

Zur Kenntnis der systematischen Beziehungen einiger Taxa der Helicellinae IHERING 1909

(Gastropoda: Hygromiidae).

Von

BERNHARD HAUSDORF.

Mit 19 Abbildungen.

Angeregt durch interessante Erkenntnisse, die bei der Bearbeitung griechischer Helicellinae gewonnen wurden, wurde der innere Aufbau des Genitalsystems, v. a. des Pfeilapparats, von mehreren Taxa der Helicellinae untersucht. Ziel dieser Untersuchungen ist es, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Taxa zueinander zu erkennen und so das System der Helicellinae zu revidieren.

Da von einer Reihe von Taxa kein Material zur anatomischen Untersuchung zur Verfügung steht, kann die Arbeit auf absehbare Zeit nicht abgeschlossen werden. Ein Teil der bisherigen Ergebnisse bildet aber für die Revision einzelner Gruppen eine wichtige Grundlage und soll daher hier als erster Beitrag zur Revision des Systems veröffentlicht werden.

Danksagung.

Für das Ausleihen bzw. Überlassen von Material möchte ich mich bei den Herren G. FALKNER (München), Prof. Dr. E. GITTEBERGER (Leiden), Dr. R. JANSSEN (Frankfurt a. M.), Dr. W. RÄHLE (Tübingen) und P. SUBAI (Aachen) herzlich bedanken. Herrn H. MAUL (Erlangen) danke ich für die Übersetzung einiger Passagen aus dem Russischen.

I. Allgemeines.

Das heutige System der Helicellinae IHERING 1909 geht auf die Arbeiten von HESSE (1926, 1934) zurück, der in der Unterfamilie drei Gattungen unterschied, *Helicella* FÉRUSSAC, *Cochlicella* FÉRUSSAC und die mit letzterer nahe verwandte *Monilearia* MOUSSON. Die Gattung *Helicella* s.l. unterteilte er in einer Reihe hauptsächlich anatomisch begründeter Untergattungen. Später wurde die Gattung v. a. aufgrund der Unterschiede in der Anzahl der Pfeil- und Nebensäcke in mehrere selbständige Genera aufgeteilt. Diesen ordnete man die von HESSE begründeten

Untergattungen zu, was sich besonders in dem System von ZILCH (1960) niederschlug. ZILCH rechnete auch die Monacheae zu den Helicellinae. Die *Cochlicella*- und die *Monacha*-Gruppe bleiben hier jedoch außer Betracht, da sie zu den Helicellinae s. str. keine näheren Beziehungen haben dürften (sie unterscheiden sich von diesen z. B. auch in der Chromosomenzahl von $n = 23$, s. u.). Nach der Aufteilung von *Helicella* s. l. in mehrere Gattungen wurden zwar noch einige neue Untergattungen beschrieben, über die Beziehungen der einzelnen Taxa zueinander wurde dagegen nichts bekannt.

SCHILEYKO (1972: 30 ff., 1978: 38 ff.) hält die Helicellinae für polyphyletisch, da ihre Unterscheidungsmerkmale gegen die Hygromiinae sensu auct. Anpassungserscheinungen an Trockenbiotope sind. Conchologisch ist die Unterfamilie durch lichtreflektierende weiße, \pm dickwandige Gehäuse gekennzeichnet, die das Tier vor Erwärmung und Austrocknung schützen und damit eine gute Anpassung an die sonnigen Trockenbiotope sind. Interessant ist die Hypothese, mit der SCHILEYKO den adaptiven Sinn der Verlagerung des rechten Ommatophorenretraktors zu klären versucht, der bei den Helicellinae frei neben den Genitalien verläuft, während er bei den Hygromiinae sensu auct. zwischen Penis und Vagina zu dem Fühler zieht. Nach SCHILEYKO ist bei den Hygromiinae sensu auct. ein Einziehen der Fühler während der oft stundenlangen Kopulation nicht möglich, da der kontrahierte rechte Ommatophorenretraktor die Genitalien im Bereich des Atriums abdrücken würde (vgl. SCHILEYKO 1978: 39, Abb. 23A, B). Dagegen können die Helicellinae die Fühler und sogar den Vorderkörper ohne eine Beeinträchtigung des Genitalsystems während der Paarung zurückziehen (vgl. SCHILEYKO 1978: 39, Fig. 23B, C). Dies stellt in den trockenen Biotopen, in denen die Helicellinae leben, natürlich einen erheblichen Selektionsvorteil dar, da dadurch die Tiere besser vor Austrocknung geschützt sind.

Kritisch muß zu der Hypothese angemerkt werden, daß die Beeinträchtigung der Genitalorgane bei den Hygromiinae sensu auct. geringer ist als bei SCHILEYKO (1978: 39, Fig. 23B) dargestellt, wenn man davon ausgeht, daß der Penis ausgestülpt wird, bevor sich der Ommatophorenretraktor verkürzt. Ich konnte im Gelände selbst beobachten, wie *Eobania vermiculata* (O. F. MÜLLER), bei der der rechte Ommatophorenretraktor ebenfalls zwischen Penis und Vagina zum Fühler zieht, mit eingezogenen Fühlern kopulierte. Dies widerlegt aber natürlich nicht die Annahme SCHILEYKO's, daß durch die Verlagerung des rechten Ommatophorenretraktors neben die Genitalien das Zurückziehen des rechten Fühlers während der Kopulation erleichtert wird und diese Verlagerung somit ein adaptives Merkmal von Arten trockener Biotope darstellt.

Der entscheidende Fehler in der Argumentation SCHILEYKO's liegt darin, daß er adaptive Merkmale als taxonomisch bedeutungslos betrachtet. Adaptive Merkmale können jedoch nicht immer auf Konvergenz zurückgeführt werden. Vielmehr haben sicherlich auch Synapomorphien meist einen adaptiven Charakter, da adaptive Merkmale durch den Selektionsvorteil, den sie mit sich bringen, in der Regel auch bei nah verwandten Gruppen erhalten bleiben, während bedeutungslose oder sich negativ auswirkende Merkmale rascher verlorengehen.

Zur Zeit kann die Frage, ob alle Helicellinae eine monophyletische Einheit bilden, noch nicht definitiv entschieden werden. Es muß aber angenommen werden, daß zumindest der Großteil der hierher gestellten Genera auf einen gemeinsamen Ursprung zurückgeht.

Für diese Annahme spricht die Tatsache, daß sich die daraufhin untersuchten Helicellinae in der Chromosomenzahl von den Hygromiinae s.l. deutlich unterscheiden. Die Helicellinae besitzen eine Chromosomenzahl von $n = 26$ (Ausnahme: einige *Candidula*-Arten besitzen $n = 27$), während die Hygromiinae s.l. eine Chromosomenzahl von $n = 23$ (ausnahmsweise $n = 21$ oder 24) aufweisen (nach RAINER 1967, PATTERSON 1969 und BUTOT & KIAUTA 1969).

