

# Archiv für Molluskenkunde

*der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*

*Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft*

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

---

Arch. Moll. | 101 | (5/6) | 215–235 | Frankfurt a. M., 17. 12. 1971

---

## Die systematische Stellung von *Bythinella compressa montisavium* HAAS und *Bythinella compressa* (FRAUENFELD) (Mollusca: Prosobranchia: Hydrobiidae).<sup>1)2)</sup>

Von

JÜRGEN H. JUNGBLUTH,

I. Zoologisches Institut der Justus Liebig-Universität Gießen.

Mit 19 Abbildungen und 2 Karten.

Die Problematik der Hydrobiiden-Systematik wird von der immer noch ungeklärten Frage nach den Kriterien der Taxa bestimmt. Das trifft auch für die Gattung *Bythinella* MOQUIN-TANDON 1855 zu. Die systematische Gliederung innerhalb dieser Gattung basiert bis heute auf der Morphospezies, die lediglich durch conchologische Befunde gekennzeichnet ist. Neuere Untersuchungen innerhalb der Hydrobiidae sowie die vorliegende über *Bythinella* haben eine ausgesprochene Armut der Gehäusemerkmale ergeben; das Gehäuse variiert zudem innerhalb einzelner Populationen erheblich, was zusätzlich durch Parasitierung und den Parasitierungsgrad der Tiere bedingt ist. Die Frage nach der Artabgrenzung kann infolgedessen mit mehr Sicherheit nur unter Zugrundelegung einer Biospezies, also bei Berücksichtigung morphologischer, conchologischer und biologischer Kriterien gelöst werden. Hier stehen wir jedoch erst am Anfang. Die

---

<sup>1)</sup> Teil einer Dissertation der naturwissenschaftlichen Fakultät der J. L.-U. Gießen.

<sup>2)</sup> Mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk.

vorliegende Studie versucht, unter Berücksichtigung der genannten Kriterien, ergänzt durch ökologische, verbreitungsgeschichtliche und parasitologische Befunde, die systematische Stellung von *B. compressa montisavium* HAAS 1914 und *B. compressa* (FRAUENFELD 1856) im Vergleich mit *B. dunkeri* (FRAUENFELD 1856) zu klären. Hiermit soll zugleich die Diskussion der speziellen Artmerkmale wieder belebt werden. Weitere Kriterien, die sich eventuell im Bereich der Cytotaxonomie finden lassen, wären wünschenswert.

Zunächst gebe ich eine Übersicht mit Bemerkungen über die Merkmale, die bislang für systematische Untersuchungen herangezogen wurden:

**Gehäuse:** Von den beschriebenen Arten liegen in der Regel nur Abbildungen und Beschreibungen des Gehäuses vor. Der früheren einseitigen Bewertung der Gehäusemerkmale steht heute eine teilweise völlige Vernachlässigung gegenüber. Unsere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß dem Gehäuse, unter Berücksichtigung ausreichender Materialmengen, zusammen mit den anderen Merkmalen durchaus eine Teilwertigkeit bei der Beurteilung der Artcharakteristika zukommt.

**Operculum:** Das Operculum bietet im subgenerischen Bereich, wie auch die eigenen Untersuchungen gezeigt haben, keine Unterscheidungsmerkmale. Bei der Einordnung in höhere Taxa kann das Operculum bedingt als Merkmal herangezogen werden (BERRY 1943, THOMPSON 1968 u. a.).

**Radula:** Aus der Gattung *Bythinella* liegen nur wenige Radula-Abbildungen vor: BREGENZER (1916: *dunkeri*), CANON (1937: *austriaca pavovillatica*), CLESSIN (1878: *schmidtii*), HADL (1967: *austriaca*), HADZISÉ (1958: *lacustris*), HAZAY (1881: *hungarica*), MERMOD (1930: *pupoides*), PIERSANTI (1937: *schmidtii*) und SIMROTH (1891: *dunkeri*). Nicht alle genannten Autoren führen Radulaformeln an oder zeichnen so genau, daß diese aus der Abbildung ersichtlich wären.

Die taxonomische Bewertung der Radula hat sich seit TROSCHEL (1856) sehr gewandelt; heute kann sie höchstens als ein Merkmal unter anderen gelten. Bei den Hydrobiidae scheint sie, insbesondere zur Unterscheidung nahverwandter Arten, von nur geringem Wert (KRULL 1935, THOMPSON 1968, RADOMAN 1969 u. a.). Unsere Untersuchungsergebnisse bestätigen dies, wenn auch hin und wieder noch eine Überbewertung (BERRY 1943) erfolgt ist. Die geringe Anzahl der untersuchten Arten erlaubt noch kein abschließendes Urteil, ob eventuell dem Dentikelbesatz des Rhachiszahnes, insbesondere den Basaldentikeln (Kuspiden), eine taxonomische Teilwertigkeit eingeräumt werden kann.

Die von BERRY (1943) erwähnte artspezifische Korrelation von Gehäusehöhe und Radulalänge wird in der Hydrobiiden-Systematik nicht aufgegriffen.

**Genitalia:** Die Ausbildung des ♂-Genitaltraktes wird von der MORRISON-Schule (THOMPSON 1968) als Hauptmerkmal angesehen und zur Grundlage systematischer Betrachtungen gemacht. Diese Schwerpunktbewertung wird u. a. von BOETERS (1969) bezweifelt. Die wenigen Untersuchungen aus der Gattung *Bythinella* (BREGENZER 1916: *dunkeri*; MOQUIN-TANDON 1855: *ferussina*; ALTEA 1936: *brevis* = *reyniesii* fide ALTEA 1934) und die Untersuchungen an *montisavium*, *compressa* und *dunkeri* haben dieses Merkmal, zumindest für nahverwandte Arten, als aussagearm erwiesen, es kann keinesfalls zur Grundlage ihrer Systematik gemacht werden (THOMPSON 1968). Im Verhältnis von Penis und Drüsenrute lassen sich geringe Proportionsunterschiede feststellen. Für *montisavium*, *compressa* und *dunkeri* ergaben sich keine morphologischen Unterschiede. Die Größenunterschiede sind als relativ und kaum als spezifisch anzusehen (noch nicht abgeschlossene Untersuchungen an *alta* weisen ebenfalls hierauf hin).

Der ♀-Genitaltrakt wird in der Hydrobiiden-Systematik meist vernachlässigt, ausgenommen die Untersuchungen von KRULL (1935) und RADOMAN (1965b, 1969). Letzterer liefert jedoch Genusdiagnosen, deren Unterschiede kaum ersichtlich sind.

# 1. Material und Methoden.

Den conchologischen Untersuchungen liegt im wesentlichen das Belegmaterial aus der Sammlung des Senckenberg-Museums in Frankfurt zugrunde. Es wird durch Aufsammlungen von C. MEIER-BROOK, Tübingen (Schwarzwald: *dunkeri*; Rhön: *compressa*), H. U. THIELE, Köln (Nordrhein-Westfalen: *dunkeri*) sowie eigene (Dünsberg bei Gießen: *dunkeri*; Vogelsberg: *montisavium*; Rhön: *compressa*) ergänzt. Für die anatomischen und histologischen Untersuchungen wurde das Material von MEIER-BROOK neben dem eigenen herangezogen.

**Aufsammlungen:** Die Tiere wurden im Quellbereich zumeist von Steinen abgelesen, größere Mengen wurden durch Ausschwemmen von Pflanzenmaterial gewonnen.

**Betäubung:** Die für anatomische und histologische Untersuchungen vorgesehenen Tiere wurden mit Nembutal (BOEHRINGER, Ingelheim) betäubt, das in pulverisierter Form verzögert in Lösung gebracht wurde. Hierbei mußte im Kühlraum (6-8°C) gearbeitet werden. In das Gefäß mit den Tieren wurde ein kleineres gestellt, in das die Substanz vorsichtig eingebracht wurde, so daß der größte Teil des Pulvers an der Wasseroberfläche blieb und nur ein wenig in das kleiner Gefäß absank, wo es dann langsam in Lösung ging und mit dem Wasser des größeren Gefäßes ausgetauscht wurde. Ein großer Teil der Tiere konnte nach ca. 12 Stunden in gut ausgestrecktem Zustand weiter untersucht werden. Urethan, Magnesiumsulfat und Nembutal in Lösung erwiesen sich als ungeeignet. Bei dem von BREGENZER (1916) genannten Cocain ergaben sich Beschaffungsschwierigkeiten. In der Literatur findet sich kristallines Menthol als weiteres Betäubungsmittel für Hydrobiiden (BERRY 1943, THOMPSON 1968).

