radula weisen diese beiden Arten viele Ähnlichkeiten auf, so daß ihre benachbarte Stellung im System von unserer Sicht her gerechtfertigt erscheint (vgl. Abb. 3c, 3d). *Monachoides incarnata* hat in der Raspel eine nur einspitzige Mittelplatte. Die Schneiden der Seitenzähne tragen drei Zacken; die mittlere ist besonders kräftig ausgebildet. Die Seitenzäckchen sind rudimentär. Von den vier Spitzen der Randplattenschneiden ist die Innenzacke wieder besonders kräftig entwickelt. Die Zahnverhältnisse lassen sich in der Formel $\frac{11}{4} + \frac{24}{3} + \frac{M}{1} + \frac{24}{3} + \frac{11}{4}$ ausdrücken. Demnach gehören zu einer Zahnplattenquerreihe der Radula von *Monachoides incarnata* 71 Zähne insgesamt.

Die deutlich opisthocoele gestellte Mittelplatte von *Euomphalia strigella* (vgl. Abb. 3d) besitzt die typische dreispitzige Schneide. Die jeweils 16 Seitenplatten sind größer als der Rhachiszahn. Von den drei Zacken der Seitenzahn-schneiden ist hier der Ectokonus nur wenig kleiner als der Entokonus (Abb. 1h). Die Schneiden der beiderseits elf Randplatten ähneln mit ihren drei bis vier Spitzen kleinen Harken. In einer Zahnformel ausgedrückt, finden sich bei *Euomphalia strigella* die folgenden Zahnverhältnisse:

$$\frac{11}{3-4} + \frac{16}{3} + \frac{M}{3} + \frac{16}{3} + \frac{11}{3-4}$$

Aus der Subfamilie Campylaeinae findet sich mit *Arianta arbustorum* (L.) eine nach Standort und Individuenzahl sehr häufig auftretende Schnecke im gesamten deutschen Raum. Die Radula von *Arianta arbustorum* ist relativ groß. In den von uns ausgewerteten Zahnraspeln fanden sich meistens 97 Zahnplattenlängsreihen, in einem Fall wurden 101 Zahnplatten ausgezählt. Die Zähne sind ihrer Gestalt nach kaum, wohl aber ihrer Größe nach, unterschiedlich. Die Mittelplatte, wie auch die Seiten- und Randplatten der Radula tragen deutlich ausgebildete Nebenzacken in ihren Schneiden (Abb. 3e). Nach **Ehrmann** (Brohmer 1937) gilt für *Arianta arbustorum* die Zahnformel $\frac{M}{3} + \frac{S}{2} + \frac{R}{3}$. Wir wollen auf letzteren Umstand besonders hinweisen, weil nach den Angaben von Thiele (1931) bei den Gattungen *Campylaea*, *Helicigona*, *Chilostoma*, die mit *Arianta* der gleichen Subfamilie angehören, Nebenzacken an der Mittelplatte vorhanden sein oder auch fehlen können. Letzteres gilt nach eigenen Untersuchungen für die Zahnraspel von *Helicigona lapicida* (L.). Auch die Schneiden der beiderseits elf Seitenplatten (bei Märkel, 1957, 10 Seitenplatten) erwiesen sich als einspitzig.

Nur sehr allmählich gestaltet sich der Übergang zu den Randplatten (Anzahl bei verschiedenen Exemplaren: 13, 16, 19, 20, 22; nach Märkel, 1957,

20). Die Abbildung 3f vermittelt die für die Randplatten typische Dreizackigkeit. Vereinzelt fanden wir auch vierzackige Randzähne, aber auch dann war die zweite Zacke von innen die größte.

