



HAL
open science

UBER FUNKTIONELLE RADULATYPEN BEI GASTROPODEN UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER RHIPIDOGLOSSA

Konrad Markel

► **To cite this version:**

Konrad Markel. UBER FUNKTIONELLE RADULATYPEN BEI GASTROPODEN UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER RHIPIDOGLOSSA. *Vie et Milieu*, 1966, pp.1121-1138. hal-02947262

HAL Id: hal-02947262

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02947262>

Submitted on 23 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÜBER FUNKTIONELLE RADULATYPEN BEI GASTROPODEN UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER RHIPIDOGLOSSA⁽¹⁾

von Konrad MÄRKEL

*Zoologisches Institut der Technischen
Hochschule Darmstadt*

INHALT

Der Autor vergleicht die Schabephase des Fressaktes der Fissurellidae mit derjenigen der Rhipidoglossa im allgemeinen. Bei den letzteren bewegt sich das Stützpolster der Radula von vorne nach hinten. Die mittleren Zahnspuren sind verkürzt, die Spuren der Marginalzähne verlaufen ungefähr senkrecht zur Mittelachse der Bisspur. Die Fissurellidae hingegen bewegen ihr Stützpolster von hinten nach vorne, die Zahnspuren werden dadurch gestreckt. Die deutlichsten Spuren hinterlassen die ausserordentlich grossen äusseren Lateralzähne.

Es besteht also keinerlei Zusammenhang zwischen den Bissspuren und dem morphologischen Radulotyp. Die Funktionstypen entsprechen infolgedessen in keiner Weise systematischen Gruppen.

EINLEITUNG

Die Radula der Gastropoden tritt in mehreren morphologischen Typen auf. Diese sind so auffallend ausgeprägt, daß Untersuchungen über Arbeitstechnik der Schneckenmundwerkzeuge stets vom morphologischen Radulotyp ausgingen; z.B. entsprechen die von ANKEL (1938) unterschiedenen funktionellen Radulotypen den morphologischen Typen. Meine Modelluntersuchungen (MÄRKEL, 1965) haben aber gezeigt, daß man mit der gleichen Modellradula völlig verschie-

(1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

dene Bißspuren erzeugen kann, und die tiefgreifenden Unterschiede, welche die Bißspuren der taenioglossen Prosobranchier *Littorina littorea* einerseits und *Viviparus contectus* andererseits aufweisen, konnte ich im wesentlichen darauf zurückführen, daß diese beiden Arten sich hinsichtlich ihrer Stützpolsterbewegung unterscheiden. Die Funktionsweise einer Radula wird also offenbar nicht einfach durch deren morphologischen Typ bestimmt, sondern weitgehend von Richtung und Geschwindigkeit der Stützpolsterbewegung. Nach EIGENBRODT (1941) gibt es auch unter den Rhipidoglossa Arten, die sich durch die Arbeitsrichtung ihres Stützpolsters unterscheiden. Einen Aufenthalt am Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer (2) benutzte ich deshalb, um einige mediterrane rhipidoglosse Prosobranchier hinsichtlich der Arbeitsweise ihrer Radula zu bearbeiten. Diese Untersuchungen und die Auswertung älterer Arbeiten beweisen, daß der funktionelle Radulotyp dem morphologischen nicht parallel geht.

Meine eigenen Beobachtungen ergaben, daß *Emarginula* und *Diodora* [Fissurellidae] ihr Stützpolster während des Schabens von hinten nach vorn, d.h. gleichsinnig zur Radula, bewegen. Dagegen bewegen *Haliotis* [Haliotidae], *Calliostoma*, *Cantharidus*, *Clanculus*, *Gibbula*, *Monodonta* [Trochidae] und *Tricolia* [Turbinidae] ihr Stützpolster entgegengesetzt zur Radula. Die Beobachtungen EIGENBRODTs werden damit bestätigt und wesentlich erweitert.

Ich ließ die genannten Arten Bißspuren auf Fettplatten fressen, die nach der von ANKEL (1938) eingeführten und von mir wesentlich intensivierten Methode (MÄRKEL, 1965) analysiert wurden. Voraussetzung für erfolgreiche Bißspuranalysen sind klare Fraßbilder. Solche liefert die Fettplatten-Methode von Ziegeler [EIGENBRODT (1941), MÄRKEL (1957)]. Fettplatten sind wesentlich « feinkörniger » als die von Ankel benutzten Algenplatten, und auf diesen gefressene Bißspuren zeigen deshalb Einzelheiten, die an solchen auf veralgten Platten nicht einmal zu erahnen sind. Einige Bißspuren ließ ich auf Maismehl-Agar-Platten fressen, die im Dunkelfeld untersucht wurden (MÄRKEL, 1957).

Die Radula liegt im Schlundkopf, der außerdem aus einem Stützpolster und einer komplizierten Muskulatur besteht. Sie wird während des Schabens stets über die Vorderkante des Stützpolsters schlundwärts gezogen, das Stützpolster kann währenddessen von hinten nach vorn (gleichsinnig zur Radula) oder in entgegengesetzter Richtung bewegt werden. Die Zahnspuren werden verlängert, wenn das Stützpolster von hinten nach vorn geschwenkt wird, und zwar

(2) Herrn Prof. Dr. PETIT, dem damaligen Direktor des Laboratoires Arago, und seinen Mitarbeitern habe ich zu danken, daß sie mir im Jahre 1964 einen längeren Aufenthalt am Laboratoire Arago ermöglichten und meine Arbeiten unterstützten.

um so mehr, je schneller die Stützpolsterbewegung im Verhältnis zu derjenigen der Radula ist. Die Zahnspuren werden verkürzt, wenn das Stützpolster von vorn nach hinten bewegt wird, und zwar stärker, wenn das Stützpolster relativ schnell bewegt wird. Im einzelnen muß auf meine frühere Darstellung (MÄRKEL, 1965) verwiesen werden.

