

Revision des Systems der Helicoidea (Gastropoda: Stylommatophora).

Von

HARTMUT NORDSIECK.

Mit 31 Abbildungen.

Die Systematik war in den letzten Jahrzehnten in den sog. westlichen Ländern ein Stiefkind der Biologie. Dies gilt auch für die Malakologie, bei der bis heute Systeme benutzt werden, die nur Varianten von solchen sind, die in den beiden ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts konzipiert wurden. Deren Mängel veranlaßten in den letzten 60-er und den 70-er Jahren eine Reihe sowjetischer Forscher, von denen, was Schnecken betrifft, besonders STAROBOGATOV, GOLIKOV, MINICHEV und SCHILEYKO zu nennen sind, Systeme zu veröffentlichen, die sich mehr oder weniger radikal von den traditionellen Systemen unterscheiden. Sie weisen im Vergleich zu diesen bedeutende Verbesserungen auf, sind aber auch, weil übereilt und ohne ausreichende Kenntnis von außerhalb der UdSSR vorkommenden Gruppen konzipiert, mit schwerwiegenden Fehlern behaftet. Die Veröffentlichung in russischer Sprache und die radikalen Unterschiede zu den traditionellen Systemen haben dazu geführt, daß sie im Westen mit Unverständnis behandelt oder ganz ignoriert werden. Im Interesse des Fortschritts der Malakologie ist das sicher nicht die richtige Methode; sie muß durch eine offensive Auseinandersetzung mit diesen Systemen ersetzt werden, über die allein ein natürliches System der Mollusken erreicht werden kann.

Ein Beispiel für ein solches System ist das von SCHILEYKO (1978) vorgeschlagene System der Helicoidea, das später (1979) im Rahmen eines Systems der gesamten Stylommatophoren noch etwas modifiziert wurde. Die kritische Auseinandersetzung mit diesem System¹⁾, zu der ich im Rahmen einer Revision des Systems der Stylommatophoren (H. NORDSIECK 1985, 1986b) gezwungen war, ist Anlaß zu der vorliegenden Revision. Sie beschränkt sich auf die Taxa im Familienniveau, während die auf Gattungs- und Artniveau den Spezialisten für die jeweiligen Gruppen überlassen werden muß.

¹⁾ An den Systemen von SCHILEYKO fällt allgemein auf, daß dieser nicht nur im Gattungs-, sondern auch im Familienniveau ein ausgesprochener Splitter ist. Das letztere hängt hauptsächlich damit zusammen, daß er die Kategorie Tribus nicht benutzt; als Folge davon enthalten seine Systeme zu viele Unterfamilien, die eigentlich keine sind. Dies gilt bei den Helicoidea z.B. für mehrere seiner Unterfamilien der Hygromiidae, die meines Erachtens nur Triben sind (s. dort).

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

I. Taxonomische Merkmale.

Die Merkmale, die SCHILEYKO (1978) für die systematische Gliederung der Helicoidea benutzt, sind praktisch nur solche des Genitalsystems; auch wenn bei den Diagnosen der Familientaxa zusätzlich Angaben zum Gehäuse und zur Verbreitung gemacht werden, ist die Ausbildung des Genitalsystems entscheidend. Dagegen ist wenig zu sagen, weil das Gehäuse und die anderen inneren Organe bisher kaum Merkmale bieten konnten, die für eine Definition von Familientaxa verwendet werden können. Gehäusemerkmale können allenfalls bei der Definition von Unterfamilien und Triben Hilfestellung leisten. Was die Mundwerkzeuge betrifft, ist die Bedeutung der Radula für die Charakterisierung höherer Taxa wie bei anderen Stylommatophoren gering, während der Kiefer für diese genutzt werden kann. Über die taxonomische Bedeutung der anderen inneren Organe, z.B. der übrigen Verdauungsorgane, der Exkretionsorgane, des Nervensystems, ist wenig bekannt; bei ihnen konnten bisher keine Merkmale für die Definition von Familientaxa gefunden werden. Dagegen kann die Chromosomenzahl bei der Zuordnung zu Familientaxa gelegentlich von Nutzen sein.

Die Merkmale des Genitalsystems (Terminologie vgl. H. NORDSIECK 1985), die SCHILEYKO verwendet, sind solche der Ausführgänge: Lage der Bursa im Verhältnis zum Spermoovidukt, Vorhandensein oder Fehlen des Divertikels, Anzahl, Lage und Ausbildung der Reizapparate, Vorhandensein oder Fehlen des Flagellums, Ausbildung des Penis. Für die Systematik der Helicoidea könnten jedoch auch die proximalen Teile des Genitalsystems von Bedeutung sein, besonders Zwittergang, FPSC und Spermoovidukt. Das Vorhanden-

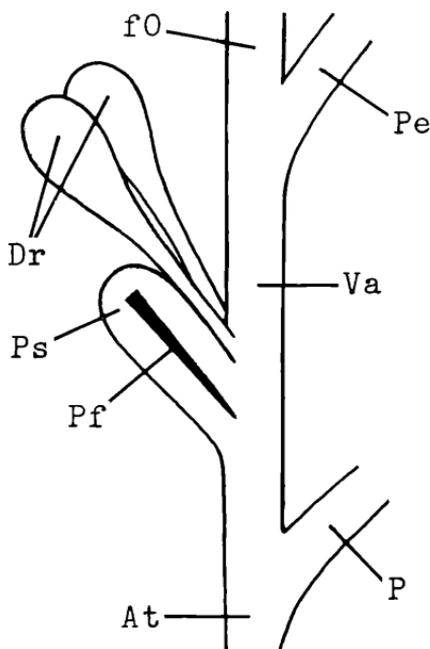


Abb. 1. Pfeilapparat (plesiomorphe Ausbildung). At = Atrium, Dr = Drüsen (dart glands, mucous glands), fO = freier Ovidukt (free oviduct), P = Penis, Pe = Pedunculus (stalk of bursa copulatrix), Pf = Pfeil (dart), Ps = Pfeilsack (dart sac), Va = Vagina.

sein oder Fehlen der akzessorischen Vesicula seminalis am Zwittergang wurde bereits von HESSE (1931) verwendet. Die Ausbildung des FPSC wurde von SCHILEYKO & SCHILEYKO (1975) bei einer Reihe von paläarktischen Helicoidea untersucht, aber von SCHILEYKO später (1978) nicht für die systematische Gliederung benutzt. Über die Ausbildung des Spermovidukts, die wie bei anderen Stylommatophoren-Gruppen für die Definition höherer Taxa von Bedeutung sein könnte, ist wenig bekannt; die Angaben, die SCHILEYKO (1978) dazu macht, sind leider fehlerhaft²).

Was die Merkmale der Endwege betrifft, wird von SCHILEYKO der Lage der Bursa und der Ausbildung des Reizapparats die größte Bedeutung beigemessen. Die Lage der Bursa, auf die bereits HESSE (1931) hingewiesen hat, ist ein Merkmal³), das nicht genügend untersucht ist, besonders bei außereuropäischen Gruppen; bei mehreren Gruppen scheint es nicht so ausgebildet zu sein, wie es SCHILEYKO angibt⁴). Es kann daher vorläufig nur mit Einschränkung verwendet werden; dies kann sich nur ändern, wenn es bei der Sektion mehr als bisher Beachtung findet. Die Ausbildung des Reizapparats ist zweifellos ein sehr wichtiges Merkmal; seine Bedeutung wird allenfalls durch die Neigung einiger Gruppen eingeschränkt, diesen zu reduzieren. Besondere Bedeutung mißt SCHILEYKO dem Reizapparat für die Rekonstruktion der Phylognese zu⁵). Dem ist zuzustimmen, aber die Lesrichtung der Evolution des Reizapparats, die SCHILEYKO von IHERING (1929) übernimmt, ist falsch. IHERING und SCHILEYKO meinen, daß ein mehrfach vorhandener Reizapparat plesiomorph sei. SCHILEYKO nimmt an, daß der mehrfach vorhandene Reizapparat zweimal parallel aus der Vaginawand entstanden sei, weil es zwei Arten von mehrfach vorhandenem Reizapparat gebe, den vierfach vorhandenen von *Humboldtiana* mit radiärer Anordnung, der die plesiomorphe Ausbildung der meisten anderen Reizapparate sein soll, und den

²) Bei der Deutung der von ihm abgebildeten Schnitte durch das Genitalsystem (1978: Abb. 20, I-III) sind SCHILEYKO zwei schwerwiegende Fehler unterlaufen: Der von ihm (in I) als Samenrinne bezeichnete Teil mit Drüsenzellen ist nicht der (Auto-)Spermidukt, sondern der Allospermidukt. Die Prostata hat nicht, wie (in II) angegeben, einen zentralen Hohlraum, sondern besteht aus Foliolen, die in den (Auto-)Spermidukt, der auf den Abbildungen fehlt, einmünden.

³) Dieses Merkmal hat nicht nur bei den Helicoidea, sondern auch bei den Clausiliidae und wahrscheinlich auch bei anderen Stylommatophoren-Gruppen taxonomische Bedeutung. Bei den Clausiliidae charakterisiert es jedoch Unterfamilien (vgl. H. NORDSIECK 1978); dies ist einer von mehreren Hinweisen darauf, daß die Unterfamilien der Clausiliidae etwa den gleichen Rang wie die Familien der Helicoidea haben (vgl. auch H. NORDSIECK 1986a).

⁴) In dem Phylogramm (1978: Abb. 29), mit dem SCHILEYKO seine Vorstellungen zur Phylognese der Helicoidea verdeutlicht, müssen die Angaben zur Lage der Bursa bei den verschiedenen Gruppen angezweifelt werden. Während z.B. für die Helicidae und Bradybaenidae durch SCHILEYKO's eigene Untersuchungen nachgewiesen ist, daß deren Bursa abgeknickt ist, scheint diese Angabe z.B. für die Xanthonychidae (Humboldtianidae und Helminthoglyptidae sensu SCHILEYKO) und die nicht zu den Helicoidea gehörigen Gruppen (s. II) nur auf einer Hypothese von SCHILEYKO zu beruhen; diese wird durch geeignete Abbildungen der Genitalsysteme dieser Gruppen (z.B. von PILSBRY) widerlegt, auf denen die Bursa dem Spermovidukt anliegt. Eine Untersuchung dieses Merkmals besonders bei den Xanthonychidae wäre deshalb sehr erwünscht.

⁵) Die Darstellung des Reizapparats durch SCHILEYKO (1978: Abb. 29) läßt besonders bei den außereuropäischen Gruppen zu wünschen übrig. So ist z.B. die Darstellung bei den Helminthoglyptidae und Bradybaenidae irreführend, weil Pfeilsack und Neophor nicht unterschieden werden. Dadurch wird eine größere Ähnlichkeit vorgetäuscht, als tatsächlich vorhanden ist; eine daraus von SCHILEYKO abgeleitete nähere Verwandtschaft beider Familien besteht nicht.

nach seiner Meinung⁶⁾ vierfach vorhandenen der Hygromiidae mit serialer Anordnung; folgerichtig nimmt er diphyletische bzw. bei Hinzunahme der Sphincterochilidae mit deren abweichend gebautem Reizapparat sogar triphyletische Entstehung der Helicoidea an. Im System der Stylommatophora (1979) gibt er entsprechend diesen drei Gruppen sogar Überfamilienrang (Sphincterochiloidea, Helicoidea mit allen übrigen Familien, Hygromioidea). Diese Vorstellung ist falsch. Der Reizapparat der Helicoidea ist nicht aus der Vaginawand entstanden, sondern wie die Reizapparate aller höheren (sigmurethren) Stylommatophoren aus dem Penisappendix der orthurethren Vorfahren (vgl. H. NORDSIECK 1985). Für die Helicoidea insgesamt ist also der einfach vorhandene Reizapparat der plesiomorphe Zustand, der mehrfach vorhandene der apomorphe. Damit besteht auch kein Anlaß, eine polyphyletische Entstehung der Helicoidea anzunehmen; die Synapomorphien der Gruppe, die Ausbildung und Lage des Reizapparats und die Ausbildung des Flagellums, sprechen vielmehr für monophyletische Entstehung (s. III), so daß es bei einer Überfamilie Helicoidea bleiben sollte.

Für die Systematik der Helicoidea ist es von großer Bedeutung, festzustellen, welche Merkmale des Genitalsystems plesiomorph und welche apomorph sind. Wie ein Vergleich mit den übrigen Stylommatophoren und Pulmonaten überhaupt zeigt (vgl. H. NORDSIECK 1985), sind die folgenden Merkmale der Gruppe plesiomorph: die normale Lage der Bursa (an den Ausführgängen), das Vorhandensein des Divertikels, das Vorhandensein eines Reizapparats, der als Sarco- oder Gypsobelum ausgebildet sein kann, und das Vorhandensein von Epiphallus und Flagellum. Die Ausbildung von Divertikel, Epiphallus und Flagellum sind mehr oder weniger korreliert, da sie alle mit der Spermatophore zu tun haben.

Zur Lage der Bursa und der Lage und Ausbildung des Reizapparats sind ergänzende Bemerkungen erforderlich. Die Bursa liegt bei den Hygromiidae normal dem Spermovidukt an, während sie bei den Helicidae und Bradybaenidae abgelenkt und abseits vom Spermovidukt nahe Niere und Perikard befestigt ist; bei den übrigen Familien ist dieses Merkmal nicht genügend untersucht (s. oben). Die normale Lage der Bursa ist plesiomorph, weil die Bursa copulatrix durch Abspaltung vom Ovidukt entstanden ist und, soweit bekannt, die meisten Stylommatophoren, besonders die niederen, eine solche Bursalage besitzen. Die apomorphe freie Lage der Bursa könnte den Vorteil haben, daß der Inhalt (Abbauprodukte von Spermatophore und Spermien) besser resorbiert werden kann. Diese Bursalage ist innerhalb der Helicoidea offenbar mehrfach entstanden, da die Bradybaenidae und Helicidae keine monophyletische Gruppe bilden (s. III).

Der Reizapparat der Helicoidea inseriert im allgemeinen an der Vagina; die Lage am Atrium bei den Sphincterochilidae kann als plesiomorph gewertet werden (vgl. H. NORDSIECK 1985). Dies gilt aber nicht für die am Atrium inserierende Ausstülpung der Vagina, die bei vielen Xanthonychidae und Bradybaenidae den Reizapparat trägt (= Atriumsack, Vestibulum, Neophor amerikanischer Autoren); dabei handelt es sich um eine apomorphe Ausbildung, die den Aktionsradius des Reizapparats vergrößert⁷⁾ (vgl. WEBB 1952b).

⁶⁾ Der Reizapparat der Hygromiidae ist nicht vierfach, sondern zweifach vorhanden. Die falsche Bewertung SCHLEYKO's rührt daher, daß er den Nebensack des Reizapparats bei den Hygromiidae für einen Pfeilsack hält und ihn (1978: Abb. 29) entsprechend abbildet, während er den Nebensack der Bradybaenidae in der gleichen Abbildung vernachlässigt. Es muß jedoch betont werden, daß weder der Nebensack der Hygromiidae noch der der Bradybaenidae einem Pfeilsack homolog ist (s. I).

⁷⁾ Die Insertion des Reizapparats mancher Xanthonychidae am Atrium ist also nicht als plesiomorph zu werten, wie von mir früher (H. NORDSIECK 1985:17) angenommen.

Der pfeillose Reizapparat mit Drüse der Sphincterochilidae kann ebenfalls als plesiomorph, der mit Pfeil = Pfeilapparat der übrigen Familien als apomorph gewertet werden. Ein einfach vorhandener Pfeilapparat, der aus einem Pfeilsack mit Pfeil und einem Paar einfacher Drüsen besteht, dürfte dessen plesiomorphe Ausbildung sein (vgl. Abb. 1); solche Pfeilapparate finden sich bei verschiedenen Gruppen der Xanthonychidae und Helicoidea. Bei den Xanthonychidae sind die Drüsen im allgemeinen einfach, bei den meisten eurasischen Helicoidea \pm zerteilt, was apomorph sein dürfte. Die normale Ausbildung der Drüsen (euaden, PILSBRY 1895) ist wahrscheinlich plesiomorph, die röhrlige = siphonale (siphonaden, PILSBRY), die nur in der Paläarktis und angrenzenden Regionen vorkommt, apomorph. Ein Pfeilapparat, bei dem die Drüsen an der Basis des Pfeilsacks inserieren, ist als plesiomorph zu werten, weil er in allen Familien zu finden ist, einer, bei dem die Drüsen \pm weit oberhalb des Pfeilsacks inserieren, wie bei vielen Hygromiidae und manchen Xanthonychidae, als apomorph. Die Ausbildung eines Nebensacks im Pfeilapparat, die nur bei eurasischen Helicoidea vorkommt, dürfte apomorph sein. Der Nebensack ist nicht aus einem Pfeilsack, sondern aus dem Endabschnitt der Drüse entstanden, weil er nie einen Pfeil enthält und wahrscheinlich als Sekretreservoir dient; dies ist zumindest bei den Bradybaenidae der Fall, bei denen er \pm mit der Drüse verbunden ist. Diese Ausbildung des Nebensacks ist als plesiomorph zu werten, die bei den Hygromiidae, bei denen Nebensack und Drüsen \pm weit getrennt sind, als apomorph. Ein einfacher Pfeilsack, der an der Vagina inseriert, dürfte plesiomorph sein, während die Ausbildung zusätzlicher Hilfsorgane, der Pfeilpapille und des zugehörigen Pfeilpappillensacks bei manchen Xanthonychidae und des Neophors bei vielen Xanthonychidae und Bradybaenidae (s. oben), als apomorph anzusehen ist. Ein einfacher Pfeil, mit dem bei der Begattung nur zugestoßen wird, muß als plesiomorph gewertet werden, ein differenzierter Pfeil, wie z.B. der der Helicoidea, der ausgestoßen wird, als apomorph⁸⁾. Die Ausbildung eines Pfeils im Pfeilsack ist sicher plesiomorph, die von zwei Pfeilen bei den Humboldtianinae apomorph. Pfeilsäcke ohne Pfeil, die zu Drüsenorganen umgebildet sind, wie bei verschiedenen Gruppen der Hygromiidae, sind mit Sicherheit apomorph. Daß der einfach ausgebildete Pfeilapparat dem mehrfach ausgebildeten gegenüber plesiomorph ist, wurde bereits gesagt; diese Aussage gilt jedoch nur für die Helicoidea insgesamt. Bei den Hygromiidae dürfte die zweifache Ausbildung des Pfeilapparats plesiomorph sein, da sie in mehreren Unterfamilien vorkommt und die Drüsen auch bei denen mit einfach vorhandenem Reizapparat meist auf beiden Seiten der Vagina inserieren (s. dort). Auch der Pfeilapparat der Eloninae, der aus einem Pfeilsack und mindestens zwei beidseitig inserierenden Drüsen besteht, dürfte aus einem mehrfach vorhandenen Reizapparat entstanden sein (s. dort). Es ist also für jede Gruppe festzustellen, welches in dieser Hinsicht die richtige Lesrichtung der Evolution des Pfeilapparats ist. Die Rückbildung bzw. das Fehlen des Pfeilapparats, wie sie in allen Familien der Helicoidea vorkommen, sind mit Sicherheit apomorph. Die genannten evolutiven Veränderungen des Pfeilapparats laufen entweder auf eine Optimierung hinaus oder gehen auf eine Funktionsänderung zurück, die in Zusammenhang mit einer veränderten Kopulation stehen dürfte; sie sind in Abb. 2 noch einmal übersichtlich zusammengestellt.