Unter Berücksichtigung von 61 Zahnplatten je Querreihe läßt sich die Zahnformel von *Helicigona lapicida* folgendermaßen formulieren:

$$\frac{19}{3(4)} + \frac{11}{2} + \frac{M}{1} + \frac{11}{2} + \frac{19}{3(4)}.$$

Die Gattung *Isognomostoma* ist nach den Angaben von Jaeckel (Stresemann 1961) mit *Isognomostoma isognomostoma* (Schröter) neben anderen Fundorten auch in allen deutschen Mittelgebirgen vertreten und nimmt insofern eine Mittelstellung ein, weil hier in den Schneiden der Radulamittel- bzw. Seitenplatten Nebenzacken zwar ausgebildet, diese aber nur von geringer Größe sind. Das gilt für die leicht opisthocoel gestellte Mittelplatte ebenso wie für die jeweils zwölf Seitenplatten (Abb. 4a, 4d). Hier ist der Ectokonus nur sehr klein, an den äußeren Seitenplatten etwas länger als bei den inneren und ein deutlicher Entokonus überhaupt nicht mehr ausgebildet. Die Zahl der Randzähne schwankt in den von uns untersuchten Exemplaren von 11 bis 17. Die Randzahnschneiden sind deutlich dreizackig. Die beiden innen stehenden Zacken sind größer als das äußere kurze aber spitze Zäckchen.

Folgende Formel bringt die Raduladifferenzierung unserer Art zum Ausdruck (bei 47 Zahnplatten): $\frac{11}{3} + \frac{12}{2} + \frac{M}{3} + \frac{12}{2} + \frac{11}{3}$.

Die Subfamilie *Helicodontinae* wird repräsentiert durch die in unseren Mittelgebirgen vorkommende *Helicodonta obvoluta* (O. F. Müller).

Die opisthocoel stehende Mittelplatte hat eine nur einzackige Schneide. Das gilt auch für die Schneiden der beiderseits elf Seitenplatten. Die Größe der 27 Randplatten nimmt von innen nach außen ab. Auch die drei Zacken der Randzahnschneiden sind bei den außenstehenden Platten zierlicher als bei den weiter innen stehenden. Die Schneiden der Randplatten weisen mit denen von *Isognomostoma isognomostoma* große Ähnlichkeit auf, denn hier wie dort sind die beiden inneren Zacken von annähernd gleicher Größe, fast wie die Zinken einer Gabel geformt, und die äußere Zacke ist sehr viel kleiner (vgl. Abb. 1i). Die 77 Platten je Querreihe führen zu der Formel

$$\frac{27}{3} + \frac{11}{1} + \frac{M}{1} + \frac{11}{1} + \frac{27}{3}.$$

Es verbleiben noch die *Helicinae* mit den bei uns heimischen Gattungen *Cepaea* und *Helix*. Im mitteldeutschen Raum sind *Cepaea hortensis* (O. F. Müller) und *Cepaea nemoralis* (L.) weit verbreitet.

Da die Art der Nahrung und der Standort Einfluß auf die Raduladifferenzierung haben und gerade diese beiden Arten die unterschiedlichsten Standorte besiedeln, schien es angebracht, hier auf die Beobachtung dieser Beziehungen Wert zu legen. Trotzdem waren erwähnenswerte Unterschiede im Radula- oder Zahnplattenbau an den untersuchten Exemplaren nicht erkennbar. Auf den von uns präparierten Radulae von *Cepaea hortensis* fanden wir 79 bzw. 89 Platten in einer Querreihe. Die Raspeln von *Cepaea nemoralis* enthielten alle je Reihe 93 Zähne. Die Radulamittelplatte von

Cepaea nemoralis ist, wie die von *Cepaea hortensis* auch, einspitzig. Die jederseits zwölf gleichfalls einzackigen Seitenplatten gehen allmählich in die Randplatten über (Abb. 4b, 4c). Bei der innersten Randplatte kündigt sich die differenziertere Randzahnschneide an: neben einer großen Hauptzacke findet sich ein schwaches Außenzäckchen. Bei allen anderen Randplatten (jederseits noch 33) ist die Hauptspitze in sich weiter gespalten (ab 20. Reihe recht tief), so daß die Schneide dreizackig wird. Die die Randzähne tragenden Basal-

