

Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIX.

Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien.

Von

HARTMUT NORDSIECK,
Villingen-Schwenningen.

Mit 3 Abbildungen.

Summary Part XIX of this paper-series is the first part of a basic outline of the system of Clausiliidae. In the first chapter the taxonomic value of characters is discussed, and an arrangement of all used characters of the shell and the genital apparatus is given. This arrangement is completed by a detailed description of some characters of higher value, several of which have not or not sufficiently been used until now. In the second chapter a subdivision of the family into subfamilies is proposed as follows: the non-European subfamilies *Phaedusinae*, *Garnieriinae* and *Neniinae*, and the European subfamilies *Serrulinae*, *Laminiferinae*, *Alopiinae*, *Mentissoideinae*, *Clausiliinae* and *Baleinae*. Each subfamily is characterized by a shell and genital diagnosis and its geographic distribution. Important new results are: 1) The apostrophic Clausiliids do not form a monophyletic group and are therefore represented as three subfamilies: the Asiatic *Garnieriinae*, the American *Neniinae* and the European *Laminiferinae*; 2) the European *Serrulinae*-group can be separated from the Asiatic *Phaedusinae* as an independent subfamily on account of some important differences in the shell and genital morphology.

Meine taxonomische Arbeit der letzten Jahre hatte das Ziel, ein umfassendes System der europäischen¹⁾ Clausilien zu erarbeiten, das den Abschluß der seit 1963 erscheinenden Arbeitenserie *Zur Anatomie und Systematik der Clausilien* bilden sollte. Es zeigte sich bald, daß der Veröffentlichung dieses Systems eine Zusammenstellung und Diskussion der benutzten taxonomischen Merkmale und eine ausführliche Darstellung und Begründung der Unterfamilien-Gliederung der Clausilien vorangehen sollte, um ein Verständnis des Systems zu ermöglichen und eine Basis für weitere taxonomische Arbeiten zu schaffen.

¹⁾ Europäisch bezieht sich hier nicht auf Europa allein, sondern auf die tiergeographische Region W-Paläarktis, also Europa, Teile Vorderasiens, Nordafrika und die makaronesischen Inseln.

I. Taxonomische Merkmale²⁾

Taxonomische Merkmale sind Merkmale, in denen sich Taxa voneinander unterscheiden. Sie können bei Clausilien wie bei allen Lebewesen mit allen Methoden erfaßt werden, die der biologischen Wissenschaft zur Verfügung stehen. So gibt es bei Clausilien morphologische, physiologische, biochemische, ethologische, ökologische und geographische Merkmale. Meine 15-jährige taxonomische Arbeit, die ich neben dem Beruf und ohne finanzielle Unterstützung durchführte, mußte sich weitgehend auf morphologische und ökologisch-geographische Merkmale beschränken. Die morphologische Arbeit wiederum betraf vor allem Gehäuse und Genitalsystem. Diese Merkmale untersuchte ich so gründlich wie möglich bei allen zur Verfügung stehenden europäischen und einer großen Zahl von außereuropäischen Clausilien. Mehrfach wurden auch Merkmale anderer Art geprüft. Sie erwiesen sich jedoch entweder als taxonomisch unergiebig oder sind noch nicht genügend erforscht.

Als zu unergiebig erschienen mir z. B. anatomische Merkmale außerhalb des Genitalsystems, deren taxonomischer Wert gering oder vorläufig nicht erkennbar ist. Zu den ersteren gehören Merkmale der Radula, besonders die Radulotypen, die bisher (WIEGMANN 1893, A. J. WAGNER 1913, LIKHAREV 1962, LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL 1966, 1973a) beschrieben wurden. WIEGMANN und LIKHAREV (1962: 26-27, Abb. 16) zeigten, daß bei den europäischen Arten zwei Ausbildungsformen der Radula vorkommen. Es gibt Arten mit dreispitzigem Mittelzahn und zweispitzigen Seitenzähnen und solche mit einspitzigem Mittelzahn und ein- bis zweispitzigen Seitenzähnen. Der zweite Typ tritt in vielen nicht näher verwandten Gruppen auf; es gibt mehrere Gattungen, in denen beide Radulotypen vorkommen (*Macedonica*, *Cochlodina*, *Siciliaria* bei Alopiinae, *Acrotoma* bei Mentissoideinae, *Mucronaria* bei Baleinae). Außerdem besteht offenbar ein Zusammenhang zwischen Radulotyp und Biotop, da der zweite Typ nur bei Felsenclausilien vorkommt. Es dürfte sich also um ein adaptives Merkmal handeln, dessen taxonomischer Wert gering ist. Bei den außereuropäischen Clausilien ist ein Zusammenhang zwischen Radulotyp und Biotop mangels ökologischer Kenntnisse noch nicht zu erkennen. Bei den Phaesusinae findet sich nur der erste Radulotyp (LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL 1973a). Bei den Neniinae zeigt die Radula nach Angaben von LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL (1966) brauchbare taxonomische Merkmale. Die Autoren fanden bei der *Peruunia*-Gruppe der Neniinae (1966) und einer asiatischen *Tropidauchenia*-Art (1973a) einen Radulotyp, der im Gegensatz zu dem der übrigen Clausilien durch halbmondförmige Zahnspitzen gekennzeichnet ist, und schlossen daraus (1973b) auf hohen taxonomischen Wert dieses Merkmals. Dieser Beurteilung kann man jedoch

²⁾ Der Begriff Merkmal wird in taxonomischen Publikationen in zwei verschiedenen Bedeutungen gebraucht. Um Verwirrung zu vermeiden, wird er in der vorliegenden Arbeit für die Eigenschaften verwendet, mit deren Hilfe man Taxa unterscheiden kann, also z. B. Größe, Form und Färbung einer Struktur, Verbreitungsgebiet usw. Der Zustand, den diese Eigenschaften bei diesem oder jenem Taxon aufweisen, wird nicht als Merkmal, sondern als Merkmalsausbildung bezeichnet. So gibt es z. B. bei Clausilien das Merkmal Skulptur des Gehäuses, zu dem die Merkmalsausbildungen Gehäuse glatt bzw. gerippt gehören. Diese Definition des Merkmals entspricht der, die in der quantitativen Biologie, also z. B. in der numerischen Taxonomie oder der Biostatistik, üblich ist.

nicht folgen, wenn man die übrigen taxonomischen Merkmale beider Gruppen zum Vergleich heranzieht (s. unten).

Vielversprechend, aber noch nicht erschlossen sind histologische und ethologische Merkmale von Clausilien. Bei histologischen Untersuchungen des Genitalsystems, die ich 1964 im Zoologischen Institut der Universität Köln bei drei Clausilien-Arten [*Cochlodina laminata* (MONTAGU), *Macrogastra lineolata* (HELD) und *Balea biplicata* (MONTAGU)] durchführte, fand ich mehrere Merkmale, die möglicherweise hohen taxonomischen Wert haben. Bei Untersuchungen des Kopulationsverhaltens mehrerer Clausilien-Arten, die seit 1963 gemacht wurden, entdeckte ich ebenfalls Unterschiede, deren taxonomischer Wert geprüft werden sollte.

Bevor die für die Ausarbeitung des Systems benutzten taxonomischen Merkmale genannt werden, sind einige grundlegende Aussagen zur taxonomischen Methodik zu machen. Wenn Merkmale zur Charakterisierung von Taxa herangezogen werden, müssen sie vorher genau untersucht und auf ihren taxonomischen Wert hin geprüft werden. Diese als selbstverständlich erscheinende Voraussetzung wurde bisher häufig nicht erfüllt. Die meisten Fehler der bisherigen Clausilien-Systeme sind gerade auf unzureichende Untersuchung und falsche Beurteilung der benutzten Merkmale zurückzuführen. So war das taxonomisch bedeutsame Genitalsystem bisher mangelhaft bekannt, weil von den im folgenden genannten Merkmalen nur etwa die Hälfte genutzt wurden. Die genannten Gehäuse-Merkmale wurden zwar abgesehen von Ausnahmen herangezogen, aber vielfach falsch bewertet. Dies gilt besonders für homoiologe³⁾ und regressive Merkmalsausbildungen, die zu hoch bewertet wurden. Für das vorliegende System wurde das gesamte verfügbare Merkmalspektrum herangezogen und jedes benutzte Merkmal genau untersucht. Ausgangspunkt der taxonomischen Arbeit waren die Merkmale, die die Unterscheidung natürlicher Arten⁴⁾ ermöglichten. Mit ihrer Hilfe wurden Arten zu Gruppen (Gattungen) und diese wieder zu Gruppen (Unterfamilien) zusammengefaßt. Dabei war es mir wichtig, die aus den verschiedenen voneinander mehr oder weniger unabhängigen Merkmalskomplexen gewonnenen Ergebnisse wechselseitig zu kontrollieren. Auf diese Weise wurden Fehldeutungen aus einem Merkmalskomplex durch die Untersuchung des anderen Komplexes korrigiert, so daß die Wahrscheinlichkeit, natürliche, also monophyletische Taxa zu bilden, möglichst groß war. So konnten mehrfach falsche Wertungen von Gehäuse-Merkmalen (wie z. B. die oben genannten) durch die parallele Untersuchung von Genital-Merkmalen aufgedeckt werden. Ebenso förderlich war es, die Wertung von Gehäuse- und Genital-Merk-

³⁾ Homoiologe Merkmalsausbildungen sind Parallelismen innerhalb Gruppen nahe verwandter Lebewesen, also z. B. innerhalb der Familie Clausiliidae. Homoiolog darf nicht mit homolog verwechselt werden.