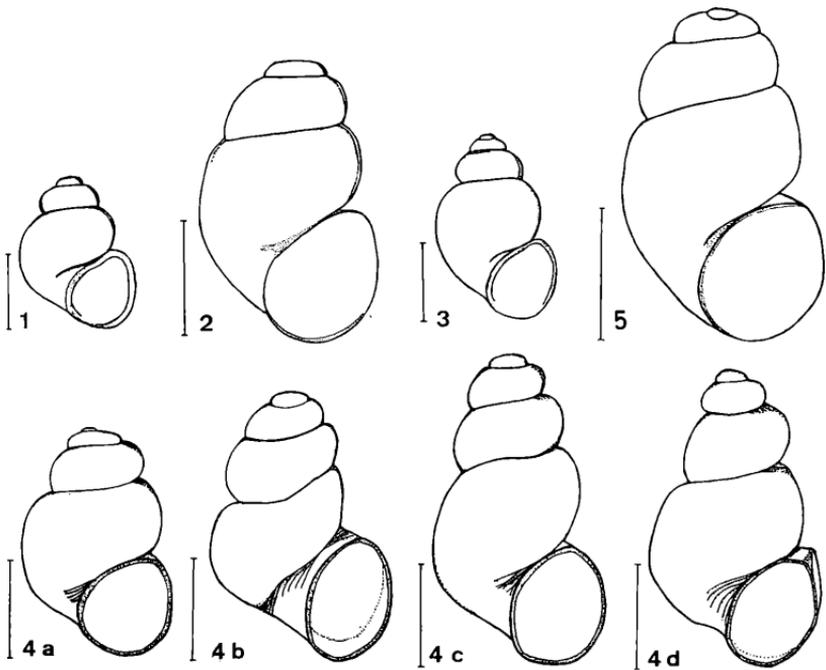


Abb. 1. *B. compressa* nach FRAUENFELD (1856). — Abb. 2. *B. c. montisavium* nach HAAS (1914). — Abb. 3. *B. dunkeri* nach FRAUENFELD (1856). — Abb. 4a-d. *B. compressa*, Vogelsberg nach BREDE. — Abb. 5. *B. dunkeri*, Hilden. — Maßstab = 1 mm.

**Abtöten und Fixieren:** Die betäubten Tiere wurden sofort in Bouin mit doppeltem Eisessiganteil überführt, wodurch nach Abschluß des Fixierungsvorganges (ca. 12 Stunden) der Schalenkalk vollständig gelöst worden war. Für die weiteren Untersuchungen ließen sich die organischen Schalenreste leicht entfernen.

**Totalpräparate:** Ein Teil des Materiales wurde gefärbt (Boraxkarmin, Haematoxylin) und ungefärbt in Caedax oder Glycerin (mit Paraffin- bzw. Caedaxumrandung) eingeschlossen, ein anderer Teil in 70 % Äthanol aufbewahrt. Hierbei bewährte sich die zuletzt genannte Methode für die weiteren Untersuchungen besser.

**Mikrotechnik:** Von verschiedenen Exemplaren wurden Paraffin-Schnittserien (Schnittdicke 8-10  $\mu$ ) angefertigt, die nach Färbung mit Haematoxylin-Eosin in Caedax eingeschlossen wurden.

**Operculum und Radua** wurden durch Mazeration in 1 bzw. 5 % KOH-Lösung gewonnen, wobei durch Zusatz von Kongorot eine Anfärbung erfolgte. Andere wurden anschließend mit Boraxkarmin gefärbt. Die Herstellung der Dauerpräparate erfolgte unter Verwendung von Caedax und Polyvinyl-Lactophenol (CHROMA-Gesellschaft, Stuttgart).

**Dokumentation:** Das Gehäusematerial wurde der Sammlung des Senckenberg-Museums in Frankfurt überstellt (SMF 205155-238). Weitere Belege finden sich in den Sammlungen des Künanz-Hauses; SCHMID, Ludwigsburg; GITTENBERGER, Leiden/Niederlande und in der des Autors, zusammen mit den Dauerpräparaten und dem Alkoholmaterial.

## 2. Zur Frage der subspezifischen Wertigkeit von *Bythinella compressa montisavium*.

HAAS (1914) trennte *montisavium* im Vogelsberg auf Grund conchologischer Untersuchungen als Subspezies von *Bythinella compressa* (FRAUENFELD) aus der Rhön ab. Dieses war gleichzeitig die erste Erwähnung einer *Bythinella* aus dem Vogelsberg.

*B. c. montisavium* basiert auf den Funden aus einer Quelle am Hoherodskopf, das Material befindet sich in der Sammlung des Senckenberg-Museums Frankfurt (42 Exemplare, davon 18 adult). Schon rein statistisch waren diese Untersuchungen nicht abgesichert.

*Bythinella compressa* (FRAUENFELD 1856).

1856 *Paludinella compressa* FRAUENFELD, S.-B. Akad. Wiss. Wien, 22: 574-575, Taf. Fig. 3 [vgl. Abb. 1].

1850 *Paludina anatina* LUDWIG, J. Ber. wetterau. Ges. ges. Naturk. Hanau, 1850: 77.

**Typus-Material:** Naturhistorisches Museum Wien (1 Exemplar, O. PAGET in litt. 1970), leg. F. SANDBERGER fide FRAUENFELD.

**Locus typicus:** Schwarzenfels in Hessen [Schwarzenfels an der Schmalen Sinn/Rhön im Kreis Schlüchtern].

*Bythinella compressa montisavium* HAAS 1914.

1914 *Bythinella compressa montisavium* HAAS, Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges., 46: 38-39, Abb. [vgl. Abb. 2].

**Typus-Material:** Holotypus SMF 4083, leg. HAAS VI. 1913; Paratypen SMF 4084.

Locus typicus: Quelle am Hoherodskopf im Vogelsberg [am Osthang des Hoherodskopfes im Abfluß des aufgelassenen Wasserbehälters des Vogelsberger Höhenclubs, erbaut 1913].

### Morphologischer und anatomischer Befund.

Die Untersuchungen von Genitalien (Abb. 18a, b), Radula (Abb. 15a) und Operculum (Abb. 14a, b) ergaben gegenüber *compressa* aus der Rhön keine Unterschiede. Die Diskussion der Einzelbefunde erfolgt beim Vergleich mit *dunkeri*.

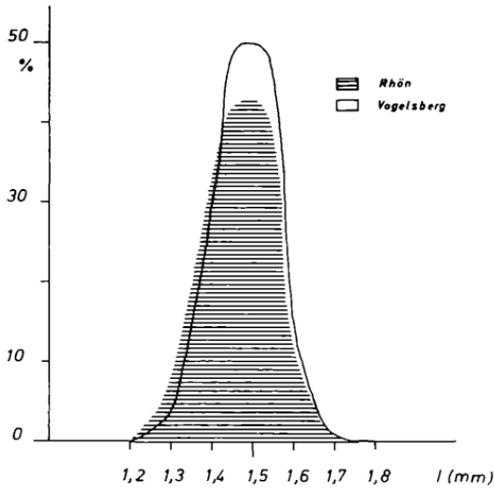


Abb. 6. Gehäuseindex.

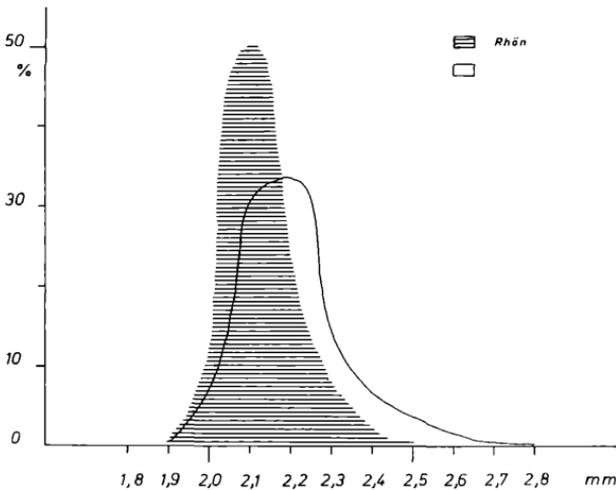


Abb. 7. Gehäusehöhe.