⁸⁾ Leider ist über das Paarungsverhalten der verschiedenen Helicoidea-Gruppen wenig bekannt. Das erstgenannte Verhalten wurde bei Gruppen der Xanthonychidae beobachtet (vgl. WEBB 1942, 1952b); es dürfte das aller Helicoidea mit kleinem einfachen Pfeil (Xanthonychidae, Bradybaenidae, Hygromiidae) sein, während das letztgenannte bei Gruppen mit großem differenzierten Pfeil (manche Hygromiidae, Helicoidea) realisiert sein dürfte.

Plesiomorpher
Pfeilapparat,
vgl. Abb. 1
(plesiomorphous
dart apparatus,
cf. fig. 1)

Drüsen ± zerteilt
(glands ± divided)

Drüsen siphonal
(glands tubular)

Drüsen ± weit oberhalb von
Pfeilsack inserierend
(glands inserted ± far above
dart sac)

Nebensack ausgebildet
(accessory sac developed)

Neophor ausgebildet
(neophore developed)

Pfeilpapille und Pfeilpapillen-
sack ausgebildet
(dart papilla and dart papilla
sac developed)

Pfeil ± differenziert
(dart ± differentiated)

mehrere Pfeile ausgebildet
(more than one dart developed)

Pfeilsack ± zu drüsigem Organ
umgebildet
(dart sac ± transformed to a
glandular organ)

mehrere Pfeilapparate ausge-
bildet
(more than one dart apparatus
developed)

Pfeilapparat ± rückgebildet
(dart apparatus ± reduced)

Abb. 2. Evolutive Veränderungen des Pfeilapparats.

Es muß noch ein Merkmal diskutiert werden, das in der Systematik der paläarktischen Helicoidea eine große Rolle gespielt hat, der Verlauf des (der Genitalöffnung benachbarten) Ommatophorenretraktors im Verhältnis zu den Endwegen des Genitalsystems. Der normale Verlauf (die männlichen Endwege kreuzend) muß als plesiomorph, der Verlauf neben (unabhängig von) den Endwegen als apomorph gewertet werden. Letzteren findet man bei den Sphincterochilidae und mehreren Gruppen der Hygromiidae, den Helicellinae sensu HESSE mit der *Cochlicella*-Gruppe, den Geomitrinae auct. und den Thebinae sensu HESSE, also Gruppen, die sich in anderen Merkmalen so weitgehend unterscheiden, daß dieser Verlauf des Ommatophorenretraktors nicht als Synapomorphie gewertet werden kann; es kommt hinzu, daß es sich bei allen um \pm xerophile Gruppen handelt, so daß dieses Merkmal als mehrfach parallel erworbene Anpassung an diese Lebensform aufzufassen ist (vgl. SCHILEYKO 1972b, 1978). Es kann daher nicht zur Charakterisierung von höheren Taxa der Helicoidea (Familien, Unterfamilien) verwendet werden; insbesondere die traditionelle Zusammenfassung der xerophilen Hygromiidae als Unterfamilie Helicellinae allein auf Grund dieses Merkmals muß aufgegeben werden (vgl. SCHILEYKO).

Ein weiteres Merkmal, das bei der Definition von Familientaxa der Helicoidea verwendet werden kann, ist die Ausbildung des Kiefers. Dieser ist meist gerippt (odontognath), kann aber auch gefältelt (stegognath) oder glatt (oxygnath) sein. Wie ein Vergleich mit den verwandten Überfamilien der heliciden Sigmurethra (Camaenoidea, Mesodontoidea (Polygyroidea), Arionoidea) zeigt, ist bei den Helicoidea der gerippte Kiefer plesiomorph, während der gefältelte vieler Hygromiidae und der glatte, der in mehreren Familien vorkommt, apomorph ist (vgl. PILSBRY 1895). Die apomorphen Kieferformen sind offenbar mehrfach durch Parallelevolution entstanden, so daß dem Kiefer nur eine verhältnismäßig geringe taxonomische Bedeutung zukommt.

Bei der systematischen Gliederung der Helicoidea sollten auch die Chromosomenzahlen berücksichtigt werden, die bisher bestimmt wurden (vgl. RAINER 1967, PATTERSON 1969); leider beschränken sich die Bestimmungen fast ganz auf Arten der eurasischen Bradybaenidae, Hygromiidae und Helicidae, während von den Xanthonychidae nur eine und von den Sphincterochilidae und Halolimnohelicinae gar keine Art untersucht wurde. Besonders die europäischen Helicoidea haben sehr verschiedene Chromosomenzahlen; bevor diese für die Systematik benutzt werden, sollte festgestellt werden, welches die plesiomorphe Zahl ist. Die Tatsache, daß viele Bradybaenidae und Ariantinae und die eine Art der Xanthonychidae 29 Chromosomen haben, spricht dafür, daß diese Zahl etwa der plesiomorphen entspricht; diese Annahme wird dadurch gestützt, daß diese Zahl auch bei den verwandten Überfamilien Camaenoidea und Mesodontoidea (Polygyroidea) die häufigste ist. Bei der Evolution der europäischen Helicoidea hat also eine Reduktion der Chromosomenzahl (durch Verschmelzung oder Verlust) eine entscheidende Rolle gespielt, d. h. größere Chromosomenzahlen können als plesiomorph, kleinere als apomorph gewertet werden; gemeinsame kleine Zahlen, wie bei den Helicinae und einigen Gruppen der Hygromiidae, können Synapomorphien sein.

II. System.

Zur Überfamilie Helicoidea gehören nur die Gruppen mit Reizapparat, die von PILSBRY (1895) als belogone Heliciden zusammengefaßt wurden; sie sind mit Ausnahme einiger Gruppen, die sich auf Südkontinente verbreitet haben (solche der Xanthonychidae nach Südamerika, der Hygromiidae nach Afrika), auf die Nordhalbkugel beschränkt. Die ande-

ren Gruppen, die bisher zu den Helicoidea gestellt wurden, Camaenidae, Oreohelicidae, Ammonitellidae = Megomphicidae, Corillidae = Plectopylidae, sollten in eigene Überfamilien der heliciden Sigmurethra gestellt werden bzw. gehören zu den achatiniden Sigmurethra (vgl. H. NORDSIECK 1986b).

Die Begründung dazu ist folgende:

1) Camaenidae:

Die Gruppe ist im Gehäusebau nicht von den Helicoidea zu unterscheiden und stimmt mit diesen auch in der Ausbildung von Kiefer und Flagellum überein, unterscheidet sich jedoch durch das Fehlen des Divertikels und (meist) des Reizapparats. Dies wäre kein entscheidender Unterschied, wenn nicht bei manchen amerikanischen Camaenidae und den wahrscheinlich mit den Camaenidae verwandten Solaropsidae ein Reizapparat vorkommen würde, der am Penis inseriert (vgl. PILSBRY 1894, IHERING 1912). Dies spricht dafür, daß die Stammform der Camaenidae einen Reizapparat am Penis, also einen plesiomorphen Reizapparat, besaß, d.h. daß sich beide Evolutionslinien trennten, bevor der Reizapparat vom Penis auf die Vagina überging (vgl. H. NORDSIECK 1985). Eine weitere Besonderheit der Camaenidae ist das Vorkommen eines Peniscoecums, ein plesiomorphes Merkmal, das bei den Helicoidea nur selten zu finden ist. Es ist daher erforderlich, die Camaenidae (und wahrscheinlich Solaropsidae) als selbständige Überfamilie Camaenoidea von den Helicoidea abzutrennen (vgl. H. NORDSIECK 1986b).

2) Oreohelicidae:

PILSBRY (1904, 1905a) trennte *Oreohelix* nur wegen des holopoden Fußes von *Patula*, also den Discidae, ab, obwohl sie diesen im Bau von Gehäuse, Kiefer und Ausführgängen des Genitalsystems auffallend ähnelt (vgl. PILSBRY 1939, 1948) und auch in der Verbreitung dazu paßt. Weitere Hinweise auf diese Verwandtschaft finden sich im Bau des FPSC (vgl. SCHILEYKO & SCHILEYKO 1975) und in der Chromosomenzahl (vgl. PATTERSON 1969). Es kommt hinzu, daß die Kopulation bei *Oreohelix* einseitig ist (WEBB 1951), während sie bei allen Gruppen der Helicoidea wechselseitig ist. Die Ansicht PILSBRY's, daß die Aulacopodie ein taxonomisch besonders bedeutsames Merkmal sei, ist durch dessen eigene Arbeiten widerlegt worden (vgl. PILSBRY 1946); Aulacopodie hat sich in mindestens zehn Styломmatophoren-Gruppen parallel entwickelt, so daß dieses Merkmal nicht zur Definition höherer Taxa verwendet werden kann. Die Oreohelicidae gehören nicht in die Nähe der Camaenidae, zu denen sie PILSBRY (1939) gestellt hat, sondern zu oder in die Nähe der Discidae, also zu den Punctoidea und damit zu den achatiniden Sigmurethra (vgl. H. NORDSIECK 1986b).

3) Ammonitellidae = Megomphicidae:

Diese Gruppe, deren holopode Mitglieder ursprünglich den Polygyridae = Mesodontidae und deren aulacopode den Zonitidae zugeordnet wurden, wurde von PILSBRY (1930, 1939, 1946) zusammengestellt und ebenfalls an die Camaenidae angeschlossen. Die Ausbildung von Kiefer und Genitalsystem, besonders des FPSC und der Ausführgänge, beweist jedoch, daß sie mit diesen nicht näher verwandt ist; diese, besonders das Vorhandensein der charakteristischen Appendicula (an der Vagina), die dem Divertikel entspricht (WEBB 1961), sprechen für eine Verwandtschaft mit den Caryodidae und Strophocheilidae. Die Familie ist daher den Acavoidea und damit den achatiniden Sigmurethra zuzuordnen (vgl. H. NORDSIECK 1986b).

4) Corillidae = Plectopylidae:

Die Gruppe wurde von PILSBRY (1894, 1905b) nach ihren anatomischen Merkmalen für verwandt mit den Acavidae oder Camaenidae gehalten, von SOLEM (1978) jedoch nach dem Vorbild THIELE's und ZILCH's bei den Polygyracea = Mesodontoidea belassen und von SCHILEYKO (1979) zu den Helicoidea gestellt⁹⁾. Unter dem Namen Corillidae wurden bisher drei verschiedene Gruppen vereinigt, zwei asiatische holopode Gruppen, die *Corilla*- und die *Plectopylis*-Gruppe, die beträchtliche Unterschiede in Gehäusebau und Anatomie aufweisen (vgl. PILSBRY 1894, SCHILEYKO 1973) und als Unterfamilien oder gar Familien getrennt werden müssen, und die afrikanische aulacopode *Sculptaria*-Gruppe, die auf jeden Fall als Familie abgetrennt werden muß (vgl. DEGNER 1923). Alle drei Gruppen gehören nach Anatomie und Verbreitung zu den achatiniden Sigmurethra und können vorläufig als Überfamilie Plectopylidoidea zusammengefaßt werden, die den Acavoidea nahe stehen dürfte (vgl. H. NORDSIECK 1986b).

Die in diesem Sinne abgegrenzten Helicoidea können folgendermaßen gegliedert werden:

Helicoidea RAFINESQUE 1815.

Sphincterochilidae ZILCH 1960 (WESTERLUND 1886)¹⁰⁾.

Kiefer glatt; Zwittergang mit akzessorischer Vesicula seminalis; Divertikel vorhanden; Reizapparat einfach vorhanden, aus Scheide mit oder ohne Papille, einem Anhang der Scheide = Appendicula¹¹⁾ und einer Drüse bestehend, Drüse nicht siphonal, einfach, zusammen mit Appendicula an Scheide inserierend (Abb. 3).

S-W-Paläarktis.

Der Reizapparat inseriert am Atrium; der Ommatophorenretraktor verläuft neben den Endwegen. Die Angabe SCHILEYKO's (1978), daß die Bursa vom Spermoovidukt abgknickt sei, bedarf der Nachprüfung.

⁹⁾ Die von mir früher (H. NORDSIECK 1985:5) gemachte Annahme, daß die Corillidae mit asiatischen Helicoidea verwandt seien, geht auf die entsprechende Zuordnung durch SCHILEYKO (1979) zurück.

¹⁰⁾ Sphincterochilidae ZILCH 1960 ist Ersatzname für Leucochroidae WESTERLUND 1886 wegen Homonymie der Typusgattung; er erhält das Datum des ersetzten Namens (Art. 39, 40A IRZN). Das gleiche gilt für Trichiinae LOŽEK 1956 (= Fruticicolinae KOBELT 1904) und Helicellinae IHERING 1909 (= Xerophilinae KOBELT 1904). Bradybaenidae PILSBRY 1934 ist Ersatzname für Eulotidae MOELENDORFF 1898 wegen Synonymie der Typusgattung; er erhält ebenfalls das Datum des ersetzten Namens (Art. 40, 40A IRZN). Zur Nomenklatur der Familientaxa bei außereuropäischen Helicoidea vgl. H. B. BAKER (1959).

¹¹⁾ Die Termini Appendicula und Appendix werden bei Helicoidea (und Stylommatophora allgemein) für verschiedene nicht homologe Teile des Genitalsystems benutzt. Als Appendicula werden der Anhang am Reizapparat der Sphincterochilidae, der umgebildete Pfeilsack der Monachinae und ein (basaler) Anhang an der Vagina von *Trochoidea* (Geomitrinae) bezeichnet, die einander nicht homolog sind; sie sind auch nicht der Appendicula der Acavoidea und Plectopylidae homolog, die dem Divertikel entspricht. Als Appendix werden (basale) Anhänge des Penis bezeichnet, die bei Sphincterochilidae und zwei helicelloiden Gruppen der Trichiinae und Geomitrinae vorkommen und einander nicht homolog sind; sie sind auch weder dem Penisappendix noch dem (terminalen) Peniscoecum anderer Stylommatophoren homolog.

Die einzige rezente Gattung der Familie ist *Sphincterochila*. Die Ausbildung des Zwittergangs (vgl. HESSE 1931) und des Reizapparats (vgl. FRANKENBERGER 1919, HESSE 1931, FORCART 1972, SCHILEYKO 1972b) sind innerhalb der Helicoidea einzigartig, so daß die Sphincterochilidae, wie von FORCART vorgeschlagen¹²), als selbständige Überfamilie abgetrennt werden könnten. Im Vergleich zu den Camaenidae jedoch, die als Überfamilie abgetrennt wurden (s. oben), entspricht das Genitalsystem der Sphincterochilidae mehr dem der Helicoidea, so daß sie in dieser Überfamilie verbleiben sollten. Der Reizapparat kann nach Lage und Ausbildung gegenüber dem der übrigen Helicoidea als plesiomorph angesehen werden (s. I), wenn auch nicht auszuschließen ist, daß er aus einem Pfeilapparat entstanden ist (vgl. FRANKENBERGER), wobei die Appendicula dem Pfeilsack und die Scheide einem Neophor entsprechen würde. Eine nähere Verwandtschaft der Sphincterochilidae zu einer der übrigen Familien der Helicoidea ist jedenfalls nicht zu erkennen, d.h. die systematische Stellung der Familie innerhalb der Überfamilie muß als isoliert bezeichnet werden.

Zu den Sphincterochilidae gehört wahrscheinlich die *Pseudoleptaxis*-Gruppe des europäischen Eo- und Oligozäns, die als Unterfamilie Pseudoleptaxinae abgetrennt werden kann (vgl. H. NORDSIECK 1986a).

Xanthonychidae STREBEL & PFEFFER 1880¹⁰).

Kiefer gerippt, bei manchen Gruppen glatt; Divertikel vorhanden, bei manchen Gruppen fehlend; Reizapparat einfach bis vierfach vorhanden, aus Pfeilsack, ohne Nebensack, und einer bis mehreren Drüsen bestehend, Drüsen nicht siphonal, meist einfach, an Basis des Pfeilsacks, Pfeilsack oder \pm oberhalb Pfeilsack inserierend.

W-Nearktis, N- und W-Neotropis, W-Paläarktis.

Bei mehreren Gruppen mit einfach vorhandenem Reizapparat inseriert dieser an einer Ausstülpung am distalen Ende der weiblichen Endwege = Neophor.

Die einzige bisher untersuchte Art der Xanthonychidae (*Monadenia fidelis* GRAY) hat 29 Chromosomen.

In dieser Familie werden trotz ihrer großen Diversität (vgl. Diagnose) alle amerikanischen Helicoidea und die europäische *Elona*-Gruppe vereinigt, weil eine Zerlegung in mehrere Familien aus folgenden Gründen nicht möglich ist: Bei den amerikanischen Helicoidea sind alle Gruppen mit anderen so eng verbunden, daß eine Grenzziehung willkürlich wäre; dies war auch der Grund, warum bereits PILSBRY (1939) und H. B. BAKER (1943, 1961, in FRANC 1968) alle amerikanischen Gruppen in einer Familie vereinigt haben. Auch eine Abtrennung der Gruppen mit mehreren Reizapparaten als selbständige Familie Humboldtianidae sensu SCHILEYKO (1978)¹³) ist nicht möglich, weil diese Gruppen z.T. mit

¹²) Die Begründung, die FORCART (1972) für die Abtrennung der Sphincterochilidae als selbständige Überfamilie gibt, ist allerdings z.T. nicht stichhaltig. Daß die Appendicula an der Scheide des Reizapparats nicht dem Pfeilsack homolog ist, kann sicher nicht damit begründet werden, daß der Reizapparat am Atrium inseriert. Der Bau des Penis (sensu FORCART = Penis + Epiphallus) ist als Begründung für diese Abtrennung ebenfalls nicht geeignet, weil nicht alle Helicoidea den komplexen Penisbau der Helicinae besitzen.

