Arch. Moll. | 112 (1981) | (1/6) | 27—43 | Frankfurt a. M., 11. 6. 1982

Die Evolution des Verschlußapparats der Schließmundschnecken

(Gastropoda: Clausiliidae).

Von

HARTMUT NORDSIECK,
Villingen-Schwenningen.

Mit 15 Abbildungen.

Abstract: The family Clausiliidae (Gastropoda: Stylommatophora) is characterized by a closing apparatus in the last whorl of the shell (clausiliar) which consists of clausilium, lamellae (on the parieto-columellar wall) and plicae (on the palatal wall). It is quite sure that this apparatus functions as a protection from desiccation. The clausilium is homologous to a lamella; this assumption is proved by its position and origin between the lamella inferior and the lamella subcolumellaris. The clausiliar therefore originates from a system of folds which consisted of at least four lamellae and several plicae. The fact that uncompleted shells of some groups of the subfamily Serrulininae are provided with two columellar lamellae leads to the supposition that the ancestor of Clausiliidae had columellar lamellae with a long continuation inward. This ancestor resembles to a group of fossil Stylommatophora found in the European Tertiary together with Clausiliidae: Megaspiridae, Filholiidae and Triptychiidae. The clausilium originated probably from a broadened columellar lamella of this ancestor obstructing the cavity, which was detached from the columella for the most part. By alignment of the remaining lamellae and plicae to the functioning of the clausilium the clausiliar was formed. Further evolution of the clausiliar towards a better closing took place in two principal steps: 1) a lunella was developed, 2) the normal clausiliar was transformed into a much perfect closing apparatus named Graciliaria clausiliar. On the other side reduction of the clausiliar occured; it can be observed over all stages until total disappearance of plicae, clausilium and at last lamellae. Both evolutionary processes took place in many groups of the Clausiliidae in a parallel way. A survey of the evolution of the clausiliar is given by the diagram of figure 15.

Die Schließmundschnecken oder Clausilien sind landlebende Lungenschnecken, die vor allem in Europa (in weiterem Sinne), Ostasien und Südamerika vorkommen. Sie besitzen ein meist linksgewundenes getürmtes Gehäuse mit einem hauptsächlich in der letzten Windung befindlichen Verschlußapparat (Clausiliar), der für Lungenschnecken einzigartig ist. Diese Tatsache läßt die Clausilien als geschlossene Gruppe erscheinen, deren monophyletische Entstehung trotz der disjunkten Verbreitung als gesichert gelten kann.

Das Clausiliar besteht aus einer Platte, die mittels eines elastischen Stiels mit dem Gehäuse verbunden ist, als Verschlußplättchen (Clausilium) bezeichnet, und

einem System von Falten an den benachbarten Gehäusewänden, deren Anordnung auf die Funktion des Clausiliums abgestimmt ist. Ist das Tier ins Gehäuse zurückgezogen, wird dieses von der das Lumen erfüllenden Platte des Clausiliums verschlossen; tritt es aus diesem heraus, wird die Platte zwischen zwei Falten beiseite gedrückt, während sie bei Rückzug des Tieres dank der Elastizität des Stiels wieder ihre vorherige Lage einnimmt. Der beschriebene Verschluß des Gehäuses ist nicht bei allen Clausilien-Arten gleich vollkommen; es finden sich alle Ausbildungsgrade des Clausiliars vom optimalen Verschluß bis zu dessen völligem Fehlen. Dabei läßt sich zeigen, daß Clausilien mit mangelhaftem Verschluß häufig Biotope mit höherer Luftfeuchtigkeit besiedeln, so daß angenommen werden kann, daß der Verschluß hauptsächlich als Schutz gegen übermäßige Wasserdampfabgabe dient. Diese Vermutung wurde zuerst von VEST (1867) geäußert, der das reduzierte Clausiliar der karpatischen Gattung *Alopia* mit der Höhenlage ihrer Fundorte in Verbindung brachte. A. J. WAGNER (1919/20) stellte als erster allgemein einen Zusammenhang zwischen Ausbildungsgrad des Clausiliars und Biotop her. Alle anderen Hypothesen, die bisher zur Aufgabe des Verschlußapparats vorgeschlagen wurden, wie Schutz vor Feinden (mehrere Autoren) oder Stützapparat zum Halten des Gehäuses (KIMAKOWICZ 1914), sind nicht genügend begründet.

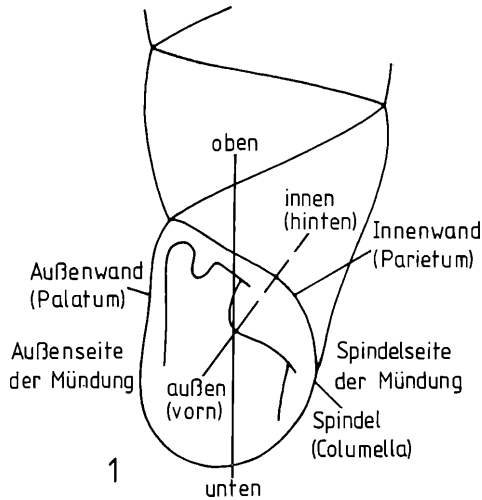


Abb. 1. Lagebezeichnungen für Beschreibung des Clausiliars.

Im folgenden wird das Clausiliar beschrieben, das bei den meisten Clausilien-Gruppen ausgebildet ist und daher als Normaltyp des Clausiliars (abgekürzt N-Typ) bezeichnet werden kann. Die zugehörigen Bezeichnungen gehen hauptsächlich auf die Vorschläge von A. SCHMIDT (1868) zurück; weitere Termini wurden von A. J. WAGNER (1919/20), EHRMANN (1927), BRANDT (1956) und mir (H. NORDSIECK 1963a, 1978) eingeführt. Voraussetzung für eine Beschrei-

bung des Clausiliars sind eindeutige Lagebezeichnungen, die Abb. 1 zu entnehmen sind. Das Normal-Clausiliar besteht aus folgenden Teilen (von oben nach unten, vgl. Abb. 2-4):

Falten der Innen-(Mündungs-, Parietal-) und Spindel-(Columellar-)wand = Lamellen:

Oberlamelle (Lamella superior) und Spirallamelle (L. spiralis),

Unterlamelle (L. inferior),

Spindellamelle (L. subcolumellaris),

zusätzlich können vorhanden sein

zwischen Naht und Ober- bzw. Spirallamelle: Parallellamelle (L. parallela),

zwischen Spiral- und Unterlamelle (nur innen, auf Abbildungen nicht eingezeichnet): Schaltlamelle (L. inserta);

Clausilium (bestehend aus Stiel und Platte);

Falten der Außen-(Gaumen-, Palatal-)wand = Falten i. e. S.:

Hauptfalte (Plica principalis),

Gaumenfalten (P. palatales) und zwar

obere Gaumenfalte, bei Vorhandensein einer Mondfalte mit vorderem und hinterem Ast,