UNTERSUCHUNGEN AN RHIPIDOGLOSSEN MIT ENTGEGENGERICHTETER STÜTZPOLSTERBEWEGUNG

Andere Autoren haben bisher nur Bißspuren von *Gibbula cinerea* untersucht. ANKEL (1938) und EIGENBRODT (1941) analysierten Bißspuren, die sie Exemplare dieser Art auf algenbewachsenen Glasplatten fressen ließen; RICHTER (1962) untersuchte sehr gute Bißspuren, welche die genannte Art auf Fettplatten hinterlassen hatte.

Die Rhipidoglossa (= « Fächerzüngler ») verdanken ihren Namen der charakteristischen Gestalt ihrer Radula. Jedes Radulaglied besteht aus einem medianen Rhachiszahn, der zurückgebildet sein kann, mehreren kräftigen Lateral- und vielen Marginalzähnen. Letztere sind scharf von den Lateralzähnen abgesetzt und erscheinen fächerförmig angeordnet (Abb. 1). Die Glieder (Zahn-

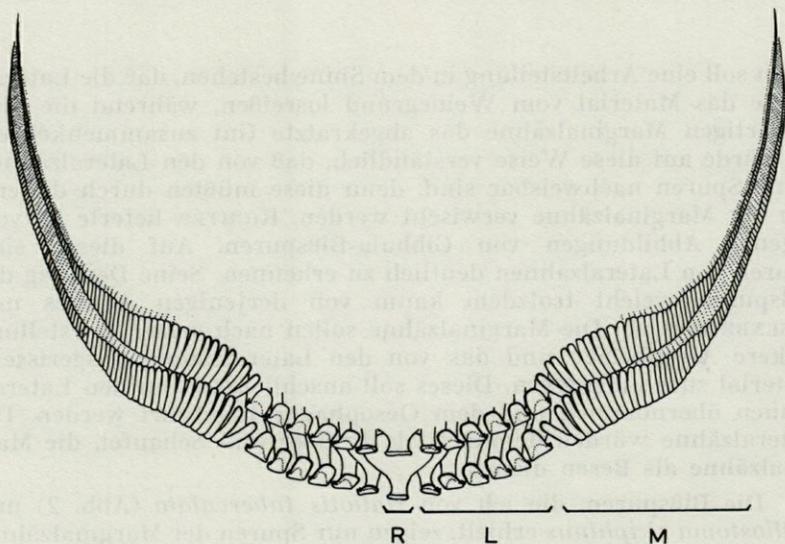


ABB. 1. — *Monodonta turbinata*, zwei Radulaglieder. Arbeitsrichtung nach oben. R = Rhachiszahn, L = Lateralzähne, M = Marginalzähne.

querreihen) der rhipidoglossen Radula stehen verhältnismäßig weit auseinander (Tab. 1). ANKEL und EIGENBRODT fanden in den von ihnen untersuchten *Gibbula*-Bißspuren keine Spuren der Lateralzähne, obwohl diese Zähne kräftig entwickelt sind. Nach Ansicht der genannten Autoren sollen die Marginalzähne hinter den arbeitenden Lateralzähnen zusammenschlagen. Zwischen beiden Zahn-

TABELLE I

	Radula			Bißspur			
	Breite	Lateralzahn-Abschnitt	Abstand der Glieder	Breite	Lateraleil	Abstand der Spurenquerreihen	vR : vS
<i>Cantharidus exasperatus</i>	660	330	80	735	280	95	1 : 1,2
<i>Clanculus cruciatus</i>	730	310	65	550 650 650	200 240 370	90 - 45	1 : 1,5 bis 1 : 0,7
<i>Monodonta turbinata</i>	1300	500	100	1360 1360	635 800	110 110 - 130	1 : 1,1 bis 1 : 1,3
<i>Diodora</i>	1550 (700 eingeschlagen)	(465 eingeschlagen)	135	800 1000	550 750	nicht feststellbar	-

typen soll eine Arbeitsteilung in dem Sinne bestehen, daß die Lateralzähne das Material vom Weidegrund losreißen, während die büstenartigen Marginalzähne das abgekratzte Gut zusammenkehren. Es würde auf diese Weise verständlich, daß von den Lateralzähnen keine Spuren nachweisbar sind, denn diese müßten durch diejenigen der Marginalzähne verwischt werden. RICHTER lieferte hervorragende Abbildungen von *Gibbula*-Bißspuren. Auf diesen sind Spuren von Lateralzähnen deutlich zu erkennen. Seine Deutung der Bißspuren weicht trotzdem kaum von derjenigen ANKELS und EIGENBRODTS ab. Die Marginalzähne sollen nach seiner Darstellung lockere Algenbeläge und das von den Lateralzähnen losgerissene Material zusammenfegen. Dieses soll anschließend von den Lateralzähnen übernommen und dem Oesophagus zugeführt werden. Die Lateralzähne würden demnach als Kratzer und Schaufel, die Marginalzähne als Besen dienen.

Die Bißspuren, die ich von *Haliotis tuberculata* (Abb. 2) und *Calliostoma ziziphinus* erhielt, zeigen nur Spuren der Marginalzähne. Die Bißspuren bestehen aus zwei seitlichen Backenteilen, in denen man unzählige Zahnspuren erkennt, die leicht gebogen sind und

annähernd senkrecht zur Längsachse der Bißspur stehen. Die vordersten dieser Zahnspuren sind etwas nach hinten, die basalen etwas mehr nach vorn gerichtet. Der Verlauf dieser Spuren gleicht demnach demjenigen der seitlichen Zahnspuren von *Viviparus* (MÄRKEL, 1965, Abb. 5). Im Bereich der Backenteile wird die Weidefläche äußerst gründlich gereinigt, der dazwischenliegende