Selbst wenn man davon ausgeht, daß die Chromosomenzahl $n = 26$ lediglich den plesiomorphen Merkmalszustand darstellt, kann man die These, daß die Helicellinae polyphyletisch sind, nur unter der Annahme mehrfacher Konvergenz aufrechterhalten. Anders läßt sich nämlich nicht erklären, daß sich der plesiomorphe Merkmalszustand bei den im bezug auf den Verlauf des rechten Ommatophorenretraktors apomorphen Helicellinae erhalten hat, während die Chromosomenzahl bei den im bezug auf den Verlauf des rechten Ommatophorenretraktors plesiomorphen Hygromiinae s.l. allgemein auf $n = 23$ reduziert wurde.

II. Die untersuchten Merkmale.

Außer den bereits bisher für die Systematik verwendeten Merkmalen der äußeren Morphologie des Genitalsystems wurde die Penisinnervation, die Form der Penisapille, der Pfeil und vor allem der innere Aufbau des Pfeilapparats untersucht.

Die taxonomische Bedeutung des Austrittspunktes des Penisnervs erkannte als erster HESSE (1926: 117), der aufgrund von Untersuchungen von WIEGMANN angab, daß bei *Helicella itala* (LINNAEUS) der Penisnerv anstatt aus dem Cerebralganglion, wie bei den übrigen Helicoidea, aus dem Pedalganglion austritt. DEGNER (1927) konnte dies zwar für Arten des Genus *Cernuella* SCHLÜTER bestätigen, stellte aber auch fest, daß bei *Trochoidea pyramidata* (DRAPARNAUD) der Penisnerv vom Cerebralganglion abzweigt. Nach HESSE (1934: 2) hat bereits WIEGMANN den Austritt des Penisnervs aus dem Cerebralganglion bei *Xeropicta derbentina* (KRYNICKI) beobachtet. ORTIZ DE ZÁRATE (1950) will die Abzweigung des Penisnervs vom Pedalganglion bei *Candidula* KOBELT, *Helicella* FÉRUSSAC und *Xerotricha* MONTEROSATO beobachtet haben, während er für *Xeromagna* MONTEROSATO und *Microxeromagna* ORTIZ DE ZÁRATE den Austritt des Penisnervs aus dem Cerebralganglion angibt.

Untersuchungen über den Verlauf der peripheren Nerven bei Gastropoden sind schwierig, da die Nervenfasern von anderen Fasern (z. B. Bindegewebsfasern) ohne histologische Untersuchung nur schwer zu unterscheiden sind. Die von DEGNER (1927: 74) empfohlene Behandlung mit Kalilauge führt zur Mazeration aller Gewebe und ist nicht geeignet, Nervenfasern von anderen Fasern zu unterscheiden. Auch durch die von SCHMALZ (1914: 506f.) empfohlene Behandlung der Tiere mit Salpetersäure ist eine Unterscheidung von Nerven und anderen Fasern nicht möglich, wie bereits BANG (1917: 281) bemerkte, der die Tiere einfach in 10-20% Alkohol legte. Man kann jedoch davon ausgehen, daß es sich bei Fasern, die mit einem Ganglion in Verbindung stehen, um Nervenfasern bzw. um von Bindegewebe umgebene Nervenfasern handelt.

Durch eigene Untersuchungen kann ich bestätigen, daß es bei den Helicellinae neben Arten, bei denen (Nerven-)Fasern vom Cerebralganglion zum Penis verlaufen, auch solche gibt, bei denen derartige Fasern fehlen. Dagegen erscheint die

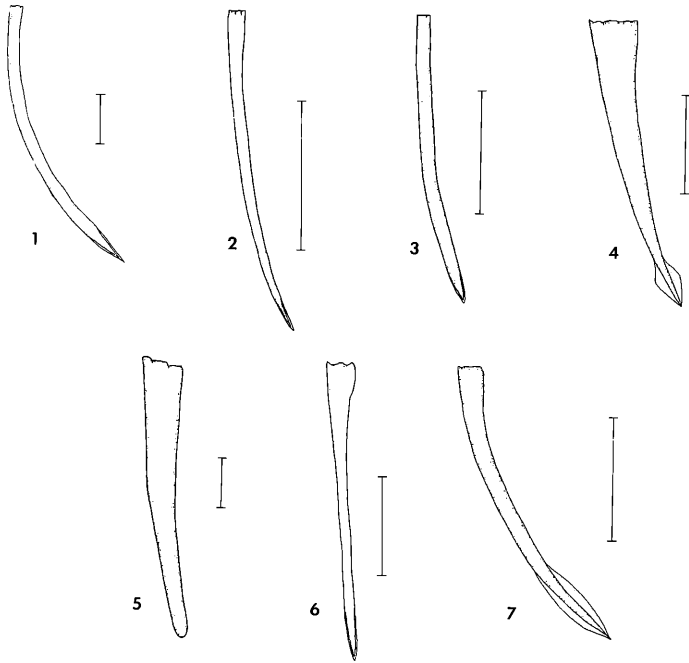


Abb. 1-7. Pfeile. — 1) *Helicella itala* (LINNAEUS) von Würzburg (Bayern/D), 2) *Xerotricha conspurcata* (DRAPARNAUD) von Grimaldi superiore (Ligurien/I), 3) *Candidula unifasciata* (POIRET) von Lauf (Bayern/D), 4) *Cerneuella virgata* (DA COSTA) von Thessaloniki Richtung Katerini: bei Ludias-Fluß (Makedonien/GR), 5) *Xerosecta arrouxi* (BOURGUIGNAT) von Sgardelianika bei Neapolis (Lakonien/GR), 6) *Xerolenta obvia* (MENKE) von Würzburg (Bayern/D), 7) *Xeromunda candiota* (MOUSSON) von Monemvasia (Lakonien/GR). — Maßstab bei Abb. 1-4, 6, 7: 1 mm, bei Abb. 5: 0.1 mm.

Behauptung, der Penisnerv würde bei dieser zweiten Gruppe von Arten vom Pedalganglion abzweigen, verfrüht. Auch bei anderen Helicoidea, bei denen ein vom Cerebralganglion abzweigender Penisnerv vorhanden ist, ziehen vom Pedalganglion aus Nerven zu den Genitalien (vgl. z. B. SCHMALZ 1914: Fig. 12). Bis jetzt konnte nicht bewiesen werden, daß außer diesen Nerven bei den Arten, bei denen kein Nerv vom Cerebralganglion zum Penis zieht, ein weiterer Nerv vom Pedalganglion zum Penis verläuft, der mit dem Nervus penis zu homologisieren wäre.

Das Fehlen eines vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnervs wurde innerhalb der Helicoidea nur bei wenigen Gattungen der Helicellinae beobachtet. Da bei allen anderen Gruppen der Helicoidea, die für die Helicellinae als Außengruppen gelten können, Nerven vom Cerebralganglion zum Penis verlaufen, stellt dies den plesiomorphen Merkmalszustand dar.

Die Form der Penisapille ist nach den derzeitigen Erkenntnissen zur Unterscheidung supraspezifischer Taxa nicht geeignet.

In der Ausbildung des Pfeils konnten bisher nur in wenigen Fällen Unterschiede festgestellt werden, die zur Abgrenzung von verschiedenen Gruppen geeignet sind.