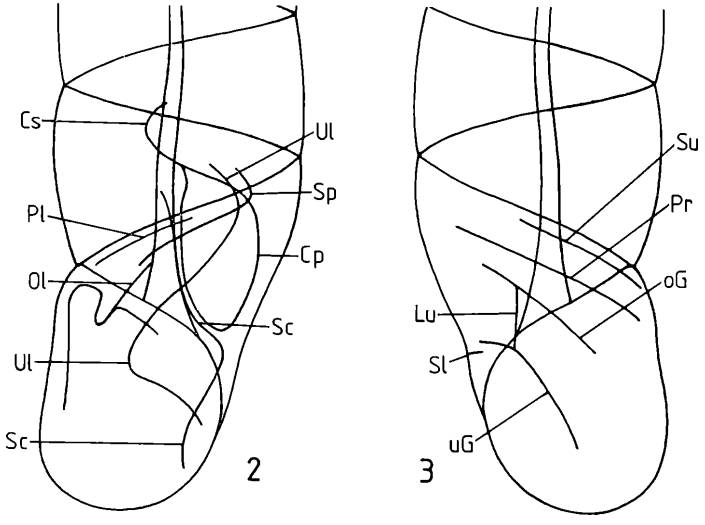


Abb. 2-3. Clausiliar (Gehäuse durchsichtig dargestellt): 2) Lamellen und Clausilium (Oberlamelle und Spiralis getrennt, Lunellar zwecks geeigneter Darstellung der Clausiliumplatte lateral); 3) Falten (Lunellatyp des Lunellars, Lunellar zwecks geeigneter Darstellung der Gaumenfalten dorsal). — Cp = Clausiliumplatte, Cs = Clausiliumstiel, Fu = Fulcrans, Lu = Lunella, mG = mittlere Gaumenfalte(n), oG = obere Gaumenfalte, Ol = Oberlamelle, oP = obere Parietallamelle, oS = obere Spindellamelle, Pa = Parietallamelle, Pl = Parallellamelle(n), Pr = Principalis (bzw. -rudiment), Sc = Subcolumellaris, Sl = Sulcalis, Sp = Spiralis, Su = Suturalis(es), uG = untere Gaumenfalte, Ul = Unterlamelle, uP = untere Parietallamelle, uS = untere Spindellamelle.

mittlere Gaumenfalte(n) bzw. Mondfalte (P. lunata = Lunella),
untere Gaumenfalte, bei Vorhandensein einer Mondfalte mit vorderem und hinterem Ast (P. basalis bzw. P. subclaustralis),
zusätzlich können vorhanden sein
zwischen Naht und Principalis: Nahtfalte (P. suturalis),
eine unterste Gaumenfalte (P. sulcalis).

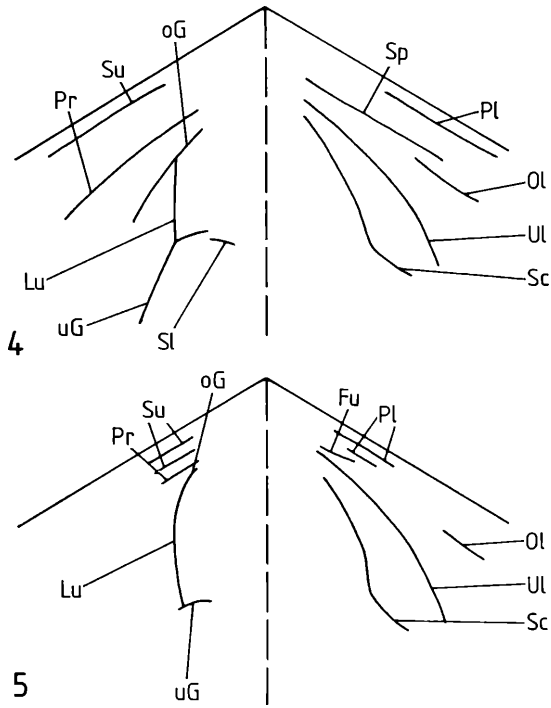


Abb. 4-5. Clausiliartypen (Naht aufgetrennt dargestellt): 4) Normal-Clausiliar (Oberlamelle und Spiralis getrennt, Lunellatyp des Lunellars); 5) Graciliaria-Clausiliar. (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

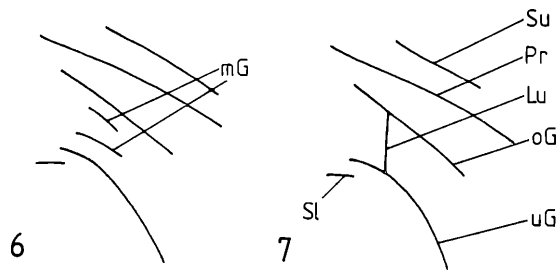


Abb. 6-7. Lunellartypen (Gehäuse durchsichtig dargestellt): 6) Faltentyp; 7) Lunellatyp. (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

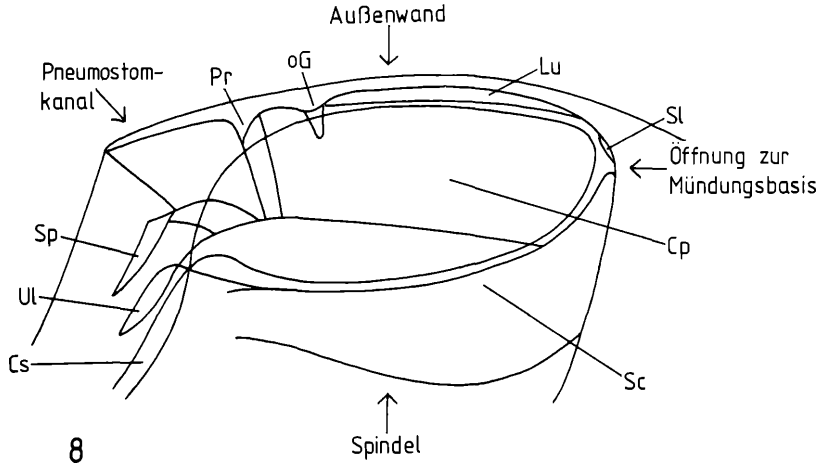
Die Gesamtheit der Falten im Kontaktbereich der Clausiliumplatte nennt man Lunellar; seine Tiefenlage und damit die der Clausiliumplatte kann bei den Clausilien-Arten verschieden sein (zugehörige Lagebezeichnungen vgl. EHRMANN 1933). Der Terminus falsche Gaumenfalte im Sinne A. J. WAGNER's sollte nicht mehr verwendet werden, weil falsche und echte Gaumenfalten nicht zu unterscheiden sind (vgl. H. NORDSIECK 1978). Zum Clausiliar treten häufig Faltenbildungen des Mundsaums und der Gaumenschwiele in Beziehung. Sie können zusammen als Mundsaumfältchen bezeichnet werden, weil sie nicht zu trennen sind, wenn die Gaumenschwiele dem Mundsaum genähert ist. Die Mundsaumfältchen sind häufig auf den Spindelrand der Mündung beschränkt, der in Interlamellar (zwischen Ober- und Unterlamelle) und Subinterlamellar (zwischen Unterlamelle und Subcolumellaris) geteilt werden kann. Der von Oberlamelle und einem Teil des Außenrandes begrenzte Teil der Mündung heißt Mündungsbucht (Sinulus).