## Conchologischer Befund.

Den graphischen Darstellungen (Abb. 6-9), die auf den Messungen von insgesamt 2000 adulten Gehäusen beruhen, ist insbesondere die Übereinstimmung der Gehäuseindizes zu entnehmen. Für die Messungen der Gehäusemündung (Abb. 9) war ohnehin eine Übereinstimmung zu erwarten, sie ist als Merkmal mit untergeordneter Bedeutung anzusehen. Wie der Vergleich mit den Erstbeschreibungen zeigt, sind die Unterschiede dort relativ, zudem die Maßangaben nicht typisch:

Merkmal	<i>compressa</i>	<i>montisavium</i>
Gehäuse	niedergedrückt, kugelig eirund, oben flach abgestuft	zylindrisch, kegelförmig mit stumpfem Wirbel
Umgänge	4-5, stark gewölbt, letzte Windung sehr groß	4-5, die letzten beiden auffallend hoch, stark gewölbt
Naht	ingeschnürt, etwas eingesenkt	tief, treppenartig eingesenkt
Mündung	sehr schief gestellt, birnförmig, nicht die Hälfte der Höhe erreichend	undeutlich eckig, etwa 2/5 der Höhe betragend
Wirbel	abgestutzt (besonders charakteristisch)	stumpfer als bei <i>B. compressa</i>
Höhe	2.0 mm	2.5 mm
Breite	1.6 mm	1.5 mm
eigene Messungen (Maxima):		
Höhe	2.1 mm	2.2 mm
Breite	1.4 mm	1.5 mm
Gesamtwerte (Maxima von Vogelsberg und Rhön):		
Höhe	2.1 mm	
Breite	1.5 mm	
Gehäuseindex (Höhe/Breite):		
	1.5 (Rhön)	1.5 (Vogelsberg)

## Diskussion der Befunde.

Die Gegenüberstellung der Erstbeschreibungen, die unter Berücksichtigung der individuellen Variabilität im Rahmen derselben Population (Abb. 4a-d) weitgehende morphologische Übereinstimmung ergibt, rechtfertigt die subspezifische Abtrennung von *B. compressa montisavium* nicht; dieses Ergebnis wird durch die conchologischen Untersuchungen (Abb. 6-9) bestätigt. Vom verbreitungsgeschichtlichen Standpunkt aus gesehen, sind die Vorkommen Vogelsberg und Rhön als ein Areal aufzufassen, dessen ehemalige Verbindung heute noch durch Funde im Zwischengebiet (z. B. der Breitenbach in der nordwestlichen Rhön, Karte 1) dokumentiert ist. Wenngleich ein Individuenaustausch zwischen beiden Gebieten heute nicht mehr möglich ist (reproduktive Isolation), so muß doch die Trennung der Areale als spät vollzogen angenommen werden.

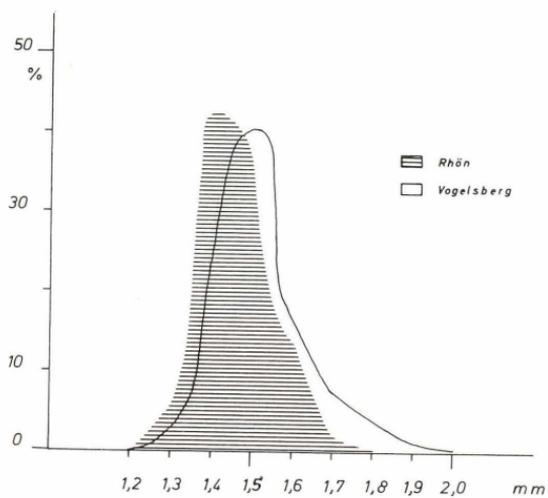


Abb. 8. Gehäusebreite.

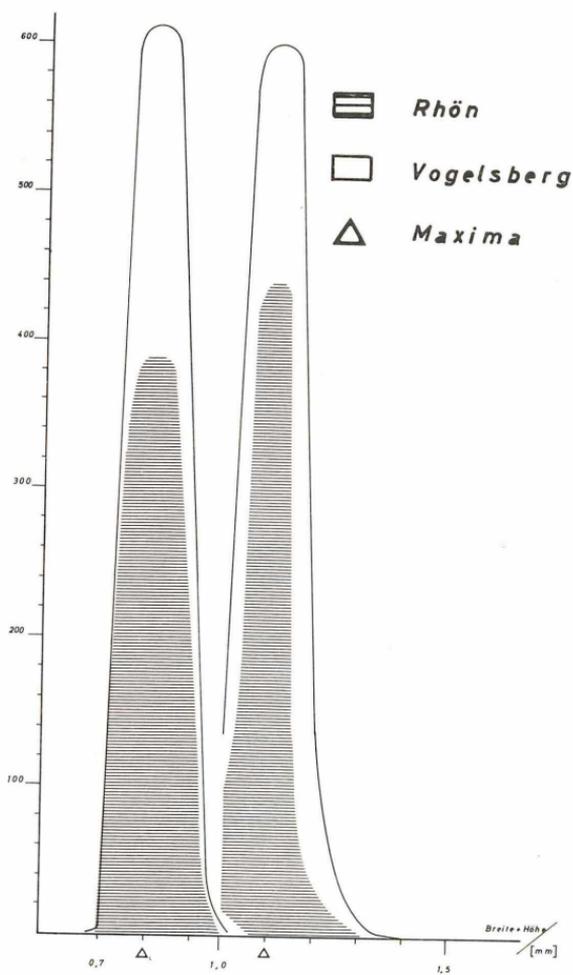


Abb. 9. Mündungshöhe und Mündungsbreite.

Wir begründen die Einziehung der Subspezies *c. montisavium* wie folgt:

1. Die Gegenüberstellung der Erstbeschreibungen liefert keine Unterschiede, die als typisch gelten könnten.

2. Die Verteilungskurven (Abb. 6-9: Gehäuseindex, -höhe, -breite; Mündungshöhe und -breite) bestätigen Punkt 1, da sie deckungsgleich bzw. annähernd deckungsgleich sind.

3. Darüberhinaus zeigen die Kurven, daß sowohl die metrischen Angaben von FRAUENFELD als auch die von HAAS an den Schenkeln liegen. Im Vergleich mit den eigenen Messungen nähert sich die Angabe von FRAUENFELD für die

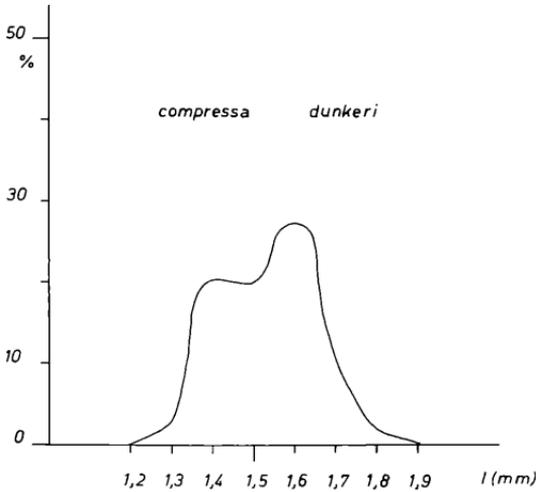


Abb. 10. Gesamtindexkurve: *B. compressa* und *B. dunkeri*.

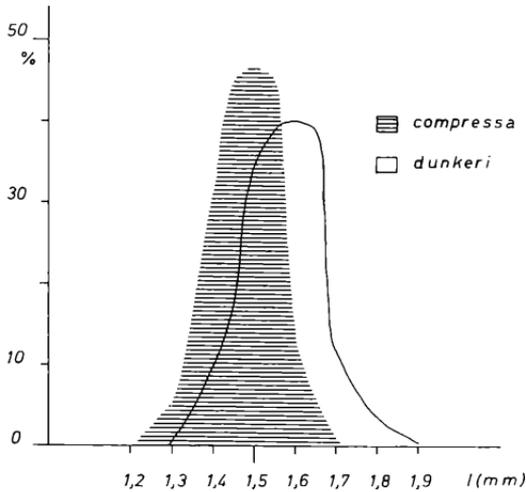


Abb. 11. Gehäuseindex: *B. compressa* und *B. dunkeri*.