Wie bereits unter I. Allgemeines dargestellt, ist die Unterteilung der *Helicellinae* v. a. auf die äußere Ausbildung des Pfeilapparats, d. h. auf die Anzahl der Pfeil- und Nebensäcke begründet. Durch die Untersuchung des inneren Aufbaus des Pfeilapparats können Konvergenzerscheinungen in der äußeren Ausbildung des Pfeilapparats aufgedeckt und die Beziehungen einzelner Taxa erkannt werden. Damit wird die große systematische Bedeutung dieses Apparats bestätigt.

III. Ergänzende Beschreibung und differenzierende Merkmale einiger Taxa der *Helicellinae* IHERING.

Helicella FÉRUSSAC 1821.

1821 *Helicella* FÉRUSSAC: 28. Typusart (Opinion 431: 350): *Helix itala* LINNAEUS 1758.

Helicella itala (LINNAEUS 1758).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. SCHMID (1968). Vier Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen keine Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 8): \pm zylindrisch, vorne nur wenig verschmälert und abgerundet.

Pfeile (Abb. 1, vgl. z. B. auch SCHMID 1968): sehr stark gebogen (überkreuzen sich daher im distalen Teil des Pfeilapparats), an der Basis rund, an der Spitze mit sehr schmalen Schneiden.

Pfeilapparat (Abb. 8): Zwei schmale Pfeilsäcke. Unter der obersten, dünnen Gewebeschicht befindet sich eine dickwandige Hülse (a), deren distaler Teil auf etwa $\frac{1}{2}$ der Pfeilsacklänge nicht mit der oberen Gewebeschicht verwachsen ist. Auf der einen Seite wird von dieser Hülse der Vaginalkanal (b) ausgespart, während die Hülse auf der anderen Seite stark verwachsen ist und nur distal auf etwa $\frac{1}{5}$ der Pfeilsacklänge eingekerbt ist. Daher ist der Pfeilapparat von *Helicella itala* zu einer durch ihn gelegten Frontalebene nicht symmetrisch. Es ist somit von Bedeutung, von welcher Seite man den Pfeilapparat betrachtet. Abb. 8 zeigt einen halbschematischen Längsschnitt von der zur Körperwand gelegenen Seite, der Vaginalkanal verläßt die Zeichenebene nach schräg hinten.

Die Öffnungen der Pfeilsäcke werden von je zwei Falten (c) umgeben, die im Vaginalhals zwei Rinnen bilden und distal mit der Hülse verschmelzen. Die Falten auf der Innenseite sind sehr hoch, während die Falten auf der zur Körperwand gelegenen Seite aufgrund der starken Verwachsung der Hülse in diesem Bereich rudimentär sind.

Zwischen Pfeilsäcken und Vagina befinden sich rudimentäre Nebensäcke (N). Diese sind von den Pfeilsäcken durch eine Wand getrennt, die mit einem kurzen, zugespitzten, freien Läppchen (d) endet. Im distalen Teil der Nebensäcke befinden sich einige kräftige Wülste (e).

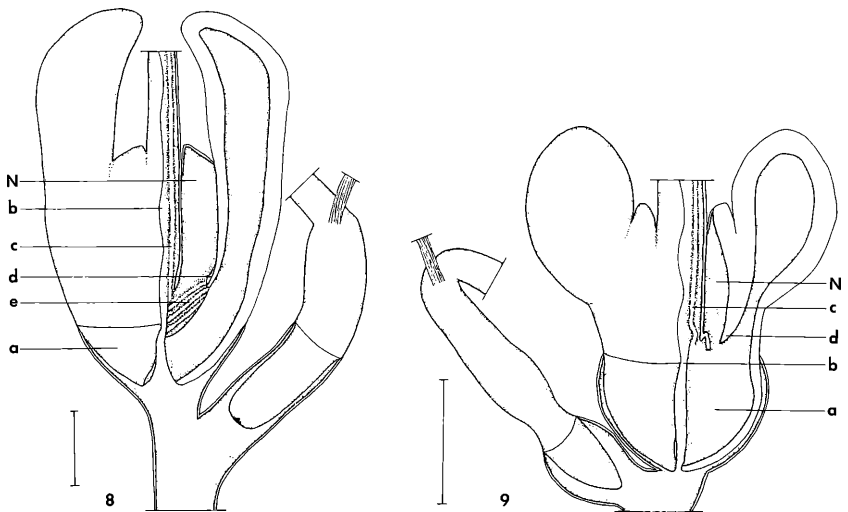


Abb. 8-9. Halbschematische Längsschnitte durch den distalen Teil des Genitalsystems nach Entfernung des Pfeils und des diesen unmittelbar umgebenden Gewebes. — 8) *Helicella itala* (LINNAEUS) von Würzburg (Bayern/D), 9) *Xerotricha conspurcata* (DRAPARNAUD) von Grimaldi superiore (Ligurien/I). Erklärung siehe Text. Maßstab 1 mm.

Xerotricha MONTEROSATO 1892.

1892 *Xerotricha* MONTEROSATO: 23. Typusart (durch Monotypie): *Helix conspurcata* DRAPARNAUD 1801.

Xerotricha conspurcata (DRAPARNAUD 1801).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. DEGNER (1927: 80, Abb. 16). Vier Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 9): kurz konisch.

Pfeile (Abb. 2): schwach gebogen (sich im distalen Teil des Pfeilapparats nicht überkreuzend), an der Basis rund, an der Spitze mit sehr schmalen Schneiden.

Pfeilapparat (Abb. 9): Zwei breite Pfeilsäcke. Unter der obersten, dünnen Gewebeschicht des Pfeilapparats befindet sich eine dickwandige Hülse (a), deren distaler Teil auf etwa $\frac{1}{3}$ der Pfeilsacklänge nicht mit der oberen Gewebeschicht verwachsen ist. Auf der einen Seite wird von dieser Hülse der Vaginakanal (b) ausgespart, während die Hülse auf der anderen Seite verwachsen ist und nur distal auf etwa $\frac{1}{3}$ der Pfeilsacklänge eingekerbt ist. Daher ist der Pfeilapparat von *Xerotricha conspurcata* ebenso wie der von *Helicella itala* zu einer durch ihn gelegten Frontalebene nicht symmetrisch. Abb. 9 zeigt einen halbschematischen Längsschnitt von der zur Körperwand gelegenen Seite, der Vaginakanal verläßt die Zeichenebene nach schräg hinten.

Die Öffnungen der Pfeilsäcke werden von je zwei Falten (c) umgeben, die im Vaginahals zwei Rinnen bilden und distal mit der Hülse verschmelzen. Die Falten auf der Innenseite sind sehr hoch, während die Falten auf der zur Körperwand gelegenen Seite aufgrund der Verwachsung der Hülse in diesem Bereich etwas schwächer sind.

Zwischen Pfeilsäcken und Vagina befinden sich rudimentäre Nebensäcke (N). Diese sind von den Pfeilsäcken durch eine Wand getrennt, die mit einem kurzen, zugespitzten, freien Läppchen (d) endet. Im distalen Teil der Nebensäcke befinden sich nur undeutliche Rinnen.