Bei vollständiger Ausbildung des beschriebenen Clausiliar-Typs (vgl. Abb. 8) füllt die Clausiliumplatte den Teil des Lumens der Endwindung aus, der von Spiralis, Principalis, Gaumenfalten und Subcolumellaris begrenzt wird. Frei bleiben der von Spiralis und Principalis gebildete Atemkanal (Pneumostomkanal), der mit dem Sinulus endet, und die zwischen Sulcalis (soweit vorhanden) und Subcolumellaris befindliche Öffnung, die zur Mündungsbasis (bei Vorhandensein eines Kiels Kielrinne) führt, sowie Durchlässe zwischen Lamellen und Falten.

Von großer Bedeutung für die Rekonstruktion der Evolution des Clausiliars ist der Verlauf der Lamellen und ihr Verhältnis zum Clausilium. Die im folgenden dabei genannten Unterschiede sind im allgemeinen solche zwischen Taxa, nicht zwischen Individuen. Die Oberlamelle und Spiralis können miteinander verbunden oder voneinander getrennt sein; die Oberlamelle ist in letzterem Fall meist etwas gegen die Spiralis versetzt. Diese endet innen unterschiedlich tief auf der Parietalwand der letzten (manchmal der vorletzten) Windung. Das gleiche gilt für die Unterlamelle, die von der Spindel auf die Parietalwand übertritt (bei apostrophen Clausilien nicht oder wenig, vgl. H. NORDSIECK 1978) und tiefer bis gleich tief oder weniger tief als die Spiralis endet. Von besonderer Bedeutung sind der Verlauf der Subcolumellaris und das Verhältnis des Clausiliums zu Unterlamelle und Subcolumellaris. Die Subcolumellaris geht von der Palatalwand auf die Spindel über und endet innen auf dieser (alle Unterfamilien außer Phaedusinae) oder auf der Parietalwand (Phaedusinae). Der Verlauf dieser Lamelle ist der Grund dafür, daß sich die Malakologen früher nicht einigen konnten, ob sie sie als Lamelle oder Falte bezeichnen sollten. Die Subcolumellaris endet meist weniger tief als die Unterlamelle; ist sie nach innen verlängert, wie bei manchen Gruppen der Phaedusinae und Serrulininae, ist dieser Abschnitt vom Rest der Lamelle zu unterscheiden und kann als Innenteil der Subcolumellaris[1]) bezeichnet werden. Das Clausilium ist mittels seines Stiels an oder (bei Phaedusinae) nahe der Spindel der vorletzten Windung (seltener der letzten) befestigt und zwar, wie man besonders an Gehäusen mit tief endenden Lamellen

[1]) Der bisher (z. B. H. NORDSIECK 1978) benutzte Terminus Lamellenteil der Subcolumellaris ist mißverständlich und wird daher durch diese eindeutige Bezeichnung ersetzt.

sehen kann, zwischen Unterlamelle und Subcolumellaris. Zwischen diese Lamellen, in die sog. Nische, wird die Clausiliumplatte auch gedrückt, wenn das Tier aus dem Gehäuse austritt. Die Bildung des Clausiliums durch das Mantelepithel geschieht in gleicher Weise wie die der Lamellen; die Rinne für diese Bildung liegt ebenfalls zwischen denen der Unterlamelle und der Subcolumellaris (EDLAUER 1941). Aus diesen Befunden ergibt sich, daß das Clausilium einer Lamelle entspricht, die zwischen Unterlamelle und Subcolumellaris liegt.



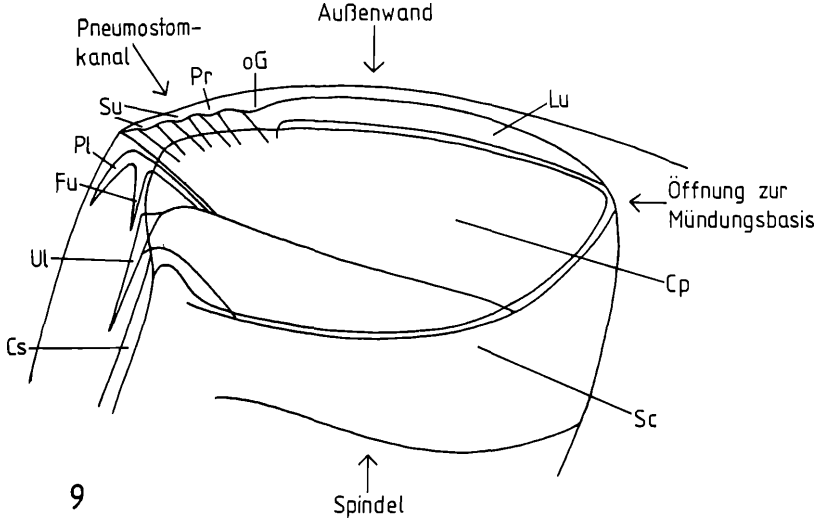


Abb. 8-9. Clausiliartypen (von innen gesehen, Clausiliumplatte durchsichtig dargestellt, Bspl. Alopiinae): 8) Normal-Clausiliar (Lunellatyp des Lunellars); 9) Graciliaria-Clausiliar. (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

Es kann also angenommen werden, daß das Clausilium aus einer solchen Lamelle entstanden ist. Für das Clausiliar insgesamt bedeutet das, daß dessen Evolution von einem Faltensystem ausging, das aus mindestens vier Lamellen (der Parietal- und Columellarwand) und mehreren Falten (der Palatalwand) zusammengesetzt war. Die Clausiliumlamelle ist darin die (von oben gerechnet) dritte; sie muß sich von den anderen Lamellen unterschieden haben, also irgendwie für die Umbildung zum Clausilium präadaptiert gewesen sein.

Für eine Rekonstruktion dieses Faltensystems gibt es weder im Clausiliar der rezenten noch der fossilen Clausilien (soweit ausreichend bekannt) weitere Hinweise, da bisher keine Übergänge zwischen einem Faltensystem ohne Clausilium und dem Clausiliar gefunden wurden. Bei allen Clausilien mit unvollständig ausgebildetem Clausiliar konnte durch Untersuchung weiterer taxonomischer Merkmale nachgewiesen oder zumindest wahrscheinlich gemacht werden, daß es sich um ein reduziertes Clausiliar handelt. Früher wurden solche Gruppen vielfach für ursprünglich gehalten. Das bekannteste Beispiel ist die Gattung *Alopia*, die von vielen Malakologen (z. B. VEST 1867, KIMAKOWICZ 1894, Soós 1928) zu einer solchen Gruppe erklärt wurde; der im Vergleich zu verwandten Gattungen apomorphe Bau des Genitalsystems zeigte jedoch, daß diese Vorstellung falsch ist. Es ist überhaupt ein Fehler, sich die Evolution des Clausiliars wie eine Umkehr seiner Reduktion vorzustellen (wie z. B. KIMAKOWICZ 1914). Clausilium und Falten sind mit Sicherheit nicht aus der Gehäusewand neugebildet, sondern aus Falten eines bereits vorhandenen Faltensystems umgebildet worden (vgl. A. J. WAGNER 1921, C. BOETTGER 1926).