Höhe und die von HAAS für die Breite dem Maximum. Hieraus resultieren die Unterschiede beider Beschreibungen.

4. Im Unterschied zu den Untersuchungen von HAAS sind die vorgelegten Ergebnisse statistisch abgesichert.

5. In der Variationsbreite (Abb. 1, 2, 4a-d) der *compressa* finden sowohl die zylindrische (HAAS) als auch die niedergedrückt kugelig eirunde Form (FRAUENFELD) ihren Platz. Die Variationsbreite der Gehäuse einzelner Populationen im Vogelsberg, die ausnahmslos mehr oder weniger stark parasitiert sind, ist erheblich.

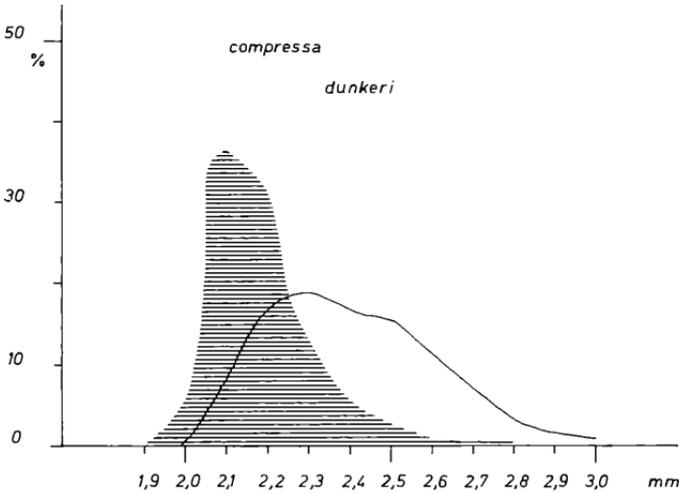


Abb. 12. Gehäusehöhe: *B. compressa* und *B. dunkeri*.

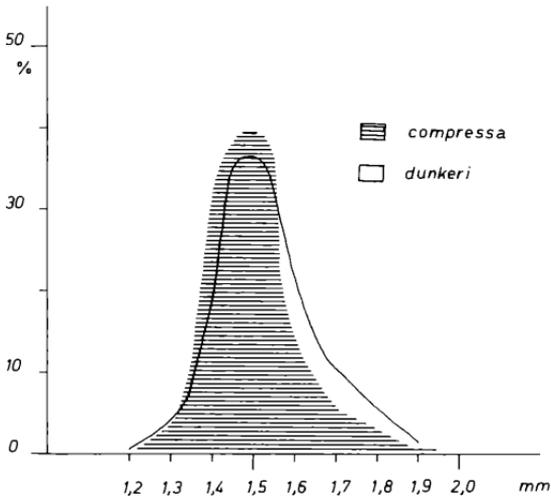


Abb. 13. Gehäusebreite: *B. compressa* und *B. dunkeri*.

3. Zur Frage der Artberechtigung von *B. compressa* im Vergleich zu *B. dunkeri*.

*Bythinella dunkeri* (FRAUENFELD 1856).

1856 *Paludinella dunkeri* FRAUENFELD, S.-B. Akad. Wiss. Wien, 22: 575-576, Taf. 5 [vgl. Abb. 3].

Typus-Material: Naturhistorisches Museum Wien, leg. A. SCHMIDT fide FRAUENFELD.

Locus typicus: Elberfeld [Westfalen].

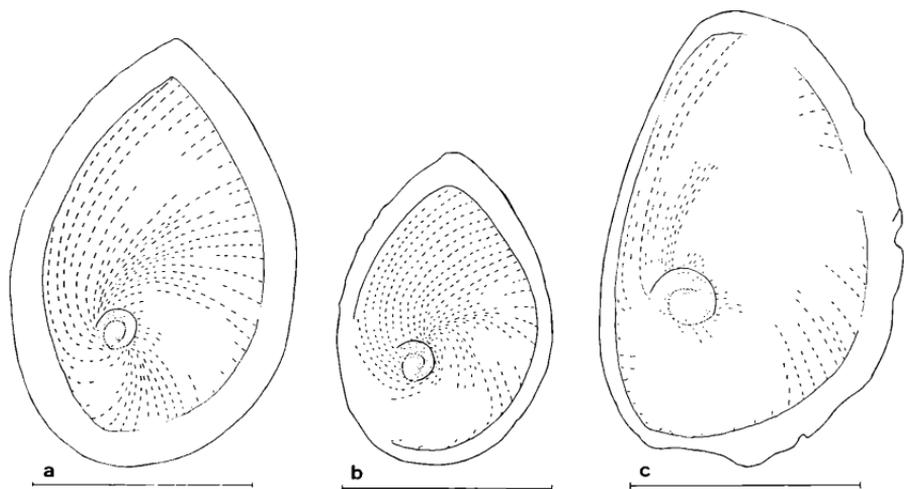


Abb. 14. Operculum: a) *B. c. montisavium* (Vogelsberg), b) *B. compressa* (Rhön), c) *B. dunkeri* (Dünsberg). — Maßstab = 0.5 mm.

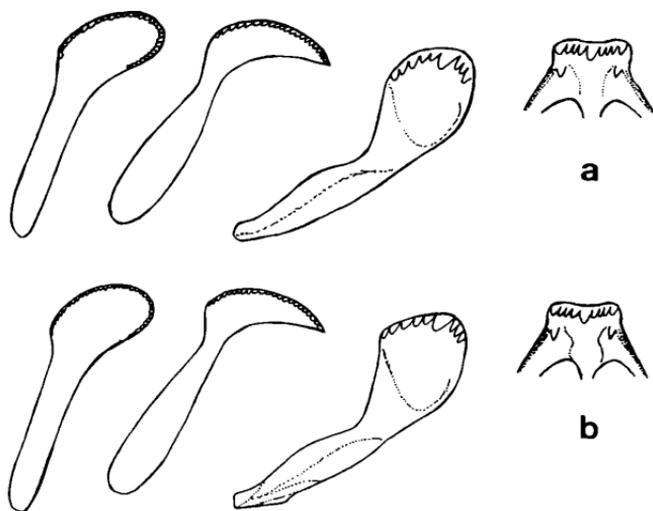


Abb. 15. Radula: a) *B. c. montisavium*, b) *B. dunkeri* (Dünsberg).  
Von links nach rechts: Mä - Mi - L - R.

## Morphologischer Befund.

Radula: Die Abbildungen 15a, b und die Tabelle zeigen die Identität der Radula von *compressa* und *dunckeri* in der Dentikelausbildung und den Maßen. Die Abbildung bei SIMROTH (1891) kann für den Vergleich nicht herangezogen werden.

Radulavergleich	<i>dunckeri</i> nach BREGENZER (Dünsbergmaterial)	<i>compressa</i> Vogelsberg- und Rhön- material
Länge	0.79 mm (0.68-0.85 mm)	0.68-0.88 mm
Breite	0.0872 mm (0.050-0.095) mm	0.050-0.075 mm
Zahl der Querreihen	nach SIMROTH 85-86 (ca. 85)	ca. 85
Rhachiszahn (R)	$\frac{4 + 1 + 4}{1 + 1}$ $\left(\frac{4 + 1 + 4}{1 + 1}\right)$	$\frac{4 + 1 + 4}{1 + 1}$
Lateralzahn (L)	3 — 1 — 5 (3 — 1 — 5)	3 — 1 — 5
innerer Marginalzahn (Mi)	20 (ca. 20)	ca. 20
äußerer Marginalzahn (Mä)	über 20 (über 20)	über 20

Bei den eingangs erwähnten Radula-Abbildungen und Radulaformeln differieren die Angaben für die Basaldentikel (Kuspiden) des Rhachiszahnes

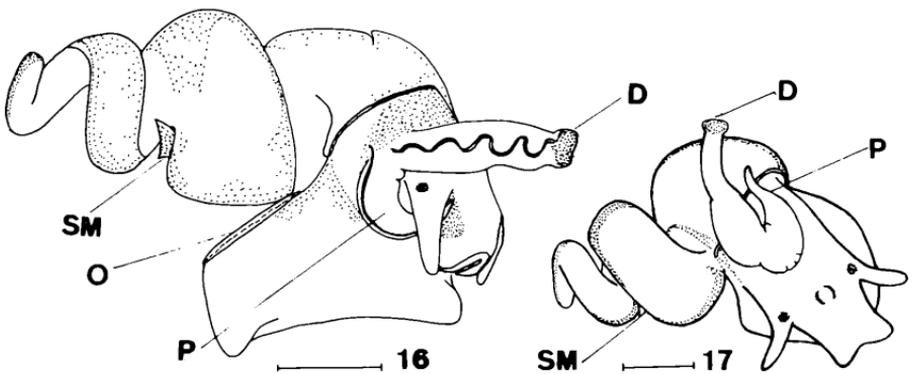


Abb. 16. *B. dunckeri* (Dünsberg), ♂ total.