Diskussion: *Xerotricha* MONTEROSATO wird hier als Genus von *Helicella* FÉRUSSAC abgetrennt, da bei *Xerotricha conspurcata* (Nerven-) Fasern vom Cerebralganglion zum Penis ziehen, die bei *Helicella itala* fehlen. Zur Bedeutung dieses Unterschiedes wird auf Abschnitt IV. verwiesen.

ORTIZ DE ZÁRATE (1950) gibt bei mehreren Arten, *H. apicina* (LAMARCK), *H. gasulli* ORTIZ DE ZÁRATE und *H. madritensis* (RAMBUR), die er zu *Xerotricha* stellt, an, daß der Penisnerv vom Pedalganglion abzweigt. Es ist möglich, daß dieser Autor die vom Cerebralganglion kommenden Fasern übersehen hat. Bei *H. apicina* (LAMARCK) konnte ich solche Fasern selbst beobachten. Die Gattungszugehörigkeit von *H. apicina* ist im übrigen noch ungeklärt (s. u.).

Im Aufbau des Pfeilapparats von *Helicella* FÉRUSSAC und *Xerotricha* MONTEROSATO bestehen keine prinzipiellen Unterschiede. ORTIZ DE ZÁRATE (1950: 51) gibt folgende anatomische Unterschiede zwischen den beiden Taxa an: bei *Xerotricha* sind die Pfeile kürzer und gerade oder fast gerade, ihre Spitzen überkreuzen sich niemals, während die Spitzen der stark gebogenen Pfeile von *Helicella*, die ihre Länge in der Entwicklung des Genitalsystems viel eher erreichen, sich überkreuzen. Die Pfeilsäcke von *Xerotricha* sind breit, die von *Helicella* schmaler und auch größer. Inwieweit diese Unterschiede zu einer Trennung der beiden Taxa geeignet sind, kann erst entschieden werden, wenn eine größere Zahl von Arten genauer bekannt ist. Gleiches gilt für die Beurteilung von Gehäuseunterschieden wie Gehäusegröße oder Behaarung.

Welche Arten *Helicella* FÉRUSSAC bzw. *Xerotricha* MONTEROSATO zugeteilt werden müssen, werden zukünftige Untersuchungen zeigen. Bei beiden Gattungen handelt es sich jedenfalls um hauptsächlich westeuropäische Gruppen.

Der taxonomische Status der bisher als Subgenus zu *Helicella* gestellten *Jabalconia* ORTIZ DE ZÁRATE 1952, die sich durch einen Appendix am Genitalatrium auszeichnet, bleibt unklar, solange nicht weiteres Material von der einzigen hierher gehörigen Art *H. zujarensis* ORTIZ DE ZÁRATE 1950 zur Untersuchung vorliegt.

Candidula KOBELT 1871.

1871 *Candidula* KOBELT: 22. Typusart (durch absolute Tautonymie): *Glischrus (Helix) candidula* STUDER 1820 = *Helix unifasciata* POIRET 1801.

Candidula unifasciata (POIRET 1801).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. GITTENBERGER, BACKHUYS & RIPKEN (1970: 94, Fig. 156). Zwei Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen keine Fasern zum Penis.
Penispapille (Abb. 10): \pm zylindrisch, vorne kaum verschmälert und abgerundet.

Pfeil (Abb. 3): sehr schwach gebogen, an der Basis rund, an der Spitze etwas abgeflacht.

Pfeilapparat (Abb. 10): Ein schmaler Pfeilsack. Unter der obersten, dünnen Gewebeschicht des Pfeilapparats befindet sich eine dickwandige Hülse (a), deren distaler Teil nicht mit der oberen Gewebeschicht verwachsen ist. Auf der einen Seite wird von dieser Hülse der Vaginakanal (b) ausgespart, während die Hülse auf der anderen Seite verwachsen ist. Daher ist der Pfeilapparat von *Candidula unifasciata* zu einer durch ihn gelegten Frontalebene nicht symmetrisch. Abb. 10 zeigt einen halbschematischen Längsschnitt von der zur Körperwand gelegenen Seite.

Die Öffnung des Pfeilsacks wird von zwei Falten (c) umgeben, die auf der dem Pfeilsack zugewandten Seite des Vaginahalses eine Rinne bilden und distal mit der Hülse verschmelzen. Auf der dem Pfeilsack gegenüberliegenden Seite der Hülse befinden sich zwei weitere Wülste (e).

Zwischen Pfeilsack und Vagina befindet sich ein schmaler, rudimentärer Nebensack (N). Dieser ist vom Pfeilsack durch eine Wand getrennt, die mit einem langen, schmalen, freien Läppchen (d) endet. Im distalen Teil des Nebensacks befinden sich einige schuppenförmig abstehende Gewebefortsätze.

Candidula gigaxii (L. PFEIFFER 1850).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. GITTENBERGER, BACKHUYS & RIPKEN (1970: 93, Fig. 154). Vier Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen keine Fasern zum Penis.
Penispapille (Abb. 11): relativ kurz, in der Form variabel.

Pfeil: schwach gebogen, an der Basis rund, an der Spitze etwas abgeflacht.

Pfeilapparat (Abb. 11): Ein breiter Pfeilsack. Unter der obersten, dünnen Gewebeschicht des Pfeilapparats befindet sich eine dickwandige Hülse (a), deren distaler Teil nicht mit der oberen Gewebeschicht verwachsen ist. Auf der einen Seite wird von dieser Hülse der Vaginakanal (b) ausgespart, während die Hülse auf der anderen Seite verwachsen ist. Daher ist der Pfeilapparat von *Candidula gigaxii* zu einer durch ihn gelegten Frontalebene nicht symmetrisch. Abb. 11 zeigt einen halbschematischen Längsschnitt von der zur Körperwand gelegenen Seite.

Die Öffnung des Pfeilsacks wird von zwei Falten (c) umgeben, die auf der dem Pfeilsack zugewandten Seite des Vaginahalses eine Rinne bilden und distal mit der Hülse verschmelzen.

Auf der dem Pfeilsack gegenüber liegenden Seite der Hülse befindet sich eine Anschwellung (e), in der eine von zwei Wülsten begrenzte Rinne verläuft. In dieser befindet sich ein proximal und an den Rändern festgewachsenes Häutchen, das einen distal offenen Hohlraum abtrennt. Auf der Seite der beschriebenen Anschwellung ist die Hülse an ihrem distalen Ende eingeknickt.

Zwischen Pfeilsack und Vagina befindet sich ein schmaler, rudimentärer Nebensack (N). Dieser ist vom Pfeilsack durch eine ziemlich dicke Wand getrennt, die mit einem kurzen, zugespitzten Läppchen (d) endet. Im Nebensack befinden sich einige schuppenförmig abstehende Gewebefortsätze.