Einen wichtigen Hinweis auf das Faltensystem der Clausilien-Stammform findet man dagegen bei unvollendeten Gehäusen von manchen Gruppen der

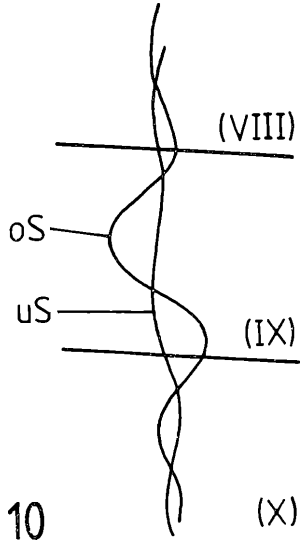


Abb. 10. Spindellamellen bei Jugendgehäusen von Serrulininae (römische Ziffer = Windungszahl, Bspl. *Serrulina*). (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

Unterfamilie Serrulininae (zuerst von O. BOETTGER 1882 beschrieben). Diese Gehäuse besitzen in bestimmten Windungen zwei Spindellamellen, von denen die obere stärker ausgebildet ist (vgl. Abb. 10); sie werden, soweit bekannt, wieder resorbiert, so daß sie nach Vollendung des Gehäuses nicht mehr nachzuweisen sind. Diese Spindellamellen sind ein Hinweis darauf, daß die Stammform der Clausilien mindestens zwei Spindellamellen hatte, die bereits in unvollendeten Gehäusen ausgebildet waren. Dies läßt wiederum den Schluß zu, daß diese Spindellamellen beim fertigen Gehäuse ursprünglich durch mehrere Windungen bis zur Mündung ausgebildet waren.

Bei einer Rekonstruktion dieser Stammform sollte es hilfreich sein, die nächsten Verwandten der Clausilien zum Vergleich heranzuziehen. Leider ist das nicht so einfach, weil das System der Land-Lungenschnecken (Stylommatophora) noch so unvollkommen ist, daß man es nicht als natürliches System bezeichnen kann. Es basiert, was die Großgliederung betrifft, noch immer hauptsächlich auf einem Merkmal, der Ausbildung des Ureters, und, was die weitere Gruppierung betrifft, auf wenig mehr als habitueller Ähnlichkeit und dem Verbreitungsgebiet der Gruppen. Für eine vergleichende Morphologie von Gehäuse, Genitalsystem und anderer Organsysteme, die Voraussetzung für eine Benutzung dieser Merkmalskomplexe für ein System der Stylommatophoren wäre, sind kaum Ansätze vorhanden. Das gleiche gilt für eine vergleichende Untersuchung der cytologischen und biochemischen Merkmalskomplexe. Es ist daher verständlich, daß die bisherigen Angaben zur systematischen Stellung der Clausilien mit großer Unsicherheit belastet sind.

THIELE (1931) ordnete, den Vorschlägen A. J. WAGNER's (1921) folgend, die Clausiliidae in die Überfamilie Vertiginacea ein, in der er sie an die Enidae anschloß. ZILCH (1960) erhob sie zur selbständigen Überfamilie Clausiliacea und stellte sie, gemäß der Angabe WIEGMANN's (1893), daß die Clausilien einen sekundären Ureter besitzen, zwischen Achatinacea und Oleacinacea zur Unterordnung Sigmurethra. BAKER (1961) stellte fest, daß die Clausilien keinen sekundären Ureter besitzen, und faßte sie daher mit den Cerionidae (nach dem Bau der Niere) und den Megaspiridae (mit Fragezeichen, nach dem Gehäusebau nach einem Hinweis PILSBRY's) in einer Überfamilie zusammen, die er der früher von ihm aufgestellten Unterordnung Mesurethra zuordnete. TAYLOR & SOHL (1962) und SOLEM (1978) übernahmen diese Gruppierung, wobei letzterer jedoch die Megaspiridae (wieder mit Fragezeichen) zu den Achatinacea zurückversetzte, zu denen sie von ZILCH gestellt worden waren. Man sollte noch anmerken, daß Mesurethra und Sigmurethra künstliche Gruppen darstellen dürften, weil die entsprechende Ausbildung des Ureters wahrscheinlich mehrfach durch Parallelevolution entstanden ist. Zusammenfassend kann man also sagen, daß bis heute fraglich ist, welche Stylommatophoren-Gruppen mit den Clausilien näher verwandt sind.

Es bleibt daher nichts anderes übrig, als die rekonstruierte Stammform der Clausilien mit entsprechend ausgebildeten Gehäusen aller in Frage kommenden Stylommatophoren-Gruppen zu vergleichen. Dies würde aber den Rahmen dieser Arbeit sprengen, ganz abgesehen davon, daß das Gehäuse-Innere vieler dieser Gruppen nur unzureichend bekannt ist. Es erscheint mir jedoch sinnvoll, einen Vergleich mit jenen fossilen Gruppen zu versuchen, die zusammen mit Clausilien in tertiären Ablagerungen Europas vorkommen und eine mehr oder

weniger große Ähnlichkeit mit diesen zeigen: Megaspiridae (*Palaeostoa*), Filholiidae (*Filholia, Rillya*) und Triptychiidae (*Triptychia*). Alle drei Gruppen, die wahrscheinlich näher verwandt sind, besitzen getürmte Gehäuse und Spindellamellen, die mehrere Windungen durchlaufen. Die Megaspiridae sind rezent mit mehreren Gattungen auf der Südhalbkugel verbreitet[2]), während die beiden anderen Gruppen ausgestorben sind. *Triptychia* wurde bisher für eine Clausilien-Gruppe mit reduziertem Clausiliar gehalten; erst eine Untersuchung des Gehäuse-Inneren bewies, daß sie nicht zu dieser Familie gehört (H. NORDSIECK 1976, vgl. Abb. 11-12[3])). Die wichtigen Merkmale und das zeitliche Vorkommen der drei Gruppen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

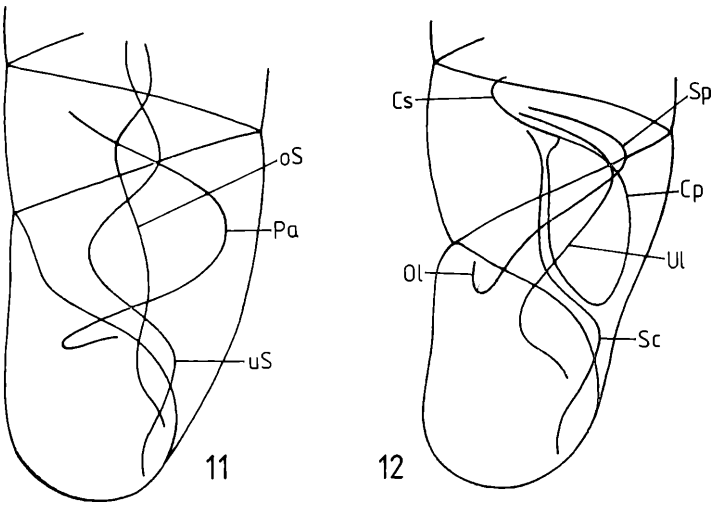


Abb. 11-12. Lamellen von Triptychiidae und Clausiliidae (Gehäuse durchsichtig dargestellt): 11) Triptychiidae (Bspl. *Triptychia geisserti*); 12) Clausiliidae (plesiomorphe Ausbildung der Lamellen). (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