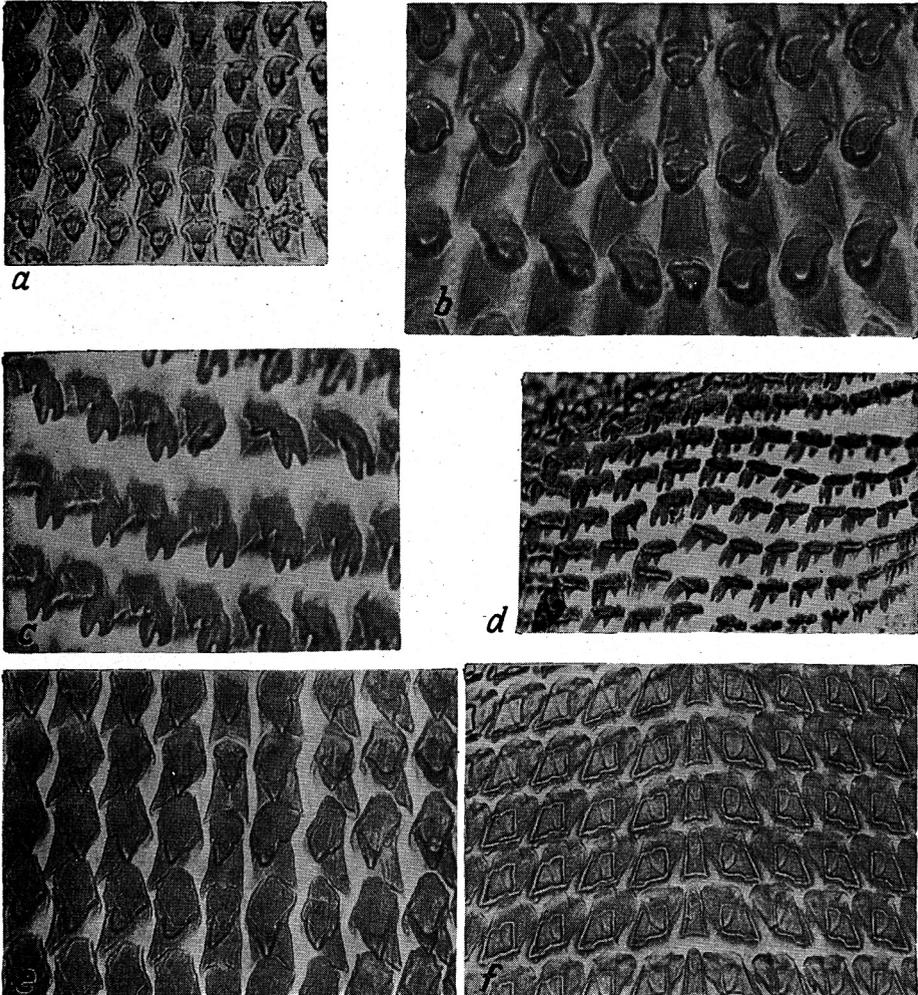


Abb. 4a) Mittelplatte und Seitenplatten von *Isognomostoma isognomostoma* (Schröter);
 b) Mittelplatte und Seitenplatten der Radula von *Cepaea nemoralis* (L.);
 c) Randplatten der Radula von *Cepaea nemoralis* (L.);
 d) Randplatten der Radula von *Isognomostoma isognomostoma* (Schröter);
 e) Mittelplatte und Seitenplatten der Radula von *Helix pomatia* L.;
 f) Mittelplatte und Seitenplatten der Radula von *Lymnaea stagnalis* (L.)

platten werden nach außen allmählich flacher. Die folgende Formel faßt die Zahnverhältnisse unserer Art zusammen: $\frac{34}{3} + \frac{12}{1} + \frac{M}{1} + \frac{12}{1} + \frac{34}{3}$

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Cepaea hortensis* (O. F. Müller). Wie oben schon vermerkt, hat auch diese Art nur eine einfache Mittelplattenschneide. Die jeweils neun Seitenplatten sind größer als die Mittelplatte, aber ihre Schneiden sind nicht weiter differenziert, also gleichfalls einzackig. Von den beiderseits 35 Randplatten vermitteln die inneren vier durch ihre Zweispitzigkeit den gleitenden Übergang zu den typisch dreispitzigen Platten. Die Zahnformel von *Cepaea hortensis* lautet also: $\frac{31}{3} \frac{4}{2} + \frac{9}{1} + \frac{M}{1} + \frac{9}{1} + \frac{4}{2} \frac{31}{3}$.