Abb. 17. *B. c. montisavium*, ♂ total. D = Drüsenrute, P = Penis, O = Operculum, SM = Spindelmuskel. Maßstab = 0.5 mm.

(HADL 3+3, CANON 2+2, MERMOD 3+3, HAZAY 6+6, HADZISCE 2+2). Erwähnenswert erscheint die unterschiedliche Basaldentikelzahl der beiden Vertreter des Rassenkreises *austriaca* (HADL, CANON).

♂-Genitaltrakt: Die untersuchten Tiere wiesen, unabhängig von ihrer Herkunft, im Vergleich von Vogelsberg (*montisavium*: Abb. 18b), Rhön (*compressa*: Abb. 18a) und Dünsberg (*dunkeri*: Abb. 16) keine genitalmorphologischen Unterschiede auf, die als typisch bezeichnet werden können. Die Form des Penis und die der Drüsenrute ist, ebenso wie ihre Lage (in Ruhe, Abb. 17, und in Kopulationsstellung, Abb. 16) indentisch. In den Proportionen wurden geringfügige Unterschiede ermittelt, die jedoch innerhalb der Variationsbreite liegen:

	<i>montisavium</i>	<i>compressa</i>	<i>dunkeri</i>
Penis	1·00-1·25 mm	1·00-1·13 mm	0·85-1·00 mm
Drüsenrute	1·13-1·38 mm	1·25-1·38 mm	1·00-1·25 mm

Die ♂-Genitaltrakte der untersuchten Tiere sind wie folgt charakterisiert: das männliche Kopulationsorgan ist zweigeteilt und besteht aus einem Penis mit auf der rechten Seite verlaufendem Vas deferens und einer Drüsenrute, deren Drüse in drei Schlingen aufgewunden unter dem Nackenepithel liegt. Ihr Ausführungsgang verläuft spiralig zentral und mündet am terminalen Ende in eine Anschwellung. Der Penis ist terminal zugespitzt und pfriemförmig. Anhänge sind nicht vorhanden. Beide Organe gehen an der Basis kontinuierlich ineinander über.

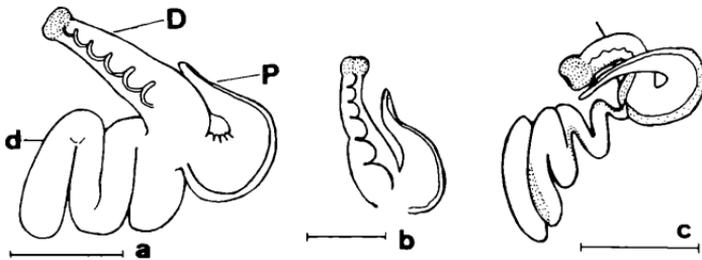


Abb. 18. ♂-Genitaltrakt: a) *B. compressa* (Rhön), b) *B. c. montisavium*, c) *B. dunkeri* (nach BREGENZER 1916). D = Drüsenrute, P = Penis, d = Drüse der Drüsenrute. Maßstab = 0·5 mm.

### Conchologischer Befund.

Operculum: In der Literatur liegen Abbildungen von *dunkeri* (BREGENZER 1916, SIMROTH 1891) vor, mit denen der Aufbau der untersuchten Opercula (Abb. 14a-c) übereinstimmt. Die Maße sind geringer als Breite und Höhe der Mündung. Sie schwanken zwischen 0·55-0·65 mm und 0·75-1·15 mm, der Nukleus liegt exzentrisch nahe dem linken Rand. Das Operculum ist paucispiral (ca. 2½ Windungen), meist farblos hyalin mit membranösem, zerlapptem Randstreifen. Auf der Außenseite weist es teilweise Auflagerungen auf.

Gehäuse: (im Vergleich mit den Erstbeschreibungen)

Merkmal	<i>compressa</i>	<i>dunkeri</i>
Habitus	niedergedrückt, kugelig eirund, oben flach abgestuft	abgestutzt, ziemlich gedrunken, anwachsstreifig
Umgänge	4-5, stark gewölbt, letzter sehr groß	4, erster sehr wenig vortretend, vierter groß, gewölbt
Naht	eingeschnürt, etwas eingesenkt	kaum eingesenkt
Mündung	sehr schief gestellt, birnförmig, nicht die Hälfte der Höhe erreichend [ca. $\frac{2}{5}$ ], am Außenrand unter dem Winkel etwas eingedrückt, Saum nicht vertieft, meist dunkel	eiförmig, kaum gewinkelt, rechter Rand scharf, meist verdunkelt
Spindelrand	kurz anliegend, nicht zurückgelegt	kaum anliegend, nach unten leicht umgebogen
Nabel	mittelmäßig weit, tief	mittelmäßig
Farbe	glasig braungrün	nicht sehr durchsichtig, olivengrün
Deckel	spiralig, glasig	—
Höhe	2.0 mm	2.4 mm
Breite	1.6 mm	1.6 mm
eigene Mess. (Max.):		
Höhe	2.1 mm	2.3 mm
Breite	1.5 mm	1.5 mm
Gehäuseindex 1.5		1.6

Aus dem Beschreibungstext ergeben sich keine deutlichen Unterschiede. Eigene vergleichende Messungen von jeweils 2000 Gehäusen (Abb. 10-13) zeigen Übereinstimmung in der Gehäusebreite; die Höhen nähern sich den Maßen der Erstbeschreibungen an, zeigen aber deutliche Unterschiede, die sich in der Gesamtindexkurve in einem zweiten, im Entstehen begriffenen Maximum für *compressa* andeuten (der STUDENT-Test weist dieses als signifikant [ $t = 22.9$ ] aus).

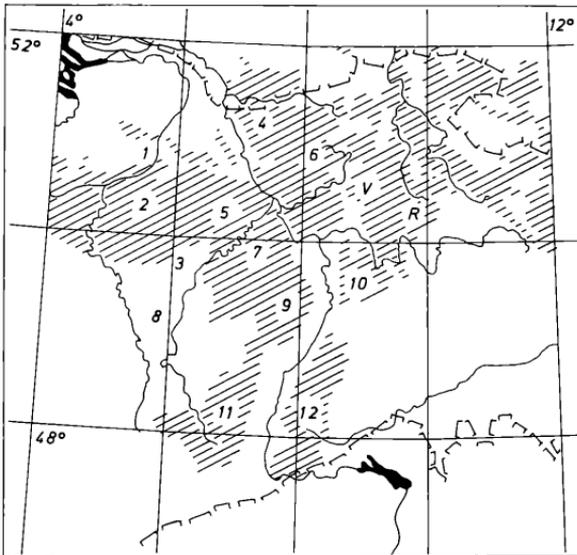
Insgesamt gesehen müssen wir diese Abweichung noch in den Rassenkreis (RENSCH 1929) von *dunkeri* stellen, da keine weiteren typischen Unterschiede hinzutreten. Das stimmt mit den Beobachtungen von GEYER (1907) aus dem Schwarzwald überein, die lange Zeit als *compressa*-Nachweis im *dunkeri*-Areal galten. Heute rangieren diese Formen infrasubspezifisch innerhalb der *dunkeri*-Populationen des Schwarzwaldes (BOETERS 1968). Aber auch wenn man ihn stark betont, reicht der conchologische Befund allein nicht aus, *compressa* als selbständige Art weiter aufrecht zu erhalten, zumal die anderen Merkmale die sehr engen verwandtschaftlichen Beziehungen zu *dunkeri* dokumentieren. Analog zur heutigen Auffassung der infrasubspezifischen Formen von GEYER aus dem Schwarzwald ordnen wir *compressa* dem Rassenkreis von *dunkeri* zu. Die typische Gehäusebildung läßt die Einordnung als Subspezies dieses Rassenkreises gerechtfertigt erscheinen.