---

[2]) Es bleibt zu klären, ob die von PILSBRY (1904) zu den Megaspiridae zusammengefaßten Gruppen Südamerikas und der australischen Region tatsächlich näher verwandt sind und welche Beziehungen sie zu der afrikanischen *Coeliaxis*-Gruppe haben. Das gleiche gilt für das Verhältnis der tertiären *Palaeostoa* zur rezenten *Megaspira*. Deshalb halte ich es für sinnvoll, die beiden anderen tertiären Gruppen vorläufig als selbständige Familien von den Megaspiridae getrennt zu halten, obwohl ihre Unterschiede zu diesen nach dem jetzigen (noch unzureichenden) Kenntnisstand kaum größer sind als die der genannten Gruppen der Megaspiridae untereinander.

[3]) Die drei Lamellen von *Triptychia* wurden in Analogie zu den Clausilien bisher als Oberlamelle-Spiralis, Unterlamelle und Subcolumellaris bezeichnet. Die ersten beiden Termini sollten nicht mehr verwendet werden, weil die entsprechenden Lamellen den so genannten Lamellen bei den Clausilien nicht homolog sein dürften. Die als Unterlamelle bezeichnete entspricht der Clausiliumlamelle, während die Oberlamelle-Spiralis genannte nach ihrer Lage (vgl. Abb. 11) eher der Unterlamelle homolog ist. Aber auch die dritte Lamelle sollte nicht mehr als Subcolumellaris bezeichnet werden, weil sie ganz anders als diese ausgebildet ist. Es empfiehlt sich daher, für die Lamellen von *Triptychia* die Bezeichnungen Parietallamelle, obere und untere Spindellamelle zu benutzen.

Tabelle 1. Merkmale von Megaspiridae (*Palaeostoa*), Filholiidae und Triptychiidae.

Megaspiridae (*Palaeostoa*)	Filholiidae	Triptychiidae
Rechtsgewunden; drei Spindellamellen, Parietallamelle(n), in der letzten Windung Palatalfalten.	Linksgewunden; eine Spindellamelle, sonst ohne Falten.	Linksgewunden; zwei Spindellamellen, Parietallamelle, in mehreren Windungen, aber nicht in der letzten, Palatalfalten.
Paleozän bis Unter-Oligozän.	Paleozän bis Unter-Oligozän.	Ober-Oligozän bis Ober-Pliozän.

Wie der Vergleich zeigt, läßt sich die rekonstruierte Stammform der Clausilien diesen Gruppen ohne weiteres anschließen. Es ist also wahrscheinlich, daß die Clausilien und diese Gruppen näher verwandt sind, so daß sie vorläufig als Überfamilie Clausilioidea zusammengefaßt werden können; es ist aber nicht sicher, weil die gemeinsamen Merkmale entweder plesiomorph sind (wie die Ausbildung der Spindellamellen) oder mehrfach parallel entstanden sein können (wie die Windungsrichtung). Auf jeden Fall kann das Faltensystem dieser Gruppen eine Vorstellung von dem Faltensystem vermitteln, von dem die Evolution des Clausiliars ausging.

Bei einer Rekonstruktion der Phylogenese des Clausiliars stehen die Vorgänge an der Spindel im Vordergrund. Dabei muß man von folgenden Gegebenheiten ausgehen:

1) Das Clausilium ist der (von oben gerechnet) dritten Lamelle homolog.

2) Bei allen Unterfamilien der Clausilien mit Ausnahme der Phaedusinae befinden sich Clausiliumansatz und inneres Ende der Subcolumellaris auf der Spindel, bei den Phaedusinae auf der Parietalwand. Clausiliumlamelle und Subcolumellaris sind also vermutlich einer oberen und unteren Spindellamelle homolog. Wenn man die Verhältnisse bei den Phaedusinae als plesiomorph ansähe, wären alle vier Lamellen aus Parietallamellen entstanden, was weniger wahrscheinlich ist.

3) Die den Clausilien besonders ähnlichen Triptychien und die Jugendgehäuse von Serrulinen haben zwei Spindellamellen.

4) Bei den Jugendgehäusen der Serrulinen ist die obere, also der Clausiliumlamelle entsprechende Spindellamelle stärker ausgebildet als die untere.

Die Stammform der Clausilien könnte also folgende Merkmale gehabt haben (vgl. Abb. 13): Linksgewunden; zwei Spindellamellen, zwei Parietallamellen, in der letzten Windung Palatalfalten (auf Abb. der Übersichtlichkeit halber weggelassen). Die Phylogenese des Clausiliums läßt sich folgendermaßen rekonstruieren (Abb. 14): Ausgangspunkt ist eine einfache Ausbildung der Spindellamellen, wie sie z. B. *Triptychia* zeigt (Abb. 14a). Bei der Clausilien-Stammform wurde die obere Spindellamelle als Verdunstungsschutz ins Lumen hinein verbreitert. Dies geschah gleichmäßig über die ganze Lamelle hinweg oder periodisch in bestimmten Windungen (Abb. 13 bzw. 14b), jedenfalls besonders ausgeprägt in der letzten Windung. Durch die Ablösung des größten Teils dieser Lamelle

von der Spindel und die dabei mögliche Differenzierung von Stiel und Platte wurde das so entstandene Clausilium beweglich (Abb. 14c). Die Verbreiterung der Platte konnte nun bis zur vollständigen Ausfüllung des Lumens weitergehen, ohne daß eine nachteilige Verengung eintrat. Mit Hilfe der unteren Spindellamelle und der unteren Parietallamelle entstand die Nische, die die Platte bei Austritt des Tieres aufnimmt, aus der oberen Parietallamelle und einer Palatalfalte der für die Atmung notwendige Pneumostomkanal. Die Verbreiterung der Spindellamelle auf den übrigen Windungen konnte mit der Perfektionierung des Endwindungsverschlusses rückgebildet werden; das gleiche gilt letztlich für die Spindellamellen oberhalb des Clausiliars überhaupt. Einen Rest dieser Lamellen stellen die Spindellamellen bei Jugendgehäusen von Serrulininae dar (wie in Abb. 14c dargestellt), die ebenfalls als Verdunstungsschutz dienen dürften.

Die weitere progressive Evolution des Clausiliars bestand in einer Vervollkommnung des Gehäuseverschlusses, die in zwei Hauptschritten erreicht wurde. Gleichzeitig gab es immer wieder regressive Evolution, indem das Clausiliar mehr oder weniger reduziert wurde.