¹³) Leider macht SCHILEYKO (1978) keine Angaben darüber, welche Gruppen zu seiner Familie Humboldtianidae gehören sollen, *Humboldtiana* allein, die Humboldtianinae oder alle Xanthonychidae mit mehreren Reizapparaten. Auch die von ihm behauptete nähere Verwandtschaft zu den Helicidae wird nicht begründet.

solchen mit einem Reizapparat nahe verwandt sind (s. unten). Was die *Elona*-Gruppe betrifft, erkannte bereits IHERING (1929), daß diese im Bau des Reizapparats den Xanthonychidae mit mehreren Reizapparaten, wie *Lysinoe* und *Humboldtiana*, so ähnlich ist, daß eine nähere Verwandtschaft angenommen werden muß; dies wurde offenbar von GITTENBERGER (1979) übersehen, als er der Gruppe Familienrang zugestand. Tatsächlich gehen die Gemeinsamkeiten der *Elona*-Gruppe mit diesen Gruppen der Xanthonychidae weiter, als IHERING bekannt war (s. unten), so daß ihre Abtrennung als selbständige Familie fast nur noch durch die Verbreitung zu begründen wäre.

Die hohe Diversität der amerikanischen Xanthonychidae, die von keiner anderen Familie der Helicoidea erreicht wird, macht eine Untergliederung in zahlreiche Unterfamilien erforderlich. PILSBRY (1939) gliederte die Familie, die er Helminthoglyptidae nannte, in acht Unterfamilien, von denen er aber nur die vier in Nordamerika vorkommenden definierte: Helminthoglyptinae, Sonorellinae, Cepoliinae, Humboldtianinae; er nannte weiterhin die Epiphragmophorinae, während er mit den übrigen drei mittelamerikanischen Gruppen, wahrscheinlich Lysinoinae, Xanthonychinae und Metostracinae, gemeint haben dürfte (was aus PILSBRY 1900 und 1927 zu schließen ist). BAKER (1943, in FRANC 1968) nahm sechs Unterfamilien an: Xanthonychinae, Epiphragmophorinae, Helminthoglyptinae, Cepoliinae, Humboldtianinae und Sonorellinae. Ein umfassender Vergleich aller Gruppen, besonders der Genitalsysteme, unter zusätzlicher Berücksichtigung der Untersuchungsergebnisse von WEBB (1952a, b, 1980), ergab, daß PILSBRY's Gliederung abgesehen von Änderungen bei der nordamerikanischen Gruppen weitgehend akzeptiert werden kann. An dem System von BAKER ist dagegen zu bemängeln, daß 1) normale Gehäuse-schnecken und Halbnackt- bzw. Nacktschnecken nicht in einer Unterfamilie (Xanthonychinae sensu BAKER) zusammengefaßt werden sollten, 2) *Lysinoe* und die *Humboldtiana*-Gruppe wegen beträchtlicher Unterschiede in verschiedene Unterfamilien gestellt werden müssen, und 3) die durch Parallelevolution entstandenen Gruppen mit fehlendem Reizapparat nicht in einer Unterfamilie (Sonorellinae sensu BAKER) vereinigt werden dürfen.

Die in dieser Arbeit vorgeschlagene Unterfamiliengliederung der amerikanischen Xanthonychidae, die wegen der mangelhaften Kenntnis einiger Gruppen, besonders der mittel- und südamerikanischen, nur provisorischen Charakter haben kann, ist folgende: Monadeniinae n. subfam., Helminthoglyptinae, Cepoliinae, Epiphragmophorinae, Trichodiscininae n. subfam., Lysinoinae, Xanthonychinae, Metostracinae n. subfam., Humboldtianinae. Bei den nordamerikanischen Gruppen wird also *Monadenia* wegen der beträchtlichen Unterschiede im Bau des Genitalsystems als Unterfamilie von den Helminthoglyptinae getrennt, während die *Sonorella*-Gruppe, der der Reizapparat fehlt, den letzteren angeschlossen wird. Die *Averellia*-Gruppe wird als selbständige Unterfamilie gewertet, weil sie sich von den anderen mittelamerikanischen Gruppen, den Lysinoinae und denen mit reduziertem Gehäuse, beträchtlich unterscheidet. Daß den Xanthonychidae auch die europäische *Elona*-Gruppe als Unterfamilie angeschlossen werden muß, wurde bereits gesagt.

Monadeniinae n. subfam.

Typusgattung: *Monadenia* PILSBRY.

Divertikel fehlend; ein Pfeilsack, eine Drüse, an Basis des Pfeilsacks inserierend (Abb. 4).

NW-Nordamerika.

Hierzu nur *Monadenia*. Die Gattung unterscheidet sich vor allem im Bau des Reizapparats beträchtlich von den übrigen nordamerikanischen Gruppen (vgl. PILSBRY 1939, WEBB 1952a). Der Reizapparat inseriert allerdings nicht am Atrium, wie PILSBRY angab, sondern an der Vagina, die zusammen mit dem Atrium \pm erweitert ist, ohne einen ausgeprägten Neophor zu bilden (vgl. WEBB). *Monadenia* wurde von PILSBRY zu den Helminthoglyptinae, von WEBB und BAKER (1961) in die Nähe von mittelamerikanischen Gruppen gestellt; nähere Beziehungen bestehen aber weder zu den anderen nordamerikanischen noch zu den mittelamerikanischen Gruppen, die stets zwei und anders ausgebildete Drüsen haben, so daß die Aufstellung einer eigenen Unterfamilie erforderlich ist.

Helminthoglyptinae PILSBRY 1939.

Divertikel vorhanden; ein Pfeilsack, zwei Drüsen, an Basis des Pfeilsacks inserierend, Drüsenkörper Teil der Endwege anliegend (Abb. 5-6); bei manchen Gruppen Reizapparat und z.T. auch Divertikel fehlend.

SW-Nordamerika.

Zu den Helminthoglyptinae gehören alle nordamerikanischen Gruppen außer *Monadenia*. *Helminthoglypta* und die *Micrarionta*-Gruppe stimmen im Bau des Reizapparats mehr überein, als die Angaben PILSBRY's (1939) vermuten lassen: die Drüse von *Helminthoglypta* ist nicht die Anschwellung des Drüsengangs, die eine muskulöse Pumpe darstellt, sondern der anschließende terminale Teil, der in einer Scheide den Neophor umhüllt (vgl. WEBB 1952b). Dieser Teil entspricht dem terminalen bei *Micrarionta*, der der Vagina bzw. dem proximalen Penis anliegt.

Die *Sonorella*-Gruppe, die von PILSBRY (1939) wegen des fehlenden Reizapparats als Unterfamilie abgetrennt wurde, ist durch *Sonorelix* so eng mit der *Micrarionta*-Gruppe verbunden (vgl. PILSBRY 1948), daß sie nur als Tribus gewertet werden kann. Außerdem gibt es noch weitere Gruppen ohne Reizapparat, die unabhängig von der *Sonorella*-Gruppe aus solchen mit Reizapparat hervorgegangen sind (vgl. MILLER 1970, 1972).

Helminthoglyptini.

Divertikel vorhanden; Reizapparat vorhanden, bei einer Gruppe fehlend.
Hierzu *Helminthoglypta*, die *Micrarionta*-Gruppe und *Greggelix*.

Sonorellini PILSBRY 1939.

Divertikel meist fehlend; Reizapparat fehlend.
Hierzu die *Sonorella*-Gruppe.

Cepoliinae (IHERING 1909) PILSBRY 1939.

Divertikel fehlend; ein Pfeilsack, Drüsen ungleich, eine apikal am Pfeilsack und meist zwei am Neophor inserierend (Abb. 7).
Westindien.

Zu dieser Unterfamilie, die zusätzlich durch meist glatten Kiefer gekennzeichnet ist, gehören alle Xanthonychidae Westindiens. Sie besitzen einen Reizapparat (vgl. BAKER 1943), der wie der von *Helminthoglypta* mit einem Neophor, jedoch im Gegensatz zu diesem mit einem Pfeilpapillensack und ganz anders ausgebildeten Drüsen versehen ist. Eine Vereinigung der Cepoliinae mit den Helminthoglyptinae, wie sie BAKER (1961) vorschlug, ist deshalb nicht angebracht. Es ist die Frage, ob die eine Drüse am Pfeilsack oder die zwei an der Neophorscheide denen der übrigen Xanthonychidae homolog sind (vgl. PILSBRY 1939, BAKER 1943, WEBB 1952b); mir scheint wie BAKER letzteres wahrscheinlicher, da die Scheidendrüsen in Lage und Anzahl den Drüsen der übrigen besser entsprechen als die Drüse am Pfeilsack.

Epiphragmophorinae HOFFMANN 1928.

Südamerika (Schwerpunkt mittlere Anden).

Die wenigen untersuchten Arten der *Epiphragmophora*-Gruppe besitzen ein Genitalsystem (vgl. DÖRING 1875, IHERING 1909, HESSE 1930, HYLTON SCOTT 1962), das offenbar dem der Cepoliinae ähnelt: Divertikel meist fehlend; ein Pfeilsack, Drüsen ungleich, die eine länglich, die anderen ein bzw. zwei gedrungen, am Pfeilsack bzw. an dessen Basis inserierend (Abb. 8). Die längliche Drüse wurde anscheinend z.T. zum Pfeilsack gerechnet, so daß sie in der Beschreibung nicht erwähnt wurde (vgl. DÖRING, IHERING 1929). Die geringe Länge des Bursastiels, die von PILSBRY (1939) als wichtiges Merkmal der Unterfamilie angesehen wurde, ist nicht für alle untersuchten Arten charakteristisch (vgl. HESSE, HYLTON SCOTT). Eine ausreichende Definition der Unterfamilie ist erst möglich, wenn das Genitalsystem genauer untersucht worden ist; dies ist auch Voraussetzung für eine Homologisierung der Drüsen der Epiphragmophorinae mit denen der übrigen Xanthonychidae, die wiederum für die der Cepoliinae (s. dort) von Bedeutung sein könnte.

Trichodiscininae n. subfam.

Typusgattung: *Trichodiscina* MARTENS.

Divertikel vorhanden; ein bis zwei Pfeilsäcke, zwei Drüsen, an Basis des Pfeilsacks inserierend, verhältnismäßig lang und stark zusammengeknäuelte (Abb. 9).

Mittelamerika.

Hierzu *Trichodiscina* (vgl. BAKER 1927), *Miraverellia* (vgl. THOMPSON 1959) und wahrscheinlich *Averellia*, deren Genitalsystem noch nicht untersucht wurde. Die *Averellia*-Gruppe, die auch gehäusermorphologisch gut charakterisiert ist, kann weder zu den Lysinoinae, von denen sie sich besonders durch die Ausbildung von Reizapparat und Fußende unterscheidet, noch zu den Xanthonychinae, die Halbnahtschnecken sind, gestellt werden, so daß die Aufstellung einer eigenen Unterfamilie notwendig war.

Lysinoinae HOFFMANN 1928.

Divertikel fehlend; ein bis zwei Pfeilsäcke, zwei bis drei Drüsen, an Basis des Pfeilsacks bzw. Vagina inserierend, verhältnismäßig kurz (Abb. 10-11); Fußende gekielt.

Mittelamerika.

Als Lysinoinae können zwei mittelamerikanische Gruppen zusammengefaßt werden, die im Bau von Gehäuse und Genitalsystem beträchtliche Unterschiede aufweisen, aber wegen der apomorphen Ausbildung des Fußendes gemeinsamen Ursprung haben dürften (vgl. PILSBRY 1927). Die beiden Gruppen sollten als Triben getrennt werden:

Leptariontini n. trib.

Typusgattung: *Leptarionta* FISCHER & CROSSE.

Ein Pfeilsack, zwei Drüsen, an Basis des Pfeilsacks inserierend; bei einer Gruppe Reizapparat fehlend.

Hierzu *Leptarionta* und *Tryonigens* (vgl. PILSBRY 1927).

Lysinoini.

Zwei Pfeilsäcke, drei Drüsen, an Vagina nahe Pfeilsäcken inserierend.

Hierzu nur *Lysinoe* (vgl. FISCHER & CROSSE 1872). Es ist möglich, daß auch die gehäusemorphologisch ähnliche *Itzamna*, deren Genitalsystem noch nicht untersucht wurde, hierher gehört.

Leptarionta besitzt wie die Trichodiscininae und Xanthonychinae einen einfach vorhandenen, also mehr plesiomorphen Reizapparat, der dem der Stammform der Xanthonychidae nahe kommen dürfte, *Lysinoe* dagegen zwei Pfeilsäcke und drei Drüsen, also einen mindestens verdoppelten Reizapparat. Diese Gruppe ähnelt damit den Humboldtianinae, die sich aber durch anders gebauten Reizapparat und ungekieltes Fußende beträchtlich unterscheiden; es ist daher wahrscheinlich, daß die Vervielfachung des Reizapparats bei beiden Gruppen auf Parallelevolution zurückzuführen ist.

Xanthonychinae.

Halbnacktschnecke, Niere entsprechend verkürzt; Divertikel vorhanden oder fehlend; ein Pfeilsack, zwei Drüsen, an Basis des Pfeilsacks inserierend (Abb. 12); Fußende mit Horn.

Mexiko.

Hierzu nur *Xanthonyx*. Das Genitalsystem dieser Gruppe (vgl. STREBEL & PFEFFER 1880, PILSBRY 1900, BAKER 1942) ähnelt dem der Trichodiscininae und Leptariontini und ist damit verhältnismäßig plesiomorph; die Abtrennung als selbständige Unterfamilie geht also hauptsächlich auf die durch die Gehäusereduktion bedingten Merkmale zurück. Der Fuß zeigt offenbar eine Tendenz zur Aulacopodie (vgl. STREBEL & PFEFFER).

Metostracinae n. subfam.

Typusgattung: *Metostracon* PILSBRY.

Nacktschnecke, Niere entsprechend verkürzt, zweilappig, das Perikard einschließend; Divertikel fehlend; ein Pfeilsack (oder Neophor?), zwei Drüsen, apikal an Pfeilsack (Neophor?) inserierend (Abb. 13).

Mexiko.

Für *Metostracon*, die nach der Reduktion des Gehäuses und der zugehörigen Verlagerung des Eingeweidetraktes ein unvollkommenes Nacktschneckenstadium erreicht hat (vgl. PILSBRY 1900), muß eine neue Unterfamilie aufgestellt werden, weil so große Unterschiede zu *Xanthonyx* bestehen, daß Parallelevolution beider Gruppen angenommen werden muß. Niere und Genitalsystem sind von denen der übrigen Xanthonychidae sehr verschieden; eine nähere Verwandtschaft zu einer der anderen Gruppen der Familie ist nicht zu erkennen. Einschränkend muß allerdings gesagt werden, daß das Genitalsystem von *Metostracon* ungenügend untersucht ist; es ist möglich, daß der Pfeilsack, in dem PILSBRY keinen Pfeil finden konnte, in Wirklichkeit ein Neophor ist und der echte Pfeilsack rückgebildet wurde, was auch die apikale Insertion der Drüsen erklären würde. Eine erneute Untersuchung des Genitalsystems ist erforderlich, um die genannten Unklarheiten zu beseitigen und die systematische Stellung der Gruppe zu klären.

Humboldtianinae PILSBRY 1939.

Divertikel vorhanden; drei bis vier Pfeilsäcke, entsprechend viele Drüsen, an Vagina nahe Pfeilsäcken inserierend (Abb. 14).

Mexiko, Texas.

Zu den Humboldtianinae gehören zwei Gruppen, *Humboldtiana* und *Bunnya*, die sich so weitgehend unterscheiden, daß sie als Triben getrennt werden müssen.

Humboldtianini.

Gehäuseschnecke; vier Pfeilsäcke und Drüsen, Drüsenkörper zu Ring um Vagina verschmolzen, Anzahl der Reizapparate z. T. reduziert.

Hierzu *Humboldtiana* (vgl. PILSBRY 1927, 1939, 1948, SOLEM 1974). WEBB (1980) stellte fest, daß bei der von ihm untersuchten *Humboldtiana*-Art wie bei *Bunnya* zwei Pfeile im Pfeilsack gebildet werden.

Bunynini n. trib.

Typusgattung: *Bunnya* H. B. BAKER.

Halbnacktschnecke; drei Pfeilsäcke mit Pfeilpapillensäcken und Drüsen, Drüsenkörper nicht verschmolzen; Fußende mit Horn.

Hierzu *Bunnya* (vgl. BAKER 1942). Die Unterschiede zu *Xanthonyx* zeigen, daß beide Halbnacktschneckenformen durch Parallelevolution entstanden sind.

Die Humboldtianinae sind, was die Vervielfachung des Reizapparats und dessen eigentümlichen Bau angeht, als verhältnismäßig apomorphe Gruppe anzusehen. Ihre Ähnlichkeit mit den anderen amerikanischen Xanthonychidae, die einen mehrfach vorhandenen Reizapparat haben (*Miraverellia*, *Lysinoe*), ist nur gering (s. dort); sie nehmen also innerhalb der Familie eine relativ isolierte systematische Stellung ein.

Eloninae GITTEBERGER 1979.

Divertikel vorhanden; ein Pfeilsack, zwei zerteilte Drüsen, an Vagina oberhalb Pfeilsäcken inserierend (Abb. 15).

W-Paläarktis (Pyrenäen).