⁴⁾ Wenn man taxonomische Merkmale aus dem Vergleich natürlicher Arten (Biospezies) gewinnt, unterliegt man nicht einfach dem Zirkelschluß, mit Hilfe von Merkmalen Arten zu unterscheiden, um aus der Unterscheidung der Arten Merkmale zu erhalten. Es ist vielmehr so, daß natürliche Arten bei Clausilien wie bei anderen Tiergruppen nicht allein durch morphologische Unterschiede, sondern auch durch ein bestimmtes ökologisch-geographisches Verhältnis zu nahe verwandten Arten gekennzeichnet sind, das nur durch Felduntersuchungen bzw. daraus gewonnene Daten zu erfassen ist.

malen durch die geographischen Merkmale zu überprüfen. Der bei diesen Arbeiten gefundene taxonomische Wert eines Merkmals läßt sich mit dem Rang des mit diesem charakterisierten Taxons kennzeichnen. So haben z. B. die Merkmale Mündungsbildung (Apostrophie) und Ausbildung des Bursa-Divertikels Unterfamilienrang, weil sie innerhalb einer Unterfamilie gleich und bei anderen Unterfamilien anders ausgebildet sind. Die Merkmale Lage des Lunellars und Länge des Penisappendix z. B. haben dagegen nur Arttrang, weil sie bereits von Art zu Art variieren. Merkmale, deren Wert in gleichrangigen Taxa unterschiedlich ist, können unter Berücksichtigung dieses Sachverhalts ebenfalls herangezogen werden. So ist das Merkmal Verhältnis Oberlamelle-Spiralis z. B. bei den Alopeiinae stets gleich ausgebildet, hat also Unterfamilienrang, während es bei den Baleinae von Art zu Art und sogar innerhalb einer Art variieren kann. In diesen Fällen ist die Häufigkeit der Merkmalsausbildung innerhalb eines Taxons wichtiger als die Ausbildung selbst. So ist ein wesentlicher Unterschied zwischen Clausiliinae und Baleinae, daß bei den ersteren Oberlamelle und Spiralis fast immer verbunden, bei den letzteren dagegen meist getrennt sind. Wenn der taxonomische Wert der benutzten Merkmale bekannt ist, können die Diagnosen der Taxa formuliert werden. Das Erkennen neuer Taxa und die Zuordnung niederer zu höheren Taxa ist erleichtert, weil man weiß, welche Merkmale man bevorzugt zu prüfen hat.

Der letzte Schritt zum natürlichen System der Clausilien, die Ausarbeitung der Phylogenese, bleibt allerdings noch zu tun. Dazu wird man herausfinden müssen, welche Ausbildung der benutzten Merkmale ursprünglich (plesiomorph), welche abgeleitet (apomorph) ist. Monophylie, entscheidendes Kriterium für ein natürliches Taxon, kann nur durch gemeinsamen Besitz apomorpher Merkmalsausbildungen (Synapomorphie) bewiesen werden. Daher wird zu prüfen sein, ob die aufgestellten Taxa durch bestimmte apomorphe Merkmalsausbildungen (Autapomorphie) charakterisiert sind, also natürliche Taxa darstellen. Anschließend kann ein Stammbaum (Phylogramm) der Clausilien konstruiert werden, der die Evolution der Taxa verdeutlicht und zum phylogenetischen System hinführt.

Im folgenden werden alle taxonomischen Merkmale zusammengestellt, die ich bei meinen Untersuchungen benutzt habe, und, soweit notwendig, mit Erläuterungen versehen. Bei jedem Merkmalskomplex werden die Merkmale angegeben, die für die Unterfamilien-Gliederung der Clausilien Bedeutung haben.

Taxonomische Merkmale des Gehäuses

(1) Windungsrichtung; (2) Gehäuseform und -maße; (3) Ausbildung der Gehäusespitze; (4) Ornamenttyp (Anm. 1); (5) Gehäusefärbung; (6) Ausbildung der Skulptur; (7) Ausbildung des Nackens; (8) Mündungsbildung (Anm. 2); (9) Form und Ausbildung der Mündung; (10) Mundsaum-Fältelung (Anm. 3); (11) Clausiliartyp (Anm. 4); (12) Ausbildungsgrad des Clausiliars; (13) Verhältnis Oberlamelle-Spiralis; (14) Ausbildung von Oberlamelle, Spiralis und Lamellulae (Anm. 4); (15) Ausbildung der Unterlamelle; (16) Ausbildung der Subcolumellaris; (17) Lage der inneren Lamellenteile, Vorhandensein der Inserta (Anm. 5); (18) Anordnung der inneren Lamellenteile zur Spindel und Ausbildung des inneren Subcolumellaris-Endes (Anm. 5); (19) Ausbildung von Nackenwulst und Gaumenschwiele; (20) Lage von Lunellar und Clausiliumplatte; (21) Ausbildung von Principalis und Pliculae (Anm. 4); (22) Lunellartyp (Anm. 6); (23-25)

Lunellargestalt (Anm. 7) und zwar (23) Ausbildung der oberen Gaumenfalte, (24) der mittleren Gaumenfalte(n) bzw. Lunella, (25) der unteren Gaumenfalten; (26) Form und Ausbildung der Clausiliumplatte.

Anmerkung 1 Die Ausbildung der opaken Oberflächenschicht ist von der eigentlichen Gehäusefärbung und der Skulptur zu unterscheiden und wird daher mit dem neuen Terminus Ornament bezeichnet. Es gibt mehrere Ornamenttypen, die durch Übergänge verbunden sind, so die \pm vollständige Oberflächenschicht, die Papillierung (Papillen = von Oberflächenschicht gebildete Höckerchen an der Naht, nicht das gleiche wie weiße Rippenenden am Nahtfaden!), die Strichelung (Rippen, besonders in Nahtnähe, gruppenweise mit Oberflächenschicht überzogen), die Ausbildung eines Nahtfadens und das Fehlen der Oberflächenschicht. Die Ausbildung des Ornaments ist mehr oder weniger mit der Skulptur korreliert.

Anmerkung 2 Bei Clausilien sind zwei Typen der Mündungsbildung bekannt, der normale und der von EHRMANN (1927) unter dem Namen Apostrophie beschriebene Typ. Die Untersuchung der Mündungsbildung bei zahlreichen Arten aller Clausilien-Gruppen hatte folgendes Ergebnis (vgl. Abb. 1-3): Bei normaler Mündungsbildung (Bspl. *Serrulina* Abb. 1) geht die Naht in die Oberkante der Mündung über, die den Sinulus begrenzt; am Periomphalum (= Teil der Außenwand der Mündung, der von Mundsaum, Oberkante und Wand der Endwindung begrenzt wird) wird kein dreieckiges Feldchen (= Lamina) gebildet. Bei apostropher Mündungsbildung (Bspl. *Laminifera* Abb. 3) ist die Oberkante der Mündung in die Oberlamellen-Furche des Periomphalums versenkt, so daß die Naht in dieser zum Mundsaum absteigt; ein vor Abschluß der Mundsaumbildung auftretender Saum teilt eine Lamina vom Periomphalum ab. Besonders wichtig ist, daß es Übergänge von normaler Mündungsbildung zur Apo-

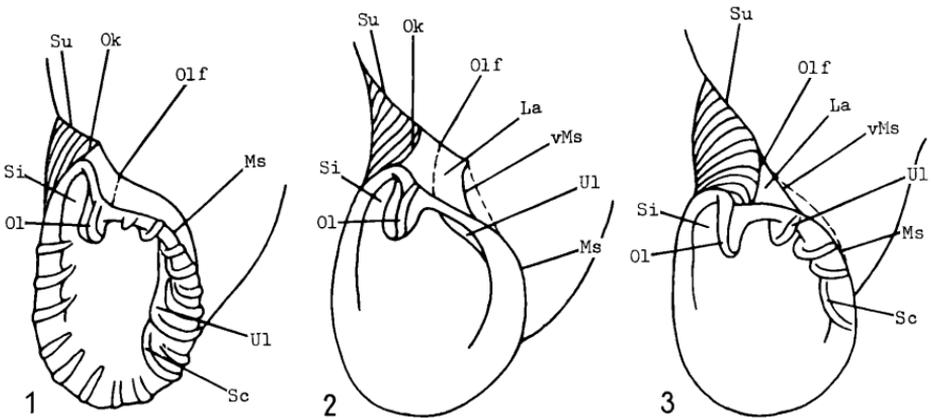


Abb. 1-3. Mündungsbildung bei Clausilien: 1) normal (Bspl. *Serrulina*); 2) semi-apostroph (Bspl. *Laeviphaedusa*); 3) apostroph (Bspl. *Laminifera*). Vergr. etwa $\times 12$.

Abkürzungen: La = Lamina, Ms = Mundsaum, Ok = Oberkante der Mündung, Ol = Oberlamelle, Olf = Oberlamellen-Furche, Sc = Subcolumellaris, Si = Sinulus, Su = Naht, Ul = Unterlamelle, vMs = Saum, der Lamina abteilt.

strophie gibt. Bei diesen findet sich eine Lamina, obwohl noch eine Oberkante der Mündung gebildet wird (Bspl. *Laeviphaedusa* Abb. 2). Diese Mündungsbildung wird hiermit als semi-apostroph bezeichnet.

Anmerkung 3: Das Merkmal Mundsäum-Fältelung umfaßt alle Faltenbildungen an und nahe dem Mundsäum, die nicht Ausläufer von Lamellen und Gaumenfalten darstellen. Zu den Mundsäum-Fältchen gehören damit auch die Fältchen des Interlamellars und des Mundsäumabschnitts zwischen den äußeren Enden von Unterlamelle und Subcolumellaris, der mit dem neuen Terminus Subinterlamellar bezeichnet wird (bei Laminiferinae wichtig!). Auch die Fältchen der Gaumenschwiele (= Anteperistomfalten) sind von Mundsäumfältchen abzuleiten. Beide sind nicht zu unterscheiden, wenn die Gaumenschwiele nahe dem Mundsäum liegt, wie bei mehreren Gruppen der Baleinae (z. B. *Laciniaria*, *Bulgarica*).

Anmerkung 4: Der Verschlussapparat der Clausilien (= Clausiliar) tritt in zwei Formen auf, die als Normal-(= N-)Typ und Graciliaria-(= G-)Typ bezeichnet werden können (vgl. I: 91-92, XVI: 84-85). Der G-Typ darf nicht mit dem reduzierten Normaltyp (s. Gehäuse-Merkmal (12)) verwechselt werden; er stellt vielmehr eine Vervollkommnung des Clausiliars dar, da er einen besseren Verschluss gewährleistet. Seine wichtigsten Kennzeichen sind: Spiralis rückgebildet bis fehlend, stattdessen im Kontaktbereich der Clausiliumplatte mehrere \pm kurze Lamellen (Parallel-Lamelle(n), Fulcrans), die unter dem neuen Terminus Lamellulae zusammengefaßt werden können; Principalis rückgebildet bis fehlend, stattdessen im Kontaktbereich der Clausiliumplatte mehrere \pm kurze Falten (Suturfalte(n), Principalis-Rudiment), entsprechend als Pliculae zu bezeichnen; Clausiliumplatte durch hochgezogene Außenecke in den Nahtwinkel verbreitert.