Die erste Stufe der Vervollkommnung des Clausiliars war die Bildung der Mondfalte (Lunella). Bei den Clausilien gibt es zwei Ausbildungsformen des

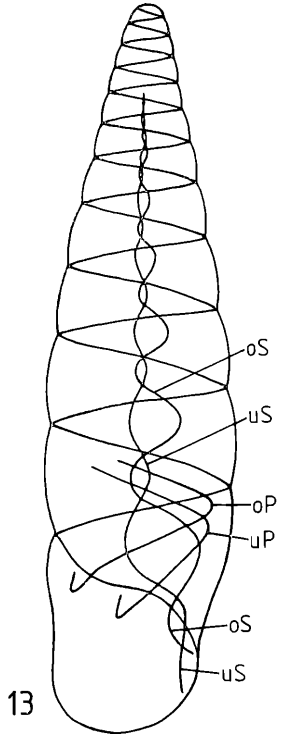


Abb. 13. Rekonstruierte Stammform der Clausiliidae (Gehäuse durchsichtig dargestellt, Erklärung im Text). (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

Lunellars: Faltentyp und Lunellatyp (vgl. Abb. 6-7). Die mittleren Gaumenfalten des Faltentyps sind beim Lunellatyp durch die Lunella ersetzt, eine Querfalte, deren Verlauf dem Außenrand der Clausiliumplatte angepaßt ist, so daß die Durchlässe, die beim Faltentyp zwischen den Gaumenfalten (im engeren Sinne) verbleiben, geschlossen sind. Zwischen beiden Lunellartypen gibt es (vor allem bei den Phaedusinae) alle Übergänge. Der Lunellatyp dürfte apomorph sein. Dies läßt sich nicht mit Hilfe der fossilen Clausilien beweisen, wie man meinen könnte, da bei diesen (soweit die Ausbildung ihres Lunellars bekannt ist) Falten- und Lunellatyp etwa gleich häufig sind und bereits bei paleozänen und eozänen Gruppen nebeneinander vorkommen (z. B. bei der *Disjunctaria*-Gruppe des mittleren Eozäns). Der Beweis ergibt sich aus der Tatsache, daß der Faltentyp bei solchen Gruppen häufig ist, die sich durch weitere plesiomorphe Merkmale auszeichnen, also als verhältnismäßig ursprünglich gelten können, wie Phaedusinae, Serrulininae und bestimmte Gruppen der Mentissoideinae und Baleinae. Der normale (primäre) Faltentyp darf nicht mit dem durch Reduktion aus dem Lunellatyp entstandenen (sekundären) Faltentyp verwechselt werden, wie er sich z. B. bei mehreren Gattungen der Alopiinae findet. Bei diesen Gruppen wurde die Lunella durch mittlere Gaumenfalten ersetzt oder völlig reduziert; daß es sich dabei tatsächlich um eine regressive Evolution handelt, sieht man an der Reduktion der übrigen Teile des Clausiliars. Die Umwandlung vom Falten- zum Lunellatyp, also der Erwerb einer Lunella, fand bei mehreren Gruppen der

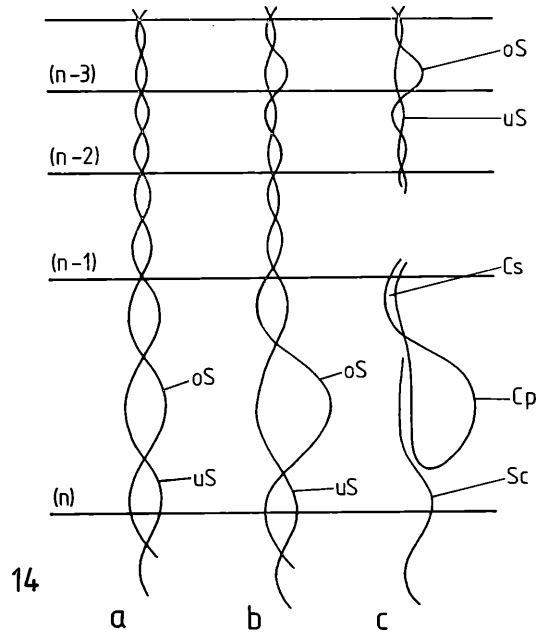


Abb. 14. Phylogenese des Clausiliums (n = Windungszahl, a, b, c Erklärung im Text). (Abkürzungen siehe bei Abb. 2-3.)

Clausilien verhältnismäßig früh statt, wie die Verhältnisse bei den fossilen Clausilien zeigen, während sie bei anderen Gruppen (z. B. der Phaedusinae) offenbar noch im Gange ist.

Die zweite Stufe der Vervollkommnung des Clausiliars war die Umwandlung des normalen Clausiliars zum Graciliaria-Clausiliar, das einen optimalen Gehäuse-Verschluß darstellt (vgl. VEST 1867, A. SCHMIDT 1868). Der Name stammt von der Gattung *Graciliaria,* die von VEST als Clausilie mit dem vollkommensten Verschluß bezeichnet wurde. Dieser Clausiliar-Typ (abgekürzt G-Typ) findet sich bei mehreren Gruppen aus verschiedenen Unterfamilien, hauptsächlich in der West-Paläarktis, wo 18% der Gattungen mit 11% der Arten ein G-Clausiliar besitzen. Übergänge zwischen normalem (N-) und G-Clausiliar wurden in dieser Region[4]) nicht gefunden (außer möglicherweise bei der kaukasischen Gattung *Micropontica*). Die wichtigen Kennzeichen dieses Clausiliars sind (vgl. Abb. 5):

a) Spiralis mehr oder weniger rückgebildet bis fehlend, im Kontaktbereich der Clausiliumplatte stattdessen zwei bis drei mehr oder weniger kurze Lamellen (Lamellulae);

b) Principalis mehr oder weniger rückgebildet bis fehlend, im Kontaktbereich der Clausiliumplatte stattdessen zwei bis drei mehr oder weniger kurze Falten (Pliculae);

c) Clausiliumplatte durch hochgezogene Außenecke in den Nahtwinkel verbreitert;

d) Lunellar stets mit Lunella.

Beim Graciliaria-Clausiliar sind also im Vergleich zum Lunellatyp des Normal-Clausiliars die Durchlässe, die dieser noch bietet, mehr oder weniger beseitigt (vgl. Abb. 9). Der Pneumostomkanal, der den größten Durchlaß des Normaltyps darstellt, wird weitgehend verschlossen, indem Spiralis und Principalis reduziert werden und die Clausiliumplatte in den Nahtwinkel hochgezogen wird. Ein Rest des Kanals bleibt mit Hilfe von Lamellulae und Pliculae erhalten. Die Öffnung zur Mündungsbasis kann durch mehr oder weniger vollkommene Verbindung von Lunella und Subcolumellaris, die im Extremfall einen Rahmen für die Clausiliumplatte bilden, eingeengt bis verschlossen, der Durchlaß zwischen Unterlamelle und Subcolumellaris durch eine Schwiele abgedichtet werden.