GITTEBERGER (1979) stellte für die *Elona*-Gruppe, zu der *Elona* und *Norelona* gehören (vgl. H. NORDSIECK 1986a), die Familie Elonidae auf. Die Ausbildung des Genitalsystems

(vgl. HESSE 1885, IHERING 1929, GITTENBERGER) läßt folgende Aussagen zur systematischen Stellung der Gruppe zu: Das Vorhandensein des Divertikels zeigt, daß sie nicht zu den Hygromiidae oder Bradybaenidae gehört. Wichtiger sind die Merkmale des Reizapparats: 1) Die Drüsen sind nicht siphonal, d.h. die Gruppe gehört nicht zu den Hygromiidae oder Helicidae. 2) Die Drüsen inserieren oberhalb des Pfeilsacks an der Vagina, d.h. sie gehört nicht zu den Bradybaenidae. Die Gruppe sollte nicht als selbständige Familie gewertet, sondern als Unterfamilie den Xanthonychidae zugeordnet werden, weil es keine wesentlichen Unterschiede zu den amerikanischen Gruppen, dafür aber wichtige Gemeinsamkeiten mit solchen gibt. Es sind folgende: 1) das Vorkommen einer Pfeilpapille bei *Elona* und des zugehörigen Pfeilpapillensacks (= Cupula, vgl. HESSE, IHERING) bei beiden Gattungen der Gruppe; 2) die Anzahl und Lage der Reizapparatelemente: ein Pfeilsack und zwei mehrteilige Drüsen, die oberhalb des Pfeilsacks ringsum an der Vagina inserieren. Die in 1) genannten Hilfsorgane sind sonst nur bei Xanthonychidae (Cepoliinae, *Bunnysia*, vgl. BAKER 1942, 1943) zu finden. Der Reizapparat 2) ist also bei der *Elona*-Gruppe mindestens verdoppelt; die Pfeilsäcke sind zu einem reduziert, während die Drüsen erhalten geblieben sind. Dies sind Verhältnisse, die außer bei Hygromiidae, die aber andere Drüsen haben, nur bei Xanthonychidae vorkommen und zwar bei *Lysinoe* (die jedoch zwei Pfeilsäcke und drei ungeteilte Drüsen besitzt) und *Bunnysia* (die drei Pfeilsäcke mit zwei Pfeilen und gleich viele ungeteilte Drüsen besitzt). Beide Merkmale des Reizapparats sprechen also für eine Verwandtschaft mit den mittelamerikanischen Xanthonychidae; diese Folgerung wird durch die Gehäuseähnlichkeit der fossilen *Elona*-Verwandten mit diesen Gruppen gestützt (vgl. H. NORDSIECK 1986a). Der Bau des Penis von *Elona* (mit innerem Penisrohr, ohne Papille) kann als weiterer Hinweis auf eine Verwandtschaft mit amerikanischen Xanthonychidae gewertet werden, weil es einen ähnlichen Penisbau bei *Helminthoglypta* gibt (vgl. PILSBRY 1939, GITTENBERGER).

Die *Elona*-Gruppe ist wahrscheinlich der Rest einer Gruppe von Helicoidea, die im europäischen Tertiär vom Eozän bis zum Pliozän reich vertreten war; diese fossilen Eloninae lassen sich in zwei Gruppen gliedern, die als Triben gewertet werden können: die *Galactochilus*-Gruppe = Elonini und die *Klikia*-Gruppe = Klikiini. Von den Elonini blieb im Pleistozän nur die *Elona*-Gruppe, von den Klikiini wahrscheinlich nur *Soosia* übrig (vgl. H. NORDSIECK 1986a).

Soosia, die von HESSE (1918b) zu seinen Helicodontinae gestellt wurde, unterscheidet sich durch Gehäuse, Genitalsystem und Verbreitung beträchtlich von den übrigen Helicodontinae sensu HESSE, die zu den Hygromiidae gehören (s. dort). Das Genitalsystem ist nach Soós (1917) stark vereinfacht (ohne Divertikel, Reizapparat und Flagellum), im übrigen aber unzureichend bekannt, so daß es keine Rückschlüsse auf die Zugehörigkeit der Gattung zu einer der Familien der Helicoidea zuläßt. Eine genauere Untersuchung, besonders der männlichen Endwege, ist deshalb erforderlich, um die systematische Stellung der Gattung klären zu können.

Bradybaenidae PILSBRY 1934 (Eulotidae MOELLENDORFF 1898)¹⁰⁾.

Kiefer gerippt, bei manchen Gruppen glatt; Divertikel fehlend; Reizapparat einfach vorhanden, aus Pfeilsack, meist mit Nebensack, und ein bis zwei Drüsen bestehend, Drüsen nicht siphonal, einfach oder zerteilt, an Nebensack oder Basis des Pfeilsacks inserierend.

E-Paläarktis, eine Art W-Paläarktis, E-Orientalis.

Bei den bisher untersuchten Bradybaenidae (WIEGMANN 1900, SCHILEYKO 1978) ist die Bursa vom Spermovidukt abgeknickt. Bei mehreren Gruppen der Familie inseriert der Reizapparat an einer Ausstülpung am distalen Ende der weiblichen Endwege = Neophor.

Alle bisher untersuchten Arten der Bradybaenidae haben 28 oder 29 Chromosomen.

Die asiatischen Bradybaenidae stellen im Gegensatz zu den amerikanischen oder europäischen Helicoidea eine auffallend geschlossene Gruppe dar, deren größter Teil nicht in Unterfamilien gegliedert werden kann; nur die auf den Philippinen verbreitete Teilgruppe läßt sich wegen der Ausbildung des Reizapparats als Unterfamilie Helicostylinae abtrennen.

Bradybaeninae.

Reizapparat mit zwei Drüsen, diese meist zerteilt (Abb. 16-17).

Verbreitung wie Familie.

Die verschiedenen Gruppen der Bradybaeninae unterscheiden sich im Bau von Reizapparat und männlichen Endwegen (vgl. PILSBRY 1895, JACOBI 1898, WIEGMANN 1900, SCHILEYKO 1978, AZUMA 1982) nicht genügend, um eine Aufteilung in Triben oder gar Unterfamilien zu ermöglichen. Die Gliederung in Aegistinae und Bradybaeninae, die von den japanischen Malakologen vorgeschlagen wird (vgl. HABE 1955, AZUMA), basiert nur auf der Untersuchung der japanischen Arten; für die Aufteilung ist offenbar die Ausbildung des Flagellums entscheidend, das bei den Aegistinae sensu HABE \pm stark entwickelt ist, während es bei den Bradybaeninae sensu HABE weniger entwickelt ist oder fehlt. Dies kann aber bei den zu den gleichen Gattungen gerechneten Arten des asiatischen Festlands nicht der Fall sein, weil bei diesen das Flagellum fast immer fehlt (vgl. WIEGMANN). Dieses Beispiel zeigt, daß eine Untergliederung der Bradybaeninae nicht möglich ist, bevor eine Revision aller, besonders der festländischen Gruppen im Gattungsniveau durchgeführt wurde.

Helicostylinae IHERING 1909.

Reizapparat mit einer Drüse, diese einfach (Abb. 18); bei einer Gruppe Reizapparat fehlend.

Philippinen.

Zu den Helicostylinae gehören *Tricheulota*, *Chloraea* und die *Helicostyla*-Gruppe (vgl. SEMPER 1873, PILSBRY 1895). Die Ausbildung des Reizapparats spricht dafür, daß die Unterfamilie gegenüber den Bradybaeninae verhältnismäßig apomorph ist; dies dürfte damit zusammenhängen, daß sie aus einem Isolat der Familie auf den Philippinen hervorgegangen ist.

Hygromiidae TRYON 1866.

Kiefer gefältelt, z. T. gerippt; Divertikel fehlend; Reizapparat einfach bis zweifach vorhanden, aus Pfeilsack, z. T. mit Nebensack, und meist mehreren Drüsen bestehend, Drüsen siphonal, meist zerteilt, bei den meisten Gruppen \pm oberhalb Pfeilsack inserierend.

Paläarktis mit Kapverden, besonders W-Paläarktis, E-Äthiopis.

Bei allen bisher untersuchten Hygromiidae liegt die Bursa dem Spermovidukt an.

Zu den Hygromiidae, die als Familie von den Helicidae abgetrennt werden müssen (vgl. IHERING 1929, HESSE 1931, PILSBRY 1939, SCHILEYKO 1972b, 1978), gehören außer den Hygromiidae sensu SCHILEYKO die Helicodontinae sensu HESSE (ohne *Soosia*) und die bisher zu den Bradybaenidae gestellten Halolimnohelicinae.

Die Helicodontinae sensu HESSE haben nur die durch die versteckte Lebensweise bedingten Merkmale gedrücktes Gehäuse und Neigung zur Rückbildung des Reizapparats gemeinsam, unterscheiden sich aber sonst in der Ausbildung des Genitalsystems, besonders des Reizapparats, erheblich. SCHILEYKO (1978) erkannte diese Heterogenität, als er darin vier Gruppen nachwies¹⁴⁾, von denen er zwei als mögliche Angehörige der Hygromiidae ansah; er hielt aber die Gruppe als Familie von den Hygromiidae getrennt und erhob sie später (1979) sogar zur Überfamilie. Dieses Vorgehen ist völlig unangemessen und offenbar eine Verlegenheitslösung, die nur mit den Schwierigkeiten bei der Zuordnung der betreffenden Gruppen zu erklären ist. Tatsächlich lassen die meisten Gruppen der Helicodontinae sensu HESSE Beziehungen zu den Hygromiidae erkennen und können vorläufig in einer Unterfamilie zusammenbleiben, während die *Helicodonta*-Gruppe s. l. eine isolierte systematische Stellung hat (s. unten); *Soosia* dagegen dürfte überhaupt nicht zu den Hygromiidae gehören (s. bei *Eloninae*). Dafür läßt sich *Ciliella*, die HESSE eigentlich nach Ausbildung von Gehäuse und Genitalsystem hätte zu seinen Helicodontinae stellen müssen, an die Gruppen anschließen, die den Hygromiidae nahe stehen.

Die Zuordnung der Halolimnohelicinae zu den Hygromiidae wurde bereits früher (H. NORDSIECK 1986a) begründet.

Die Gliederung der Hygromiidae in Unterfamilien ist nicht einfach. Die bisherige auf PILSBRY's Gliederung (1895) zurückgehende Einteilung in Fruticicolinae (= Hygromiinae), Helicellinae und Helicodontinae (KOBELT 1904, A. J. WAGNER in STURANY & WAGNER 1914 und 1915, HESSE 1931), denen noch die Geomitrinae hinzuzufügen sind (vgl. ZILCH 1960), kann nicht aufrecht erhalten werden, weil die Helicellinae und Helicodontinae durch mehrfach entstandene adaptive Merkmale definiert und damit polyphyletisch sind (s. oben). Dies wurde, was die ersteren betrifft, bereits von SCHILEYKO (1972b, 1978) erkannt, der die Hygromiidae (ohne Helicodontinae s. oben) in zahlreiche Unterfamilien gliederte. Von diesen können abgesehen von den Hygromiinae nur die Trichiinae, Monachinae (= Euomphaliinae, 1978) und Geomitrinae übernommen werden. Die Cochlicellinae gehören zu den Monachinae, weil sie sich im Bau des Reizapparats an die *Monacha*-Gruppe (*Thebinae* sensu HESSE) anschließen. Die Ciliellinae und Metafruticicolinae sind nur auf das Fehlen des Reizapparats begründet; sie stehen anderen Gruppen der Hygromiidae so nahe, daß sie nur als Triben gewertet werden können. Die Archaicinae und Paedhoplitinae wurden von SCHILEYKO (1978) von den Hygromiinae bzw. Euomphaliinae abgetrennt, weil sie seiner Meinung nach nicht zu diesen Gruppen gehören, sondern direkt von Trichiinae abzuleiten sind. Wenn dies zuträfe, müßten sie sich von den Hygromiinae bzw. Euomphaliinae irgendwie unterscheiden; dies ist aber offenbar nicht der Fall, da SCHILEYKO's Diagnosen dieser Unterfamilien mit denen der genannten weitgehend übereinstimmen, d.h. diese Unterfamilien können nicht akzeptiert werden¹⁵⁾.

¹⁴⁾ Dazu ist anzumerken, daß SCHILEYKO (1978) zusätzlich zu diesen vier Gruppen noch *Canariella* und *Soosia* anführt, die er offenbar nicht zuordnen konnte. Eine seiner vier Gruppen ist im übrigen wieder heterogen, weil sie die *Helicodonta*-Gruppe und *Caracollina* enthält; einen Reizapparat, wie er für diese Gruppe abgebildet wird (: Abb. 31v), gibt es nicht. Auch schreibt SCHILEYKO der ebenfalls zu dieser Gruppe gerechneten *Atenia* eine Appendicula zu, die bei GITTENBERGER (1968) jedoch eine Drüse des Reizapparats ist.

¹⁵⁾ Es geht nicht an, wie es SCHILEYKO (1978) tut, die Hygromiinae und Euomphaliinae nach der Ausbildung des Reizapparats als monophyletische Gruppen darzustellen und gleichzeitig die Gruppen Mittelasiens mit dem gleichen Reizapparat (*Archaica*- bzw. *Paedhoplita*-Gruppe) unabhängig von diesen von den Trichiinae abzuleiten, nur weil Arten dieser Gruppen bestimmten benachbarten Arten der Trichiinae besonders ähnlich sind. Eine Ableitung dieser Gruppen von den Trichiinae erst im Pleistozän (: Abb. 33) ist sowieso ganz unrealistisch.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Unterfamiliengliederung der Hygromiidae vollständig revidiert werden muß. Das ist im Rahmen dieser Arbeit nur bedingt möglich, weil viele Gruppen der Familie noch nicht genügend bekannt sind. Die Unterfamilien müssen mehr noch als bei anderen Helicoidea nach der Ausbildung des Reizapparats unterschieden werden, weil die übrigen Teile des Genitalsystems, soweit genügend bekannt, wenig verschieden sind; mit Hilfe des Reizapparats lassen sich auch am einfachsten Schlußfolgerungen zur Phylogenese der Gruppen ziehen (s. I). Das Vorhandensein zweier Reizapparate muß für die Hygromiidae insgesamt als plesiomorph angesehen werden, weil es in vier verschiedenen Gruppen (Trichiinae, Geomitrinae, Monachinae, Halolimnohelicinae) ausschließlich oder häufig vorkommt; ein weiterer Beweis dafür ist das Vorhandensein beidseitig bzw. ringsum an der Vagina inserierender Drüsen auch bei den meisten Gruppen mit einfach vorhandenem Reizapparat. Von den genannten Gruppen mit zwei Reizapparaten haben die Trichiinae einen normalen Pfeilsack, sind also die in dieser Hinsicht plesiomorphe Unterfamilie, während die drei anderen einen jeweils in anderer Weise umgebildeten Pfeilsack aufweisen, also stärker apomorph sind; sie sollten daher als drei Unterfamilien gewertet werden. Ebenfalls stärker apomorph sind die Gruppen mit einfach vorhandenem Reizapparat, die Hygromiinae mit wenig verändertem und die helicodontoiden Gruppen mit stärker modifiziertem Reizapparat, die nach dessen Ausbildung mindestens zwei unabhängige Evolutionslinien und damit Unterfamilien darstellen, die Ciliellinae¹⁶⁾ und Helicodontinae.

Die makaronesischen Hygromiidae, die *Geomitra*- und die *Leptaxis*-Gruppe, wurden bisher, der Gliederung PILSBRY's (1895) folgend, als selbständige Unterfamilien gewertet (vgl. C. BOETTGER 1909, THIELE 1931, ZILCH 1960), wobei die Zugehörigkeit der Leptaxinae zu den Hygromiidae erst von SCHILEYKO (1972a) und unabhängig davon von mir erkannt wurde¹⁷⁾. Der Vergleich der Reizapparate beider Gruppen mit denen der übrigen Hygromiidae zeigte, daß sie mit bestimmten festländischen Gruppen nahe verwandt sind und daher nur Tribusrang haben; die *Geomitra*-Gruppe bildet mit der *Trochoidea*-Gruppe die Unterfamilie Geomitrinae, während die *Leptaxis*-Gruppe zu den Hygromiinae gehört.

Die Chromosomenzahl der bisher untersuchten Arten der Familie ist verschieden und meist mehr oder weniger reduziert. Einige helicelloide Arten aus zwei Unterfamilien (Hygromiinae, Geomitrinae) und *Helicodonta* haben 27 bzw. 26, die meisten übrigen aus drei Unterfamilien 24 bzw. 23 Chromosomen. Die gemeinsame höhere Zahl der helicelloiden Arten ist kein Beweis für deren nähere Verwandtschaft, weil sie als plesiomorph zu werten ist (s. I), während z.B. die übereinstimmende Zahl (23) der untersuchten Arten von *Euomphalia*, *Monacha* und *Cochlicella* eine Stütze für deren Vereinigung in einer Unterfamilie Monachinae ist, weil diese apomorph ist.

¹⁶⁾ Die Unterfamilie muß unglücklicherweise den Namen einer Gruppe tragen, die keinen Reizapparat besitzt, also für die Unterfamilie nicht repräsentativ ist; Grund dafür ist SCHILEYKO's frühe und voreilige Aufstellung einer Tribus Ciliellini für die Hygromiidae ohne Reizapparat.

¹⁷⁾ Nachdem ich mit Hilfe der Literaturangaben zur Anatomie (Kiefer, Genitalsystem) von *Leptaxis* deren Zugehörigkeit zu den Hygromiidae erkannt hatte, stellte ich fest, daß SCHILEYKO schon früher (1972a) *Leptaxis undata* LOWE nach dem Bau des Genitalsystems zu *Monachoides* und damit zu den Hygromiidae gestellt hatte. Die Zuordnung der Gruppe zu *Monachoides* geht jedoch zu weit, weil sie deren Besonderheiten nicht genügend berücksichtigt. Die Zugehörigkeit von *Leptaxis* zu den Hygromiidae und Hygromiinae wurde inzwischen durch anatomische Untersuchung von mehreren Arten, die ich von K. GROH (Darmstadt) erhielt, bestätigt.

Zu den Hygromiidae dürften zahlreiche tertiäre Helicoidea-Gruppen Europas mit hygromioider und helicodontoider Gehäuseform gehören, deren Beziehungen zu rezenten Gruppen noch nicht genügend erforscht sind (vgl. H. NORDSIECK 1986a).

Trichiinae LOŽEK 1956 (KOBELT 1904)¹⁰.

Zwei Pfeilsäcke, normal ausgebildet, stets mit Nebensäcken, Pfeil verhältnismäßig klein, einfach (Abb. 19).