Anmerkung 5 Zur Untersuchung der inneren Lamellenteile, über die bisher wenig bekannt war, wurden Aufbruch-Präparate von zahlreichen Clausilien-Arten hergestellt (150 Arten aus allen europäischen Gruppen, 54 Arten Phaedusinae und Garnieriinae, 15 Arten Neniinae und 1 Art der *Macroptychia*-Gruppe). Als Ergebnis fand ich die unter (17) und (18) angeführten Merkmale und stellte fest, daß sie z. T. hohen taxonomischen Wert haben. Die Lamellen (einschließlich des Clausiliums, das als umgebildete Lamelle anzusehen ist) sind innen bei allen Clausilien in folgender Reihenfolge zwischen Naht und Spindel angeordnet: Spiralis, Unterlamelle, Clausilium(ansatz und -stiel), Subcolumellaris. Im übrigen sind Lage und Ausbildung der inneren Lamellenteile unterschiedlich. Bei den Phaedusinae liegen die Lamellen auf der Parietalwand verteilt; die Subcolumellaris tritt innen von der Spindel auf die Parietalwand über, wo sie als den übrigen parallele Lamelle (= Lamellenteil der Subcolumellaris) unterschiedlich tief endet. Bei den übrigen nicht-apostrophischen Clausilien-Gruppen sind die Lamellen auf der Parietalwand verteilt bis \pm gegen die Spindel zusammengedrängt; die Subcolumellaris bleibt auf der Spindel. Bei den Serrulininae bildet sie innen z. T. einen Lamellenteil, bei den übrigen Gruppen nicht. Bei den apostrophischen Clausilien-Gruppen sind die Lamellen \pm stark gegen die Spindel zusammengedrängt. Bei Phaedusinae und Serrulininae enden die Lamellen (auch die Subcolumellaris, soweit Lamellenteil ausgebildet) tief (mindestens ventrolateral), bei den übrigen nicht-apostrophischen Clausilien weniger tief (meist höchstens ventral). Die Spiralis endet tiefer bis weniger tief als die Unterlamelle; eine

Schaltlamelle (Inserta) kommt nur bei europäischen Gruppen vor, bei denen die Spiralis tiefer bis gleich tief wie die Unterlamelle endet. Bei den apostrophen Clausilien enden Spiralis und Subcolumellaris weniger tief als die Unterlamelle, die mindestens bis ventral reicht.

Anmerkung 6 Das Lunellar besteht nur aus Gaumenfalten (Faltentyp) oder weist eine Lunella auf (Lunellatyp); zwischen beiden Typen gibt es Übergänge (besonders bei den Phaesusinae). Es ist nicht immer sicher zu unterscheiden, ob es sich um einen primären Faltentyp handelt, wie er sich bei Phaesusinae, Serrulininae und manchen Gruppen der Mentissoideinae und Baleinae findet, oder um einen sekundären, der durch Reduktion der Lunella entstanden ist, wie es für manche Gruppen der Alopiinae anzunehmen ist.

Anmerkung 7 Die Nomenklatur der Gaumenfalten bedarf der Revision. Der von A. J. WAGNER eingeführte Terminus falsche Gaumenfalte sollte nicht mehr benutzt werden, da falsche und echte Gaumenfalten meist nicht zu unterscheiden sind. Besonders instruktiv sind die Beispiele *Cochlodina* und *Bulgarica*. Bei *Cochlodina laminata* (MONTAGU) müßte die unterste Gaumenfalte, weil von der Gaumenschwiele ausgehend, als falsche, bei *incisa* (KÜSTER) dieselbe Falte, weil nur im hinteren Teil ausgebildet, als echte Gaumenfalte bezeichnet werden. Bei *Bulgarica vetusta* (ROSSMÄSSLER) wäre die untere Gaumenfalte, weil von der Gaumenschwiele ausgehend, eine falsche, bei *cana* (HELD) dieselbe Falte, weil von der Lunella ausgehend, eine echte Gaumenfalte. Die bisher, auch von mir, als falsche obere Gaumenfalte bezeichnete Falte muß daher als vordere obere Gaumenfalte, die obere Gaumenfalte genannte genauer als hintere obere Gaumenfalte bezeichnet werden. Zwischen Principalis und Subcolumellaris können also folgende Gaumenfalten ausgebildet sein: obere Gaumenfalte (bei Lunellatyp mit vorderem und hinterem Teil), mittlere Gaumenfalten bzw. Lunella, untere Gaumenfalte (bei Lunellatyp mit vorderem (= Basalis) und hinterem Teil (= Subclaustralis), unterste Gaumenfalte (= Sulcalis, vgl. II: 172). Die letztere ist meist mit der Subclaustralis verschmolzen, kann aber, wenn von der hochliegenden Subclaustralis getrennt, verstärkt sein und, wie sonst diese, als Stützfalte für die Clausiliumplatte dienen (z. B. bei manchen Gruppen der Alopiinae).

Für die Diagnose von Unterfamilien geeignet sind die Merkmale (4), (7), (8), (10), (13), (17), (18) und (22).

Taxonomische Merkmale des Genitalsystems

(1) Lage der Enddarm-Schlinge zur Eiweißdrüse (Anm. 8); (2) Ovi- bzw. Ovoviviparie (Anm. 9); (3) Ausbildung des Canalis serosus (Anm. 10); (4) Länge des freien Ovidukts; (5-9) Merkmale der Bursa copulatrix (Anm. 11) und zwar (5) Lage des Endabschnitts der Bursa copulatrix zum Spermovidukt (Anm. 12); (6) Ausbildung und Insertionsstelle des Divertikels (Anm. 13); (7) Länge des Divertikels; (8) Ausbildung von Bursa und Pedunculus; (9) Länge von Bursa + Pedunculus bzw. (9a) von Bursa + Blasen Hals, (9b) des Blasenstiels; (10a) Ausbildung und (10b) Insertionsstelle des RV (Anm. 14); (11) Ausbildung der Vagina; (12) Länge der Vagina; (13) Ausbildung der männlichen Endwege, Lage des Ommatophoren-Retraktors zu den Endwegen (Anm. 15); (14) Gliederung des Penis; (15) Ausbildung des Penis; (16) Länge des Penis bzw. (16a) des proxi-

malen, (16b) des distalen Penisabschnitts; (17) Ausbildung von Penisappendix bzw. -papille; (18) Länge von Penisappendix bzw. -papille; (19) Ausbildung der Verbindung Penis-Vas deferens (Anm. 16); (20) Ausbildung des LNP (Anm. 17); (21) Ausbildung des Epiphallus bzw. Parepiphallus (Anm. 15); (22) Länge des Epiphallus bzw. Parepiphallus; (23) Ausbildung des Retractor penis; (24) Länge der Epiphallusabschnitte; (25) Ausbildung des Flagellums; (26) Ausbildung des Pseudoepiphallus (Anm. 15).

Anmerkung 8 Die (zweite) Darmschlinge liegt distal der Eiweißdrüse oder verläuft quer über diese, so daß die Eiweißdrüse die Schlinge distal nur erreicht oder überragt. Da der Darm \pm in die Drüse eingesenkt ist, läßt sich sein Verlauf auch am fertigen Genital-Präparat noch erkennen. Das Merkmal ist in manchen Unterfamilien (z. B. der Clausiliinae-Gruppe) konstant, während es in anderen innerhalb einer Gattung variieren kann (z. B. bei manchen Gruppen der Aloiinae). Es bedarf weiterer Untersuchung, wenn es zur Diagnose von Unterfamilien herangezogen werden soll.

Anmerkung 9: Die meisten Clausilien sind ovipar, manche Arten bzw. Gruppen ovovivipar (oft als vivipar bezeichnet), wobei häufig Teile von Spermovidukt und freiem Ovidukt zum Brutraum (= Uterus) umgebildet sind (vgl. STEENBERG 1914). Ovoviviparie läßt sich an der Füllung dieser Teile mit Embryonen oder, falls diese fehlt, an ihrer veränderten Wandstruktur erkennen.

Anmerkung 10 Die weiblichen Teile des Spermovidukts und der distale Teil des freien Ovidukts weisen eine Zweiteilung des Lumens auf; die beiden Lumina können nach der Art der zugehörigen Drüsenzellen als Canalis mucosus und Canalis serosus bezeichnet werden (vgl. STEENBERG 1914, Termini auf Spermovidukt ausgedehnt!). Der letztere ist bei verschiedenen Gruppen unterschiedlich kräftig ausgebildet und bereits im Verlauf des Spermovidukts oder erst am freien Ovidukt erweitert.

Anmerkung 11 Die Bursa copulatrix, die häufig mit dem falschen Terminus Receptaculum seminis bezeichnet wird (vgl. H. NORDSIECK 1966b), ist folgendermaßen zu gliedern: Bursa i. e. S., Stiel (= Pedunculus) und Anhang (= Divertikel). Bei Teilung des Pedunculus durch die Divertikel-Insertion wird der distale Pedunculus-Abschnitt Blasenhal, der proximale Blasenstiel genannt.

Anmerkung 12 Bei manchen Unterfamilien (Phaedusinae, Serruliniinae, Laminiferinae) ist der Pedunculus distal vom Spermovidukt abgelenkt, so daß die Bursa abseits im Bereich des distalen Nierenrandes liegt, während bei den übrigen Clausilien distaler Pedunculus und Bursa dem Spermovidukt anliegen (vgl. XII: 77-79). Übergänge zwischen beiden Merkmalsausbildungen wurden bisher (außer möglicherweise bei *Boettgeria*) nicht beobachtet.

Anmerkung 13 Das Divertikel kommt bei den Clausilien in zwei Ausbildungsformen vor, zwischen denen (außer möglicherweise bei den Neniinae, s. unten) keine Übergänge bekannt sind. Beim normalen Divertikeltyp ist dieses von entsprechender Größe und gleichem histologischen Bau wie die übrigen Teile der Bursa copulatrix und inseriert in größerer Entfernung vom proximalen Pedunculus-Ende, so daß dieser in zwei vergleichbar große Abschnitte, Blasenhal und Blasenstiel, gegliedert werden kann. Das Divertikel kann kürzer bis länger sein als Bursa + Blasenhal. Dieser Typ findet sich bei allen asiatischen,

bestimmten europäischen Gruppen und manchen Neniinae. Bei den übrigen europäischen Gruppen und Neniinae ist das Divertikel zu einem dünnen, dünnwandigen Blindschlauch mit dünnerem, geschlängelten Ausführgang umgebildet, der nahe dem proximalen Pedunculus-Ende inseriert und im allgemeinen kürzer als der Rest der Bursa copulatrix ist. Bei vielen Arten konnte festgestellt werden, daß dieser Schlauch mit Sekret gefüllt ist, so daß er als Anhangsdrüse der Bursa copulatrix (WIEGMANN 1893, STEENBERG 1914) aufgefaßt werden kann.