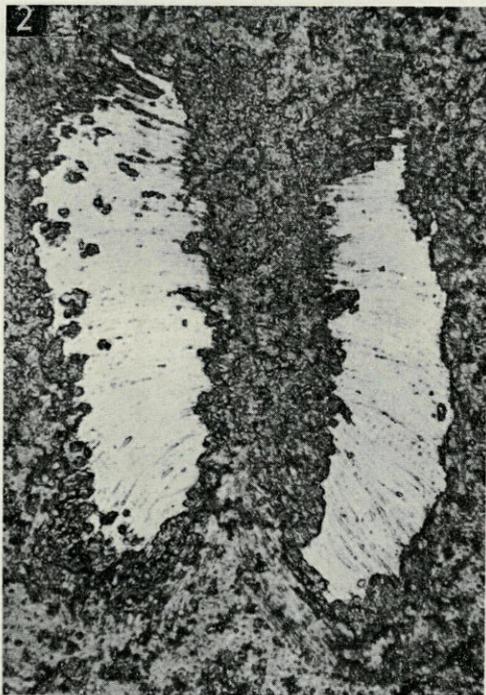


ABB. 2. — Bißspur von *Haliotis tuberculata* auf Fettplatte (40 ×).

Mittelstreifen weist bei den von mir erhaltenen Bißspuren dieser Arten keinerlei Zahnspuren auf. Solche Bißspuren lassen sich nicht näher analysieren, weil Spuren der Rhachis- oder wenigstens der Lateralzähne notwendig sind, um die relative Geschwindigkeit der Stützpolsterbewegung bestimmen zu können.

Die Bißspuren von *Monodonta turbinata* (Abb. 3, 4), *Cantharidus exasperatus* (Abb. 5) und *Clanculus cruciatus* haben Backenteile wie diejenigen von *Haliotis* und *Calliostoma*. Im Mittelstreifen der Bißspuren dieser Arten sind darüber hinaus kräftige Spuren der Lateralzähne vorhanden. Die Spuren der Lateralzähne und diejeni-

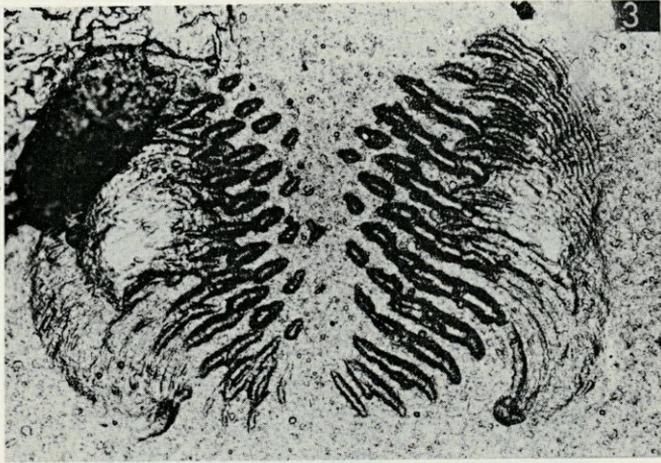


ABB. 3. — Bißspur von *Monodonta turbinata*
auf Fettplatte (55 ×).

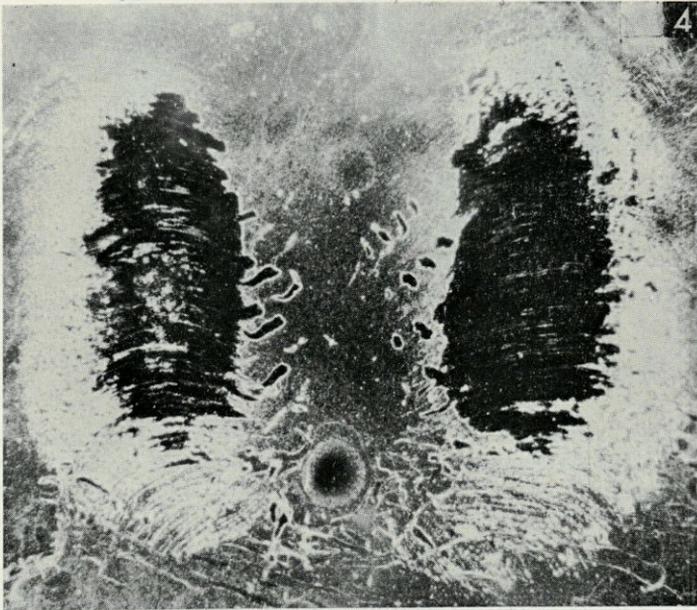


ABB. 4. — Bißspur von *Monodonta turbinata*
auf Maismehlplatte (55 ×), [Dunkelfeld].

gen der Marginalzähne überkreuzen einander in manchen Abschnitten, und es läßt sich an diesen Stellen deutlich erkennen, daß die Spuren der Lateralzähne nicht von den Marginalzähnen verwischt worden sind. Diese Bißspuren beweisen deshalb eindeutig, daß die Lateralzähne — entgegen der Ansicht der eingangs zitierten Autoren — einen bestimmten Bißpurabschnitt später überstreichen

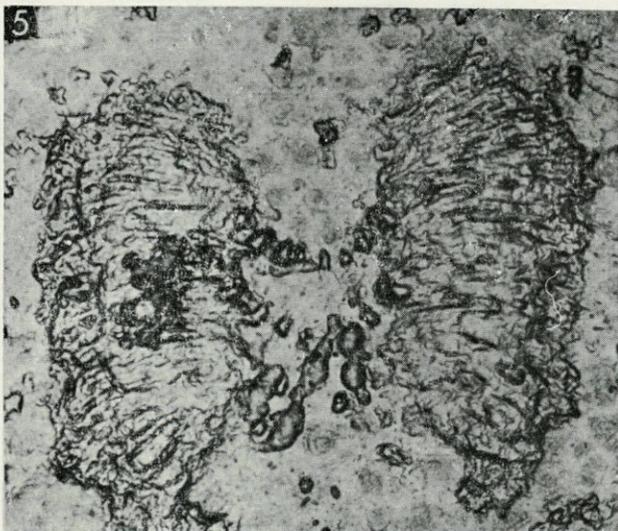


ABB. 5. — Bißspur von *Cantharidus exasperatus* auf Fettplatte (160 \times).