W-Paläarktis bis Mittelasien.

Hierzu die Fruticicolinae und Helicellinae sensu HESSE mit zwei normalen Pfeilsäcken (vgl. HESSE 1931, 1934, SCHILEYKO 1978), d.h. die Trichiinae sensu SCHILEYKO mit Ausnahme von *Helicella*, die zur folgenden Unterfamilie gehört (s. dort). Die Unterfamilie kann nach dem Verlauf des Ommatophorenretraktors in zwei Triben gegliedert werden:

Trichiini.

Ommatophorenretraktor zwischen den Endwegen verlaufend.

Hierzu die Mehrzahl der Gattungen.

Helicopsini n. trib.

Typusgattung: *Helicopsis* FITZINGER.

Ommatophorenretraktor neben den Endwegen verlaufend.

Hierzu die *Helicopsis*-Gruppe.

Hygromiinae.

Ein Pfeilsack (bei einer Gruppe zwei), normal ausgebildet, z. T. mit Nebensack, Pfeil verhältnismäßig groß, \pm stärker differenziert (Abb. 20); bei einer Gruppe Reizapparat fehlend.

Paläarktis mit Kapverden.

Hierzu die Fruticicolinae und Helicellinae sensu HESSE mit einem normalen Pfeilsack (vgl. HESSE 1931, 1934, SCHILEYKO 1972a, 1978), d.h. die Hygromiinae sensu SCHILEYKO sowie die Archaicinae SCHILEYKO, Leptaxinae auct., Metafruticicolinae SCHILEYKO und *Helicella*.

Die *Archaica*-Gruppe gehört, wie von SCHILEYKO (1972a) ursprünglich auch vorgeschlagen, zu den Hygromiinae (s. oben).

Die *Leptaxis*-Gruppe, die von den meisten Autoren als selbständige Unterfamilie betrachtet und noch von MANDAHL-BARTH (1950) für näher verwandt mit den Helicidae gehalten wurde, gehört nach der Ausbildung von Kiefer und Genitalsystem zweifelsfrei zu den Hygromiidae; in der Ausbildung des Reizapparats stimmt sie mit den Hygromiinae überein (vgl. MANDAHL-BARTH). Es handelt sich also nicht um eine plesiomorphe, sondern um eine relativ apomorphe Gruppe, die ihre Entstehung der Isolation im makaronesischen Raum verdankt; deshalb ist es ganz unwahrscheinlich, daß tertiäre Helicoidea des europäischen Festlands zur *Leptaxis*-Gruppe gehören (vgl. H. NORDSIECK 1986a).

Die *Metafruticicola*-Gruppe, die von SCHILEYKO (1972b) wegen des fehlenden Reizapparats als Unterfamilie abgetrennt wurde, schließt sich im Bau der männlichen Endwege (vgl. HESSE 1931, SCHILEYKO 1972c) und der Verbreitung an die *Fruticocampylaea*-Gruppe an, so daß sie als Tribus den Hygromiinae zugeordnet werden kann.

Helicella, die von SCHILEYKO (1978) wegen des Vorhandenseins von zwei Pfeilsäcken zu den Trichiinae gestellt wurde, stimmt in der Ausbildung von Pfeilsack und Pfeil und der Innervierung des Penis vom Pedalganglion aus weitgehend mit *Cernuella* und *Candidula* überein; es muß daher angenommen werden, daß der zweifach vorhandene Reizapparat aus einem einfach vorhandenen entstanden, also (für Hygromiidae eine Ausnahme!) apomorph ist.

Damit ergibt sich folgende Tribusgliederung:

Hygromiini.

Ommatophorenretraktor zwischen den Endwegen verlaufend; stets ein Pfeilsack.
Hierzu die Mehrzahl der Gattungen, auch die *Archaica*-Gruppe.

Leptaxini C. BOETTGER 1909.

Wie Hygromiini, Pfeil mit zwei ausgeprägten Schneiden.
Hierzu die *Leptaxis*-Gruppe. Die Abtrennung als Tribus von den Hygromiini wird durch den abweichenden Gehäusebau und die Verbreitung gestützt.

Metafruticicolini SCHILEYKO 1972.

Wie Hygromiini, aber Reizapparat fehlend.
Hierzu die *Metafruticicola*-Gruppe.

Helicellini IHERING 1909 (KOBELT 1904)¹⁰⁾.

Ommatophorenretraktor neben den Endwegen verlaufend; ein oder zwei Pfeilsäcke.
Hierzu die *Cernuella*-Gruppe, *Candidula* und *Helicella*.

Ciliellinae SCHILEYKO 1970¹⁶⁾.

Wie Hygromiinae, Pfeilsack unterschiedlich ausgebildet bis fehlend, wenn vorhanden, mit Pfeil, dieser unterschiedlich groß (Abb. 21-22); bei einigen Gruppen Reizapparat fehlend.

SW-W-Paläarktis.

Hierzu die meisten Gruppen der Helicodontinae sensu HESSE und *Ciliella* (vgl. HESSE 1931, ODHNER 1931, ORTIZ DE ZÁRATE 1962, GITTENBERGER 1968, SCHILEYKO 1971b, 1972b). Es ist fraglich, ob diese Gruppen tatsächlich näher verwandt sind. Die Verwandtschaft von *Trissexodon*- und *Oestophora*-Gruppe wird durch die Ausbildung eines Pfeilsackligaments (vgl. ORTIZ DE ZÁRATE, GITTENBERGER) und die Verbreitung wahrscheinlich gemacht. *Caracollina* läßt sich trotz der abweichenden Ausbildung des Pfeilsacks nach den übrigen Merkmalen des Genitalsystems an die *Oestophora*-Gruppe anschließen (vgl. HESSE, ODHNER). *Ciliella* ähnelt der *Oestophora*-Gruppe im Gehäusebau und der Ausbildung der männlichen Endwege (vgl. HESSE, SCHILEYKO). Die Unterfamilie kann demnach in vier Triben gegliedert werden:

Trissexodontini n. trib.

Typusgattung: *Trissexodon* PILSBRY.

Pfeilsack mit Nebensack, Pfeil klein.

Hierzu die *Trissexodon*-Gruppe.

Oestophorini n. trib.

Typusgattung: *Oestophora* HESSE.

Pfeilsack ohne Nebensack, Pfeil unterschiedlich groß, oder Pfeilsack fehlend; bei einer Gattung Reizapparat fehlend.

Hierzu die *Oestophora*-Gruppe und *Canariella*.

Caracollinini n. trib.

Typusgattung: *Caracollina* BECK.

Pfeilsack ohne Nebensack, jedoch mit Anhang, Pfeil sehr klein.

Hierzu nur *Caracollina*.

Ciliellini.

Reizapparat fehlend.

Hierzu nur *Ciliella*. Die Besonderheiten der Gattung und die verbleibende Unsicherheit ihrer Zuordnung lassen die Wertung als selbständige Tribus geraten erscheinen.

Geomitrinae C. BOETTGER 1909.

Ein oder zwei Pfeilsäcke, zu Anhängen ohne Pfeil umgebildet, ohne Nebensack (Abb. 23).

S-W-Paläarktis.

Die *Trochoidea*-Gruppe der Helicellinae sensu HESSE und die *Geomitra*-Gruppe, die bisher von den meisten Autoren als Unterfamilie gewertet wurde, stimmen in der Ausbildung des Reizapparats so weitgehend überein, daß sie in einer Unterfamilie vereinigt werden müssen (vgl. HESSE 1934, MANDAHL-BARTH 1950). Der Pfeilsack ist zu einem Anhang („muskulöse Drüse“, MANDAHL-BARTH) umgebildet, der im Vergleich zur Appendicula der folgenden Unterfamilie stets von geringer Größe und einfach gebaut ist. Es ist auch möglich, daß der Pfeilsack rückgebildet wurde und der Anhang dem Nebensack entspricht. Bei der *Geomitra*-Gruppe soll die Muscularis des Anhangs nach MANDAHL-BARTH im Gegensatz zu der von *Trochoidea* keine Längsmuskulatur enthalten, also noch einfacher gebaut sein; die Deutung als Oriment des Pfeilsacks, die MANDAHL-BARTH vorschlug, steht in Widerspruch zu der Tatsache, daß der Reizapparat der Helicoidea nicht bei diesen entstanden, sondern von deren Stammform übernommen wurde (s. I). Das bedeutet, daß die *Geomitra*-Gruppe ähnlich wie die *Leptaxis*-Gruppe (s. bei Hygromiinae) keine plesiomorphe, sondern eine relativ apomorphe Gruppe ist, die aus einem Isolat auf den Madeiren hervorgegangen ist; daher gilt für die Zuordnung von tertiären Helicoidea zur *Geomitra*-Gruppe das gleiche wie für die zur *Leptaxis*-Gruppe. Die Unterfamilie läßt sich in zwei Triben gliedern:

Trochoideini n. trib.

Typusgattung: *Trochoidea* BROWN.

Zwei Anhänge, Drüsen beidseitig ausgebildet.

Hierzu die *Trochoidea*-Gruppe.

Geomitriini.

Ein bis zwei Anhänge, Drüsen entsprechend ein- oder beidseitig ausgebildet; bei einer Gruppe Reizapparat fehlend.

Hierzu die *Geomitra*-Gruppe. Die Abtrennung als Tribus wird wie bei den Leptaxini durch Gehäusebau und Verbreitung gestützt; die Geomitriini sind ein Musterbeispiel für die adaptive Radiation einer Gruppe in einem relativ kleinen isolierten Areal (Madeiren).

Monachinae WENZ 1930 (KOBELT 1904)¹⁸.

Ein bis zwei Pfeilsäcke, zu Anhängen ohne Pfeil = Appendiculae¹¹) umgebildet, ohne Nebensack (Abb. 24-25).

W-Paläarktis bis Abessinien und Mittelasien.

Zu dieser Unterfamilie, die ursprünglich nur für die *Monacha*-Gruppe (Thebinae sensu HESSE) aufgestellt worden war, gehören auch die *Euomphalia*-Gruppe der Fruticicolinae sensu HESSE, dazu die Paedhoplitinae SCHILEYKO (s. oben), und die *Cochlicella*-Gruppe der Helicellinae sensu HESSE (vgl. HESSE 1931, 1934, SCHILEYKO 1972b, 1978). Diese Gruppen sind durch den Besitz eines bestimmten Reizorgans, der Appendicula¹¹), gekennzeichnet, die dem Pfeilsack homolog sein dürfte (vgl. FRANKENBERGER 1919); sie besteht aus einer Scheide und einem terminalen Anhang, der \pm deutlich abgesetzt ist. Die Zusammengehörigkeit von *Euomphalia*- und *Monacha*-Gruppe hatte SCHILEYKO (1978) bereits erkannt; die *Cochlicella*-Gruppe sah er (1972b) dagegen als selbständige Unterfamilie an, weil er deren zerteilten Anhang der Appendicula falsch mit den Drüsen des Reizapparats homologisierte. Die Vereinigung der drei Gruppen in einer Unterfamilie wird durch die gleiche Chromosomenzahl (23) der untersuchten zugehörigen Arten gestützt, die als apomorph anzusehen ist (s. oben). Die drei Gruppen können als Triben gewertet werden:

Euomphaliini SCHILEYKO 1978.

Zwei Appendiculae, Drüsen des Reizapparats vorhanden; Ommatophorenretraktor zwischen den Endwegen verlaufend.

Hierzu die *Euomphalia*-Gruppe, an die sich die *Paedhoplita*-Gruppe anschließen läßt (s. oben). Die äthiopische *Lejeania*-Gruppe, die einen Reizapparat wie die *Euomphalia*-Gruppe hat, bei der aber anscheinend ein unterschiedlicher Verlauf des Ommatophorenretraktors vorkommt (vgl. PFEFFER 1931, VERDCOURT 1969), dürfte ebenfalls zu dieser Tribus gehören. Die Euomphaliini stellen die plesiomorphe Gruppe der Unterfamilie dar, während die beiden folgenden Triben als stärker apomorph anzusehen sind.

¹⁸) Monachinae WENZ 1930 (als Monachea) ist Ersatzname für Thebea WENZ 1923 wegen Homonymie, Thebea Ersatzname für Carthusiana KOBELT 1904 wegen Synonymie der Typusgattung. Monachinae WENZ ist allerdings durch Monachinae (Typusgattung *Monachus*!) bei den Mammalia (Pinnipedia) präokkupiert, so daß der Fall nach Art. 55 (a) IRZN der Kommission vorgelegt werden muß.

Monachini¹⁸⁾.

Eine Appendicula, mit einfachem Anhang, Drüsen des Reizapparats vorhanden; Ommatophorenretraktor neben den Endwegen verlaufend; bei einigen Gruppen Reizapparat \pm reduziert.

Hierzu die *Monacha*-Gruppe.

Cochlicellini SCHILEYKO 1972.

Eine Appendicula, mit zerteiltem Anhang, Drüsen des Reizapparats fehlend; Ommatophorenretraktor neben den Endwegen verlaufend.

Hierzu *Cochlicella* und *Monilearia*.

Helicodontinae KOBELT 1904.

Ein Pfeilsack, zu Anhang ohne Pfeil umgebildet, ohne Nebensack, oder Pfeilsack fehlend, eine Drüse, bei Vorhandensein des Pfeilsacks zusammen mit diesem inserierend (Abb. 26).

W-Paläarktis, besonders S-Europa.

Zu dieser Unterfamilie gehören zwei Gruppen der Helicodontinae sensu HESSE, die im Bau des Genitalsystems, besonders des FPSC und der männlichen Endwege, weitgehend übereinstimmen. Sie können wegen der im folgenden genannten Unterschiede als Triben gewertet werden; diese Einstufung wird durch die Unterschiede im Gehäusebau gestützt.

Helicodontini.

Anhang vorhanden; Penisretraktor vom Columellarmuskel abzweigend.

Hierzu *Helicodonta* und *Drepanostoma* (vgl. HESSE 1931, 1934, SCHILEYKO 1971 b, 1978). Der Anhang des Reizapparats dürfte, wie bereits von A. SCHMIDT (1855) vermutet, dem Pfeilsack entsprechen, was aus seiner Lage und der von der Drüse abweichenden Ausbildung¹⁹⁾ zu schließen ist; daß er zusammen mit dieser inseriert und ebenfalls drüsig ist, ist (entgegen der Meinung SCHILEYKO's) kein Beweis dafür, daß er zur Drüse des Reizapparats gehört.

Lindholmiolini SCHILEYKO 1978.

Anhang fehlend; Penisretraktor am Diaphragma inserierend.

Hierzu *Lindholmiola* (vgl. HESSE, SCHILEYKO). Ob auch *Atenia*, deren Genitalsystem dem von *Lindholmiola* ähnelt (vgl. GITTENBERGER 1968), zu dieser Tribus gehört, bleibt zu untersuchen.

¹⁹⁾Dieser Unterschied ist anscheinend bei *Drepanostoma* stärker ausgeprägt als bei *Helicodonta*, was HESSE (1918b, 1931, 1934) dazu veranlaßte, den Anhang der ersteren mit einem Pfeilsack und den der letzteren mit einer Drüse zu vergleichen. Dies ist aber nicht statthaft, da die Anhänge bei beiden zweifellos homolog sind.

Halolimnohelicinae H. NORDSIECK 1986.

Zwei Pfeilsäcke, zu Anhängen ohne Pfeil umgebildet, ohne Nebensack, Drüsen des Reizapparats zusammen mit Pfeilsäcken inserierend (Abb. 27); bei einer Gruppe Reizapparat fehlend.

Äthiopis (Mittel- und E-Afrika).

Die äthiopische *Halolimnohelix*-Gruppe stimmt im Bau des Genitalsystems abgesehen von der Insertion der Drüsen des Reizapparats mit den Hygromiidae überein, während sie sich von den Bradybaenidae, zu denen sie seit PILSBRY's Bearbeitung (1919) gestellt wurde, durch die dem Spermovidukt anliegende Bursa, das Vorhandensein zweier Reizapparate und die siphonale Ausbildung der Drüsen unterscheidet (vgl. PILSBRY, PFEFFER 1931, VERDCOURT 1973, 1974). Während also eine Zuordnung zu den Bradybaenidae nicht in Betracht kommt, bleibt zu klären, ob die Gruppe als Unterfamilie der Hygromiidae oder als selbständige Familie zu betrachten ist, da die Unterschiede zu den paläarktischen Hygromiidae etwas größer sind als die von deren Unterfamilien untereinander; im Vergleich zu den anderen Familien der Helicoidea wird sie allerdings besser als Unterfamilie eingestuft. Die für die Hygromiidae plesiomorphe Ausbildung zweier Reizapparate und die plesiomorphe Insertion der Drüsen zusammen mit den Pfeilsäcken sprechen dafür, daß die Halolimnohelicinae aus einem relativ früh in die Äthiopis eingewanderten Isolat der Hygromiidae hervorgegangen sind.

Helicidae RAFINESQUE 1815.

Kiefer gerippt, bei manchen Gruppen glatt; Divertikel meist vorhanden; Reizapparat einfach vorhanden, aus einem Pfeilsack, ohne Nebensack, und zwei Drüsen bestehend, Drüsen siphonal, meist zerteilt, an Basis des Pfeilsacks inserierend.

W-Paläarktis mit Kapverden, eine Art auch NE-Nearktis.

Bei allen bisher untersuchten Helicidae ist die Bursa vom Spermovidukt abgeknickt.

Nach der Abtrennung der Hygromiidae (s. dort) stellen die Helicidae eine verhältnismäßig geschlossene Gruppe dar, die nach dem Bau des Genitalsystems, besonders des Reizapparats, in zwei Unterfamilien, Ariantinae und Helicinae, gegliedert werden kann, die sich auch in Chromosomenzahl und Verbreitung unterscheiden. Die Abtrennung einer dritten Unterfamilie, wie sie HESSE (1918a: Murellinae), GERMAIN (1929: Tacheocampylaeinae) oder SCHILEYKO (1972b: Thebinae) vorgeschlagen haben, läßt sich nicht aufrecht erhalten, weil die entsprechenden Gruppen sich von den Helicinae (s. dort) nicht genügend unterscheiden.