Anmerkung 14 Der Retraktor der weiblichen Endwege entstand bei den Clausilien mehrfach aus dem bindegewebigen Ligament, das Endwege und zugehörigen vereinigten Tentakel-Retraktor verbindet, wobei in mehreren Gruppen (z. B. der Alopiinae) Übergänge gefunden wurden. Ligament und Muskel werden daher mit der gleichen Abkürzung RV bezeichnet. Die bisher von mir benutzte Abkürzung RRS mußte aufgegeben werden, da sie von dem falschen Terminus Receptaculum seminis herrührte (vgl. I: 88). Die Abkürzung RV ist von Retractor vaginae abgeleitet. Diese Bezeichnung des Muskels wurde gewählt, weil er die ausgestülpte Vagina zurückzieht; eine Namengebung nach der Insertionsstelle (wie bei STEENBERG 1914, LIKHAREV 1962) wäre entsprechend wie beim Retractor penis nicht sinnvoll, zumal diese verschieden sein kann (distales Vagina-Ende bis proximaler Pedunculus-Abschnitt). Inseriert der Retraktor zusätzlich in größerem Ausmaß an den männlichen Endwegen (wie bei Clausiliinae und Baleinae), so wird er als Retractor conjugans bezeichnet (vgl. I: 88).

Anmerkung 15 Die männlichen Endwege sind bei den meisten Clausilien-Gruppen normal ausgebildet, wobei der zugehörige Ommatophoren-Retraktor (= Retractor tentaculi-superioris = RTS) zwischen männlichen und weiblichen Endwegen über den Bereich des Genitalatriums hinweg zum Tentakel zieht. Bei Clausiliinae und Baleinae zeigen die männlichen Endwege eine Umbildung, die durch eine Rückbildung des Epiphallus und eine Verstärkung des distalen Vas deferens gekennzeichnet ist. Sie weisen dadurch eine andere Gliederung als die der übrigen Unterfamilien auf, so daß neue Termini erforderlich waren: Pseudoepiphallus für das verdickte distale Vas deferens, Parepiphallus für die aus proximalem Vas deferens und reduziertem Epiphallus entstandene Einheit (vgl. I: 90, III: 33, VI: 248). Die Verkürzung der männlichen Endwege hat zur Folge, daß die Schleife, die sie bei normaler Ausbildung bilden, verkleinert bzw. aufgelöst wird, so daß der Ommatophoren-Retraktor neben den Endwegen zum Tentakel zieht (vgl. III: Abb. 25-26).

Anmerkung 16 Der proximale Penisabschnitt ist mit dem anliegenden Vas deferens entweder in einer gemeinsamen Hülle fest vereinigt (Phaedusinae, Laminiferinae) oder durch Ligamente (= Penisligamente) weniger fest verbunden (übrige Unterfamilien). Bei der Umbildung der männlichen Endwege (s. Anmerkung 15) wurden die Penisligamente, die Penis und Pseudoepiphallus verbinden, verstärkt (Clausiliinae) oder in lange, dünne Stränge umgewandelt (Baleinae).

Anmerkung 17 Der proximale Penisabschnitt der Clausilien ist mit dem zugehörigen Retraktor des kleinen Fühlers (= Retractor tentaculi-inferioris = RTI) und dem Cerebralganglion durch ein Ligament verbunden, in dem der Penisnerv verlaufen dürfte (makroskopisch im allgemeinen nicht sichtbar!) Es kann daher als Ligamentum nervi-penis (= LNP) bezeichnet werden; dieser Ter-

minus ersetzt die bisher benutzte unkorrekt abgeleitete Abkürzung VRT (vgl. I: 89). Das LNP kann bei verschiedenen Clausilien-Gruppen unterschiedlich stark ausgebildet sein.

Für die Diagnose von Unterfamilien geeignet sind die Merkmale (5), (6), (10a), (12), (13), (14), (16), (19) und (22).

Taxonomische Merkmale aus Ökologie und Geographie

Die ökologischen Merkmale der Clausilien, die noch unzureichend bekannt sind, lassen sich unter dem Begriff Biotop zusammenfassen. Diese Merkmalsgruppe hat nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis nur Art- oder höchstens Gattungsrang, wie eine vergleichende Zusammenstellung der Biotoptypen aller entsprechend untersuchter Arten zeigte. Die geographischen Merkmale, die zusammen als Verbreitung bezeichnet werden können, haben z. T. größere taxonomische Bedeutung. Das Merkmal Verbreitungsgebiet kann für Taxa jeden Ranges herangezogen werden, während das Merkmal Vikarianz bei höheren Taxa gegenüber Arten und Gattungen an Bedeutung verliert.

II Gliederung in Unterfamilien.

Zu Ende des vorigen Jahrhunderts war vor allem durch die Arbeiten von A. SCHMIDT (1868) und O. BOETTGER (1877, 1878) ein auf Gehäuse-Merkmale begründetes System geschaffen worden, das die Arten zu natürlichen Gruppen vereinigte, aber keine Zusammenfassung zu höheren Taxa bieten konnte. Das erste umfassende System auf gehäusemorphologischer und anatomischer, besonders genitalmorphologischer Basis stammt von A. J. WAGNER (1913, 1919/20, Ergänzung 1922). Er faßte als erster die Clausilien als Familie auf und gliederte sie in die Unterfamilien Alopiinae, Clausiliinae, Phaesusinae, Baleinae, Priobaleinae und Metabaleinae. Das System WAGNER's war ein erster Versuch und deshalb nicht ohne Fehler. Diese hatten ihre Ursache hauptsächlich in unzureichender Untersuchung des Genitalsystems, unausgewogener Wertung von Gehäuse- und Genital-Merkmalen bei verschiedenen Gruppen, unzulässiger Verallgemeinerung anatomischer Untersuchungsergebnisse auf nicht untersuchte Arten und der Mißachtung der Nomenklatur-Regeln. So wurde die Trennung von Alopiinae und Clausiliinae nur auf Gehäuse-Merkmale, die Abtrennung der Priobaleinae von den Metabaleinae nur auf Genital-Merkmale und die Abtrennung der Phaesusinae von den Clausiliinae gar nicht begründet. Baleinae und Metabaleinae enthalten mehrere genitalmorphologisch verschiedene Gruppen, deren Unterschiede WAGNER wegen unzureichender Methodik nicht erkannte (vgl. Kritik STEENBERG's (1914), der die Unterschiede von *Pirostoma* und *Alinda* betonte!).

Die folgenden Autoren verbesserten WAGNER's System nur unbedeutend. WENZ (1923) versuchte eine Einordnung der fossilen Clausilien in dieses System, nannte die Metabaleinae Laminiferinae und trennte zusätzlich die Neniinae ab. KENNARD & WOODWARD (1923) und LINDHOLM (1924, 1925) stellten die Nomenklatur richtig und fügten fehlende Gruppen ein. LINDHOLM's Vorschlag entspricht abgesehen von den nomenklatorischen Änderungen und der Annahme der Neniinae vollständig dem letzten WAGNER's: Alopiinae, Neniinae, Cochlodini-

nae, Phaesusinae, Clausiliinae, Mentissoideinae, Fusulinae. C. BOETTGER (1926), EHRMANN (1927), THIELE (1931) und ZILCH (1960) schlugen bestimmte Änderungen an WAGNER's System vor. C. BOETTGER gliederte die Clausilien in folgende Unterfamilien: Cochlodinae (incl. Phaesusinae), Garnieriinae, Neniinae, Clausiliinae (incl. Mentissoideinae und Fusulinae), Alopiinae. EHRMANN sprach sich für die Zusammengehörigkeit der bisher in verschiedenen Unterfamilien untergebrachten apostrophen Clausilien aus und stellte sie als Neniinae den anderen Unterfamilien gegenüber. THIELE vereinfachte die Gliederung, indem er mehrere Unterfamilien zusammenfaßte: Phaesusinae, Neniinae (incl. Garnieriinae), Clausiliinae (incl. Mentissoideinae und Fusulinae), Cochlodinae (incl. Alopiinae). ZILCH blieb wie EHRMANN bei WAGNER's Unterfamilien und stellte zusätzlich *Laminifera* in eine selbständige Unterfamilie Laminiferinae (bei WENZ nur Ersatzname für Metabaleinae!).

LIKHAREV (1962) war der erste, der auf Grund umfangreicher genitalmorphologischer Untersuchungen WAGNER's System revidieren konnte. Er gliederte die Clausiliinae sensu THIELE nach Untersuchungen kaukasischer Arten in die Unterfamilien Euxininae mit normalen und Clausiliinae mit umgebildeten männlichen Endwegen, so daß er folgende Unterfamilien-Gliederung erhielt: Phaesusinae, Neniinae, Alopiinae, Cochlodinae, Euxininae, Clausiliinae. Die entscheidenden Fehler dieser Gliederung sind, wie ich in einer Zwischenbilanz meiner Arbeiten (VI, 1969) nachweisen konnte, die Trennung von Alopiinae und Cochlodinae und die Vereinigung aller Clausilien mit umgebildeten männlichen Endwegen in einer Unterfamilie. LIKHAREV begründet die erstere mit dem Vorhandensein oder Fehlen des Retraktors der Bursa copulatrix (= RV). Bei meinen Untersuchungen stellte sich jedoch heraus, daß der muskulöse Retraktor mehrfach parallel aus dem entsprechenden bindegewebigen Ligament entstanden ist, so daß eine Abtrennung der Cochlodinae wegen dieses Merkmals nicht möglich ist. Weiter konnte ich feststellen, daß die Umbildung der männlichen Endwege bei den Clausiliinae sensu LIKHAREV auf zwei verschiedenen Wegen erfolgte, so daß sie in Clausiliinae und Baleinae zu teilen sind. Daraus ergab sich folgende Unterfamilien-Gliederung: Phaesusinae, Neniinae, Alopiinae, Mentissoideinae (älterer Name für Euxininae!), Clausiliinae, Baleinae.

Diese hauptsächlich genitalmorphologisch begründete Gliederung wurde von LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL (1973b) angezweifelt. Sie glaubten, in Anlehnung an EHRMANN dem Gehäuse-Merkmal Mündungsbildung eine größere taxonomische Bedeutung als den Genital-Merkmalen zuschreiben zu müssen, so daß sie zu folgender Gliederung kamen: nicht-apostrophe Clausilien = Clausiliinae, apostrophe = Neniinae. Diese Unterfamilien sollten nach Genital-Merkmalen weiter gegliedert werden.