Die Homologisierung der Lamellulae und Pliculae mit den Lamellen und Falten des Normal-Clausiliars ist nicht immer einfach. Die nahtnächste Lamellula entspricht einem Teil der Parallellamelle. Die spindelnächste Lamellula, die mehr oder weniger mit der Naht divergiert und Lamella fulcrans genannt wird, ist ein Rudiment der Spiralis, genauer gesagt von deren innerem Endabschnitt. Beweise dafür sind die gleiche Lage nahe dem inneren Ende der Unterlamelle und die Tatsache, daß die Fulcrans bei manchen Gruppen als rudimentäre Lamelle mehr oder weniger weit nach vorn verlängert ist (bei *Neostyriaca* z. T. sogar mit der Oberlamelle Verbindung aufnehmend). A. SCHMIDT (1868) erklärte die mittlere Lamellula zum Spiralis-Rudiment, weil nach seiner Ansicht bei manchen *Isabellaria*-Arten Fulcrans und Spiralis nebeneinander auftreten. Grund

---

[4]) Es sind mir nur die G-Clausilien der West-Paläarktis ausreichend bekannt. Eine vergleichende Untersuchung des Clausiliars der *Zaptyx*-Gruppe Ostasiens, die Arten mit G-Clausiliar enthält, war noch nicht möglich.

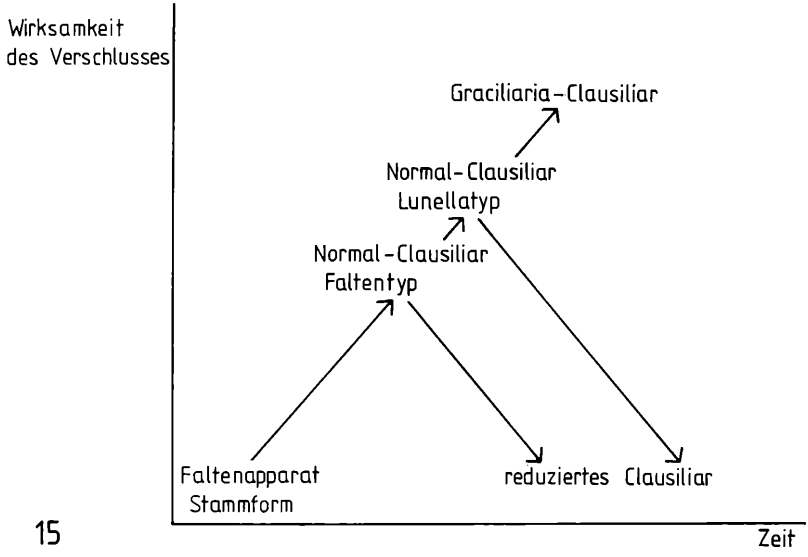
für diesen Irrtum ist, daß die Fulcrans bei diesen Arten sowohl mit dieser rudimentären Lamelle als auch mit der Parallellamelle verbunden ist, so daß drei Lamellen vorzuliegen scheinen. Bei der Homologisierung der Pliculae gibt es ähnliche Probleme. Die nahtnächste Plicula entspricht einem Teil der Suturalis, die unterste ist ein Rudiment der Principalis, genauer gesagt von deren innerem Endabschnitt. Beweise dafür sind wieder die Lage und die Tatsache, daß diese Falte bei manchen Gruppen länger bzw. nach vorn verlängert ist. Eine solche vordere Gaumenfalte des G-Clausiliars kann aber auch der vorderen oberen Gaumenfalte des N-Clausiliars entsprechen. SCHMIDT mußte z. B. bei der vorderen Gaumenfalte von *Isabellaria* bzw. *Muticaria* offen lassen, ob sie der Principalis oder der vorderen oberen Gaumenfalte homolog ist. Genaue Untersuchung der betreffenden Arten zeigte, daß je nach Lage der Falte im Faltensystem die eine oder andere Deutung richtig ist; einen schlagenden Beweis dafür lieferte eine *Isabellaria*-Art (*praestans* WESTERLUND), bei der beide Falten nebeneinander auftreten.

Das Graciliaria-Clausiliar ist mit Sicherheit apomorph. Beweise dafür sind der Nachweis, daß mit der Umbildung zu diesem Clausiliar Reduktionen verbunden sind, die von Spiralis und Principalis nur Rudimente übriglassen, und die Tatsache, daß es nur eine fossile Gruppe mit diesem Clausiliar gibt, die zudem aus oberpliozänen Ablagerungen stammt. Das G-Clausiliar muß als verbesserter Verdunstungsschutz angesehen werden. Die Mehrzahl der G-Gruppen der West-Paläarktis lebt in Südeuropa und Vorderasien, wo sie in manchen Regionen (Teile der Apenninen-Halbinsel, Malta, Mittel-Griechenland, Teile Anatoliens) häufiger als Clausilien mit N-Clausiliar sind. Die G-Clausilien haben nur Teile des mediterranen Raums erobern können, weil andere Gruppen mit N-Clausiliar andersartige Einrichtungen zum Verdunstungsschutz entwickelt haben, wie z. B. die im ostmediterranen Raum verbreitete Gattung *Albinaria* die Bildung eines Trockendeckels (Epiphragma). Die G-Clausilien in Regionen mit humidem Klima können als Nachkommen aridangepaßter tertiärer Gruppen angesehen werden. Es fällt auf, daß das Clausiliar dieser Gruppen weniger vollkommen ist; die Fulcrans divergiert weniger stark mit der Naht, die Pliculae sind weniger verschmolzen und die Lunella ist schwächer ausgebildet. Das G-Clausiliar wurde offenbar erst im Pliozän entwickelt, da die einzige fossile G-Clausilie (*Truciella*) in oberpliozänen Ablagerungen Südfrankreichs gefunden wurde.

Das G-Clausiliar ist wie der Lunellatyp des N-Clausiliars in zahlreichen Gruppen parallel entstanden. Mehrere G-Gruppen haben verwandte N-Gruppen, mit denen sie gehäuse- und genitalmorphologisch mehr übereinstimmen als mit anderen G-Gruppen; meist sind sie ihnen auch geographisch näher als diesen Gruppen (solche G-N-Paare sind *Isabellaria-Sericata, Muticaria-Lampedusa, Papillifera-Siciliaria, Armenica-Roseniella, Neostyriaca-Clausilia* und *Likharevia-Mucronaria*). Andere G-Gruppen haben keine (zumindest keine rezenten) Schwestergruppen; sie sind jedoch mit N-Gruppen näher verwandt als miteinander oder haben isolierte systematische Stellung (wie z. B. *Leucostigma, Idyla, Graciliaria* und *Ruthenica*). Gattungen wie *Papillifera* und *Graciliaria,* in denen früher mehrere G-Gruppen vereinigt wurden, mußten deshalb als polyphyletische Gruppen aufgelöst werden (vgl. H. NORDSIECK 1979). Die weitgehend übereinstimmende Ausbildung des G-Clausiliars bei zahlreichen nicht näher ver-

wandten Gruppen ist erstaunlich; sie zeigt, daß der Selektionsdruck für eine Vervollkommnung des Clausiliars immer wieder auf dem gleichen durch dessen Bau vorgegebenen Wege zur Wirkung kam.