als die Marginalzähne. Die Lateralzähne können deshalb nicht den Weidegrund für die Marginalzähne vorbereiten. Sie transportieren auch nicht das con den Marginalzähnen zusammengekehrte Gut zum Oesophagus. Aus den Abbildungen geht hervor, daß die Spuren der Lateralzähne relativ kurz sind und weit auseinander stehen. Würden die Lateralzähne von den Marginalzähnen zusammengekehrtes Material aufnehmen, müßten zwischen ihren weit getrennten Spuren Reste des "Kehricht" nachweisbar sein. Letzteres trifft nicht zu, und daraus folgt, daß die Marginalzähne das Weidegut selbst abkratzen und selbst schlundwärts transportieren. Diese Zähne haben übrigens sehr kräftige, einwärts gebogene Kratzkanten und sind zu beiden Leistungen ohne weiteres befähigt (Abb. 1).

Es bleibt noch zu klären, wie es möglich ist, daß die Marginalzähne dieser Rhipidoglossa trotz entgegengerichteter Stützpolsterbewegung den Untergrund vor den Lateralzähnen berühren. Wäre der distale Abschnitt des Stützpolsters dieser Schnecken nur leicht

ausgemuldet, wie bei *Littorina* (Abb. 6), und hätten deren Radulazähne die gestreckte Gestalt, die ihnen RICHTER (1962, Abb. 12) in seinem Schema gibt, müßte jeder Bißspurabschnitt zuerst von den Lateral- und später von den Marginalzähnen überstrichen werden. Daß letzteres nicht der Fall ist, muß seinen Grund in anatomischen Besonderheiten der Rhipidoglossen haben.

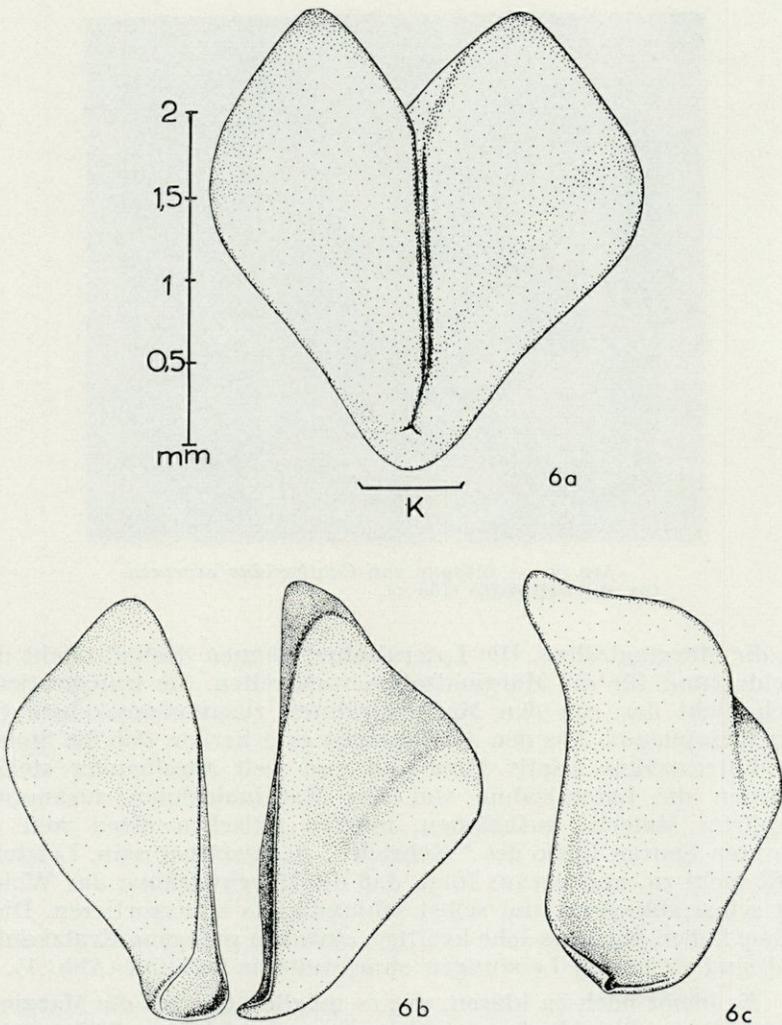


ABB. 6. — Stützpolster von *Littorina littorea*. a : von vorn, K = Stützpolsterkante; b : von vorn, beide Hälften getrennt, um ihre Verfalzung zu zeigen; c : linke Stützpolsterhälfte, von innen.

Das Stützpolster der Taenioglossa (Abb. 6) besteht aus zwei breiten « Knorpelstücken », die einander in der Medianen überlappen und gemeinsam ein Gebilde ergeben, das vorderseits leicht ausgemuldet, hinterseits gewölbt ist. Durch den Druck des Stützpolsters werden die seitlichen Radulazähne auf der gewölbten Hinterseite gespreizt, auf der Vorderseite aber dadurch, daß Muskeln die Radulamembran in die Mulde hineinziehen, einwärts geschlagen.