Diskussion: *Candidula unifasciata* und *Candidula gigaxii* stimmen zwar in den Hauptmerkmalen des Aufbaus des Pfeilapparats überein. Es finden sich aber dennoch einige bemerkenswerte Unterschiede, z. B. die dem Pfeilsack gegenüberliegenden Strukturen bei *C. gigaxii*. Diese können nur als Rudimente eines zweiten Pfeilapparates gedeutet werden. Als solche müssen dann auch die dem Pfeilsack gegenüberliegenden Wülste bei *C. unifasciata* interpretiert werden. Daß die Gattung *Candidula* KOBELT von Formen mit doppeltem Pfeilapparat abgeleitet werden muß, wird auch dadurch bewiesen, daß bei *C. gigaxii* noch vier Glandulae mucosae entwickelt sind, wie dies für Formen mit doppeltem Pfeilapparat typisch ist. Bei *C. unifasciata* sind dagegen bereits zwei Glandulae mucosae verlorengegangen.

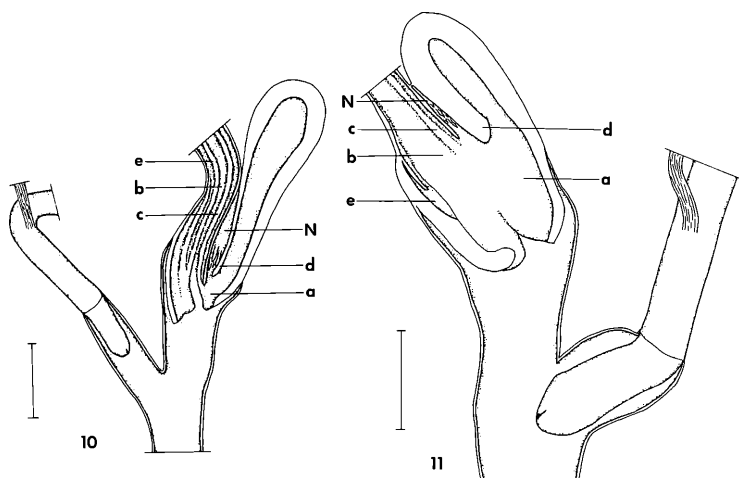


Abb. 10-11. Halbschematische Längsschnitte durch den distalen Teil des Genitalsystems nach Entfernung des Pfeils und des diesen unmittelbar umgebenden Gewebes. — 10) *Candidula unifasciata* (POIRET) von Lauf (Bayern/D), 11) *Candidula gigaxii* (L. PFEIFFER) von Boulogne (Pas de Calais/F). Erklärung siehe Text. Maßstab 1 mm.

Die Unterschiede zwischen den beiden behandelten Arten sind so bedeutend, daß man eine subgenerische Unterteilung der Gattung *Candidula* ins Auge fassen muß, sobald eine größere Zahl von Arten genauer untersucht sein wird. Dazu ist vor allem auch eine Untersuchung der Typusarten der von MONTEROSATO (1892) vorgeschlagenen Taxa nötig, um festzustellen, welche dieser Namen Verwendung finden können.

Die Gattung *Candidula* KOBELT ist, wie die beiden vorher behandelten Genera, hauptsächlich westeuropäisch. Sie ist aber im Osten auch noch auf der Balkanhalbinsel vertreten (z. B. durch *Candidula castriota* SOOS 1924).

Cernuella SCHLÜTER 1838.

1838 *Cernuella* SCHLÜTER: 6. Typusart (GUDE & WOODWARD 1921: 182): *Helix variabilis* DRAPARNAUD 1801 = *Cochlea virgata* DA COSTA 1778.

1892 *Xerocincta* MONTEROSATO: 24. Typusart (durch Monotypie): *Helix neglecta* DRAPARNAUD 1805.

Die nach CLERX & GITTENBERGER (1977: 28) für *Xerocincta* MONTEROSATO charakteristischen Merkmale, das kürzere Flagellum und der meist schlankere Vaginahals, reichen nicht aus, um die Abtrennung als Subgenus zu rechtfertigen.

Cernuella virgata (DA COSTA 1778).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. CLERX & GITTENBERGER (1977: 41, Fig. 69-94). Zwei Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen keine Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 12): länglich-kolbenförmig, vorne etwas verbreitert, abgerundet.

Pfeil (Abb. 4): schwach gebogen, an der Basis rund, an der Spitze mit breit lanzettförmigen Schneiden.

Pfeilapparat (Abb. 12): Der Pfeilsack und der kräftig entwickelte Nebensack (N) inserieren beim Genitalatrium an der Vagina. Im Innenraum der Vagina bzw. des Genitalatriums befindet sich ein abgeflachter fleischiger Zapfen (a), in dem die Ausführungsgänge des Pfeilapparats verlaufen. Außerdem sind im Vaginarraum noch einige, z. T. sehr hohe, aber unregelmäßig ausgebildete Falten (b) angeordnet. Auf der schmalen, dem Vaginarraum zugewandten Seite des fleischigen Zapfens verlaufen ebenfalls solche Falten, die am proximalen Teil des Zapfens eine offene Rinne (c) bilden, am distalen Teil jedoch verwachsen sind, so daß ein geschlossener Kanal entsteht. In die auf dem Zapfen verlaufende Rinne öffnet sich der Nebensack, in dem zahlreiche wulstartige Bildungen zu finden sind. Die Rinne bzw. der Kanal führt zum distalen Ende des Pfeilsacks.

Xerosecta MONTEROSATO 1892.

1892 *Xerosecta* MONTEROSATO: 21. Typusart (durch Monotypie): *Helix explanata* O. F. MÜLLER 1774.

Xerosecta (Microxeromagna) ORTIZ DE ZÁRATE 1950.

1950 *Microxeromagna* ORTIZ DE ZÁRATE: 65. Typusart (durch Monotypie): *Helix stolismena* SERVAIN 1880 = *Helix arrouxi* BOURGUIGNAT 1863.

Xerosecta (Microxeromagna) arrouxi (BOURGUIGNAT 1863).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. CLERX & GITTENBERGER (1977: 50, Fig. 102-104). Zwei Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 13): ± breit zylindrisch, vorne kaum verschmälert, abgerundet.

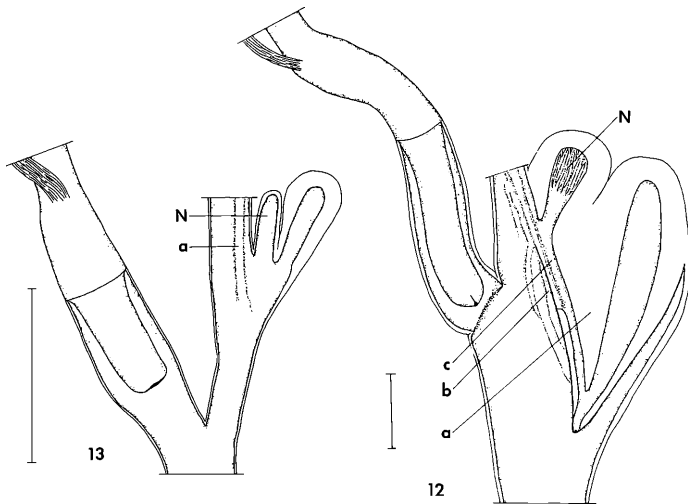


Abb. 12-13. Halbschematische Längsschnitte durch den distalen Teil des Genitalsystems nach Entfernung des Pfeils und des diesen unmittelbar umgebenden Gewebes. — 12) *Cernuella virgata* (DA COSTA) von Thessaloniki Richtung Katerini: bei Ludias-Fluß (Makedonien/GR), 13) *Xerosecta arrouxi* (BOURGUIGNAT) von Sgardelianika bei Neapolis (Lakonien/GR). Erklärung siehe Text. Maßstab 1 mm.