## Verbreitungsgeschichtlicher und geographischer Befund.

Die Rekonstruktion der Verbreitungsgeschichte der Gattung *Bythinella*, soweit sie durch fossile Nachweise belegt ist (z. B. durch BRÖMME 1885 in den Mosbacher Sanden bei Wiesbaden aus dem ersten Interglazial nachgewiesen) oder



Karte 1: Die Verteilung der *Bythinella*-Populationen im Vogelsberg (mit Taufstein, 773 m NN), Rhön (mit Wasserkuppe, 950 m NN) und am Dünsberg (500 m NN) bei Gießen (schraffiert). Die Verbindung zum *dunkeri*-Areal ergibt sich über den Dünsberg, zwischen Vogelsberg und Rhön über den Fund im Breitenbach.  
Von links nach rechts: Dünsberg—Vogelsberg—Rhön.



Karte 2: Das Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *B. d. dunkeri*. — Schraffiert = Buntsandstein und ältere Formationen, weiß = Muschelkalk und jüngere Formationen, □ = äußerste Grenze der nordischen und alpinen Vereisung. Die Fundorte sind, der naturräumlichen Gliederung Deutschlands folgend, zusammengefaßt: 1) Niederlande, 2) Belgien, 3) Luxemburg, 4) Bergisch-Sauerländisches Gebirge (Süderbergland), 5) Eifel, 6) Westerwald, 7) Hunsrück, 8) Saar-Nahe-Bergland, 9) Haardtgebirge (einschließlich Pfälzerwald), 10) Odenwald, 11) Vogesen, 12) Schwarzwald, V) Vogelsberg, R) Rhön.  
— (Abdruck mit freundlicher Genehmigung des WESTERMANN-Verlages, Braunschweig.)

durch analoge Faunenzusammensetzung aus den Nachbargebieten für Mittel- und Westdeutschland (THIENEMANN 1950) wahrscheinlich wird, deutet auf eine Stammart hin. Diese muß als im Periglazialbereich (Auslöschungszone) allgemein vorhanden oder doch zumindest als verbreitet angesehen werden. Im ersten Interglazial war sie noch mit typischen Seenformen der rezenten Molluskenfauna vergesellschaftet (EHRMANN 1914). Dieser Befund wird durch die heutigen Nachweise von Bythinellen in Seen (HADL 1967: 167; HADZISCE 1958: 1-6; MAHLER & SPERLING 1955: 3-17 u. a.) gestützt.

Im Postglazial setzte dann die Disjunktion dieser Stammart (BREHM 1943, R. HESSE 1924) ein. Man kann eine aktiv zustande gekommene Disjunktion annehmen und eine Verschleppung ausschließen. Die Süßwassermollusken sind als pleomorphe Tiergruppe bekannt, wobei wir hier von geographischer Speziation (allopatrisch) sprechen (RADOMAN 1965a, MAYR 1967).

Für *Bythinella compressa* ergibt sich aus den Verbreitungskarten (Karte 1, 2) die frühere Verbindung zum *dunkeri*-Areal über den Dünsberg (s. auch parasitophyletischer Befund). Die Isolierung von der Stammart (R. HESSE 1924) muß erst spät erfolgt sein, wobei die Auswirkungen der Kreuzungsverhinderung (RADOMAN 1965a) von uns bislang nicht geprüft werden konnten. Bezüglich des Rassenkreises *B. dunkeri* sehen wir die JORDAN'sche Regel als bestätigt an. Unter Berücksichtigung des kartierten, rezenten Vorkommens (Karte 1, 2) scheint hier, vom Rheingebiet über den Dünsberg, Vogelsberg und die Rhön, eine frühere Verbindung zum Areal der heutigen *austriaca* hervorzutreten. Da die Frage nach der reproduktiven Isolation von uns nicht geklärt werden konnte, ist eine abschließende Aussage über den Fortschritt des Speziationsvorganges nicht möglich.

### Der ökologische Befund.

Da die in der Literatur hierzu vorliegenden Daten spärlich sind, läßt sich ein Vergleich mit den eigenen Untersuchungen nur bedingt durchführen. Aus den wenigen Temperaturangaben zeichnet sich für *dunkeri* ein höher temperierter Praeferenzbereich ab: BORNHAUSEN (1913) gibt Temperaturen zwischen 2·3 und 18·6 °C an (eine Amplitude von 0·8-12·0 °C), BREGENZER (1916) erwähnt Messungen, die zumeist um 10 °C liegen (8 °C hält er für die Vorzugstemperatur) und STEINMANN (1907) bezeichnet Quellen, Quellbäche etc. mit konstanter Temperatur zwischen 7 und 8 °C als Wohngewässer. Die eigenen Untersuchungen im Vogelsberg haben Quell-Temperaturen mit sehr geringen Jahresamplituden zwischen 6 und 8 °C ergeben. In diesem Bereich lagen die meisten *Bythinella*-Funde im Gebiet, während in den höheren Temperaturbereichen bis zu 12 °C ein sehr starkes Abnehmen der Funde zu verzeichnen war, noch weiter darüber wurden keine Funde registriert.

### Der coenologische Befund.

Die Untersuchungen im Hinblick auf die Faunenzusammensetzung im Quellbereich haben für *compressa* in der Rhön und im Vogelsberg die gleichen Vergesellschaftungen, wie sie in der Literatur für *dunkeri* (z. B. HÄSSLEIN 1961) und andere Bythinellen erwähnt werden, gezeigt. Dieses Ergebnis war zu erwarten, da die Faunenelemente dieses Biotopes gleicher Herkunft sind. Das geht auch aus

Tabelle 1. Die *Bythinella*-Coenose.

Mollusken-Gesellschaft	Charakterart	Begleitarten	Begleitfauna	Ablösesellschaft	Charakteristik des Biotopes
<i>Bythinella</i> -Coenosis*)	<i>Bythinella</i> eukonstant und dominant, Leitform (fide STEINECKE, TISCHLER) coenobiont und krenophil (nicht krenobiont) Eigenschaften: stenoök (fide R. HESSE) stenovalent (fide ZIMMER) euryon im Hinblick auf die Gesamthärte stenothem (offensichtlich ist diese Eigenschaft für die Verbreitung ausschlaggebend)	akzessorisch <i>Pisidium</i> (meist <i>personatum</i> ), Verbandscharakterart (HÄSLEIN) akzidentiell <i>Galba truncatula</i> <i>Carychium minimum</i> <i>Carychium tridentatum</i> <i>Euconulus fulvus</i> (als Nachbarn oder Besucher zu bezeichnen)	die typisch rheophilen Elemente der Torrentikofauna im Vogelsberg z. B. Ostracoda, Hydracarina, Tricladida, Larvalstadien verschiedener limnischer Insekten, Coleoptera, etc., <i>Gammarus</i> , <i>Niphargus</i>	Anzeigerarten der Ablösesellschaft sind: <i>Ancylus fluviatilis</i> <i>Radix peregra</i> im Vogelsberg wurde <i>Bythinella</i> nie mit den o. gen. Arten vergesellschaftet angetroffen. <i>Bythinella</i> im Bereich der Ablösesellschaft sind verbreitet.	Bereich des Krenals/Quelle und des Epirithrals, teilweise den subterranean Raum einbeziehend. Helo- und Limnokrenen (Sumpf- u. Tümpelquellen) vorzugsweise in den Waldgebieten höherer Lagen; in der Regel in den kalkarmen Formationen des Urgesteins, jedoch auf solche des Kalkes übergreifend. — Niedrige Wassertemperaturen mit geringen Tages- u. Jahresamplituden; sehr konstante Wasserführung und ± ausgeglichener Wasserchemismus im Jahresverlauf. Geringe Insolation und arme Flora (z. B. <i>Nasturtium</i> , <i>Fontinalis</i> , <i>Mnium</i> , Algen) Nahrung: Diatomeen, Detritus

\*) Zur Typisierung von Fließgewässer-Coenosen werden nach ILLIES (1955) Besiedlergruppen benutzt „... deren ökologische Valenz einerseits eng genug ist, um unterschiedliche Regionen eines Flußlaufes erkennen zu können, und die andererseits weit genug ist, um geringfügige Standortschwankungen zu überbrücken und längere Flußstrecken in gleichförmiger Weise zu besiedeln ...“.

der Verbreitungsgeschichte hervor. Der coenologische Aspekt (Tabelle 1 und Abb. 19) zeigt vom Biotop her die engen verwandtschaftlichen Beziehungen von *compressa* und *dunkeri* sowie der Bythinellen insgesamt; erwartungsgemäß läßt sich hieraus kein Unterschied ableiten.