Die « Knorpelstücke » der Rhipidoglossa (Abb. 7) übergreifen einander nicht. Es handelt sich um zwei Lamellen, die im proximalen Abschnitt V-förmig zueinander stehen, distal weichen die Lamellen auseinander und sind dort durch eine dreieckige Muskel-

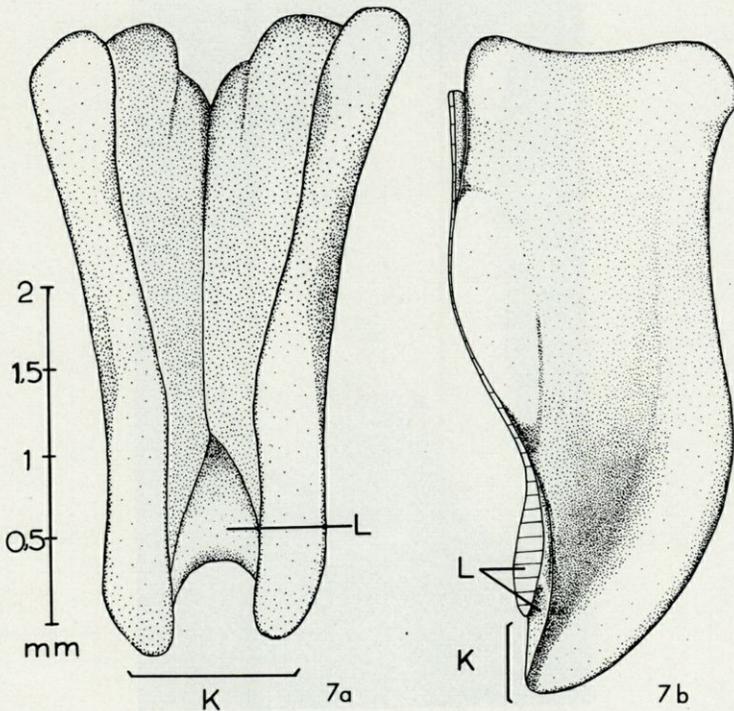


ABB. 7. — Stützpolster von *Gibbula* sp. a : von vorn (K = Stützpolsterkante; L = dreieckige Muskellamelle); b : linke Stützpolsterhälfte von innen (senkrecht schraffiert : Schnittfläche). Es wurden nur die zentralen « Knorpelstücke » gezeichnet, welche die Stützpolsterkante bilden.

lamelle miteinander verbunden. Die Hohlkehle des Stützpolsters ist bei den Rhipidoglossa wesentlich tiefer und ausgeprägter als bei den Taenioglossa. Der distale Rand der erwähnten Muskellamelle bildet einen Abschnitt der Stützpolsterkante, und zwar denjenigen,

über den die Lateralzähne gleiten. Die Marginalzähne werden dagegen über die seitlichen "Knorpelstücke" gezogen, die etwa senkrecht zur Muskellamelle stehen. Die Knickecke d.h. der Bezirk über den die arbeitenden Zähne gleiten, ist bei den Rhipidoglossa also nicht gleichförmig gebogen, sie besteht vielmehr aus einem sanft gebogenen Mittelabschnitt, über den die Lateralzähne gleiten, und scharf abgelenkten Flügeln, über die die Marginalzähne gezogen werden. Die Spitzen der Marginalzähne sind lang und stärker gekrümmt als diejenigen der Lateralzähne, so daß die ersteren um eine Kleinigkeit früher den Weidegrund berühren als die Lateralzähne (Abb. 8).

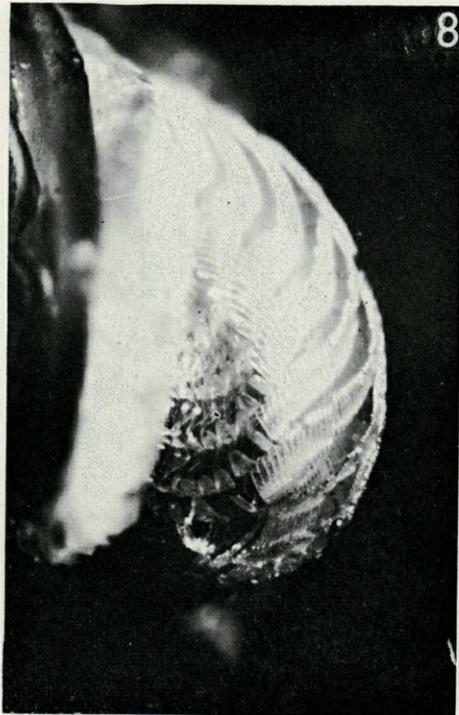


ABB. 8. — Radula von *Monodonta turbinata*.

Der Zahnspurverlauf wird u.a. von der Geschwindigkeit der Stützpolsterbewegung (v_S) bestimmt. Ich habe diese auf die Geschwindigkeit (v_R) bezogen, mit der die Radula über die Knickecke gezogen wird (MÄRKEL, 1965, S. 234), und gezeigt, daß man das Verhältnis $v_R : v_S = 1 : \times$ bequem aus den Entfernungen zwischen den Radulagleidern einerseits und den Abständen von Zahnspur

zu Zahnsur andererseits berechnen kann. Bei entgegengerichteter Stützpolsterbewegung werden die Zahnsuren verkürzt und die Neigung der schräg verlaufenden Zahnsuren verstärkt; beides umso mehr, je größer vS wird.

Das Verhältnis $vR : vS$ beträgt bei den Rhipidoglossa nur etwa $1 : 1,1$ bis $1 : 1,3$; $vR : vS$ ist also wesentlich kleiner als z.B. bei *Viviparus*, wo es $1 : 1,6$ bis $2,8$ beträgt. Die Spuren der Marginalzähne der betreffenden Rhipidoglossa stehen trotzdem senkrecht zur Mittelachse der Bißspur und sind teilweise sogar rückläufig, weil die Knickkante der Rhipidoglossa so viel schärfer U-förmig gebogen ist als diejenige der Taenioglossa, d.h. die Marginalzähne werden beim Passieren der scharf abgesetzten Flügel der Knickkante stärker geneigt, als das für die Marginalzähne anderer Schnecken gilt. Den Lateralzähnen der Rhipidoglossa dient die Vorderkante der Muskellamelle als Knickkante. Diese ist leicht U-förmig gebogen, deshalb sind die Spuren der seitlichen Lateralzähne etwas stärker einwärts gerichtet als diejenigen der mittleren.