Das ist bei *Helix pomatia* L. anders. Die Abbildung (Tafel 4e) läßt eine schwach opisthocoel gestellte dreizackige Mittelplatte erkennen. Die Nebenzacken (Ecto- und Entokonus) sind klein. An den Seitenplatten ist, wie unsere Skizze (Abb. 1k) deutlich macht, ein Entokonus nicht ausgebildet, dafür gewinnt der Ectokonus an Größe. An den äußeren Seitenplatten (24. bis 39. Reihe) ist neben dem beinahe klauenförmigen Hauptzahn der Ectokonus besonders groß. Bei den mittelständigen Platten (1. bis 23. Reihe) bleibt die Hauptzacke dornenförmig spitz und länger ausgezogen. Der Ectokonus erscheint dagegen hier stark rudimentär.

Die zahlreichen aber kleinen Randplatten (nach unserer Auszählung 30 jederseits) schließlich tragen in ihren Schneiden drei bis vier Zähne (Ehrmann [Brohmer 1937] gibt vierzackige Randzahnschneiden an), von denen der zweite von innen immer der größte ist. Die Zäckchen der äußeren Randplatten sind verhältnismäßig stumpf.

Nach den Angaben von Hoffmann (Simroth/Hoffmann 1928) wird die große *Helixradula* von 176 Zahnreihen mit je 139 Zahnplatten gebildet.

Nach Taylor käme dann als Zahnformel für *Helix pomatia*

$$\left(\frac{30}{3-4} + \frac{39}{2} + \frac{M}{3} + \frac{39}{2} + \frac{30}{3-4} \right) \times 176.$$

zustande. Ehrmann (Brohmer 1937) formuliert die Zahnverhältnisse von *Helix pomatia* mit $\frac{M}{3} + \frac{S}{2-3} + \frac{R}{4}$.

Die Erörterung der Radulaverhältnisse der zweiten Pulmonatenordnung, der **Basommatophora**, soll den Abschluß unserer Untersuchungen bilden.

Die durch Beispiele schon oben verdeutlichte Vielzähigkeit der Pulmonatenradula trifft für die Basommatophoren erst recht zu. Das scheint aber zunächst einmal die einzige Gemeinsamkeit im Aufbau der Basommatophorenradula zu sein.

In unseren stehenden Gewässern allerorts finden sich die Vertreter der Gattung *Lymnaea* (Familie **Lymnaeidae**). Die verbreitetsten und deshalb bekanntesten Arten dürften *Lymnaea stagnalis* (L.), *Lymnaea auricularia* (L.) und *Lymnaea balthica* (L.) sein. Auch die als Zwischenwirt von *Fasciola hepatica* bekannte *Lymnaea truncatula* (O. F. Müller) ist in Deutschland überall beheimatet. Einige der genannten Arten konnten im Hinblick auf unseren Gegenstand untersucht werden.

Die Radulamittelplatte ist auffallend schmal (ein charakteristisches Merkmal der Lymnaeiden-Radula!) und hat nur eine kleine aber spitze Schneide (Abb. 4f). Von erheblicher Größe sind die Seitenplatten (bei *Lymnaea stagnalis* beiderseits des Rhachiszahnes 14 [nach Märkel, 1957, im Anschluß an Ankel, 1938, 20 Seitenplatten]), die in jedem Fall neben einem weit über den Rand der oblongen Platte ragenden Mesokonus, einen Ectokonus und, mit Ausnahme von *Lymnaea stagnalis*, auch einen Entokonus tragen. Der Hauptzahn der Seitenplattenschneide ist bei *Lymnaea stagnalis* besonders lang und spitz. (Thiele, 1931, bildet im Anschluß an W. Dybowski die erste Seitenplatte mit drei Zähnen ab. Das bestätigte sich durch unsere Untersuchungen nicht.) Die Schneiden der in schrägen Reihen stehenden Randplatten sind unterschiedlich, vielgestaltig.