Pfeil (Abb. 5): fast gerade, Spitze ziemlich stumpf, Schneiden konnten nicht festgestellt werden, doch muß angesichts der Größe des Pfeils in Erwägung gezogen werden, daß solche Bildungen sehr leicht zerstört worden sein könnten. Auch ORTIZ DE ZÁRATE (1950: 83) und BONAVITA (1965: 92) konnten keine Schneiden feststellen.

Pfeilapparat (Abb. 13): Der Pfeilsack und der kleinere Nebensack (N) sind an der Vagina angeheftet. Die Öffnung des Pfeilsacks wird von zwei kräftigen Wülsten (a) umgeben, die auf der dem Pfeilsack zugewandten Seite des Vaginahalses eine Rinne bilden. Außerdem können in der Vagina noch einige weitere sehr schwache, unregelmäßige Falten vorhanden sein.

Diskussion: In der Gattung *Cernuella* wurden bisher alle Helicellinae zusammengefaßt, die äußerlich erkennbar einen Pfeil- und einen Nebensack aufweisen (vgl. z. B. CLERX & GITTENBERGER 1977: 27). Die Unterschiede zwischen *Cernuella* SCHLÜTER und *Xerosecta* (*Microxeromagna*) ORTIZ DE ZÁRATE in der Penisinnervation und im Aufbau des Pfeilapparats sind jedoch so groß, daß eine gattungsmäßige Trennung unumgänglich ist.

In der Gattung *Xerosecta* MONTEROSATO 1892¹⁾ vereinige ich provisorisch alle bisher zu *Cernuella* gestellten Arten, bei denen vom Cerebralganglion Fasern zum Penis ziehen, also die Subgenera *Xerosecta* MONTEROSATO 1892, *Xeromagna* MON-

¹⁾ Als erster revidierender Autor wies ZILCH (1966: 290) *Xerosecta* MONTEROSATO 1892 die relative Priorität vor *Xeromagna* MONTEROSATO 1892 zu.

TEROSATO 1892 und *Microxeromagna* ORTIZ DE ZÁRATE 1950. Das Nervensystem der *Xerosecta* s. str.-Arten wurde zwar noch nicht untersucht, doch stimmt deren Genitalsystem soweit mit dem der *Xeromagna*-Arten überein, daß eine nahe Verwandtschaft gesichert erscheint. Das für *Xerosecta* s. str. charakteristische Merkmal, die Kielbildung, ist von so geringer taxonomischer Bedeutung (vgl. z. B. den Fall *Xerothracia* – *Xerolenta*, s. u.), daß sogar die subgenerische Abtrennung von *Xeromagna* fraglich ist.

Diese Auffassung der Gattung *Xerosecta* MONTEROSATO muß aber erst noch durch die Untersuchung des Aufbaus des Pfeilapparats von Arten der Subgenera *Xerosecta* s. str. und *Xeromagna* bestätigt werden.

Cernuella SCHLÜTER im jetzigen Umfang ist eine hauptsächlich westeuropäische Gruppe, *Xerosecta* MONTEROSATO eine hauptsächlich westmediterrane.

Die systematische Stellung der bisher meist als Subgenera von *Cernuella* SCHLÜTER betrachteten Taxa *Kalitinaia* HUDEC & LEZHAVA 1967 und *Alteniella* CLERX & GITTENBERGER 1977 bleibt ungewiß, solange der Verlauf des Penisnerven und der Aufbau des Pfeilapparats dieser Taxa nicht genauer bekannt ist.

Pseudoxerophila WESTERLUND 1879.

1879 *Pseudoxerophila* WESTERLUND in WESTERLUND & BLANC: 55. Typusart (KOBELT 1904: 161): *Helix* (*Pseudoxerophila*) *bathytera* WESTERLUND & BLANC 1879.

Pseudoxerophila bathytera (WESTERLUND & BLANC 1879).

Äußere Morphologie des Genitalsystems (Abb. 14): Flagellum etwa doppelt so lang wie Epiphallus. Zwei symmetrisch an der Vagina angeheftete, relativ kleine Pfeilsäcke, über denen die beiden gut entwickelten Nebensäcke angeordnet sind. Vier Glandulae mucosae, die sich nahe bei den Insertionsstellen in je 2-4 Äste aufspalten.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 15): länglich-konisch.

Pfeile: Bei dem im Februar gesammelten Material waren die Pfeilsäcke leer. Die Präparation eines im September gesammelten Tieres erbrachte nur Bruchstücke der Pfeile.

Pfeilapparat (Abb. 16): Am stark verbreiterten Vaginarraum sind zwei sehr kleine Pfeilsäcke angeheftet. Mit diesen stehen die beiden länglichen, dem Vaginarraum anliegenden Nebensäcke (N) in Verbindung. Die Öffnungen der Pfeilsäcke werden von je zwei kräftigen Wülsten (a) umgeben, die auf der Verbindungswand von Pfeilsäcken und Vagina in den Vaginahals ziehen und zwei Rinnen bilden. Im distalen Teil des Vaginarraums befindet sich eine breite Falte (b), die von einem Pfeilsack zum anderen verläuft.

Diskussion: Bisher wurden alle Helicellinae, bei denen äußerlich zwei Pfeil- und zwei Nebensäcke erkennbar sind, ein Appendix aber fehlt, zur Gattung *Helicopsis* FITZINGER 1833 gestellt. Die Penisinnervation ist von keiner Art dieser Gattung bekannt, ein Längsschnitt durch die Vagina von *Helicopsis retowskii* (CLESSIN) wird von SCHILEYKO (1978: 215, Abb. 237) abgebildet.