UNTERSUCHUNGEN AN RHIPIDOGLOSSEN MIT GLEICHGERICHTETER STÜTZPOLSTERBEWEGUNG

Die Fissurellidae haben gleichgerichtete Stützpolsterbewegung. EIGENBRODT (1941, S. 748-751) hatte dieses als erste an *Emarginula*

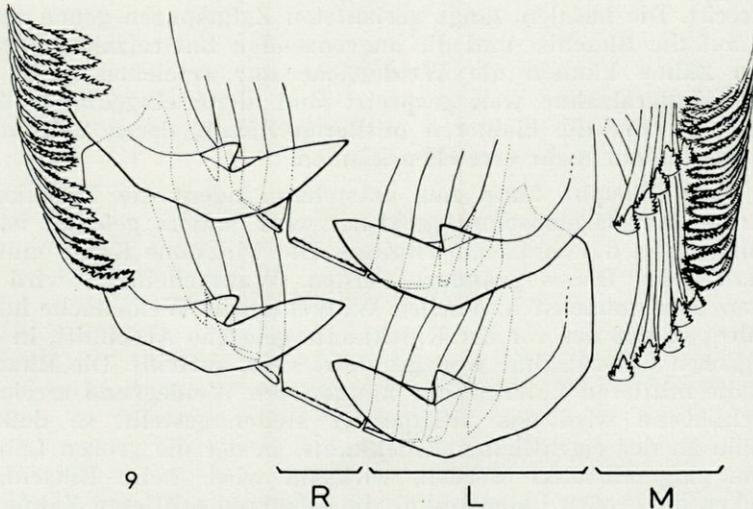


ABB. 9, — Radula von *Diodora* sp.; R, L, M = vergl. Abb. 1.

crassa beobachtet. Es gelang ihr jedoch nicht, von dieser Schnecke Bißspuren zu gewinnen. Auch andere Autoren haben bisher keine Bißspuren von Fissurellidae untersucht.

Die Radula der Fissurellidae (Abb. 9) unterscheidet sich sehr wesentlich von derjenigen der übrigen Rhipidoglossa. Sie hat nämlich gewaltig große äußere Lateralzähne. Eingeclippt überragen die Spitzen dieser Zähne die Mittellinie der Radula. Sie können nur deshalb in der Radulatasche untergebracht werden, weil sie gegeneinander verschoben sind, d.h. die Glieder der Radula stehen schräg zur Längsachse der Radula (Abb. 9, vergl. THIELE, 1891). Die Marginalzähne haben fein gezähnelte, fast gefiederte Enden und sind stärkeren mechanischen Belastungen nicht gewachsen.

An der Basis der Bißspuren der Fissurellidae (Abb. 10, 11) befinden sich einige mediane, zarte, längsgerichtete Zahnspuren. Seitlich von diesen und durch eine deutliche Lücke von ihnen getrennt, beginnen kräftige, bogenförmige Spuren, die vor den basalen längsgerichteten Zahnspuren einander fast berühren. Von diesen bogenförmigen Spuren pflegen mehrere aufeinander zu folgen; die Spuren beider Seiten alternieren. Auswärts der kräftigen Bogenspuren können einige äußerst zarte Spuren vorhanden sein, die gestreckt bogenförmig verlaufen.

Offensichtlich werden die kräftigen Bogenspuren von den großen Lateralzähnen gekratzt. Diese Zähne führen beim Passieren der Knickkante Schwenkbewegungen aus, die denen der äußeren Marginalzähne von *Littorina* nicht nachstehen. Das Stützpolster wird gleichsinnig zur Radula bewegt, die Spuren werden dadurch gestreckt. Die basalen, längs gerichteten Zahnspuren gehen natürlich auf die Rhachis- und die angrenzenden Lateralzähne zurück. Diese Zähne können die Weidefläche nur erreichen, wenn die großen Lateralzähne weit gespreizt sind, denn eingeklappt überdecken letztere die kleineren mittleren Zähne, deren Spitzen die Unterlage nicht mehr erreichen können.

Diese Bißspur kann nur entstehen, indem die Knickkante, während der Basalabschnitt gekratzt wird, anders geformt ist als beim Kratzen des Spitzenabschnittes. Die wirksame Kante muß im Verlaufe des Bisses geändert werden. Wahrscheinlich wird das Stützpolster zunächst im flachen Winkel an die Weidefläche herangeführt, so daß der vor der Knickkante gelegene Abschnitt, in dem die großen Lateralzähne weit gespreizt sind, auftrifft. Die Rhachis- und die mittleren Lateralzähne können den Weidegrund erreichen. Anschließend wird das Stützpolster steiler gestellt, so daß die Radula an der eigentlichen Knickkante, in der die großen Lateralzähne eingeschwenkt werden, wirksam wird. Beim Einschlagen drücken die großen Lateralzähne die kleineren mittleren Zähne von der Unterlage ab. Beobachtet man eine fressende *Diodora* durch

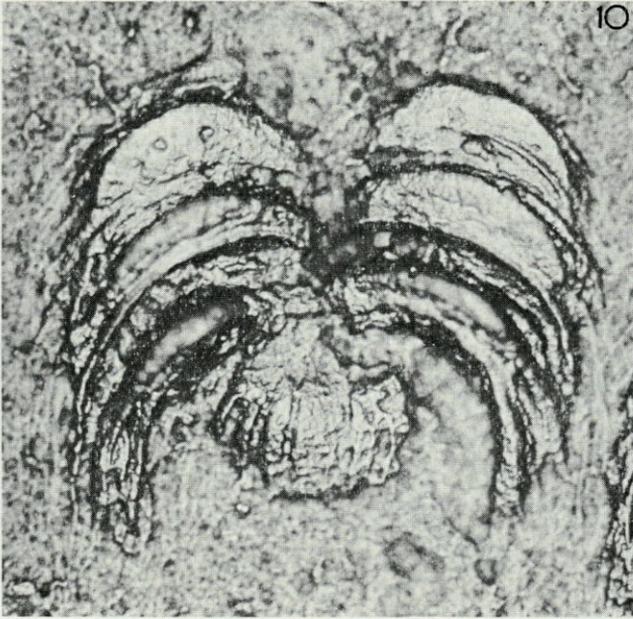


Abb. 10. — Bißspur von *Diodora* sp. auf Fettplatte (100 ×).