Zu den Helicidae gehören mehrere Gruppen der tertiären Helicoidea Europas. Während die Ariantinae nur mit wenigen Arten vom Miozän an nachzuweisen sind, sind die Helicinae seit dem Eozän zahlreich vertreten, besonders im Neogen mit der *Cepaea*-Gruppe (vgl. H. NORDSIECK 1986a).

Ariantinae MÖRCH 1864.

Drüsen des Reizapparats einfach bis gegabelt, Pfeil weniger differenziert, mit zwei Schneiden (Abb. 28).

Europa (ohne Kaukasien), eine Art N-Afrika.

Die Ariantinae stellen trotz des abweichenden Gehäusebaus einiger Gattungen eine geschlossene Gruppe dar, die nicht in Triben gegliedert werden kann; sie ist nach dem Bau des Reizapparats und der männlichen Endwege (vgl. HESSE 1931, 1934, SCHILEYKO 1971a, 1978) als verhältnismäßig plesiomorph anzusehen. Das Bild der geschlossenen und plesiomorphen Gruppe wird durch die Chromosomenzahl bestätigt, die bei allen untersuchten Arten 29 oder 30 beträgt; eine Reduzierung wie bei den Helicinae hat bei den Ariantinae offenbar nicht stattgefunden.

Helicinae.

Drüsen des Reizapparats meist \pm zerteilt, Pfeil meist stärker differenziert, mit vier Schneiden (Abb. 29).

Verbreitung wie Familie.

Die Helicinae sind eine weniger geschlossene Gruppe als die Ariantinae, so daß einige Gruppen als Unterfamilien abgetrennt wurden (s. oben); nach dem Bau des Reizapparats und der männlichen Endwege (vgl. HESSE 1907—1920, 1931, SCHILEYKO 1978) sind sie im Vergleich zu den Ariantinae verhältnismäßig apomorph. Dies gilt auch für die Chromosomenzahl, die gegenüber der der Ariantinae meist reduziert ist; sie beträgt bei den meisten untersuchten Arten 28, 27, 26 oder 25, bei wenigen Arten 30 oder 22.

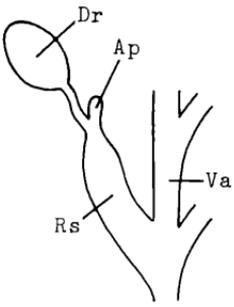
Eine Untergliederung der Helicinae ist trotz der großen Diversität nicht einfach, weil alle abweichenden Gruppen durch weniger abweichende mit den übrigen verbunden sind. Zwei Gruppen, die bereits als Unterfamilien abgetrennt wurden, können als Triben gewertet werden:

Murellini HESSE 1918.

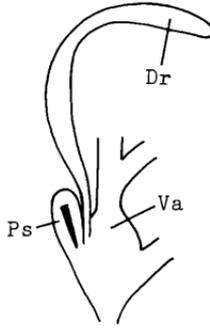
Drüsen des Reizapparats einfach bis wenig zerteilt, Pfeil mit oder ohne Krone.

Hierzu *Marmorana* (*Murella*) sowie *Macularia* und *Tacheocampylaea*, die im Bau des Pfeils zu den Helicini überleiten. Die Abtrennung als Tribus wird durch die Ausbildung des Gehäuses, besonders die Bänderung, und die Verbreitung gestützt; die Murellini sind in bezug auf Gehäuse und Genitalsystem als verhältnismäßig plesiomorph anzusehen. Eine Beschränkung der Tribus auf *Murella*, wie sie HESSE (1918a) wegen des kronenlosen Pfeils dieser Gruppe vorschlug, ist weniger gut zu begründen, weil noch andere Gruppen der Helicinae einen Pfeil ohne Krone haben. Auch die Abtrennung von *Tacheocampylaea*, die GERMAIN (1929) wegen der Ausbildung von deren Pfeil vornahm, kann nicht akzeptiert werden, weil sich dieser von dem anderer Helicinae nicht besonders unterscheidet.

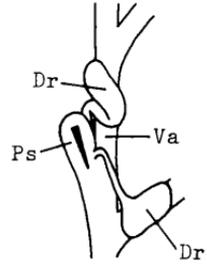
Abb. 3-29. Reizapparate von Helicoidea (nach verschiedenen Autoren schematisiert). 3: *Sphincterochila* (Sphincterochilidae); 4: *Monadenia* (Xanthonychidae, Monadeniinae); 5: *Micrarionta* (X., Helminthoglyptinae); 6: *Helminthoglypta* (X., Helminthoglyptinae); 7: *Cepolis* (X., Cepoliinae); 8: *Epiphragmophora* (X., Epiphragmophorinae); 9: *Trichodiscina* (X., Trichodiscininae); 10: *Leptarionta* (X., Lysinoinae); 11: *Lysinoe* (X., Lysinoinae); 12: *Xanthonyx* (X., Xanthonychinae); 13: *Metostracón* (X., Metostracinae); 14: *Humboldtiana* (X., Humboldtianinae); 15: *Elona* (X., Eloninae); 16: *Fruticicola* (Bradybaenidae, Bradybaeninae); 17: *Aegista* (B., Bradybaeninae); 18: *Helicostyla* (B., Helicostyliinae); 19: *Trichia* (Hygromiidae, Trichiinae); 20: *Hygromia* (H., Hygromiinae); 21: *Oestophora* (H., Ciliellinae); 22: *Caracollina* (H., Ciliellinae); 23: *Trochoidea* (H., Geomitrinae); 24: *Euomphalia* (H., Monachinae); 25: *Cochlicella* (H., Monachinae); 26: *Helicodonta* (H., Helicodontinae); 27: *Vicariibelix* (H., Halolimnohelicinae); 28: *Helicigona* (Helicidae, Ariantinae); 29: *Helix* (H., Helicinae). Abkürzungen siehe bei Abb. 1, außerdem: Ap = Appendicula (von Sphincterochilidae) bzw. Anhang ohne Pfeil (von Hygromiidae), Ne = Neophor (neophore), Ns = Nebensack (accessory sac), Pp = Pfeilpapillensack (dart papilla sac), Rs = Scheide des Reizapparats (sheath of stimulatory organ) (von Sphincterochilidae).



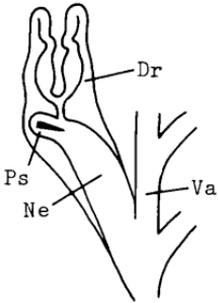
3



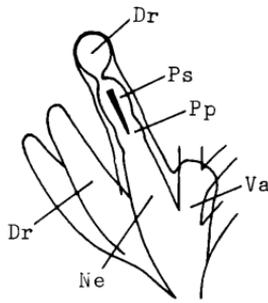
4



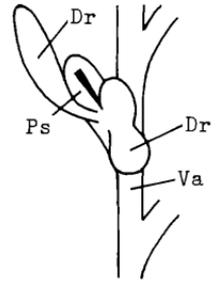
5



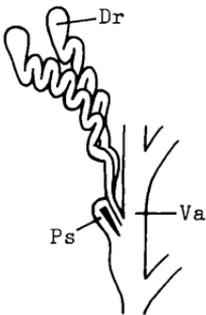
6



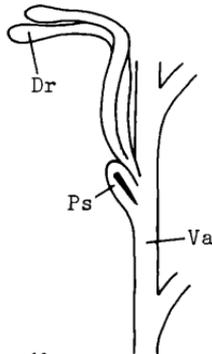
7



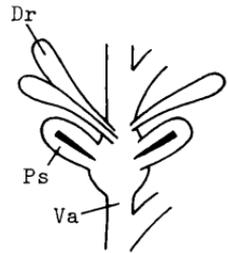
8



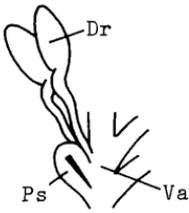
9



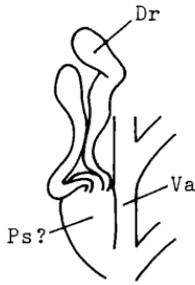
10



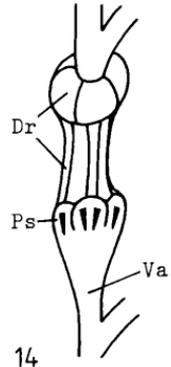
11



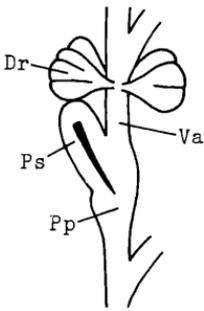
12



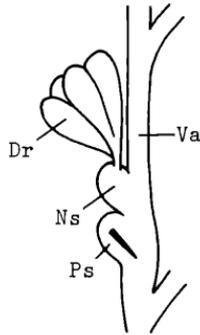
13



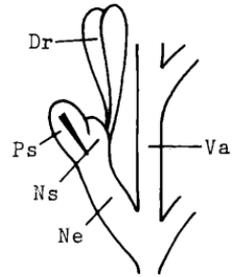
14



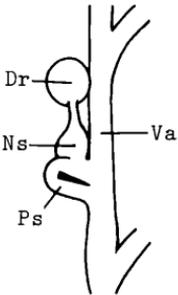
15



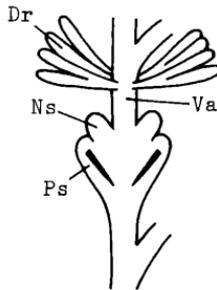
16



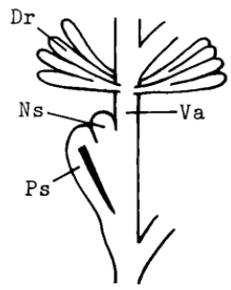
17



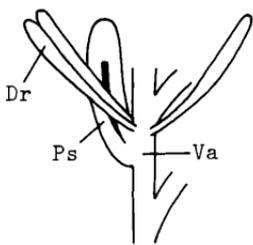
18



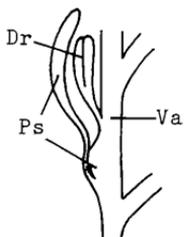
19



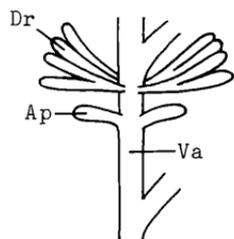
20



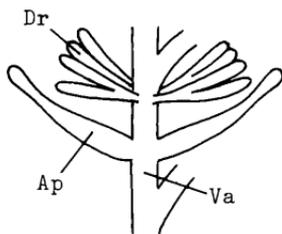
21



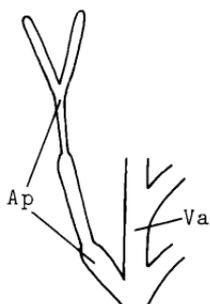
22



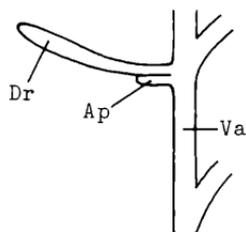
23



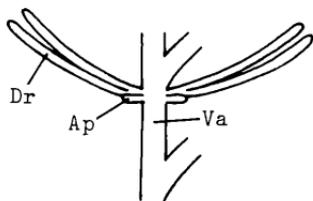
24



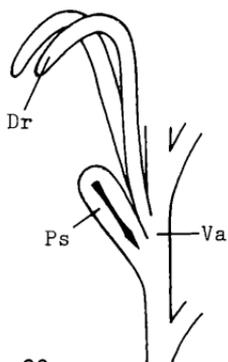
25



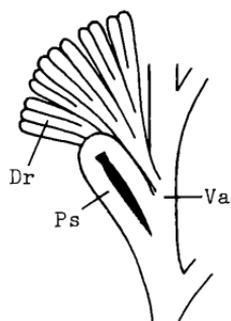
26



27



28



29

Helicini.

Drüsen des Reizapparats \pm zerteilt, Pfeil meist mit Krone.
Hierzu die übrigen Gruppen außer der folgenden.

Euparyphini PERROT 1939²⁰⁾.

Drüsen des Reizapparats einfach, verdickt, Pfeil mit Krone.

Hierzu nur *Theba*. Die Abtrennung dieser Gruppe als Unterfamilie, die SCHILEYKO (1972b) vorschlug, kann nicht akzeptiert werden, da sie abgesehen von der Ausbildung der Drüsen weitgehend mit den Helicini übereinstimmt²¹⁾. Die Drüsen haben im Gegensatz zu denen von Ariantinae und Murellini eine abweichende Innenstruktur (vgl. SCHILEYKO); die Euparyphini sind also in dieser Hinsicht verhältnismäßig apomorph.

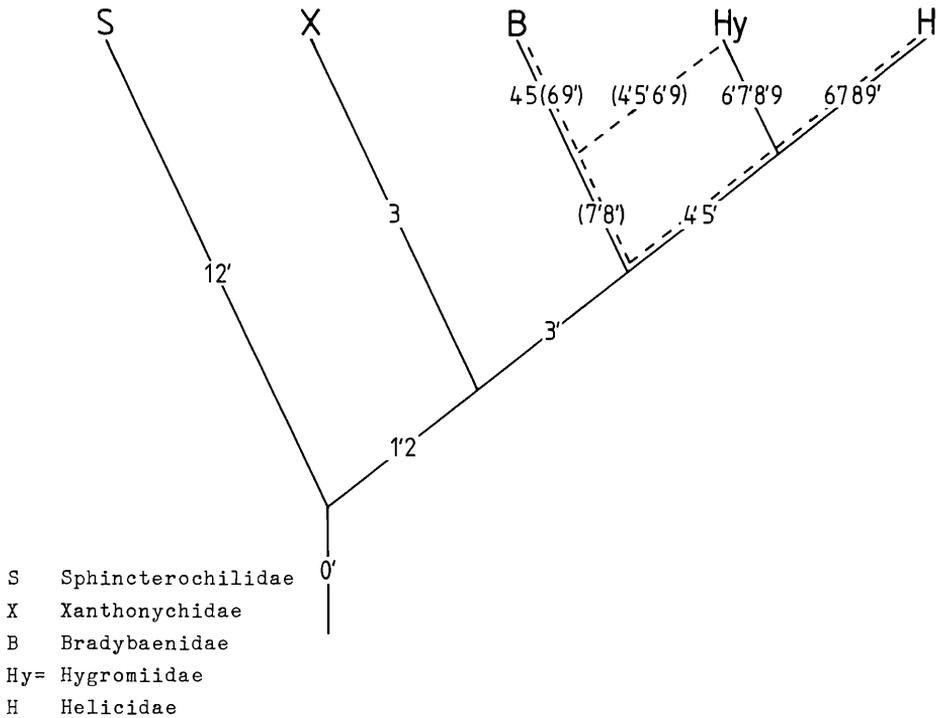
III. Phylogenese.

Die Helicoidea gehören zu den heliciden Sigmurethra und sind mit den Camaenoidea und Mesodontoidea (Polygyroidea) verwandt, mit denen sie auch geographisch \pm vikariieren (vgl. H. NORDSIECK 1986b). Im Gegensatz zu diesen besitzen sie meist einen Reizapparat, der an Atrium bzw. Vagina inseriert; dies ist die wesentliche Synapomorphie der Überfamilie. Die Stammform der Helicoidea besaß also außer den plesiomorphen Merkmalen der Styломmatophora und den apomorphen der heliciden Sigmurethra (vgl. H. NORDSIECK 1985) einen Reizapparat, der wahrscheinlich am Atrium inserierte; dies könnte ein Reizapparat ähnlich dem der Sphincterochilidae gewesen sein (s. I.). Die übrigen Familien der Helicoidea dürften eine monophyletische Gruppe darstellen, da sie einen entsprechenden Reizapparat (Pfeilapparat) besitzen und (abgesehen von den Hygromiidae und Helicidae der W-Paläarktis) geographisch \pm vikariieren. Diese Gruppe dürfte in der W-Paläarktis entstanden sein, weil sie dort die größte Diversität hat, und sich von da nach Amerika und Asien ausgebreitet haben; sie entspricht in dieser Hinsicht den Clausiliidae, die das gleiche Entstehungsgebiet und das gleiche Verbreitungsmuster haben (vgl. H. NORDSIECK 1986b). Der Reizapparat dieser Gruppe war der plesiomorphe Pfeilapparat (Abb. 1), der aus Pfeilsack und zwei an dessen Basis inserierenden einfachen Drüsen besteht (s. I.).

Von dieser Gruppe dürften sich zuerst die Xanthonychidae abgetrennt haben, weil sie eine weite Verbreitung und sehr hohe Diversität auf Familienniveau haben; sie haben allerdings nur plesiomorphe Merkmale, u.a. die einfachen Drüsen des Reizapparats, gemeinsam. Was die übrigen Familien betrifft, so ist die Frage, ob die Bradybaenidae und Hygromiidae oder die Hygromiidae und Helicidae eine monophyletische Gruppe bilden. Die Entscheidung hängt davon ab, wie man die möglichen Synapomorphien der ersten Gruppe (Fehlen des Divertikels, Ausbildung eines Nebensacks im Reizapparat) bzw. der

²⁰⁾ Thebinae SCHILEYKO 1972 non WENZ 1923 = Euparyphini PERROT 1939.

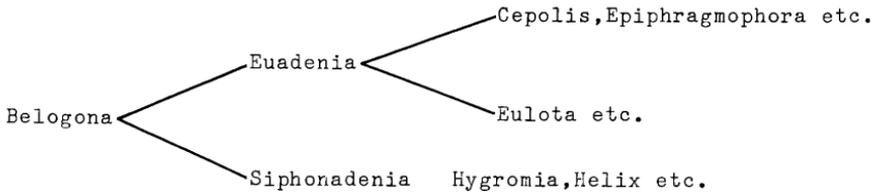
²¹⁾ Die Penisapille, deren Fehlen SCHILEYKO (1972b) als weiteres Charakteristikum seiner Thebinae angibt, ist bei *Theba* wie bei allen Helicinae vorhanden, wie NOYCE (1973) durch detaillierte Untersuchung gezeigt hat.