Die andere Möglichkeit der Evolution des Clausiliars ist dessen Rückbildung, die den Verschluß mehr oder weniger unvollkommen macht. Eine Abschwächung von Teilen des Clausiliars findet sich bei vielen Clausilien-Gruppen. Von reduziertem Clausiliar sollte man erst sprechen, wenn die Clausiliumplatte das zugehörige Lumen der Endwindung nicht mehr ausfüllt. Solche Clausiliare finden sich bei mehreren fossilen und rezenten Gruppen in allen Stadien der Reduktion, bei den rezenten Arten der West-Paläarktis besonders in den Unterfamilien Alopiinae und Baleinae. Bei manchen Gruppen dieser Unterfamilien gibt es Arten, bei denen das gesamte Clausiliar bis auf Lamellenreste verschwunden ist (so bei *Alopia, Protoherilla, Balea*). Wie ein Vergleich von Arten mit unterschiedlichem Ausbildungsgrad des Clausiliars zeigt, erfaßt die Rückbildung zuerst die Gaumenfalten, dann Clausiliumplatte, Principalis und Spiralis und zuletzt die übrigen Lamellen. Bei *Alopia*- und *Balea*-Arten mit extrem reduziertem Clausiliar sind noch Ober- und Unterlamelle oder nur noch die Oberlamelle ausgebildet, während bei *Protoherilla*-Arten nur Oberlamelle und Subcolumellaris übrigbleiben.



15

Abb. 15. Diagramm Evolution des Clausiliars.

Arten mit rückgebildetem Clausiliar besiedeln häufig Biotope mit konstant hoher Luftfeuchtigkeit wie größere Höhen, feuchte Schluchten oder unmittelbare See- oder Meeresnähe, an denen der Selektionsdruck für möglichst vollkommenen Gehäuse-Verschluß gering ist. Es wäre allerdings eine grobe Vereinfachung, nach

dem Vorbild A. J. WAGNER's Formen mit reduziertem Clausiliar bei bestimmten Gruppen einfach als Höhenformen zu bezeichnen und von einem solchen Clausiliar auf größere Höhe des Fundorts zu schließen (vgl. dazu H. NORDSIECK 1963b, 1971). Die Rückbildung des Clausiliars beansprucht wie jeder komplexe Evolutionsprozeß verhältnismäßig viel Zeit und ist nicht umkehrbar; sie wird von anderen evolutiven Änderungen begleitet, die bei jeder Gruppe verschieden sind. So ist es möglich, daß viele Formen mit reduziertem Clausiliar in gleicher Meereshöhe leben wie ihre Verwandten mit normalem Clausiliar und z. T. sogar mit diesen sympatrisch sind. Beispiele dafür gibt es bei *Herilla, Alopia, Charpentieria* und *Balea*. Ein besonders eindrucksvolles Beispiel ist *Balea perversa* LINNÉ, eine Art mit extrem reduziertem Clausiliar, die mit *Balea biplicata* MONTAGU mit normalem Clausiliar nahe verwandt ist. Sie dürfte aus einem Isolat der gemeinsamen Stammart unter bestimmten Umweltbedingungen entstanden sein, kommt heute jedoch in fast ganz Europa vor, ist weiter als *biplicata* verbreitet und häufig mit dieser sympatrisch.

Die Evolution des Clausiliars wird zusammenfassend in einem Diagramm dargestellt (Abb. 15); es zeigt, daß diese bezüglich der Qualität des Gehäuseverschlusses als mehrstufiger Optimierungsprozeß aufgefaßt werden kann.

Schriften.

BAKER, H. B. (1961): Puerto Rican Pupillids and Clausilioids. — Nautilus, **75**: 33-36.

BOETTGER, C. R. (1926): Systematic and geographical notes on Clausiliidae. — Arch. Naturg., **91**: 1-18.

BOETTGER, O. (1882): *Triptychia* SNDBGR. und *Serrulina* MOUSS. sind als Genera aufzufassen. — Nachr. Bl. dtsch. malak. Ges., **14**: 33-35.

BRANDT, R. (1956): Zur Clausiliidenfauna der Cyrenaika. — Arch. Moll., **85**: 121-144.

EDLAUER, E. (1941): Die ontogenetische Entwicklung des Verschlußapparates der Clausiliiden, untersucht an *Herilla bosniensis*. — Z. wiss. Zool., **155**: 129-158.

EHRMANN, P. (1927): Zur Systematik der Clausilien, besonders der ostasiatischen. — S.-B. naturf. Ges. Leipzig, **49-52**: 18-59.

— — — (1933): Mollusca, in BROHMER, EHRMANN & ULMER, Tierwelt Mitteleurop., **2** (1): 61-78. Leipzig.

KIMAKOWICZ, M. VON (1894): Prodromus zu einer Monographie des *Clausilia*-Subgenus *Alopia* H. & A. ADAMS. — Verh. Mitt. siebenb. Ver. Naturw. Hermannstadt, **43**: 19-58.

— — — (1914): Clausilium. Eine morphologisch-physiologische Studie. — Zool. Jb. (Syst.), **37**: 283-328.

NORDSIECK, H. (1963a): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien. — Arch. Moll., **92**: 81-115.

— — — (1963b): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, II. Die Formenbildung des Genus *Delima* in den Südalpen. — Arch. Moll., **92**: 169-203.

— — — (1971): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, IX. Dinarische Clausiliidae, III: Das Genus *Herilla*. — Arch. Moll., **101**: 39-88.

— — — (1976): Fossile Clausilien, III. Clausilien aus dem O-Pliozän des Elsaß, II (mit Bemerkungen zur systematischen Stellung von *Triptychia*). — Arch. Moll., **107**: 73-82.

— — — (1978): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien. — Arch. Moll., **109**: 67-89.

— — — (1979): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien. — Arch. Moll., **109**: 249-275.

PILSBRY, H. A. (1904): Manual of Conchology, (2) **16** (1): 175-194, Taf. 28-31. Philadelphia.

SCHMIDT, A. (1868): System der europäischen Clausilien. — Kassel.

SOLEM, A. (1978): Classification of the land mollusca, in FRETTER & PEAKE, Pulmonates, **2** A: 49-97. London.

SOÓS, L. (1928): Az *Alopia*-nem (The genus *Alopia*). — Ann. Mus. nation. Hung., **25**: 261-426.

TAYLOR, D. W. & SOHL, N. F. (1962): An outline of Gastropod classification. — Malacologia, **1**: 7-32.

THIELE, J. (1931): Handb. syst. Weichtierkunde, **1** (2).

VEST, W. VON (1867): Ueber den Schliess-Apparat der Clausilien. — Verh. Mitt. siebenb. Ver. Naturw. Hermannstadt, **18**: 5-18, 161-174, 188-196.

WAGNER, A. J. (1919/20): Zur Anatomie und Systematik der Clausiliiden. — Nachr. Bl. dtsch. malak. Ges., **51** (1919): 49-60, 87-104, 129-147; **52** (1920): 1-13, 67-78, 97-108, 145-158.

— — — (1921): Ueber die zeitliche Entwicklung der Clausiliiden und deren Beziehungen zu anderen Gruppen der Stylommatophoren. — Arch. Moll., **53**: 98-103.

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).

Anschrift des Verfassers: HARTMUT NORDSIECK, Johannesstraße 38, D-7730 Villingen-Schwenningen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 112

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

Artikel/Article: Die Evolution des Verschlußapparats der Schließmundschnecken (Gastropoda: Clausiliidae) 27-43