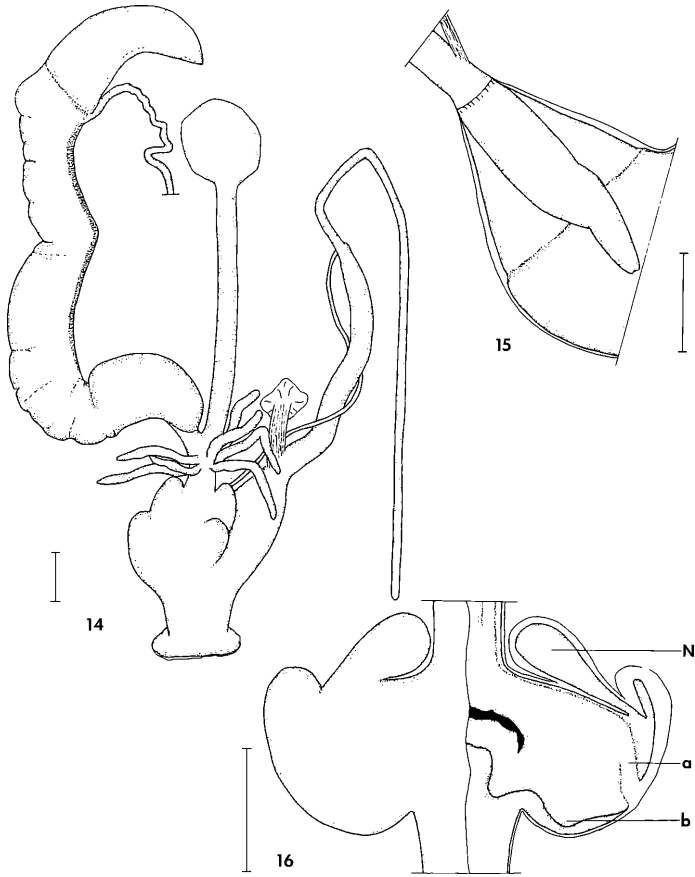


Abb. 14-16. *Pseudoxerophila bathytera* (WESTERLUND & BLANC) von Iraklion (Kreta/GR). — 14) Genitalsystem, 15) Längsschnitt durch den Penis: Penispapille, 16) halbschematischer Längsschnitt durch den Pfeilapparat nach Entfernung des Pfeils und des diesen unmittelbar umgebenden Gewebes. Erklärung siehe Text. Maßstab 1 mm.

Bei *Pseudoxerophila* WESTERLUND sind wie bei *Helicopsis* FITZINGER äußerlich zwei Pfeil- und zwei Nebensäcke erkennbar. Die viel kleineren Pfeilsäcke sind jedoch nicht wie bei *Helicopsis* unmittelbar an die schlanke Vagina angeheftet, sondern an einem stark verbreiterten Vaginarium. Die Nebensäcke sind kräftiger als bei *Helicopsis* entwickelt und liegen dem verbreiterten Vaginarium an. Außerdem fehlt bei *Helicopsis* die bei *Pseudoxerophila* durch den Vaginarium verlaufende Falte. Die Konstanz dieser Bildung muß jedoch erst noch an weiterem Material überprüft werden; es könnte sich dabei um eine durch eine bestimmte Abtötungsart hervorgerufene Erscheinung handeln.

In welchem Umfang *Helicopsis* aufrechterhalten werden kann, ist fraglich. Wahrscheinlich gehören zu dieser Gattung nur einige osteuropäische und kaukasische Arten. Jedenfalls bedürfen die zu *Xeroleuca* KOBELT 1877, das als Subgenus zu *Helicopsis* gestellt wird, gehörigen nordwestafrikanischen Arten einer eingehenden Untersuchung des Aufbaus des Pfeilapparats. Das gleiche gilt für die mediterrane *H. apicina* (LAMARCK 1822), die von BONAVITA (1965: 94) zu *Helicopsis* gestellt wurde und für die GITTENBERGER (in KERNEY, CAMERON & GITTENBERGER 1980: 200) ein eigenes Subgenus, *Xeromicra* MONTEROSATO 1892, anerkannt hat. Diese Arten passen bei Berücksichtigung zoogeographischer Erwägungen nicht gut in das Bild einer Gattung, deren Entwicklungs- und Verbreitungszentrum zweifellos in Osteuropa liegt.

Von *Pseudoxerophila* kenne ich noch eine weitere Art von Kreta. Aufgrund der Literaturangaben ist es wahrscheinlich, daß zu dieser Gattung auch *Helicella sitiensis* sensu HESSE 1934 von Zypern (vgl. HESSE 1934: 26, Taf. 5, Fig. 43) und *Helix guimeti* BOURGUIGNAT 1876 von der ägyptischen Mittelmeerküste und der Marmarika (vgl. BRANDT 1959: 93, Abb. 5) gehören. Jedoch muß bei diesen Arten die Gattungszugehörigkeit erst noch durch Untersuchung des genauen Aufbaus des Pfeilapparats überprüft werden. Nach dem derzeitigen Kenntnisstand handelt es sich bei *Pseudoxerophila* WESTERLUND also um eine ostmediterrane Gruppe.

Xerolenta MONTEROSATO 1892.

1892 *Xerolenta* MONTEROSATO: 24. Typusart (KOBELT 1892: 152): *Helix obvia* MENKE 1828.
1962 *Xerothracia* SCHÜTT: 152. Typusart (durch ursprüngliche Festlegung): *Helicella (Xerothracia) pappi* SCHÜTT 1962.

Xerolenta obvia (MENKE 1828).

Äußere Morphologie des Genitalsystems: vgl. z. B. SCHMID (1968). Vier Glandulae mucosae.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 17): länglich-konisch.

Pfeile (Abb. 6, vgl. z. B. auch SCHMID 1968): fast gerade, an der Basis rund, an der Spitze mit sehr schmalen Schneiden.

Pfeilapparat (Abb. 17): Zwei relativ breite, etwas von der Vagina abstehende Pfeilsäcke. Die Vagina erscheint an dem Abschnitt, an dem die Pfeilsäcke angeheftet sind, aufgeblasen. Dies wird durch eine Gewebehülle hervorgerufen, die sowohl Teile der Pfeilsäcke als auch die Vagina umgibt. Die eigentliche Verbindungswand von Pfeilsäcken und Vagina befindet sich unterhalb der Gewebehülle, so daß zwischen dieser und der Verbindungswand ein Hohlraum (N) entsteht. Mit diesem Hohlraum stehen die Pfeilsäcke über Öffnungen an ihren Innenwänden in Verbindung.

Die Öffnungen der Pfeilsäcke zum Vaginarium werden von je zwei kräftigen Wülsten (a) umgeben, die auf der Verbindungswand von Pfeilsäcken und Vagina in den Vaginahals ziehen und zwei Rinnen bilden. Im Vaginahals befinden sich zwischen den von den Pfeilsäcken kommenden Wülsten noch zwei weitere, schwächer ausgebildete Wülste (b). Auf dem Abschnitt, an dem die Pfeilsäcke an die Vagina angeheftet sind, ist deren Wand \pm verstärkt.

In der Abbildung eines Längsschnitts durch den Pfeilapparat von *X. obvia* bei SCHILEYKO (1978: 224, Abb. 254) sind die Hohlräume zwischen der Gewebehülle und der Verbindungswand von Pfeilsäcken und Vagina zutreffend dargestellt. Die in dieser Abbildung eingezeichneten Zwischenwände in der Mitte des Pfeilapparats existieren dagegen nicht.

Diskussion: Bisher wurden alle Helicellinae, bei denen äußerlich nur zwei Pfeilsäcke, aber keine Nebensäcke zu erkennen sind, zu *Helicella* FÉRUSAC gestellt. Oben wurde bereits die Abtrennung von *Xerotricha* MONTEROSATO von *Helicella* begründet.