Abb. 11. — Bißspur von *Diodora* sp. auf Fettplatte (100 ×).

eine Glasscheibe, kann man erkennen, daß das Stützpolster nicht wie bei anderen Schnecken üblich, eine größere Strecke gleichmäßig über die Weidefläche geführt wird, das Stützpolster wird vielmehr von innen heraus vorgestoßen und anschließend nur ein kurzes Stück vorwärtsgeführt.

Bei einzelnen Bißspuren (Abb. 11) liegt zwischen den Bogenspuren der Lateralzähne ein breiter Mittelstreifen, in dem leichte Spuren der mittleren Lateralzähne nachweisbar sind. Diese Bißspuren lassen sich deuten, indem man annimmt, daß sie offenbar in ganzer Länge mit flach gestelltem Stützpolster gekratzt worden sind. Die großen Lateralzähne wurden erst vollständig eingeklappt, wenn sie die Weidefläche nicht mehr berührten.

Die Marginalzähne, die bei Haliotidae und Trochidae im wesentlichen die Bißspuren kratzen, hinterlassen in den Bißspuren der Fissurellidae höchstens einige zarte Spuren. Diese Spuren sind — entsprechend der gleichgerichteten Stützpolsterbewegung — im wesentlichen längsgestreckt. Die Marginalzähne der Fissurellidae haben « gefiederte » Spitzen, sie stehen auch dadurch im Gegensatz zu den Marginalzähnen der Haliotidae und Trochidae, die in kräftigen Kratzkanten enden.

FUNKTIONSTYPEN DER RADULA

Einleitend habe ich betont, daß morphologischer und funktioneller Radulotyp nicht miteinander identisch sind. TROSCHEL (1856) benutzte die morphologischen Radulatyphen, um die höheren systematischen Kategorien der Prosobranchier zu umreißen. Der morphologische Grundtyp ist in der Phylognese also sehr früh herausgebildet worden, und das Interessante erscheint mir gerade, daß einerseits die gleichen morphologischen Radulatyphen sehr verschieden arbeiten können, anderseits verschiedene morphologische Typen verblüffend ähnliche Bißspuren liefern können (Auch bei den Wirbeltieren sind die funktionellen Zahntypen nicht auf bestimmte systematische Kategorien beschränkt, sondern haben sich von verschiedener morphologischer Basis aus jeweils neu entwickelt).

Die Funktionsweise der Schneckenmundwerkzeuge wird von vielen Faktoren bestimmt. Zur einprägsamen Charakteristik funktioneller Typen müssen wesentliche Faktoren hervorgehoben, andere vernachlässigt werden. Eine umfassende Einteilung in funktionelle Typen erfordert ein größeres Tatsachenmaterial als das bisher vorliegende. Mit fortschreitender Kenntnis wird eine feinere und befriedigendere Einteilung als die hier gegebene möglich

und nötig werden. Ich möchte mich zunächst darauf beschränken, zwei besonders deutliche Funktionstypen herauszustellen, die man bei Weidegängern findet. Zu jedem dieser Typen gehören Schnecken der verschiedensten systematischen Gruppen. Ich möchte unterscheiden :

1. *Zentralschaber*

Die Bißspuren bestehen ausschließlich oder wenigstens vorwiegend aus längsgerichteten Zahnspuren. Die Zahnspuren gehen oft ineinander über und bilden Spurenstreifen. Der Schwerpunkt des Bisses liegt in der Mittelachse, die medianen Spurenstreifen sind meist die längsten. Die Stützpolsterbewegung ist der Radulabewegung gleichgerichtet.

Es gehören hierher : *Patella* (*Docoglossa*), *Diodora* und *Emarginula* (*Rhipidoglossa*), *Littorina* (*Taenioglossa*), die meisten Pulmonata.

2. *Backenschaber*

Jede Bißspur besteht aus zwei Seitenteilen (Backen), in deren Bereich die Unterlage gründlich gesäubert wird, und einem — oft ausgesparten — Mittelstreifen. Die Backenteile bestehen aus Zahnspuren, die annähernd senkrecht zur Längsachse der Bißspur stehen.

Die Stützpolsterbewegung läuft der Radulabewegung entgegen. Dadurch wird bei genügend schneller Stützpolsterbewegung erreicht, daß die seitlichen Zahnspuren senkrecht zur Mittelachse der Bißspur stehen.

Es gehören hierher : die *Haliotidae* und *Trochidae* (*Rhipidoglossa*), *Viviparus* und *Crepidula* (*Taenioglossa*), *Physa* (*Pulmonata*).

ZUSAMMENFASSUNG

Die meisten Rhipidoglossa bewegen während der Schabephase des Freßaktes ihr Stützpolster von vorn nach hinten. Die mittleren Zahnspuren werden in diesem Falle verkürzt, die Spuren der Marginalzähne verlaufen annähernd senkrecht zur Mittelachse der Bißspur. Es wird gezeigt, daß die Lateralzähne — im Gegensatz zu den Behauptungen anderer Autoren — den Weidegrund erst nach den Marginalzähnen berühren; dieses ist durch anatomische Be-

sonderheiten im Bau von Stützpolster und Radula dieser Schnecken möglich.

Die Fissurellidae bewegen — im Gegensatz zu den übrigen Rhipidoglossa — während der Schabe-Phase des Freßaktes ihr Stützpolster von hinten nach vorn. Die Zahnsuren werden dadurch gestreckt. In den Bißspuren dominieren die Spuren der außerordentlich großen, äußeren Lateralzähne; die Marginalzähne hinterlassen höchstens unbedeutende Spuren.