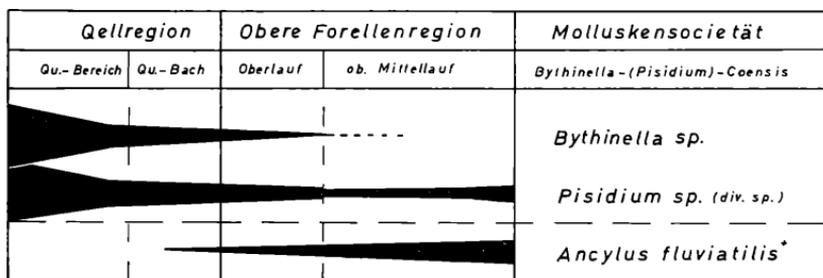


Abb. 19. Die Verteilung von *Bythinella* (in Anlehnung an DITTMAR). Index der Ablösegesellschaft.

### Der parasito-phyletische Befund.

Nach REMANE (1967) können Ergebnisse parasitologischer Untersuchungen für die Klärung naher Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden. Von Prosobranchiern ist bekannt, daß sie häufig von den Larvalstadien parasitischer Trematoden und Nematoden befallen sind. Das trifft, wie sich gezeigt hat, auch für *Bythinella*-Arten zu. Die ersten Mitteilungen über Parasiten einer *Bythinella* wurden von BREGENZER (1916) für *dunkeri* aus dem Siebengebirge gemacht. Inzwischen sind Untersuchungen über die Parasitierung der *Bythinella* des Dünsberges bei Gießen und des Vogelsberges zum Abschluß gelangt (BRENDOW 1970, SCHWARZ 1970). Stets handelte es sich um Cercarien-Befall. Diese Trematodenlarven gehören sieben verschiedenen Arten an, deren Entwicklungszyklen weitgehend aufgeklärt werden konnten, wobei Kleinsäuger und Vögel als Endwirte ermittelt wurden.

Für die hier interessierende Fragestellung erweisen sich diese parasitologischen Untersuchungsergebnisse als für die Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *dunkeri* und *compressa* nützlich. Die folgende Tabelle zeigt eine Übersicht der nachgewiesenen Cercarien:

### Der Cercarien-Befall verschiedener *Bythinella*-Populationen.

Cercarienart	<i>compressa</i> Vogelsberg	<i>dunkeri</i> Dünsberg	<i>dunkeri</i> Siebengebirge
<i>C. elegans</i>	+	—	+
<i>C. bipunktarmata</i>	—	+	+
<i>C. virgula</i>	+	+	+
<i>C. elastica</i>	+	+	+
<i>C. repens</i>	+	+	+
<i>C. von Nephrotrema truncatum</i>	+	—	—
<i>C. von Microphalus gracilis</i>	+	—	—

Drei der Cercarien-Arten sind allen genannten Gebieten gemeinsam, während Vogelsberg- und Siebengebirge-Populationen 4 gleiche Arten haben; hiervon konnte eine am Dünsberg nicht nachgewiesen werden. Das Arteninventar der Dünsberg- und Siebengebirge-Populationen deutet mit 4 auf eine enge Beziehung beider Gebiete hin. Diese ist um so wahrscheinlicher, als am Dünsberg und im Vogelsberg nur 3 gleiche Arten nachgewiesen werden konnten.

SCHWARZ (1970)<sup>3)</sup> hält eine Verschleppung der Infektion durch die ermittelten Endwirte, mit Ausnahme von *Cercaria virgula*, für unwahrscheinlich, ebenso eine solche durch den zweiten Zwischenwirt (Gammariden, limnische Insektenlarven, Amphibienlarven). Andererseits ist die hohe Wirtsspezifität der Trematoden bezüglich des ersten Zwischenwirtes (hier: *Bythinella*) bekannt.

Das hieraus resultierende Bild stimmt mit den von uns entwickelten Vorstellungen zur Verbreitungsgeschichte überein: aus einem ursprünglich relativ einheitlichen Verbreitungsgebiet entstehen im Postglazial getrennte Areale. Das Vogelsberg-Rhön-Gebiet stand mit dem Komplex des Rheinischen Schiefergebirges (über den Dünsberg) in Verbindung. Zuerst ging dann die Verbindung zwischen Vogelsberg-Rhön einerseits und Dünsberg-Rheinisches Schiefergebirge andererseits verloren. Als nächster Schritt folgte die Isolierung der Populationen von Vogelsberg und Rhön, deren Verbindung noch bruchstückhaft im Zwischengebiet nachgewiesen werden konnte. Das Dünsberg-Vorkommen seinerseits verlor die enge Verbindung zum *dunkeri*-Gebiet beiderseits des Rheins. Der parasitologische Befund deutet diese spätere Trennung gegenüber der Abtrennung des Vogelsberg-Rhön-Gebietes an. Gleichzeitig dokumentiert die isolierte Dünsberg-Population eine frühere Verbindung des heutigen *compressa*-Areal mit dem der *dunkeri*.

Begründung der Zuordnung von *B. compressa* zum Rassenkreis der *B. dunkeri*.

Die Untersuchungen zur systematischen Stellung von *B. compressa* haben ergeben, daß diese zum Rassenkreis von *B. dunkeri* gehört und gegenwärtig höchstens als *species in statu nascendi* anzusprechen ist, der nur ein subspezifischer Status eingeräumt werden kann. Für die Systematik gilt *Bythinella dunkeri dunkeri* (FRAUENFELD, 1856) somit als Nominat-Unterart, *compressa* als Subspezies *B. dunkeri compressa* (FRAUENFELD, 1856). Dies leite ich aus den Untersuchungsergebnissen ab und begründe es wie folgt:

1. *B. dunkeri* und *compressa* stimmen in den Merkmalen des Weichkörpers, der Radula und des Operculums überein.

2. Die Differenz in der Ausbildung des Gehäuses ist zwar typisch, trotzdem muß *compressa* zum Rassenkreis *dunkeri* gezählt werden, da die Gestalt des Gehäuses für sich allein kein ausschlaggebendes Artkriterium ist.

3. Der verbreitungsgeschichtliche Aspekt hat die relativ späte Disjunktion der Verbreitungsareale aufgezeigt. Der seitdem vergangene Zeitraum war zu kurz, um die Ausbildung eigenständiger Merkmale im Range einer Art zu induzieren.

---

<sup>3)</sup> in der Arbeit von SCHWARZ (1970) werden die *Bythinella*-Vorkommen Dünsberg (*dunkeri*) und Vogelsberg (*compressa*) verwechselt.

4. Der parasito-phyletische Befund bestätigt den verbreitungsgeschichtlichen Eindruck und dokumentiert mit die nahen Verwandtschaftsverhältnisse. Die ökologischen und coenologischen Ergebnisse sind ebenfalls in diesem Sinne zu interpretieren.

#### 4. Zusammenfassung.

1. Die Untersuchungen zur Systematik von *Bythinella compressa montisavium* HAAS 1914 belegen die Identität mit *Bythinella compressa* (FRAUENFELD 1856). Weder der genitalmorphologische noch der anatomische oder conchologische Befund rechtfertigen die Aufstellung der Subspezies *montisavium* durch HAAS.