Während die Schneiden der 14 innersten Randplatten vierzackig sind (das dritte und vierte Zähnchen steht weit zurückgezogen), zählten wir in den Schneiden der drei nach außen folgenden Platten fünf Zähnchen. Die restlichen sieben Randplatten endlich fanden wir fünf- bis sechszackig. Die Zähnchen dieser äußeren Randplatten allerdings sind winzig klein.

Die folgende Formel faßt die Verhältnisse der Zahndifferenzierung von *Lymnaea stagnalis* zusammen: $\frac{7}{5-6} \frac{3}{5} \frac{14}{4} + \frac{14}{2} + \frac{M}{1} + \frac{14}{2} + \frac{14}{4} \frac{3}{5} \frac{7}{5-6}$.

Danach stehen in einer Reihe 77 Zähne; bei weiteren Exemplaren fanden wir 89 bzw. 93 Zahnplatten (Märkel, 1957, gibt 87 Zahnplatten an) je Querreihe. Die gefundenen Resultate lauten für *Lymnaea balthica* 85 Zähne je Zahnreihe, für *Lymnaea auricularia* gleichfalls 85 Zähne (nach Märkel, 1957, im Anschluß an Ankel, 1938, nur 63 Zahnplatten) je Reihe.

Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei den **Planorbiden** vor. Am häufigsten sind in Deutschland *Planorbarius corneus* (L.), *Planorbis planorbis* (L.) und auch *Bathyomphalus contortus* (L.) ist in stehenden Gewässern überall anzutreffen.

An Gemeinsamkeiten für die genannten Arten findet sich in der gedrungenen Zahnraspel eine zweizackige Mittelplatte. Die größeren Seitenplatten tragen bei *Planorbis* und *Planorbarius* dreizackige Schneiden, bei *Bathyomphalus* dagegen ähneln die Schneiden der etwa 20 Seitenplatten und auch der Randzähne einem feingezähnten Sägeblatt. Die Randplattenschneiden sind bei den von uns untersuchten Arten durchweg mit mehreren kleinen Zacken bestückt gewesen. Bei *Planorbis* und *Planorbarius* trat das besonders gut in Erscheinung, da hier die Randplattenschneiden über das normale Platteniveau hinaus verlängert sind. Ehrmann (Brohmer 1937) gibt für die Gattung *Planorbis* die Zahnformel $\frac{M}{2} + \frac{13}{3} + \frac{28}{4} \infty$ an.

Ancyliden und **Acroloxiden** weichen im Habitus nur geringfügig voneinander ab; aber nach der Anzahl und der Form der Zahnplatten ergeben sich nennenswerte Unterschiede.

In der verhältnismäßig langen (es wurden mehrere Exemplare präpariert und übereinstimmend Radulalängen von etwa 2 mm gefunden), aber schmalen Radula von *Ancylus fluviatilis* (O. F. Müller) stehen in etwa 130 Zahnreihen

61 bis 73 Zahnplatten. (Für die untersuchten Exemplare gelten die folgenden Zahlen: 61, 65, 67, 71, 73.)

Nach den Angaben von Hoffmann (Simroth/Hoffmann 1928) beläuft sich die Plattenzahl je Querreihe auf 51 bis 65. Jede Querreihe bildet einen nach vorn konvexen Bogen; die Mittelplatte befindet sich also in procoeler Stellung. Die Mittelplattenschneide ist zweispitzig. Die Schneiden der schmalen Seitenplatten verlaufen in langen asymmetrischen, zugespitzten Enden. Breiter sind die Randplatten. Ihre Schneiden sind mit mehreren Zäckchen besetzt, deren Anzahl bei den vier äußeren Randplatten am größten ist.

Die unscheinbare, nur wenige Millimeter große *Acroloxus lacustris* (L.) repräsentiert bei uns die Familie der Acroloxiden. Für die sehr zierliche Radula dieser Art wurden 81 Querreihen ausgezählt, und in jeder Reihe standen 35 Zähne. Die inneren Platten (Mittelplatte und beiderseits 13 Seitenplatten) stehen nach vorn in einem konvexen Bogen; die jederseits vier breiten, aber schneidenlosen Randplatten folgen der Vorwölbung der inneren Platten nicht. Die Mittelplatte der Radula ist nach hinten verbreitert und trägt eine nur schwachzackige, kurze Schneide. Die schräg zum Mittelzahn stehenden Seitenplatten entspringen recht schmalen Basen und tragen außen einige Nebenzacken. Hoffmann (Simroth/Hoffmann 1928) gibt für die Radula von *Acroloxus lacustris* etwa 84 Querreihen an, was mit unseren Feststellungen etwa übereinstimmt.