Gleiche morphologische Radulatyphen können sehr verschiedene, verschiedene morphologische Radulatyphen können sehr ähnliche Bißspuren liefern. Es wird gezeigt, daß für die Funktionsweise der Radula die Arbeitsrichtung des Stützpolsters äußerst wichtig ist, und es werden zwei funktionelle Radulatyphen unterschieden :

1. Zentralschaber, (Stützpolsterbewegung von hinten nach vorn); [Beispiele : *Patella* (Docoglossa), *Diodora* und *Emarginula* (Rhipidoglossa), *Littorina* (Taenioglossa), die meisten Pulmonata].

2. Backenschaber, (Stützpolsterbewegung von vorn nach hinten); [Beispiele : Haliotidae und Trochidae (Rhipidoglossa), *Viviparus* und *Crepidula* (Taenioglossa), *Physa* (Pulmonata)].

Zu jedem dieser Funktionstypen gehören Schnecken der verschiedensten systematischen Gruppen. Es wird betont, daß die gegebene Einteilung sehr grob ist. Mit fortschreitender Kenntnis wird eine feinere und befriedigendere Einteilung nötig werden.

RÉSUMÉ

Pendant la phase grattante du broutement, la plupart des Rhipidoglossa actionnent l'appareil de soutien de leur radula de l'avant vers l'arrière. Dans ce cas, les traces des dents radulaires médianes sont raccourcies, et les traces des dents marginales sont à peu près transversales par rapport à l'axe médian de la trace ainsi marquée.

Il est montré que contrairement à ce que prétendent certains auteurs, les dents latérales ne touchent le substrat qu'après les dents marginales. Ceci est possible grâce à des particularités anatomiques de l'appareil de support et de la radula elle-même.

Les Fissurellidae diffèrent des autres Rhipidoglossa par leur façon de gratter, car elles actionnent le support de leur radula en sens inverse, c'est-à-dire de l'arrière vers l'avant. Ainsi les traces des dents radulaires s'allongent. Les traces des dents latérales extérieures, dents qui sont particulièrement grandes, l'emportent de

loin sur celles des autres dents. Les dents marginales ne laissent que des traces minimales.

Des traces de broutement très différentes peuvent être dues à un même type morphologique de radula, tandis que des radula appartenant à des types différents peuvent être à l'origine des traces très semblables. La grande importance de la direction dans laquelle l'appareil de soutien est actionné, se trouve démontrée.

Suivant la fonction de la radula on distingue ainsi deux types :

1) à grattage central (l'appareil de support de la radula est actionné de l'arrière vers l'avant), p. ex. *Patella* (Docoglossa), *Diodora* et *Emarginula* (Rhipidoglossa), *Littorina* (Taenioglossa), la plupart des Pulmonata;

2) à grattage latéral (l'appareil de support est actionné de l'avant vers l'arrière), p. ex. *Haliotidae* et *Trochidae* (Rhipidoglossa), *Viviparus* et *Crepidula* (Taenioglossa), *Physa* (Pulmonata).

Chacun de ces types fonctionnels comprend des Gastéropodes d'appartenance systématique très différente. Il est à souligner que la distinction de ces deux groupes est encore très schématique.

Un regroupement plus subtil et plus satisfaisant s'imposera avec l'augmentation de nos connaissances.

SUMMARY

During the scratching period of browsing, most Rhipidoglossa operate the supporting piece of their radula backwards. In this case, tracks of median radular teeth are shortened, and those of marginal teeth are almost transversal to the median axis of the track.

Contrarily to the opinion of some other authors, it is demonstrated that the lateral teeth reach the substrat after the marginal ones. This is made possible by anatomical peculiarities of the supporting piece and the radula itself.

Fissurellidae differ from other Rhipidoglossa in their browsing habits : they move the support of their radula in opposite way, i.e. forward. Tracks of latero-external teeth, particularly large, are much more important than those of other teeth. Marginal teeth make unimportant tracks.

Very different browsing tracks may be related to the same morphological type of radula, whereas radulas belonging to different morphological types may produce very similar tracks. The great importance of the direction in which the supporting piece operates, is demonstrated.

According to the radular function, two types can be distinguished :

1) Central browsing (the supporting piece operates forward) for instance *Patella* (Docoglossa), *Diodora* and *Emarginula* (Rhipidoglossa), *Littorina* (Taenioglossa), most Pulmonata.

2) Lateral browsing (the supporting piece operates backwards) for instance *Haliotidae* and *Trochidae* (Rhipidoglossa), *Viviparus* and *Crepidula* (Taenioglossa), *Physa* (Pulmonata).

Each of those functional types covers Gastropods belonging to very different systematic groups. It should be emphasized that the separation between these two groups is still very schematic.

A more subtle and satisfying grouping shall result from the increasing of our knowledge.

SCHRIFTTUM

- ANKEL, W.E., 1938. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Gießen*, 1938. Leipzig : 223-295.
- EIGENBRODT, H., 1941. Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken. *J. Morph. Oekol. Tiere*, 37 : 735-791.
- MÄRKEL, K., 1957. Bau und Funktion der Pulmonaten-Radula. *Z. wiss. Zool.*, 160 : 213-289.
- MÄRKEL, K., 1965. Modell-Untersuchungen zur Klärung der Arbeitsweise der Gastropodenradula. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel*, 1964. Leipzig : 232-243.
- RICHTER, G., 1961. Gebrauch und Abnutzung der Radula bei der Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata*. *Natur u. Volk*, 91 : 181-187.
- RICHTER, G., 1962. Die Schneckenzunge als Werkzeug. *Natur u. Museum*, 92 : 391-409.
- THIELE, J., 1891. s. TROSCHEL.
- TROSCHEL, P.H., 1856-1893. Das Gebiß der Schnecken. 2 Bde, Berlin.

Manuscript reçu le 22 février 1966.