Vor der Ausarbeitung eines Systems ist also zu prüfen, welche taxonomische Bedeutung dem Merkmal Mündungsbildung zukommt. EHRMANN (1927: 38) stellte dazu fest, daß es keine Übergänge zur Apostrophie gebe und die Mündungsbildung das Gehäuse-Merkmal mit dem höchsten taxonomischen Wert sei. Diese Aussage ist überraschend, weil EHRMANN die Gattung *Garnieria* BOURGUIGNAT genau untersucht hat. Denn bei dieser und den zur *Serrulina*-Gruppe gehörenden Gattungen *Pontophaedusa* LINDHOLM und *Laeviphaedusa* LIKHAREV & STEKLOV findet man Übergänge zur apostrophen Mündungsbildung (Semi-apostrophie, s. oben). Wichtig ist, daß diese beiden semi-apostrophen Gruppen

miteinander und mit apostrophen Gruppen, z. B. den Neniinae, offensichtlich nicht näher verwandt sind. Weiter ist festzustellen, daß es wesentliche Unterschiede der apostrophen Gruppen in anderen Merkmalen gibt, die in den Diagnosen der entsprechenden Unterfamilien zum Ausdruck kommen. Apostrophie stellt entweder eine ursprüngliche (plesiomorphe) Merkmalsausbildung dar oder ist mehrmals parallel entstanden (also homoiolog apomorph); die apostrophen Clausilien sind also keine monophyletische Gruppe. Dazu ist anzumerken, daß sich Monophylie, Kriterium eines natürlichen Taxons, nie mit einem einzigen Merkmal, sondern nur durch möglichst viele abgeleitete (apomorphe) Merkmalsausbildungen nachweisen läßt.

Im folgenden wird eine Unterfamilien-Gliederung der Clausilien vorgeschlagen, die nicht auf Einzelmerkmale oder nur einen Merkmalskomplex, sondern auf zahlreiche Merkmale aller untersuchter Komplexe begründet ist.

Außereuropäische¹⁾ Clausilien

Die Zahl der gehäusemorphologisch und besonders die der genitalmorphologisch untersuchten außereuropäischen Clausilien-Arten ist noch zu gering, um vollständige und gesicherte Diagnosen der Unterfamilien geben zu können. Die im folgenden zusammengestellten Merkmalsausbildungen können also nur als vorläufige Diagnosen angesehen werden.

Phaedusinae A. J. WAGNER 1922.

Die nicht-apostrophen Clausilien O-Asiens stimmen in den wesentlichen Merkmalen des Gehäuses und besonders des Genitalsystems so weitgehend überein, daß sie als Unterfamilie Phaedusinae zusammengefaßt werden können.

Gehäuse Nacken meist gerundet; Mündungsbildung nicht-apostroph; Mundsaum meist nicht gefältelt; Oberlamelle meist mit Spiralis verbunden; Lamellen innen auf der Parietalwand verteilt, tief endend, Subcolumellaris innen von der Spindel auf die Parietalwand übertretend, mit unterschiedlich ausgebildetem Lamellenteil; Lunellar vom Falten- oder Lunellatyp, mit Übergängen.

Für die Formulierung einer genitalmorphologischen Diagnose sind die entsprechenden Literatur-Angaben (vgl. Zusammenstellung bei LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL 1973a, weiter MINATO 1975, 1976) nur bedingt brauchbar, weil zu mehreren taxonomischen Merkmalen keine Informationen gegeben werden (vgl. XII: 77). Die Zahl der selbst untersuchten Arten (XII, XIV, dazu *Euphaedusa aculus* (BENSON), insgesamt 10 Arten) ist vergleichsweise gering; die Ergebnisse zusammen mit den Literatur-Angaben ermöglichen es, eine vorläufige genitalmorphologische Diagnose aufzustellen.

Genitalsystem Bursa copulatrix distal abgeknickt, Bursa nicht dem Spermovidukt anliegend; Divertikel normal ausgebildet, Insertionsstelle Pedunculus in Blasenhalshals und Blasenstiel teilend; RV bindegewebig; Vagina meist kürzer als freier Ovidukt; männliche Endwege normal ausgebildet; Penis meist viel länger als Vagina, aus zwei bis drei Teilen bestehend, proximaler Penis-Abschnitt mit Vas deferens in gemeinsamer Hülle; Epiphallus kürzer als Penis, ohne Flagellum.

Verbreitungsgebiet: Orientalis und SO-Paläarktis: SO- und O-Asien von Punjab und Ceylon bis Molukken⁵⁾ und Japan, Schwerpunkt O-Asien (Tonkin, China, Japan); *Caspiophaedusa* in Kaukasien. Zahlreiche (um 500) Arten.

Die bisher (XII: 80) als Tribus zu den Phaedusinae gestellte *Serrulina*-Gruppe unterscheidet sich genügend von diesen, um als selbständige Unterfamilie abgetrennt zu werden. Dagegen dürfte die kaukasische Gattung *Caspiophaedusa* LINDHOLM zu den Phaedusinae gehören, wie aus der Ausbildung des inneren Subcolumellaris-Endes und den Literatur-Angaben zum Genitalsystem (z. B. LIKHAREV 1962) zu schließen ist. *Garnieria* und die apostrophen asiatischen Clausilien können ebenfalls als selbständige Unterfamilie angesehen werden.

Zur systematischen Gliederung der Phaedusen wurden seit der grundlegenden Arbeit von O. BOETTGER (1877) mehrere Vorschläge gemacht, zuletzt von EHRMANN (1927), dessen System von THIELE (1931) und ZILCH (1960) mit geringfügigen Änderungen übernommen wurde. EHRMANN gliederte die Unterfamilie hauptsächlich in drei große Gattungen, die von ZILCH zu Triben erhoben wurden: Megalophaeduseae, Phaeduseae, Zapytcheae. Die Revision der indoaustralischen Phaedusinae durch LOOSJES (1953) führte bereits zu Ergebnissen, die nicht mit dieser Gliederung übereinstimmen. Das System der japanischen Clausilien, das von KURODA (1963) vorgeschlagen wurde, weicht stark von dem von EHRMANN ab und enthält keine Tribus-Gliederung. LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL (1973a) erklärten die Tribus-Gliederung für revisionsbedürftig, weil über die Zuordnung vieler Gruppen zu den Triben Zweifel bestehen.

Meine Untersuchungen von Phaedusen zeigten ebenfalls, daß die EHRMANN'sche Gliederung in mehreren Punkten nicht den realen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht. So stellte sich z. B. bei der Untersuchung der inneren Lamellenteile heraus, daß alle geprüften japanischen Arten, die von EHRMANN auf alle drei Gattungen (jetzt Triben) verteilt wurden, im Gegensatz zu südasiatischen Arten durch kurzen bis fehlenden Lamellenteil der Subcolumellaris gekennzeichnet sind. Dies gilt auch für die japanischen *Hemiphaedusa*-Arten, während z. B. die tonkinesischen Arten der gleichen Gattung einen ausgeprägten Lamellenteil aufweisen. Die genitalmorphologische Untersuchung von Phaedusen (vgl. XII, XIV) ergab, daß neben Divertikel- und Vagina-Länge die Gliederung der männlichen Endwege von großer taxonomischer Bedeutung ist. Es gibt Formen mit drei- und solche mit zweiteiligem Penis, denen der bei jenen vorhandene Endabschnitt des Penis fehlt. Im Tribus Phaeduseae finden sich beide Penisformen, so daß die Heterogenität dieser Gruppe, die bereits von LOOSJES (1953) mit Hilfe von Gehäuse-Merkmalen festgestellt wurde, als erwiesen gelten kann. Allgemein läßt sich sagen, daß ein natürliches System der Phaedusen nur über eine gehäusemorphologische Revision aller Gruppen und eine gründliche genitalmorphologische Untersuchung möglichst vieler Arten zu erreichen ist.

Garnieriinae C. BOETTGER 1926.

Die Gattung *Garnieria* und die apostrophen ostasiatischen Clausilien, die zur Gattung *Tropidauchenia* LINDHOLM zusammengefaßt werden können, unterscheiden sich gehäusemorphologisch, wie bereits EHRMANN (1927) feststellte, so

⁵⁾ Das von LOOSJES (1956) beschriebene Vorkommen einer Phaedusen-Art in W-Neuguinea dürfte nicht autochthon sein.

weitgehend von den Phaesusinae, daß sie dieser Unterfamilie nicht zugeordnet werden können. Die wesentlichen Unterschiede sind semi-apostrophe bzw. apostrophe Mündungsbildung und eine Anordnung der inneren Lamellenteile wie bei den Neniinae, besonders die innen auf der Spindel bleibende Subcolumellaris.

Die Literatur-Angaben zum Genitalsystem von *Tropidauchenia proctostoma* (MABILLE) (LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL 1973a) stützen diese Auffassung. Es unterscheidet sich danach von dem der Phaesusinae in folgenden wesentlichen Merkmalen: Bursa copulatrix distal nicht abgeknickt, Bursa dem Spermovidukt anliegend; Vagina länger als freier Ovidukt; Penis mit Appendix; Retractor penis am Penis inserierend; Epiphallus nicht kürzer als Penis. Besonders die Insertion des Retraktors allein am Penis wäre eine auffallende Merkmalsausbildung, die bisher bei keiner Clausilien-Gruppe gefunden wurde.

Verbreitungsgebiet: Orientalis: SO-Asien (Hinterindien, S-China). Wenige (etwa 15) Arten.

EHRMANN (1927) stellte *Garnieria* in eine selbständige Unterfamilie, während er *Tropidauchenia* unter dem Namen *Indonenia* wie alle apostrophen Clausilien der Unterfamilie Neniinae zuordnete. LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL (1973a, b), die dem Merkmal Mündungsbildung den gleichen taxonomischen Wert wie EHRMANN zuschrieben, führten als Beweis für diese Zugehörigkeit den besonderen Radula-Typ von *proctostoma* an, der mit dem der südamerikanischen *Peruinia*-Gruppe weitgehend übereinstimmt. Die gehäusemorphologischen Untersuchungen, die ich bei den betroffenen Gruppen durchführte (innere Lamellenteile bei *Garnieria*, 4 *Tropidauchenia*-Arten und 15 Neniinae geprüft), hatten folgendes Ergebnis:

1) *Garnieria* ist semi-apostroph; die Anordnung der inneren Lamellenteile entspricht der einer apostrophen Clausilie. Sie unterscheidet sich in mehreren Merkmalen (vgl. EHRMANN: 33) erheblich, aber nicht genügend von *Tropidauchenia*, um als Unterfamilie abgetrennt zu werden.