2. Der Vergleich von *Bythinella compressa* und *Bythinella dunkeri* (FRAUENFELD 1856) bestätigt die schon von EHRMANN (1933: 197) geäußerte Vermutung, daß *compressa* nur eine Rasse am Rande des *dunkeri*-Arealis ist. Beide stimmen im Bau des Genitaltraktes, der Radula und des Operculum überein. Die enge Verwandtschaft wird zusätzlich durch den parasito-phyletischen, coenologischen und ökologischen Befund bestätigt. Letzterer ergibt für *compressa* geringe Unterschiede bezüglich der Vorzugstemperatur und räumt ihr, zusammen mit dem conchologischen Ergebnis, eine gewisse Eigenständigkeit ein. Neben *Bythinella dunkeri dunkeri* (FRAUENFELD, 1856) gehört damit *B. dunkeri compressa* (FRAUENFELD, 1856) als weitere Unterart diesem Rassenkreis an.

Die vorliegende Arbeit wurde teilweise im „Künanz-Haus“, der Außenstation des Institutes im Vogelsberg angefertigt. Für Anregungen und Diskussion bin ich Herrn Dr. HANS D. BOETERS, München, Herrn Prof. Dr. HEINZ SCHERF, Gießen und besonders Herrn Dr. ADOLF ZILCH, Frankfurt zu Dank verbunden.

#### Schriften.

- ALTENA, C. O. VAN REGTEREN (1934): Note sur une récolte de mollusques aux environs de Font-Romeu. — J. de Conch. Paris, 78: 262-269.
- — — (1936): Remarks on the generic position of *Hydrobia steinii* v. MARTENS. — Basteria, 1: 64-73.
- BERRY, E. G. (1943): The Amnicolidae of Michigan: Distribution, Ecology and Taxonomy. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 57: 1-68.
- BOETERS, H. D. (1968): Die Hydrobiidae Badens, der Schweiz und der benachbarten französischen Départements. (Mollusca, Prosobranchia). — Mitt. bad. Landesver. Naturk., (N. F.) 9: 755-778.
- — — (1969): (Buchbesprechung) THOMPSON, F. G. The aquatic snails of the family Hydrobiidae of peninsular Florida . . . — Mitt. dtsch. malak. Ges., 2 (15): 141-142.
- BORNHAUSER, K. (1913): Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels. — Int. Rev. Hydrobiol., 5: 1-90.
- BREGENZER, A. (1916): Anatomie und Histologie von *Bythinella dunkeri*. — Zool. Jb. (Anat.), 39: 237-290.
- BREHM, V. (1943): Das Disjunktionsproblem und die Süßwasserfauna. — Arch. Hydrobiol., 40: 589-614.

- BRENDOW, V. (1970): Ein Beitrag zur Trematodenfauna der Soricidae im Raume Gießen sowie im Naturpark Hoher Vogelsberg. Teil I. — Z. Parasitenk., 33: 282-313.
- BRÖMME, CHR. (1885): Die Conchylien-Fauna des Mosbacher Diluvialsandes. — Jb. nassau. Ver. Naturk., 38: 72-80. Wiesbaden.
- CANON, H. (1937): Der Rassenkreis der *Bythinella austriaca* im Iglauer Bergland. — Arch. Moll., 69: 231-243.
- CLESSIN, S. (1878): Beiträge zur Molluskenfauna Deutschlands. II. Zur Anatomie von *Bythinella Schmidtii* CHARP. — Malak. Bl. 25: 149-153.
- DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandbach. — Arch. Hydrobiol., 50: 350-552.
- EHRMANN, P. (1914): Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Tierwelt Deutschlands. 213 S., 30 Abb., 1 Taf., Leipzig.
- — — (1933): Mollusca. Die Tierwelt Mitteleuropas II (1), 264 S., Leipzig [Nachdruck 1956].
- FRAUENFELD, G. VON (1856): Über die Paludinen aus der Gruppe *Paludina viridis* POIR. — S.-B. Akad. Wiss. Wien, 22: 569-578.
- GEYER, D. (1907): Beiträge zur Molluskenfauna Schwabens. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 63: 418-434.
- HAAS, F. (1914): *Bythinella compressa montis-avium*, eine neue Quellschnecke aus dem Vogelsberg. — Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges., 46: 38-39.
- HADL, G. (1967): *Bythinella austriaca* als Bewohnerin eines Voralpensees (Prosobranchia, Hydrobiidae). — Arch. Moll., 96: 167-168.
- HADŽIŠČE, S. (1958): II. Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden des Prespasees. — Rec. Trav. Stat. Hydrobiol. Ohrid, 6: 1-6.
- HÄSSLEIN, L. (1961): 9. Die Molluskenfauna des Siebengebirges und seiner Umgebung. — In: Siebengebirge und Rodderberg. Beiträge zur Biologie eines rheinischen Naturschutzgebietes hrsg. von F. PAX. — Decheniana, (Beih.) 9: 23-26.
- HAZAY, J. (1885): Die Molluskenfauna der Hohen Tatra und über einige Vorkommnisse der nördlichen Karpathen. — Jb. dtsh. malak. Ges., 12: 20-45.
- HESSE, R. (1924): Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. 613 S., 135 Abb., Jena.
- ILLIES, J. (1955): Der biologische Aspekt der limnologischen Fließwassertypisierung. — Arch. Hydrobiol., Suppl. 22: 337-346.
- JUNGBLUTH, J. H. (1971): Untersuchungen an *Bythinella compressa* (FRAUENFELD) und *Bythinella dunkeri* (FRAUENFELD). (Mollusca: Prosobranchia). — Dissertation Gießen.
- KRULL, W. (1935): Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jb. (Anat.), 60: 399-464.
- LUDWIG, R. (1850): Nachtrag zu W. C. SPEYER's Systematisches Verzeichnis der in der Provinz Hanau und nächster Umgebung vorkommenden Land- und Süßwasser-Conchylien. — Jber. wetterau. Ges. ges. Naturk., 1850: 74-77. Hanau.
- MAHLER, F. & SPERLING, P. (1955): Ein Beitrag zur Molluskenfauna der drei Lunzer Seen und deren Umgebung. — Mitt. naturw. Arbeitsgem. Salzburg (Zool. Arbeitsgruppe), 5/6: 3-17.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. 617 S., 65 Abb., 42 Tab., Hamburg.
- MERMOD, G. (1930): Gastropodes. In: Catalogue des invertébrés de la Suisse, 18: 534-537.
- MOQUIN-TANDON, C. H. B. A. (1855): Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, 2: 515-526, Pl. 39 Fig. 11-17, Paris.

- PIERSANTI, C. (1937): Le *Bythinella* della Venezia Tridentina e il loro apparato masticatore. — Mem. Mus. Stor. nat. Ven. Trid., 4: 1-18.
- RADOMAN, P. (1965a): Speciation der Gattung *Horatia* im Flußtal der Cetina. — Arch. Moll., 94: 139-146.
- — — (1965b): Das Genus *Sadleriana*. — Bull. Mus. Hist. nat., (B) 20: 121-126.
- — — (1969): On the taxonomy and biogeography of Hydrobiidae. — Malacologia, 9 (1): 173-177.
- REMANE, A. (1969): Phylogenetische Methoden außerhalb der morphologischen Verwandtschaftsforschung (Parasitologie, Biochemie). — Zool. Anz., 179: 80-98.
- RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. 206 S., 27 Abb., Berlin.
- SCHWARZ, J. (1970): Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklung der Trematodenlarven aus *Bythinella compressa* und *Bythinella dunckeri*. — Diss. Gießen
- SIMROTH, A. (1891): Einige Bemerkungen über *Bythinella dunckeri* FRAUENFELD. — Malak. Bl., (N. F.) 11: 107-108, Taf. 1 Fig. 1-4.
- STEINMANN, P. (1907): Die Tierwelt der Gebirgsbäche, eine faunistisch-biologische Studie. — Ann. Biol. Lacustre, 2: 30-162.
- THIENEMANN, A. (1950): Die Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. — Binnengewässer, 18: 1-809.
- THOMPSON, F. G. (1968): The aquatic snails of the family Hydrobiidae of peninsular Florida. 268 S., 69 Fig., Univ. Press Florida Gainesville.
- TROSCHEL, F. H. (1856): Das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. 2 Bde. Berlin.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: [101](#)

Autor(en)/Author(s): Jungbluth Jürgen Hans

Artikel/Article: [Die systematische Stellung von \*Bythinella compressa montisavium\* Haas und \*Bythinella compressa\* \(Frauenfeld\) \(Mollusca: Prosobranchia: Hydrobiidae\).1\)\\* 2\) 215-235](#)