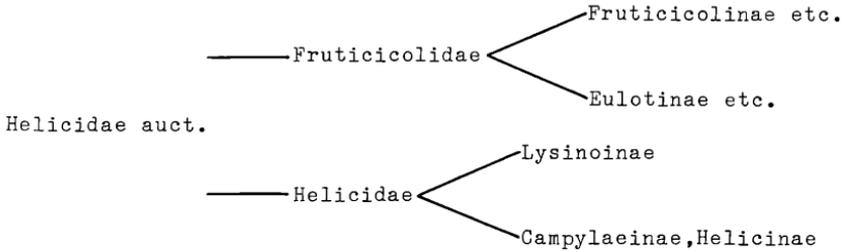
- 0' Reizapparat an Atrium bzw. Vagina
(stimulatory organ on atrium resp. vagina)
- 1/1' anderer Reizapparat/Pfeilapparat
(other stimulatory organ/dart apparatus)
- 2/2' Zwittergang ohne/mit akzessorischer Ves. seminalis
(hermaphrodite duct without/with accessory ves. seminalis)
- 3/3' Drüsen des Reizapparats einfach/zerteilt
(dart glands not divided/divided)
- 4/4' Drüsen des Reizapparats nicht siphonal/siphonal
(dart glands not tubular/tubular)
- 5/5' Chromosomenzahl konstant/zur Reduktion neigend
(chromosome number constant/tending to reduction)
- 6/6' Reizapparat einfach/zweifach vorhanden
(stimulatory organ single/doubled)
- 7/7' Reizapparat ohne/mit Nebensack
(stimulatory organ without/with accessory sac)
- 8/8' Divertikel vorhanden/fehlend
(diverticulum present/absent)
- 9/9' Bursa an Spermoovidukt anliegend/von S. abgelenkt
(bursa running along spermooviduct/bent off from s.)

Abb. 30. Phylogenie der Helicoidea (Phylogramm mit plesiomorphen/apomorphen Merkmalen, zwei Alternativen bei eurasischen Familien).

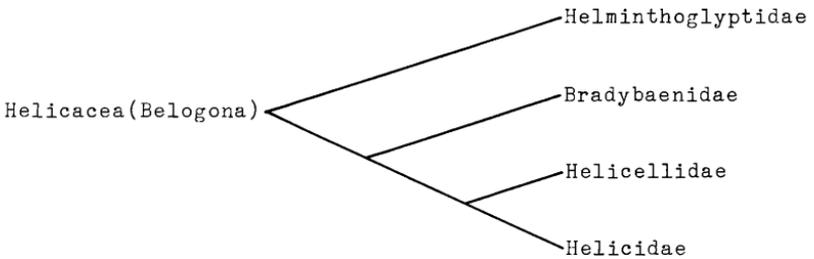
PILSBRY 1895:



IHERING 1929:



PILSBRY 1939:



SCHILEYKO 1978:

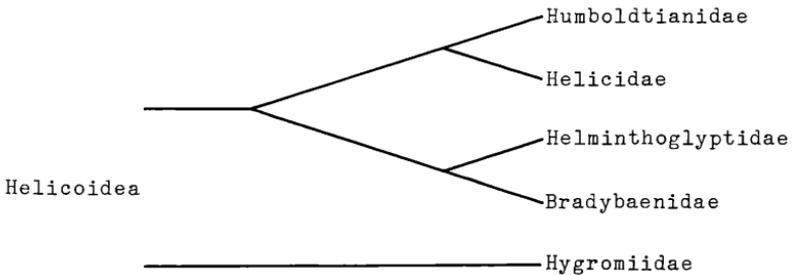


Abb. 31. Phylogese der Helicoidea (ohne Sphincterochilidae) nach verschiedenen Autoren.

zweiten Gruppe (siphonale Drüsen des Reizapparats, Neigung zur Reduktion der Chromosomenzahl) bewertet, d. h. ob es echte Synapomorphien sind oder ob sie durch Parallelevolution entstanden sind. Mit Hilfe des geographischen Verhältnisses der drei Familien oder ihrer Diversität läßt sich das Problem nicht lösen. Es ist so, daß die Bradybaenidae und Hygromiidae geographisch \pm vikariieren, während die Hygromiidae und Helicidae, deren beider Verbreitungszentrum die W-Paläarktis ist, dort ökologisch \pm vikariieren. Zwischen allen drei Familien gibt es keine Übergänge, weder in Europa, wo Hygromiidae und Helicidae zusammen vorkommen, noch in Asien, wo sich das Verbreitungsgebiet der Bradybaenidae mit dem der Hygromiidae überschneidet. Was die Diversität betrifft, ist festzustellen, daß die Hygromiidae eine verhältnismäßig hohe Diversität auf Familienniveau haben, die Bradybaenidae und Helicidae dagegen nicht. Im ganzen gesehen erscheint es wahrscheinlicher, daß die siphonalen Drüsen, deren Ausbildung innerhalb der heli- ciden Sigmurethra einzigartig ist, nur einmal entstanden sind, also die echte Synapomorphie darstellen, d. h. daß die Hygromiidae und Helicidae eine monophyletische Gruppe bilden. Das Ergebnis der Überlegungen zur Phylognese der Helicoidea ist im Phylogramm der Abb. 30 zusammenfassend dargestellt.

Vergleicht man die beschriebene Phylognese mit den bisher zur Phylognese gemachten Vorschlägen von PILSBRY (1895), IHERING (1929), PILSBRY (1939) und SCHILEYKO (1978) (Abb. 31), so ergibt sich eine (abgesehen von den nicht berücksichtigten Sphincterochilidae) weitgehende Übereinstimmung mit dem zweiten Vorschlag von PILSBRY. Während die beiden älteren Vorschläge, bei denen nur ein Merkmal als wesentlich angesehen wurde (PILSBRY: Ausbildung der Drüsen des Reizapparats; IHERING: Vorhandensein oder Fehlen des Divertikels), nicht diskutiert werden brauchen, sollen die wesentlichen Unterschiede zum Vorschlag von SCHILEYKO noch einmal herausgestellt werden (s. I, Sphincterochilidae nicht berücksichtigt): 1) Die Helicoidea sind nicht di-, sondern monophyletisch; 2) nicht ein mehrfach, sondern ein einfach vorhandener Reizapparat ist plesiomorph; 3) weder die Rest-Helicoidea (ohne Hygromiidae) noch deren Untergruppen sensu SCHILEYKO, also die Humboldtianidae + Helicidae bzw. die Helminthoglyptidae + Bradybaenidae, sind monophyletische Gruppen. Die Rekonstruktion der Phylognese durch SCHILEYKO muß also als in ihren Grundzügen falsch angesehen werden.

System der Helicoidea.

- Helicoidea RAFINESQUE
 - Sphincterochilidae ZILCH
 - Sphincterochila*
 - Xanthonychidae STREBEL & PFEFFER
 - Monadeniinae n. subfam.
 - Monadenia*
 - Helminthoglyptinae PILSBRY
 - Helminthoglyptini
 - Helminthoglypta*, *Micrarionta*-Gruppe, *Greggelix*
 - Sonorellini PILSBRY
 - Sonorella*-Gruppe
 - Cepoliinae (IHERING) PILSBRY
 - *Setipellis*, *Cepolis*, *Polymita*, *Dialeuca*

- Epiphragmophorinae HOFFMANN
 Epiphragmophora-Gruppe
 Trichodiscinae n. subfam.
 Averellia-Gruppe
 Lysinoinae HOFFMANN
 Leptariontini n. trib.
 Leptarionta, *Tryonigens*
 Lysinoini
 Lysinoe
 Xanthonychinae
 Xanthonyx
 Metostracinae n. subfam.
 Metostracon
 Humboldtianinae PILSBRY
 Humboldtianini
 Humboldtiana
 Bunnyini n. trib.
 Bunnya
 Eloninae GITTENBERGER
 Elonini
 Elona-Gruppe
 Klikiini H. NORDSIECK
 Soosia
- Bradybaenidae PILSBRY
 Bradybaeninae
 Aegista-Gruppe, *Pseudobuliminus*, *Stilpnodiscus*, *Bradybaena*-Gruppe, *Euhadra*,
 Dolicheulota, *Nesiohelix*
 Helicostylinae IHERING
 Tricheulota, *Chloraea*, *Helicostyla*-Gruppe
- Hygromiidae TRYON
 Trichiinae LOŽEK
 Trichiini
 Trichia-Gruppe, *Ponentina*, *Xerocampylaea*, *Caucasigena*-Gruppe, *Leucozonella*-
 Gruppe
 Helicopsini n. trib.
 Helicopsis-Gruppe
 Hygromiinae
 Hygromiini
 Hygromia-Gruppe, *Pyrenaearia*, *Portugala*, *Perforatella*-Gruppe, *Chilanodon*-
 Gruppe, *Friticocampylaea*-Gruppe, *Archaica*-Gruppe
 Leptaxini C. BOETTGER
 Leptaxis-Gruppe
 Metafruticicolini SCHILEYKO
 Metafruticicola-Gruppe
 Helicellini IHERING
 Xerosecta, *Cernuella*, *Candidula*, *Helicella*

- Ciliellinae SCHILEYKO
 Trissexodontini n. trib.
Trissexodon-Gruppe
 Oestophorini n. trib.
Oestophora-Gruppe, *Canariella*
 Caracollinini n. trib.
Caracollina
 Ciliellini
Ciliella
- Geomitrinae C. BOETTGER
 Trochoideini n. trib.
Trochoidea-Gruppe
 Geomitriini
Geomitra-Gruppe, *Pseudocampylaea*
- Monachinae WENZ
 Euomphaliini SCHILEYKO
Euomphalia-Gruppe, *Hesseola*, *Paedhoplita*-Gruppe, *Lejeania*
 Monachini
Monacha-Gruppe
 Cochlicellini SCHILEYKO
Cochlicella, *Monilearia*
- Helicodontinae KOBELT
 Helicodontini
Helicodonta-Gruppe
 Lindholmiolini SCHILEYKO
Lindholmiola
- Halolimnohelicinae H. NORDSIECK
Halolimnobelix-Gruppe
- Helicidae
 Ariantinae MÖRCH
Helicigona-Gruppe, *Cylindrus*, *Isognomostoma*-Gruppe
- Helicinae
 Murellini HESSE
Marmorana, *Macularia*, *Tacheocampylaea*
 Helicini
Levantina-Gruppe, *Hemicycla*, *Lampadia*, *Iberus*-Gruppe, *Cepaea*-Gruppe, *Helix*-Gruppe, *Otala*-Gruppe, *Eremina*
 Euparyphini PERROT
Theba

Zusammenfassung.

In dieser Arbeit wird das System der rezenten Helicoidea im Familienniveau revidiert. Die Revision ist aus einer kritischen Untersuchung der Arbeiten von SCHILEYKO entstanden, der dieses System grundlegend veränderte.

Im ersten Teil wird die Bedeutung der Merkmale der Helicoidea für die Definition von Familientaxa diskutiert; Ergebnis ist, daß dafür zur Zeit fast nur Merkmale des Genitalsystems geeignet sind. Diese Merkmale, besonders die des Reizapparats, und die anderen brauchbaren Merkmale (Kiefertyp, Chromosomenzahl) werden analysiert; die jeweiligen plesiomorphen und apomorphen Merkmalsausbildungen werden angegeben.

Im zweiten Teil wird das System der Familientaxa im einzelnen revidiert. Die Überfamilie Helicoidea wird neu definiert, indem einige nicht dazugehörige Familien (Camaenidae, Oreohelicidae, Ammonitellidae, Corillidae) ausgeschlossen werden. Die Familientaxa der Helicoidea werden hauptsächlich mit Hilfe der Genitalendwege, besonders des Reizapparats, charakterisiert; zusätzlich werden die Verbreitung und die zugehörigen Gruppen angegeben. Folgende Familientaxa werden neu beschrieben: Xanthonychidae (Monadeniinae) n. subfam. (Typusgattung *Monadenia* PILSBRY), Xanthonychidae (Trichodiscininae) n. subfam. (Typusgattung *Trichodiscina* MARTENS), Xanthonychidae (Metostracinae) n. subfam. (Typusgattung *Metostracon* PILSBRY), Lysinoinae (Leptariontini) n. trib. (Typusgattung *Leptarionta* FISCHER & CROSSE), Humboldtianinae (Bunnyini) n. trib. (Typusgattung *Bunnys* H. B. BAKER), Trichiinae (Helicopsini) n. trib. (Typusgattung *Helicopsis* FITZINGER), Ciliellinae (Trissexodontini) n. trib. (Typusgattung *Trissexodon* PILSBRY), Ciliellinae (Oestophorini) n. trib. (Typusgattung *Oestophora* HESSE), Ciliellinae (Caracollinini) n. trib. (Typusgattung *Caracollina* BECK), Geomitrinae (Trochoideini) n. trib. (Typusgattung *Trochoidea* BROWN). Die wichtigsten Ergebnisse der Revision sind: 1) Eine Abtrennung der Sphincterochilidae als Überfamilie Sphincterochiloidea sensu FORCART ist nicht notwendig. 2) Die Elonidae sensu GITTENBERGER können als Unterfamilie den Xanthonychidae zugeordnet werden. 3) Die Mehrzahl der westpaläarktischen Helicoidea sollte in zwei Familien, Hygromiidae und Helicidae, getrennt werden. 4) Die Helicellinae und Helicodontinae sensu HESSE sind polyphyletisch und müssen daher auf verschiedene Unterfamilien der Hygromiidae verteilt werden. 5) Die makaronesischen Leptaxinae und Geomitrinae sensu auct. sind mit bestimmten festländischen Hygromiidae nahe verwandt und müssen daher den entsprechenden Unterfamilien zugeordnet werden. 6) Die äthiopischen Helicoidea gehören nicht zu den Bradybaenidae, sondern zu den Hygromiidae.

Im dritten Teil wird eine Rekonstruktion der Phylogese der Helicoidea versucht. Aus dem Merkmalsvergleich ergibt sich eine frühere Abgliederung der Sphincterochilidae und der Xanthonychidae und eine spätere Trennung der Bradybaenidae, Hygromiidae und Helicidae. Die Rekonstruktion der Phylogese wird mit der früherer Autoren verglichen; dabei werden besonders die Unterschiede zu der von SCHILEYKO herausgestellt.

Summary.

In this paper the system of the Recent Helicoidea on the family level is revised. The revision results from a critical examination of the work of SCHILEYKO who has changed this system radically.

In the first part the importance of the characters of the Helicoidea for the definition of family taxa is discussed; it results that at present for that purpose nearly none but characters of the genital system are suited. These characters, especially those of the stimulatory organ, and the other ones which can be used (type of jaw, chromosome number) are analysed, and the respective plesiomorphous and apomorphous character states are specified.

In the second part the system of the family taxa is revised in detail. The superfamily Helicoidea is redefined by elimination of some families which do not belong there (Camaenidae, Oreohelicidae, Ammonitellidae, Corillidae). The family taxa of Helicoidea are mainly characterized by their terminal genitalia, especially the stimulatory organ; additionally their distribution and the groups belonging there are specified. The following family taxa are described as new: Xanthonychidae (Monadeniinae) n. subfam. (type genus *Monadenia* PILSBRY), Xanthonychidae (Trichodiscininae) n. subfam. (type genus *Trichodiscina* MARTENS), Xanthonychidae (Metostracinae) n. subfam. (type genus *Metostracon* PILSBRY), Lysinoinae (Leptariontini) n. trib. (type genus *Leptarionta* FISCHER & CROSSE), Humboldtianinae (Bunnyini) n. trib. (type genus *Bunnys* H. B. BAKER), Trichiinae (Helicopsini) n. trib. (type genus *Helicopsis* FITZINGER), Ciliellinae (Trissexodontini) n. trib. (type genus *Trissexodon* PILSBRY), Ciliellinae (Oestophorini) n. trib. (type genus *Oestophora* HESSE), Ciliellinae (Caracollinini) n. trib. (type genus *Caracollina* BECK), Geomitrinae (Trochoideini) n. trib. (type genus *Trochoidea* BROWN). The most important results of the revision are the following: 1) A separation of the Sphincterochilidae as an independent superfamily Sphincterochiloidea sensu FORCART is not necessary. 2) The Elonidae sensu GITTENBERGER can be ranked with the Xanthonychidae as a subfamily. 3) The majority of the Western Palaearctic Helicoidea should be separated into two families, Hygromiidae and Helicidae.

4) The Helicellinae and Helicodontinae sensu HESSE are polyphyletic groups and must therefore be divided among different subfamilies of the Hygromiidae. 5) The Macaronesian Leptaxinae and Geomitrinae sensu auct. are nearly related to certain continental Hygromiidae and must therefore be ranked with the respective subfamilies. 6) The Ethiopian Helicoidea do not belong to the Bradybaenidae, but to the Hygromiidae.

In the third part an attempt is made to reconstruct the phylogeny of the Helicoidea. From the character comparison an earlier separation of the Sphincterochilidae and the Xanthonychidae and a later one of the Bradybaenidae, Hygromiidae and Helicidae result. The reconstruction of the phylogeny is compared with those of former authors, and the differences to that of SCHILEYKO are emphasized.

Schriften.

- AZUMA, M. (1982): Colored illustrations of the land snails of Japan; Osaka.
- BAKER, H. B. (1927): Minute Mexican land snails. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 79: 223-246.
- — — (1942): A new genus of Mexican helicids. — Nautilus, 56 (2): 37-40.
- — — (1943): Some Antillean helicids. — Nautilus, 56 (3): 81-91.
- — — (1959): Xanthonychidae (Pulmonata). — Nautilus, 73 (1): 25-28.
- — — (1961): Puerto Rican Xanthonychidae. — Nautilus, 74 (4): 142-149.
- BOETTGER, C. R. (1909): Ein Beitrag zur Erforschung der europäischen Heliciden. — Nachr. Bl. dtsh. malakozool. Ges., 41 (1): 1-19, 49-68.
- DEGNER, E. (1923): Zur Anatomie und systematischen Stellung von *Sculptaria* PFEIFFER. — Arch. Moll., 4: 146-158.
- DÖRING, A. (1875): Estudios sistemáticos y anatómicos sobre los moluscos pulmoníferos de los países del Plata. — Period. zool., Soc. zool. Argentina, 1 (3): 129-204.
- FISCHER, P. & CROSSE, H. (1870—1902): Etudes sur les mollusques terrestres et fluviatiles du Mexique et du Guatemala. — In: Recherches zoologiques pour servir à l'histoire de la faune de l'Amérique Centrale et du Mexique, 7: (1-2); Paris.
- FORCART, L. (1972): Systematische Stellung und Unterteilung der Gattung *Sphincterochila* ANCEY. — Arch. Moll., 102 (4/6): 147-164.
- FRANC, A. (1968): Classe des Gastéropodes. — In: GRASSÉ, Traité de Zoologie, 5, III; Paris.
- FRANKENBERGER, Z. (1919): Ein Beitrag zur Morphologie und Systematik des Geschlechtsapparates der Gattung *Leucochroa* BECK. — Bull. intern. Acad. Sci. Bohême, 21: 354-373.
- GERMAIN, L. (1929): Les Helicidae de la faune française; Lyon.
- GITTENBERGER, E. (1968): Zur Systematik der in die Gattung *Trissexodon* PILSBRY (Helicidae, Helicodontinae) gerechneten Arten. — Zool. meded., 43 (13): 165-172.
- — — (1979): On *Elona* (Pulmonata, Elonidae fam. nov.). — Malacologia, 18: 139-145.
- HABE, T. (1955): Anatomical studies on Japanese land snails (3). — Venus, 18 (4): 221-234.
- HESSE, P. (1885): Die systematische Stellung von *Helix quimperiana* FÉR. — Jb. dtsh. malakozool. Ges., 12: 45-47.
- — — (1907—1920): Subfamilia Helicinae. — In: ROSSMÄSSLER, Icon. Land- und Süßwasser-Mollusken, (2) 14, 16, 23; Wiesbaden.
- — — (1918a): Kritische Fragmente. XIX. *Helix jasonis* DUBOIS; XX. *Helix genezarethana* MSS.; XXI. Die Subfamilien Murellinae und Helicinae (*Pentataenia* AD. SCHMIDT). — Nachr. Bl. dtsh. malakozool. Ges., 50: 34-40.