2) *Tropidauchenia* und die Neniinae haben nur die Apostrophie und die damit korrelierte Lamellen-Anordnung gemeinsam. In anderen Gehäuse-Merkmalen, besonders der Ausbildung der Lamellen und der Clausiliumplatte, zeigen sich erhebliche Unterschiede. Zusätzlich fällt auf, daß bei den *Tropidauchenia*-Arten die Subcolumellaris innen \pm tiefer endet als bei allen untersuchten Neniinae.

Wichtig ist, daß es keine Merkmalsausbildung an Gehäuse oder Genitalsystem der *Peruinia*-Gruppe gibt, die für nähere Verwandtschaft mit *Tropidauchenia* spricht. Die Gehäuse-Unterschiede zwischen *Tropidauchenia* und *Peruinia* POLINSKI sind die gleichen wie die zwischen ersterer und allen anderen Neniinae. Das im Gegensatz zu *Tropidauchenia* umgebildete Bursa-Divertikel und der normal inserierende Penisretraktor von *Peruinia* zeigen im Gegenteil, daß beide Gruppen nicht näher verwandt sind. Der bei der zur *Peruinia*-Gruppe gehörenden Gattung *Gracilinena* POLINSKI vorkommende Penisappendix (LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL 1966) ist auch kein Beweis für Verwandtschaft, da die Ausbildung eines Appendix in mehreren nicht näher verwandten Gruppen zu finden ist (so bei Gruppen der Neniinae, Alopiinae und Mentissoideinae).

Die genannten Untersuchungsergebnisse sprechen einerseits dagegen, daß die apostrophen asiatischen und amerikanischen Clausilien eine monophyletische Gruppe bilden. Andererseits lassen sie die Vermutung zu, daß die asiatischen

Gattungen *Garnieria* und *Tropidauchenia* zusammengehören, so daß sie als Unterfamilie Garnieriinae zusammengefaßt werden können. Beide Annahmen bedürfen der Prüfung durch umfassende und gründliche genitalmorphologische Untersuchung der betroffenen Gruppen.

Neniinae WENZ 1923.

Die neotropischen Clausilien stellen eine gehäusemorphologisch auffallend geschlossene Gruppe dar, während sie genitalmorphologisch nach den Untersuchungen von LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL (1966) weniger gleichförmig sind.

G e h ä u s e Nacken gerundet bis \pm gekielt; Mündungsbildung apostroph; Mundsaum nicht gefältelt; Oberlamelle meist mit Spiralis verbunden; Lamellen innen gegen die Spindel zusammengedrängt, Unterlamelle tief endend, Subcolumnaris innen auf der Spindel bleibend; Lunellar stets vom Lunellatyp.

Eine vollständige genitalmorphologische Diagnose der Neniinae kann vorläufig nicht gegeben werden. LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL untersuchten zwar zahlreiche Arten der Unterfamilie, machten aber nur zu einem Teil der wichtigen taxonomischen Merkmale ausreichende Angaben, so z. B. zur Ausbildung des Divertikels, den Längenverhältnissen der weiblichen Endwege und der Innenstruktur von Penis und Epiphallus. Informationen zum taxonomisch bedeutsamen Merkmal Ausbildung der männlichen Endwege wurden nicht gegeben. Meine genitalmorphologischen Untersuchungen von Neniinae beschränken sich bisher auf zwei Arten (*Peruinia flachi* O. BOETTGER, *Hemicena colcabambensis* ZILCH), die wichtige Hinweise, aber keine Diagnose liefern können.

G e n i t a l s y s t e m Bursa copulatrix distal nicht abgelenkt, Bursa dem Spermovidukt anliegend; Divertikel normal ausgebildet, Insertionsstelle Pedunculus in Blasenhalss und Blasenstiel teilend, oder zu Drüsenschlauch umgebildet, nahe proximalem Ende des Pedunculus oder (im Gegensatz zu allen übrigen Unterfamilien) des freien Ovidukts inserierend, häufiger als in anderen Unterfamilien fehlend; Vagina meist länger als freier Ovidukt; männliche Endwege normal ausgebildet; Penis kürzer oder länger als Vagina; Epiphallus meist kürzer als Penis. Die von mir untersuchten Arten zeigten noch folgende Merkmalsausbildungen: RV muskulös; Penis einfach, mit Penisligamenten; Epiphallus mit Flagellum. Ob diese für die Unterfamilie charakteristisch sind, muß durch genaue Untersuchung weiterer Arten festgestellt werden.

Verbreitungsgebiet: Neotropis: Westindien (Hispaniola, Puerto Rico), NW-Südamerika von Kolumbien und Venezuela bis NW-Argentinien, Schwerpunkt Peru. Zahlreiche (etwa 100) Arten.

Nach den Angaben von LOOSJES & LOOSJES-VAN BEMMEL ist besonders das Bursa-Divertikel bei den verschiedenen Gruppen der Unterfamilie auffallend verschieden ausgebildet. Ein normales Divertikel findet sich nur bei *Nenia* H. & A. ADAMS, während das Divertikel der übrigen untersuchten Gruppen umgebildet ist, wobei es anscheinend Übergänge zwischen normalem und Schlauch-Divertikel gibt. Da solche Übergänge von anderen Unterfamilien nicht bekannt sind, sollte nachgeprüft werden, ob es sich wirklich um solche handelt. Für manche Gruppen geben die Autoren das Vorkommen eines Penisappendix oder einer

Penispapille an. Eine Untergliederung der Unterfamilie in Triben scheint nach diesen Befunden erforderlich, ist aber beim gegenwärtigen Kenntnisstand noch nicht möglich.

Die von EHRMANN (1927) zu den Neniinae gestellten apostrophen Clausilien-Gruppen Asiens und Europas gehören nicht hierher. Zur Abtrennung der asiatischen Gruppe sei auf die Anmerkungen bei der Unterfamilie Garnieriinae verwiesen. Die europäische *Laminifera*-Gruppe unterscheidet sich gehäusemorphologisch von den Neniinae besonders durch die Mundsaum-Fältelung, genitalmorphologisch in den gleichen Merkmalen wie die Phaedusinae, muß also als selbständige Unterfamilie angesehen werden.

Macroptychia-Gruppe.

Mehrere Clausilien-Gruppen der Aethiopsis (S-Arabien, O- und S-Afrika, etwa 10 Arten) werden im Genus *Macroptychia* O. BOETTGER zusammengefaßt (THIELE 1931, ZILCH 1960). Ich konnte nur Gehäuse der Arten *dystherata* JICKELI und *schweinsurthi* MARTENS, bei letzterer auch die inneren Lamellteile, untersuchen. Die Lage und Anordnung der Lamellen, besonders die auf der Spindel bleibende Subcolumellaris, stimmen mit den Verhältnissen bei europäischen Clausilien überein. Die Ausbildung der übrigen Gehäuse-Merkmale spricht für eine Zugehörigkeit zur Unterfamiliengruppe der Clausiliinae. Genitalmorphologische Daten fehlen. Es ist z. Z. nicht zu entscheiden, ob die Gruppe eine systematische Einheit darstellt und welche systematische Stellung sie bei der Clausiliinae-Gruppe einnimmt.

Europäische¹⁾ Clausilien

Im vorliegenden ersten Teil dieser Arbeit werden nur die Diagnosen der europäischen Unterfamilien gegeben und Probleme der Unterfamilien-Gliederung diskutiert. Die Feinsystematik dieser Gruppen ist dem zweiten Teil der Arbeit vorbehalten.

Verbreitungsgebiet: W-Paläarktis: Europa (S-Europa [außer Teilen der Iberischen Halbinsel], W- und M-Europa, Teile N- und O-Europas, SO-Europa), Teile Vorderasiens (Anatolien, Kaukasien, Elburs, syrisch-palästinisches Küstengebirge), N-Afrika (O-Teil, Madeira).

Unterfamiliengruppe der Phaedusinae.

Die beiden folgenden Unterfamilien lassen sich wegen genitalmorphologischer Gemeinsamkeiten mit der Unterfamilie Phaedusinae (vgl. Diagnosen) zu einer Unterfamiliengruppe zusammenfassen.

Serrulininae FORCART 1935.

Gehäuse Oberflächenschicht fehlend; Nacken meist gerundet; Mündungsbildung nicht-apostroph (bei manchen Gruppen semi-apostroph); Mundsaum häufig gefältelt; Oberlamelle mit Spiralis verbunden; Jugendgehäuse bei manchen Gruppen (soweit bekannt, im Gegensatz zu allen übrigen Clausilien-Gruppen) mit temporär ausgebildeten Spindellamellen; innere Lamellteile wie

bei Phaedusinae, aber Subcolumellaris innen auf der Spindel bleibend, mit ausgebildetem bis fehlenden Lamellenteil; Lunellar vom Falten- oder Lunellatyp.

Die genitalmorphologische Diagnose ist als vorläufig anzusehen, da ich bisher nur drei Arten [*Serrulina sieversi* (L. PFEIFFER), *serrulata* (L. PFEIFFER), *Dobatia goettingi* (BRANDT)] entsprechend untersuchen konnte.

Genitalsystem Bursa copulatrix distal abgeknickt, Bursa nicht dem Spermodukt anliegend; Divertikel normal ausgebildet, Insertionsstelle Pedunculus in Blasenhalss und Blasenstiel teilend; RV muskulös; Vagina kürzer als freier Ovidukt; männliche Endwege normal ausgebildet; Penis länger als Vagina, aus zwei Teilen bestehend, mit Penisligamenten; Epiphallus kürzer oder länger als Penis, ohne Flagellum.

Verbreitungsgebiet: Pontisches SO-Europa, Teile Anatoliens, Kaukasien, Elburs. Wenige (neun) Arten.