An Stelle einer Zusammenfassung, die wir ohnehin schon den Einzelheiten vorausschickten, sei noch einmal unterstrichen, daß wir uns bei der Erörterung der Radulaverhältnisse der Pulmonaten nur auf das Notwendigste konzentriert haben, um den gezogenen Rahmen nicht allzusehr zu sprengen.

4. Schlußbemerkung

Es sollte der Versuch gemacht werden, eine Anzahl heimischer Schnecken auf ihre Radulaausbildung hin zu sichten. Dabei mußten eigene Untersuchungen angestellt werden; denn die zu unserem Gegenstand existierende Literatur enthält nur spärliche Angaben zu den heimischen Schnecken.

Was haben unsere Untersuchungen gezeigt?

Die Radula ist ein **individuelles Organ**, denn jede Art entwickelt **ihre** Radula, und die Zähne stimmen in den einzelnen Kategorien, falls modifizierende Einflüsse oder auch krankhafte Zustände eine Formveränderung nicht auslösen, bei allen Exemplaren einer Species überein. Die Anzahl der Zahnplatten je Querreihe kann wohl in engen Grenzen schwanken, auch kann die Radula sich um wenige Zahnreihen verkürzen oder verlängern, konstant aber bleibt die Zahnplattendifferenzierung, und deshalb bestimmen wir zu recht die Radula als ein **Organ von hoher Formbeständigkeit**.

Die Radula weist eine **große Mannigfaltigkeit** auf.

Ein besonderes Anliegen unserer Untersuchungen war es, diese breite Vielfalt von Radulatyphen und deren schier unübersehbare Varianten zu zeigen. Und doch haben wir nur einige, und zwar nur die verbreitetsten einheimischen Schnecken in Betracht gezogen.

Schrifttum

- Brohmer, P.: Die Tierwelt Mitteleuropas, Band II. Leipzig 1937.
- Gabe, M., und M. Prenant: Recherches sur la gaine radulaire des mollusques. 2. Données histologiques sur l'appareil radulaire des heteropodes. Bull. Soc. zool. France **75** (1950) 176–184.
- Gabe, M., und M. Prenant: Sur la rôle des odontoblastes dans l'élaboration des dents radulaires. C. R. Ac. Sci. (Paris) **235** (1952) 1050–1052.
- Hennig, W.: Taschenbuch der Zoologie, Heft 2, Wirbellose I. Leipzig 1957.
- Kaestner, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Teil II: Wirbellose, 1. Halbband. Jena 1954/55.
- Lister, M.: Exercitatio anatomica altera. London 1695.
- Märkel, K.: Über die Radulafunktion einiger einheimischer Lungenschnecken. Zool. Anz. Suppl. **19** (1956) 453–459.
- Märkel, K.: Bau und Funktion der Pulmonaten-Radula. Z. wiss. Zool. **160** (1957) 213–289.
- Simroth, H., und H. Hoffmann: In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 3. Band: Mollusca: II. Abteilung: Gastropoda; 2. Buch: Pulmonata. 95.–151. Lieferung 1908–1928. Leipzig 1928.
- Stresemann, E.: Exkursionsfauna von Deutschland, Wirbellose I. Berlin 1961.
- Thiele, J.: Die Gastropoden. In: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, 5. Band, 1.–3. Lieferung. Berlin und Leipzig 1925/26.
- Thiele, J.: Handbuch der systematischen Weichtierkunde, I. Band. Jena 1931.
- Troschel, F. H.: Das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification, Band I. Berlin 1856–1863.
- Troschel, F. H., und J. Thiele: Das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification, Band II. Berlin 1866–1893.

Hans Wagner,
684 Pöbneck, Dieselstraße 8