- — — (1918b): Die Subfamilie Helicodontinae. — Nachr. Bl. dtsh. malakozool. Ges., **50**: 99-110.
- — — (1930): Zur genaueren Kenntnis einiger außereuropäischer Stylommatophoren. — Arch. Moll., **62** (4/5): 137-145.
- — — (1931): Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren. — Zoologica, **31** (81): 1-118.
- — — (1934): Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren. Zweiter Teil. — Zoologica, **33** (85): 1-59.
- HYLTON SCOTT, M. I. (1962): Dos nuevas especies de *Epiphragmophora* del noroeste argentino. — Neotropica, **8** (27): 103-110.
- IHERING, H. VON (1909): System und Verbreitung der Heliciden. — Verh. k.-k. zool.-bot. Ges. Wien, **59** (9): 420-455.
- — — (1912): Analyse der süd-amerikanischen Heliceen. — J. Acad. nat. Sci. Philad., (2) **15**: 473-500.
- — — (1929): Die Nephropneusten in systematischer und phylogenetischer Hinsicht. — Abh. Arch. Moll., **2** (2): 153-381.
- JACOBI, A. (1898): Japanische beschalte Pulmonaten. Anatomische Untersuchungen des im Zoologischen Museum der Kaiserlichen Universität in Tokyo enthaltenen Materials. I. Pulmonaten. — J. College Sci. imp. Univ. Tokyo, **12** (1): 1-92.
- KOBELT, W. (1904): Die geographische Verbreitung der Mollusken in dem palaearktischen Gebiet. — In: ROSSMÄSSLER, Icon. Land- und Süßwasser-Mollusken, (2) **11**: V-X, 1-170; Wiesbaden.
- MANDAHL-BARTH, G. (1950): Systematische Untersuchungen über die Heliciden-Fauna von Madeira. — Abh. senckenb. naturf. Ges., **469**: 1-93.
- MILLER, W. B. (1970): A new species of *Helminthoglypta* from the Mojave Desert. — Veliger, **12** (3): 275-278.
- — — (1972): *Greggelix*, a new genus of autochthonous land snails (Helminthoglyptidae) from Baja California. — Nautilus, **85** (4): 128-135.
- NORDSIECK, H. (1978): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien. — Arch. Moll., **109** (1/3): 67-89.
- — — (1985): The system of the Stylommatophora (Gastropoda), with special regard to the systematic position of the Clausiliidae, I. Importance of the excretory and genital systems. — Arch. Moll., **116** (1/3): 1-24.
- — — (1986a): Das System der tertiären Helicoidea Mittel- und Westeuropas (Gastropoda: Stylommatophora). — Heldia, **1** (4): 109-120.
- — — (1986b): The system of the Stylommatophora (Gastropoda), with special regard to the systematic position of the Clausiliidae, II. Importance of the shell and distribution. — Arch. Moll., **117** (1/3): 93-116.
- NOYCE, A. G. (1973): The morphology and histology of the genital system of *Theba pisana* (MÜLLER) (Pulmonata: Helicidae). — Ann. Univ. Stellenbosch, **48** (A3): 40 pp.
- ODHNER, N. H. (1931): Beiträge zur Malakozoologie der Kanarischen Inseln. Lamellibranchien, Cephalopoden, Gastropoden. — Ark. Zool., **23A** (14): 1-116.
- ORTIZ DE ZÁRATE LOPÉZ, A. (1962): Observaciones anatómicas y posición sistemática de varios helícosos españoles. V. Género *Oestophora* HESSE, 1907. — Bol. real. Soc. esp. Hist. nat., (B) **60**: 81-104.
- PATTERSON, C. M. (1969): Chromosomes of molluscs. — Proc. Symp. Moll., Mar. biol. Ass. India, **2**: 635-686.

- PFEFFER, G. (1931): Äthiopische Helicaceen und ihre systematische Stellung. — Mitt. zool. Staatsinst. zool. Mus. Hamburg, **44**: 243-278.
- PILSBRY, H. A. (1893—1895): Manual of Conchology, (2) **9** (33-36) (Guide to the study of helices): I-XLVIII, 1-336; Philadelphia.
- — — (1900): *Metostracon*, a new slug-like genus of dart-bearing Helicidae. — Proc. malac. Soc. London, **4**: 24-30.
- — — (1904): *Oreohelix* [a new genus]. — Nautilus, **17**: 131 foot-note.
- — — (1905a): Mollusca of the southwestern States, I: Urocoptidae; Helicidae of Arizona and New Mexico. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., **57**: 211-290.
- — — (1905b): Anatomical and systematic notes on *Dorcasia*, *Trigonephrus*, n. gen., *Corilla*, *Thersites*, and *Chloritis*. — Proc. malac. Soc. London, **6**: 286-291.
- — — (1919): A review of the land mollusks of the Belgian Congo chiefly based on the collections of the American Museum Congo Expedition, 1909—1915. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., **40**: 1-370.
- — — (1927): The structure and affinities of *Humboldtiana* and related helicid genera of Mexico and Texas. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., **79**: 165-192.
- — — (1930): Anatomy and relationships of some American Helicidae and Polygyridae. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., **82**: 303-327.
- — — (1939—1948): Land Mollusca of North America (north of Mexico). — Monogr. Acad. nat. Sci. Philad., **3**: (1-2).
- — — (1948): Inland mollusks of northern Mexico. — I. The genera *Humboldtiana*, *Sonorella*, *Oreohelix* and *Ashmunella*. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., **100**: 185-203.
- RAINER, M. (1967): Chromosomenuntersuchungen an Gastropoden (Stylommatophora). — Malacologia, **5** (3): 341-373.
- SCHILEYKO, A. A. (1971a): Sravnitel'noanatomičeskoe issledovanie nekotoryh Ariantinae (Pulmonata, Helicidae). — Zool. žurn., **50** (7): 990-1001.
- — — (1971b): Taksonomičeski status Helicodontinae (Pulmonata, Helicidae). — Nauč. dokl. vysš. školy. Biol. nauki, 1971 (12): 7-16.
- — — (1972a): Taksonomičeskaja i geografičeskaja struktura triby Hygromiini SCHILEYKO (Pulmonata, Helicidae). — Zool. žurn., **51** (8): 1129-1141.
- — — (1972b): Nekotorye aspekty izučenija sovremennyh kontinental'nyh brjuhonogih molljuskov. — Itogi nauki i tehniki: Zoologija bespozvonočnyh, **1**: 7-189; Moskva.
- — — (1972c): Podsemejstvo Metafruticolinae SCHILEYKO, 1972 kak filetičeskaja linija (Pulmonata, Hygromiidae). — Nauč. dokl. vysš. školy. Biol. nauki, **15** (12): 12-19.
- — — (1973): Sravnitel'naja karakteristika palearktičeskikh semejstv nazemnyh molljuskov Helicoidea. — Zool. žurn., **52** (4): 492-506.
- — — (1978): Fauna SSSR, Molljuski, III, 6 (Helicoidea); Leningrad.
- — — (1979): Sistema otrjada Geophila (= Helicida) (Gastropoda Pulmonata). — Trans. zool. Inst. Akad. Sci. SSSR, **80**: 44-69.
- — — & SCHILEYKO, L. V. (1975): K morfologii proksimal'nogo otdela polovogo apparata Stylommatophora (Gastropoda, Pulmonata). — Nauč. dokl. vysš. školy. Biol. nauki, 1975 (1): 7-13.
- SCHMIDT, A. (1855): Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren in taxonomischer Hinsicht gewürdigt. — Abh. naturw. Ver. Halle, **1**: 1-52.
- SEMPER, C. (1870—1885): Reisen im Archipel der Philippinen, 2. Theil, **3**: Landmollusken, (1)-(7); Wiesbaden.

- SOLEM, A. (1974): On the affinities of *Humboldtiana fullingtoni* CHEATUM, 1972 (Mollusca: Pulmonata: Helminthoglyptidae). — *Veliger*, **16** (4): 359-365.
- — — (1978): Classification of the land Mollusca. — In: FRETTER & PEAKE, Pulmonates, **2A**: 49-97; London.
- SOÓS, L. (1917): Zur systematischen Anatomie der ungarischen Pulmonaten. — *Ann. Mus. nation. Hung.*, **15**: 1-165.
- STREBEL, H. (1873—1882): Beitrag zur Kenntniss der Fauna mexikanischer Land- und Süßwasser-Conchyliden, I-III, IV-V (H. STREBEL & G. PFEFFER); Hamburg.
- STURANY, R. & WAGNER, A. J. (1914): Über schalentragende Landmollusken aus Albanien und Nachbargebieten. — *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, **91**: 19-138.
- THIELE, J. (1929—1935): *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*, 1-2; Jena.
- THOMPSON, F. G. (1959): A new helicid snail from Mexico. — *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, **610**: 1-9.
- VERDCOURT, B. (1969): On the systematic position of some East African Helicidae 1. — *Arch. Moll.*, **99** (3/4): 175-185.
- — — (1973): dto 2. — *Rev. zool. bot. afr.*, **87** (3): 355-366.
- — — (1974): dto 3. — *Rev. zool. afr.*, **88** (3): 461-469.
- WAGNER, A. J. (1915): Beiträge zur Anatomie und Systematik der Stylommatophoren aus dem Gebiete der Monarchie und der angrenzenden Balkanländer. — *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, **91**: 429-497.
- WEBB, G. R. (1942): Comparative observations of the mating habits of three California landsnails. — *Bull. south calif. Acad. Sci.*, **41** (2): 102-108.
- — — (1951): Sexological notes on the landsnail *Oreobelix*. — *Chicago Acad. Sci. nat. Hist. Misc.*, **78**: 1-5.
- — — (1952a): Pulmonata, Xanthonycidae: Comparative sexological studies of the North American land-snail, *Monadenia fidelis* (GRAY) — a seeming ally of Mexican helicoids. — *Gastropodia*, **1** (1): 1-3.
- — — (1952b): Pulmonata, Helminthoglyptidae: Sexological data on the land-snails, *Cepolis maynardi* and *Helminthoglypta traski fieldi*, and their evolutionary significance. — *Gastropodia*, **1** (1): 4-5.
- — — (1961): Studies on the sexology and development of the genitalia of *Glyptostoma gabriellense* PILSBRY. — *Gastropodia*, **1** (4/5): 29-30.
- — — (1980): The sexology of a Texan *Humboldtiana* (Pulmonata). — *Gastropodia*, **2** (1): 2-7.
- WIEGMANN, F. (1900): Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien. Zootomische Untersuchungen. I. Die Heliciden. — *Ann. mus. zool. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg*, **5**: 1-186.
- ZILCH, A. (1959—1960): Euthyneura. — In: WENZ, *Gastropoda, Handb. Paläozool.*, **6** (2); Berlin.

Verzeichnis der erwähnten Taxa.

<i>Aegista</i>	42, Abb. 17	<i>Greggelix</i>	20, 41
Aegistinae = Bradybaeninae		Halolimnohelicinae	33
Ammonitellidae = Megomphicidae		<i>Halolimnohelix</i>	33, 43
<i>Archaica</i>	28, 29, 42	<i>Helicella</i>	29, 42
Archaicinae = Hygromiini		Helicellini	29
Ariantinae	33	Helicidae	33
<i>Atenia</i>	32	<i>Helicigona</i>	43, Abb. 28
<i>Averellia</i>	21, 42	Helicinae	34
<i>Bradybaena</i>	42	Helicini	38
Bradybaenidae	24	<i>Helicodonta</i>	32, 43, Abb. 26
Bradybaeninae	25	Helicodontinae	32
<i>Bunnya</i>	23, 42	Helicodontini	32
Bunnyiini	23	Helicopsini	28
Camaenidae	16	<i>Helicopsis</i>	28, 42
<i>Canariella</i>	30, 43	<i>Helicostyla</i>	25, 42, Abb. 18
<i>Candidula</i>	29, 42	Helicostyliinae	25
<i>Caracollina</i>	29, 30, 43, Abb. 22	<i>Helix</i>	43, Abb. 29
Caracollinini	30	<i>Helminthoglypta</i>	20, 41, Abb. 6
<i>Caucasigena</i>	42	Helminthoglyptidae = Xanthonychidae	
<i>Cepaea</i>	33, 43	Helminthoglyptinae	20
Cepoliinae	20	Helminthoglyptini	20
<i>Cepolis</i>	41, Abb. 7	<i>Hemicycla</i>	43
<i>Cernuella</i>	29, 42	<i>Hesseola</i>	43
<i>Chilanodon</i>	42	<i>Humboldtiana</i>	23, 42, Abb. 14
<i>Chloraea</i>	25, 42	Humboldtianinae	23
<i>Ciliella</i>	29, 30, 43	Humboldtianini	23
Ciliellinae	29	<i>Hygromia</i>	42, Abb. 20
Ciliellini	30	Hygromiidae	25
<i>Cochlicella</i>	32, 43, Abb. 25	Hygromiinae	28
Cochlicellini	32	Hygromiini	29
Corillidae = Plectopylididae		<i>Iberus</i>	43
<i>Cylindrus</i>	43	<i>Isognomostoma</i>	43
<i>Dialeuca</i>	41	<i>Itzamna</i>	22
<i>Dolicheulota</i>	42	<i>Klikia</i>	24
<i>Drepanostoma</i>	32	Klikiini	24
<i>Elona</i>	18, 42, Abb. 15	<i>Lampadia</i>	43
Eloninae	23	<i>Lejeania</i>	31, 43
Elonini	24	<i>Leptarionta</i>	22, 42, Abb. 10
<i>Epiphragmophora</i>	21, 42, Abb. 8	Leptariontini	22
Epiphragmophorinae	21	Leptaxini	29
<i>Eremina</i>	43	<i>Leptaxis</i>	28, 29, 42
<i>Euhadra</i>	42	<i>Levantina</i>	43
<i>Euomphalia</i>	31, 43, Abb. 24	<i>Leucozonella</i>	42
Euomphaliini	31	<i>Lindholmiola</i>	32, 43
Euparyphini	38	Lindholmiolini	32
<i>Fruticicola</i>	Abb. 16	<i>Lysinoe</i>	22, 42, Abb. 11
<i>Fruticocampylaea</i>	28, 42	Lysinoinae	21
<i>Galactochilus</i>	24	Lysinoini	22
<i>Geomitra</i>	30, 31, 43	<i>Macularia</i>	34, 43
Geomitrinae	30	<i>Marmorana</i>	34, 43
Geomitriini	31	Megomphicidae	16

<i>Metafruticicola</i>	28, 29, 42	<i>Pyrenaearia</i>	42
Metafruticicolini	29	<i>Setipellis</i>	41
Metostracinae	22	<i>Sonorelix</i>	20
<i>Metostracon</i>	22, 23, 42, Abb. 13	<i>Sonorella</i>	20, 41
<i>Micrarioronta</i>	20, 41, Abb. 5	Sonorellini	20
<i>Miraverellia</i>	21	<i>Soosia</i>	20, 42
<i>Monacha</i>	31, 32, 43	<i>Sphincterochila</i>	18, 41, Abb. 3
Monachinae	31	Sphincterochilidae	17
Monachini	32	<i>Stilpnodiscus</i>	42
<i>Monadenia</i>	19, 20, 41, Abb. 4	<i>Tacheocampylaea</i>	34, 43
Monadeniinae	19	Tacheocampylaeinae = Murellini	
<i>Monilearia</i>	32, 43	<i>Theba</i>	38, 43
Murellini	34	Thebinae = Euparyphini	
<i>Nesiobelix</i>	42	<i>Tricheulota</i>	25, 42
<i>Norelona</i>	24	<i>Trichia</i>	42, Abb. 19
<i>Oestophora</i>	30, 43, Abb. 21	Trichiinae	28
Oestophorini	30	Trichiini	28
Oreohelicidae	16	<i>Trichodiscina</i>	21, Abb. 9
<i>Otala</i>	43	Trichodiscininae	21
<i>Paedhoplita</i>	31, 43	<i>Trissexodon</i>	30, 43
Paedhoplitinae = Euomphaliini		Trissexodontini	30
<i>Perforatella</i>	42	<i>Trochoidea</i>	31, 43, Abb. 23
Plectopylididae	17	Trochoideini	31
<i>Polymita</i>	41	<i>Tryonigens</i>	22, 42
<i>Ponentina</i>	42	<i>Vicariihelix</i>	Abb. 27
<i>Portugala</i>	42	Xanthonychidae	18
<i>Pseudobuliminus</i>	42	Xanthonychinae	22
<i>Pseudocampylaea</i>	43	<i>Xanthonyx</i>	22, 42, Abb. 12
Pseudoleptaxinae	18	<i>Xerocampylaea</i>	42
<i>Pseudoleptaxis</i>	18	<i>Xerosecta</i>	42

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [118](#)

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

Artikel/Article: [Revision des Systems der Helicoidea \(Gastropoda: Stylommatophora\) 9-50](#)