Es war nicht leicht, den taxonomischen Rang der *Serrulina*-Gruppe gegenüber der Unterfamilie Phaedusinae festzulegen. O. BOETTGER (1882) war der erste, der der Gruppe wegen der Spindellamellen des Jugendgehäuses eine Sonderstellung gegenüber den übrigen Clausilien zuwies. EHRMANN (1927) erwog mit der gleichen Begründung die Abtrennung als selbständige Unterfamilie von den Phaedusinae. ZILCH (1960) berücksichtigte die Sonderstellung der Gruppe, indem er ihr innerhalb der Phaedusinae Tribusrang zugestand. LIKHAREV (1962), der mehrere Arten der Gruppe genitalmorphologisch untersuchte, beließ sie ebenfalls bei den Phaedusinae. Meine entsprechenden Untersuchungen ergaben, daß die untersuchten Arten im Gegensatz zu den Phaedusinae Penisligamente besitzen, so daß ich die Abtrennung als Tribus Serrulinini befürwortete (XII: 80). Die gehäusemorphologische Untersuchung aller Arten (vgl. XX) zeigte, daß neben dem bereits von O. BOETTGER gefundenen weitere wichtige Unterschiede zu den Phaedusinae bestehen. Diese wurden bei der Bearbeitung der zur Verfügung stehenden fossilen Arten bestätigt. Bei Berücksichtigung aller Gegebenheiten läßt sich die Einstufung als selbständige Unterfamilie folgendermaßen begründen:

1) Die *Serrulina*-Gruppe unterscheidet sich von den Phaedusinae in mehreren taxonomisch bedeutsamen Merkmalen von Gehäuse und Genitalsystem (vgl. Diagnosen);

2) Die wenigen Gattungen der *Serrulina*-Gruppe unterscheiden sich sowohl gehäuse- wie genitalmorphologisch (vgl. XII, XX) mehr voneinander als alle untersuchten Gruppen der Phaedusinae, die also trotz ihres großen Umfangs eine geschlossenere Gruppe bilden;

3) Die *Serrulina*-Gruppe ist mit Sicherheit seit dem U-Miozän nachgewiesen, so daß ihre Entstehung spätestens im Oligozän zu vermuten ist; die Gruppe umfaßt mehr fossile als rezente Arten, so daß letztere als Relikt einer umfangreichen europäischen Clausilien-Gruppe anzusehen sind (vgl. XX).

Alle Argumente sprechen für eine frühe Trennung von *Serrulina*-Gruppe und Phaedusinae und damit für Unterfamilienrang dieser Gruppe.

Laminiferinae (WENZ 1923) ZILCH 1960.

Gehäuse Oberflächenschicht fehlend; Nacken gerundet bis \pm gekielt; Mündungsbildung apostroph; Mundsaum häufig gefältelt; Oberlamelle mit Spiralis verbunden; innere Lamellenteile wie bei Neniinae; Lunellar vom Lunellatyp.

Genitalsystem (von *Laminifera pauli* MABILLE): Bursa copulatrix distal abgeknickt, Bursa nicht dem Spermovidukt anliegend; Divertikel zu Drüsenschlauch umgebildet, nahe proximalem Ende des Pedunculus inserierend; RV bindegewebig; Vagina etwa gleichlang wie freier Ovidukt; männliche Endwege normal ausgebildet; Penis viel länger als Vagina, aus zwei Teilen bestehend, proximaler Penis-Abschnitt mit Vas deferens in gemeinsamer Hülle; Epiphallus kürzer als Penis, ohne Flagellum⁶). Die Informationen von LOOSJES & ALTIMIRA (1970) zum Genitalsystem von *Bofilliella subarcuata* (BOFILL) stehen, soweit erkennbar, nicht im Gegensatz zu diesen Angaben (Vagina und Penis bei *Bofilliella* kürzer).

Verbreitungsgebiet: Pyrenäen. Wenige (zwei) Arten.

Laminifera unterscheidet sich genitalmorphologisch weitgehend von den Neniinae, während sie in mehreren wesentlichen Merkmalen mit den Phaesusinae und Serrulininae übereinstimmt (vgl. Diagnosen). Die Unterschiede, besonders apostrophe Mündungsbildung und umgebildetes Divertikel, sprechen jedoch für eine Einstufung als selbständige Unterfamilie. Ein weiteres Argument für Unterfamilienrang ist das hohe Alter der Gruppe, die seit dem U-Eozän bekannt ist; diese enthält wie die Serrulininae mehr fossile als rezente Arten, die wie bei diesen als Relikt einer umfangreichen europäischen Clausilien-Gruppe gelten können.

Unterfamiliengruppe der Alopiinae.

Alopiinae A. J. WAGNER 1913.

Gehäuse Oberflächenschicht \pm vollständig bis fehlend, z. T. als Papillierung ausgebildet; Nacken schwach bis ausgeprägt gekielt; Mündungsbildung nicht-apostroph; Mundsaum nicht gefältelt; Oberlamelle von Spiralis getrennt; Lamellen innen \pm auf der Parietalwand verteilt, wenig tief endend, Subcolumellaris innen auf der Spindel bleibend; Lunellar vom Lunellatyp.

Genitalsystem Bursa copulatrix distal nicht abgeknickt, Bursa dem Spermovidukt anliegend; Divertikel normal ausgebildet, Insertionsstelle Pedunculus in Blasenhalss und Blasenstiel teilend; RV bindegewebig bis muskulös; Vagina kürzer oder länger als freier Ovidukt; männliche Endwege normal ausgebildet; Penis meist kürzer als Vagina, einfach, mit Penisligamenten; Epiphallus meist länger als Penis, mit Flagellum.

Verbreitungsgebiet: Mittel- und ostmediterrane Länder S-Europas, Vorderasiens und N-Afrikas, SO-Europa, S-Alpen, nur eine Gattung (*Cochlodina* FÉRUSSAC) über übrige Teile Europas verbreitet. Zahlreiche (fast 280) Arten.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die von A. J. WAGNER (1913) vorgeschlagene Trennung der Unterfamilien Alopiinae und Clausiliinae (= Cochlodininae LINDHOLM 1925) nicht berechtigt ist, da es kein taxonomisches Merkmal von Unterfamilienrang gibt, das beide Gruppen trennt. Auch das von LIKHAREV (1962) genannte Merkmal Ausbildung des RV ist dafür nicht geeignet (s. oben).

⁶) Das „Flagellum“, das WIEGMANN (1893: 241) bei *Laminifera pauli* angibt, ist eine für diese eigentümliche Auftreibung des distalen Epiphallus-Endes, die dem Flagellum anderer Clausilien-Gruppen nicht homolog sein dürfte.

Es kommt hinzu, daß die beiden Gattungen, die von WAGNER und anderen in dieser Unterfamilie zusammengefaßt wurden, nur Habitus und reduzierte Lunella gemeinsam haben und nicht näher verwandt sind, wie die genitalmorphologische Untersuchung zeigte (vgl. VI).

Die Alopiinae bilden eine verhältnismäßig geschlossene Gruppe, die in mehrere Triben gegliedert werden kann (vgl. VI, XI). Die Unterfamilie ist seit dem U-Miozän⁷⁾ bekannt, dürfte aber wesentlich früher entstanden sein, wie aus den beträchtlichen Unterschieden zu den übrigen europäischen Unterfamilien zu schließen ist.

Unterfamiliengruppe der Clausiliinae.

Die drei folgenden Unterfamilien stimmen in wesentlichen Merkmalen von Gehäuse und Genitalsystem überein, so daß sie zu einer Unterfamiliengruppe vereinigt werden können.

Gehäuse Oberflächenschicht meist als Strichelung ausgebildet bis fehlend; Nacken \pm ausgeprägt gekielt; Mündungsbildung nicht-apostroph; Mundsaum häufig gefältelt; Lamellen innen \pm auf der Parietalwand verteilt, wenig tief endend, Subcolumellaris innen auf der Spindel bleibend; Lunellar meist vom Lunellatyp.

Genitalsystem: Bursa copulatrix distal nicht abgeknickt, Bursa dem Spermovidukt anliegend; Divertikel zu Drüsenschlauch umgebildet, nahe proximalem Ende des Pedunculus inserierend; RV (außer bei wenigen Gruppen) muskulös.

Mentissoideinae LINDHOLM 1924 (1922).

Gehäuse s. Diagnose der Unterfamiliengruppe, dazu Oberlamelle von Spiralis getrennt, bei einigen Gruppen mit Spiralis verbunden.

Genitalsystem s. Diagnose der Unterfamiliengruppe, dazu Vagina länger bis gleichlang wie freier Ovidukt; männliche Endwege normal ausgebildet; Penis kürzer oder länger als Vagina, einfach, mit Penisligamenten; Epiphallus kürzer oder länger als Penis, meist mit Flagellum.

Verbreitungsgebiet: Teile Vorderasiens, ägäische und pontische Teile Griechenlands und SO-Europas, Madeira. Zahlreiche (mehr als 60) Arten.

Clausiliinae.

Gehäuse: s. Diagnose der Unterfamiliengruppe, dazu Oberlamelle fast immer mit Spiralis verbunden.

Genitalsystem s. Diagnose der Unterfamiliengruppe, dazu Vagina meist kürzer als freier Ovidukt; männliche Endwege umgebildet: bestehen aus

⁷⁾ Die Gruppe *Miophaedusa* H. NORDSIECK aus dem Burdigal dürfte in die Nähe von *Cochlodina*, also zu den Alopiinae und nicht zu den Phaedusinae gehören, wie ich früher (H. NORDSIECK 1972b) annahm. In den neogenen Ablagerungen M-Europas gibt es überhaupt keine Phaedusinae, da bei allen untersuchten fossilen Gruppen eine entsprechende Ausbildung der Lamellen wie bei den rezenten europäischen Arten zu finden ist.

Pseudoepiphallus (distaler Teil des Vas deferens, \pm verdickt, mit \pm starker RV-Insertion), Parepiphallus (proximaler Teil des Vas deferens + rückgebildeter Epiphallus, vom Pseudoepiphallus \pm deutlich abgegrenzt, \pm verkürzt, Retractor penis \pm abgeschwächt bis fehlend) und Penis (\pm rückgebildet, Penisligamente kurz).

Verbreitungsgebiet W- und M-Europa, Teile N-, O-, SO-Europas, Teile des westlichen und mittleren S-Europa, Schwerpunkt M-Europa. Einige (etwa 30) Arten.

Baleinae (A. J. WAGNER 1913) H. NORDSIECK 1969.

Gehäuse s. Diagnose der Unterfamiliengruppe, dazu Oberlamelle von Spiralis getrennt, bei manchen Gruppen teils mit Spiralis verbunden, teils getrennt.

Genitalsystem: wie bei Clausiliinae, aber Parepiphallus von Pseudoepiphallus nicht deutlich abgegrenzt, stets ohne Retractor penis, Penis nicht rückgebildet, Penisligamente als \pm lange, dünne Stränge ausgebildet bis fehlend.

Verbreitungsgebiet SO-Europa bis Griechenland, mehrere Gruppen über übrige Teile Europas verbreitet, Krim, Kaukasien mit Teilen Anatoliens und Elburs, Schwerpunkt SO-Europa bis Kaukasien. Zahlreiche (fast 60) Arten.

Die drei Unterfamilien sind nahe verwandt und unterscheiden sich hauptsächlich durch die Ausbildung der männlichen Endwege, die bei Clausiliinae und Baleinae in der bereits beschriebenen Weise umgebildet sind. Es erhebt sich naturgemäß die Frage, welche taxonomische Bedeutung diese Umbildung hat. Dazu muß man sagen, daß umgebildete männliche Endwege nicht einfach mit Merkmalsausbildungen wie z. B. umgebildetes Divertikel, muskulöser RV oder reduzierter Epiphallus zu vergleichen sind, sondern ein komplexes Organsystem betreffen. Die morphologische Umbildung der Endwege ist von grundlegenden funktionellen und ethologischen Änderungen begleitet, deren Erforschung gerade erst begonnen hat. Der Epiphallus wird funktionell durch den Pseudoepiphallus ersetzt, der statt einer Spermatophore einen Spermafaden herstellt; dieser wird in einer im Vergleich zur normalen mehr oder weniger stark abgewandelten Kopulation übertragen. Dem gesamten Merkmalskomplex dürfte also ein so hoher taxonomischer Rang zukommen, daß die Abtrennung der betreffenden Gruppe als Unterfamilie berechtigt ist. Diese Auffassung entspricht der von A. J. WAGNER (1913) und LIKHAREV (1962), während C. BOETTGER (1926) und THIELE (1931), möglicherweise wegen der unzureichenden Darstellung der Umbildung durch WAGNER, die Abtrennung als Unterfamilie nicht übernehmen wollten.

Die von mir vorgeschlagene Unterfamilien-Gliederung unterscheidet sich von der von LIKHAREV durch die Teilung der Clausiliinae in die zwei Unterfamilien Clausiliinae und Baleinae (vgl. VI: 248-250). Diese war erforderlich, weil die Umbildung der männlichen Endwege bei den beiden Gruppen unabhängig voneinander verlaufen ist. Bei den Clausiliinae wurden proximales Vas deferens und Penis zusammen verkürzt und die Penisligamente bei gleichbleibender Länge verstärkt, so daß die Schleife der männlichen Endwege zunehmend kleiner und der Retractor penis zunehmend schwächer wurden; diese Umbildung läßt sich über mehrere Zwischenstadien verfolgen (vgl. I: 85-86, III: 34-36). Bei den Baleinae wurde dagegen nur das proximale Vas deferens verkürzt, während der Penis

etwa seine ursprüngliche Länge behielt; gleichzeitig wurden die Penisligamente zu dünnen Strängen ausgezogen. Die Schleife der männlichen Endwege wurde auf diese Weise vollständig aufgelöst, gleichzeitig der Retractor penis völlig rückgebildet. Zwischenstadien sind bei dieser Umbildung nicht bekannt, weil alle Gruppen der Baleinae im Bau der männlichen Endwege weitgehend übereinstimmen.

Die Unterfamiliengruppe der Clausiliinae ist mit Sicherheit seit dem O-Oligozän nachgewiesen, so daß ihre Entstehung spätestens im Oligozän vermutet werden kann. Die betreffenden Gruppen des O-Oligozän und U-Miozän lassen sich wegen ihrer Ähnlichkeit mit rezenten Gruppen den Mentissoideinae (*Constricta* O. BOETTGER, nicht sicher!) und Clausiliinae (*Canalicia* O. BOETTGER, sicher!) zuordnen, so daß sich die Abtrennung der Clausiliinae vermutlich bereits im Oligozän vollzogen hat. Dieser frühe Nachweis spricht ebenfalls für Unterfamilienrang der Gruppe. Sichere Vertreter der Baleinae sind seit dem O-Miozän (vgl. XVI) bekannt; die Unterfamilie dürfte jedoch wesentlich früher entstanden sein. Einschränkend muß gesagt werden, daß fossile Formen der Unterfamiliengruppe nur bei weitgehender Übereinstimmung mit rezenten Formen (wie z. B. bei *Canalicia*) eindeutig einer der drei Unterfamilien zugeordnet werden können, da diese sich gehäusemorphologisch praktisch nicht unterscheiden lassen.

S c h r i f t e n

- BOETTGER, C. R. (1926): Systematic and geographical notes on Clausiliidae. — Arch. Naturg., 91: 1-18.
- BOETTGER, O. (1877): Clausilienstudien. — Palaeontogr., (NF) Suppl., 3: 1-110.
- — — (1878): Systematisches Verzeichniss der lebenden Arten der Landschnecken-Gattung *Clausilia* DRAP., mit ausführlicher Angabe der geographischen Verbreitung der einzelnen Species. — Ber. offenbach. Ver. Naturk., 17/18: 18-101.
- — — (1882): *Triptychia* SNDBG. und *Serrulina* MOUSS. sind als Genera aufzufassen. — Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges., 14: 33-35.
- EHRMANN, P. (1927): Zur Systematik der Clausilien, besonders der ostasiatischen. — S.-B. naturf. Ges. Leipzig, 49-52: 18-59.
- FORCART, L. (1935): Die Mollusken der nordpersischen Provinz Masenderan und ihre tiergeographische Bedeutung. — Arch. Naturg., (NF) 4 (3): 404-447.
- KENNARD, A. S. & WOODWARD, B. B. (1923): Note on the nomenclature and systematic arrangement of the Clausiliidae. — Proc. malac. Soc. London, 15: 298-308.
- KURODA, T. (1963): A catalogue of the non-marine mollusks of Japan, including the Okinawa and Ogasawara Islands. Tokyo.
- LIKHAREV, I. M. (1962): Fauna SSSR, Molljuski, III, 4 (Clausiliidae).
- LINDHOLM, W. A. (1924): A revised systematic list of the genera of the Clausiliidae, recent and fossil, with their subdivisions, synonymy, and types. — Proc. malac. Soc. London, 16: 53-80.
- — — (1925): A supplement to the revised systematic list of the genera of the Clausiliidae. — Proc. malac. Soc. London, 16: 261-266.

- LOOSJES, F. E. (1953): Monograph of the Indo-Australian Clausiliidae. — *Beaufortia*, **31**: 1-226. Wageningen.
- — — (1956): Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) from Western New Guinea. — *Zool. Meded.*, **34**: 227-230.
- LOOSJES, F. E. & ALTIMIRA ALEU, C. (1970): Notes concernant *Laminifera (Bofilliella) subarcuata* (BOFILL). — *Basteria*, **34**: 55-57.
- LOOSJES, F. E. & LOOSJES-VAN BEMMEL, A. C. W. (1966): Some anatomical, systematical and geographical data on Neniinae (Gastropoda, Clausiliidae). — *Zool. Verh.*, **77**: 1-59. Leiden.
- & — (1973a): Some anatomical and systematic data on Asiatic Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata). — *Ann. zool.*, Warszawa, **30**: 287-316.
- & — (1973b): Das System der Clausiliiden (Gastropoda: Euthyneura). — *Arch. Moll.*, **103**: 175-178.
- MINATO, H. (1975): Genitalia of *Formosana swinhoi* (PFEIFFER, 1865) from Formosa (Clausiliidae). — *Venus*, **34**: 52-53.
- — — (1976): Genital studies of the Japanese land snails, VIII. Clausiliidae (1): The genitalia of the genus *Tyrannozaptyx* KÄUFEL, 1930 from Yaeyama Islands, Okinawa. — *Venus*, **35**: 138-140.
- NORDSIECK, H. (1963a): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, I. — *Arch. Moll.*, **92**: 81-115.
- — — (1963b): dto, II. Die Formenbildung des Genus *Delima* in den Südalpen. — *Arch. Moll.*, **92**: 169-203.
- — — (1966a): dto, III. *Clausilia whateliana* und ihre Beziehungen zu den übrigen *Clausilia*-Arten, besonders zum Subgenus *Neostyriaca*. — *Arch. Moll.*, **95**: 19-47.
- — — (1966b): Grundzüge zur vergleichenden Morphologie des Genitalsystems der Schnecken, unter besonderer Berücksichtigung der Stylommatophora. — *Arch. Moll.*, **95**: 123-142.
- — — (1969): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, VI. Genitalsystem und Systematik der Clausiliidae, besonders der Unterfamilie Alopiinae. — *Arch. Moll.*, **99**: 247-265.
- — — (1972a): dto, XI. Neue Formen und taxonomische Revision einiger Gruppen der Alopiinae. — *Arch. Moll.*, **102**: 1-51.
- — — (1972b): Fossile Clausilien, I. Clausilien aus dem Pliozän W-Europas. — *Arch. Moll.*, **102**: 165-188.
- — — (1973): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XII. Phaedusinae, I: Phaedusen aus Nepal und ihre systematische Stellung innerhalb der Unterfamilie. — *Arch. Moll.*, **103**: 63-85.
- — — (1974): dto, XIV. Phaedusinae, II: *Phaedusa bhutanensis* n. sp. und ihre Beziehungen zu benachbarten Arten. — *Arch. Moll.*, **104**: 41-49.
- — — (1975): dto, XVI. Zur Kenntnis der Mentissoideinae und kaukasischen Baleinae. — *Arch. Moll.*, **106**: 81-107.
- — — (1978): dto, XX. Die rezenten Arten der Serrulininae und der Gattung *Caspiophaedusa*. — *Arch. Moll.*, **109**: 91-101.
- SCHMIDT, A. (1868): System der europäischen Clausilien. — Kassel.
- STEENBERG, C. M. (1914): Anatomie des Clausilies danoises I. Les organes génitaux. — *Mindeskr. J. STEENSTRUP*, **29**: 1-44. Kopenhagen.
- THIELE, J. (1931): Handb. syst. Weichtierkunde, 1 (2).

- WAGNER, A. J. (1913): Familia Clausiliidae, in Iconogr. Land- und Süßwassermollusken, (2) 21.
- — — (1919/20): Zur Anatomie und Systematik der Clausiliiden. — Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges., 51 (1919): 49-60, 87-104, 129-147; 52 (1920): 1-13, 67-78, 97-108, 145-158.
- — — (1922): Ergänzungen und Erläuterungen zur Systematik der Clausiliiden. — Ann. zool. Mus. Polon. Hist. nat., 1: 96-111.
- WENZ, W. (1923): Gastropoda extramarina tertiaria. — Fossilium Catalogus, I, 1 (pars 20): 737-1068 (Clausiliidae).
- WIEGMANN, F. (1893): Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels. In: WEBER, Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, 2: 224-251. Leiden.
- ZILCH, A. (1959/60): Euthyneura, in WENZ, Gastropoda, Handb. Paläozool., 6 (2).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [109](#)

Autor(en)/Author(s): Nordsieck Fritz

Artikel/Article: [Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien. 67-89](#)