Xerolenta MONTEROSATO unterscheidet sich ebenso wie *Xerotricha* schon dadurch von *Helicella*, daß bei ihr Nervenfasern vom Cerebralganglion zum Penis ziehen, die bei jener fehlen. Prinzipielle Unterschiede, sowohl gegenüber *Helicella* als auch gegenüber *Xerotricha*, bestehen im Aufbau des Pfeilapparats. Statt rudimentärer Nebensäcke wie bei den beiden letzteren Gattungen sind bei *Xerolenta* nur Hohlräume zwischen einer Gewebehülle und der Vaginalwand ausgebildet, die mit den Pfeilsäcken in Verbindung stehen. Bei *Xerolenta* fehlt die dickwandige Hülse, die bei *Helicella* und *Xerotricha* im Inneren des Pfeilapparats ausgebildet ist. Während der Pfeilapparat von *Xerolenta* in sich symmetrisch aufgebaut ist, ist der von *Helicella* und *Xerotricha* aufgrund der einseitigen Verwachsung der Hülse zu einer durch die beiden Pfeilsäcke gelegten Frontalebene nicht symmetrisch.

Zu *Xerolenta* MONTEROSATO gehören sicherlich außer *X. obvia* (MENKE) noch einige südosteuropäische Taxa, die, soweit bekannt, von *X. obvia* anatomisch kaum verschieden sind, gehäusemorphologisch aber beträchtlich abweichen können (z. B. *macedonica* HESSE 1928, *pappi* SCHÜTT 1962, *razlogi* PINTÉR 1968, *spiruloides* A. J. WAGNER 1916, *thasia* REISCHÜTZ 1983). Jedes dieser Taxa bedarf einer genauen anatomischen und conchologischen Untersuchung, um die Beziehungen zu *X. obvia* (MENKE) zu klären.

Eigene Untersuchungen an *Helicella* (*Xerotrachia*) *pappi* SCHÜTT haben ergeben, daß die Form anatomisch völlig mit *X. obvia* übereinstimmt. Da sie auch conchologisch durch Übergänge mit dieser verbunden ist (vgl. bereits SCHÜTT 1962: 155) und diese in einem kleinen Gebiet vertritt, muß sie als Subspecies von *X. obvia* gewertet werden. Das auf die inkonstanten und daher taxonomisch bedeutungslosen gehäusemorphologischen Unterschiede Kielung und Rippung begründete Subgenus *Xerotrachia* SCHÜTT 1962 fällt somit in die Synonymie von *Xerolenta* MONTEROSATO 1892.

Xeromunda MONTEROSATO 1892.

1892 *Xeromunda* MONTEROSATO: 25. Typusart (KOBELT 1892: 152): *Helix turbinata* sensu MONTEROSATO/KOBELT (non CRISTOFORI & JAN 1832) = *Helix candiota* MOUSSON 1854.

Diskussion: *Xeromunda* MONTEROSATO ist nomenklatorisch nicht unproblematisch. MONTEROSATO (1892: 25) schloß in seine Gruppe zwei nominelle Arten ein, *Helix turbinata* und *Helix candiota*. KOBELT (1892: 152) wählte *Helix turbinata* zur Typusart.

Helix turbinata wurde von CRISTOFORI & JAN (1832: Conchyliya etc.: 4, Mantissa etc.: 2) aus Sizilien beschrieben (non GMELIN 1791 non DESHAYES 1831!). L. PFEIFFER (1848: 155) verwendete den Namen aber auch für eine griechische Art.

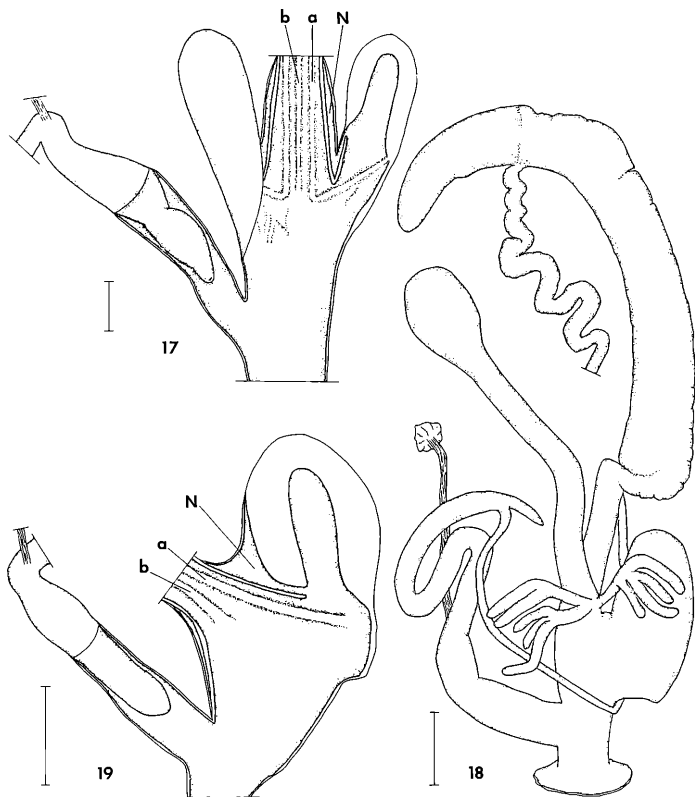


Abb. 17-19. 17) *Xerolenta obvia* (MENKE) von Würzburg (Bayern/D); halbschematischer Längsschnitt durch den distalen Teil des Genitalsystems nach Entfernung des Pfeils und des diesen unmittelbar umgebenden Gewebes. — 18-19. *Xeromunda candiota* (MOUSSON) von Monemvasia (Lakonien/GR). — 18) Genitalsystem, 19) halbschematischer Längsschnitt durch den distalen Teil des Genitalsystems nach Entfernung des Pfeils und des diesen unmittelbar umgebenden Gewebes. Erklärung siehe Text. Maßstab 1 mm.

BRANDT (1959: 85) stellte fest, daß die griechische Art von *Helix turbinata* CRISTOFORI & JAN spezifisch verschieden ist. *Helix turbinata* sensu L. PFEIFFER, die auch in Sizilien und Apulien vorkommen soll, bezeichnet er als *Cernuella durieui candiota* (MOUSSON 1854). Dagegen betrachten FUCHS & KÄUFEL (1936: 618) und SACCHI (1955a: 99) *H. turbinata* CRISTOFORI & JAN und *H. candiota* MOUSSON als verschiedene Rassen einer Art.

Die Identität von *H. turbinata* CRISTOFORI & JAN 1832 konnte nicht zweifelsfrei festgestellt werden, da keine Typen der Art gefunden wurden. Die Sammlung von CRISTOFORI & JAN wurde im II. Weltkrieg in Mailand zerstört. Die Suche nach Typen von *H. turbinata* am Zoologischen Museum der Humboldt-Universität, Berlin, am Senckenberg-Museum, Frankfurt a. M., am Rijksmuseum van Natuur-

lijke Historie, Leiden, und am Naturhistorischen Museum, Wien, blieb erfolglos. In älteren Sammlungen (z. B. im Senckenberg-Museum) liegen unter dem Namen *H. turbinata* meist verschiedene Formen von *Cerņuella virgata* (DA COSTA 1778) aus Sizilien. Auch das von SACCHI (1955b: 11, Fig. 6) abgebildete Genitalsystem einer sizilianischen Art, die er als *H. turbinata* bestimmt hat, ist mit dem von *Cerņuella virgata* identisch. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß es sich bei *H. turbinata* CRISTOFORI & JAN tatsächlich nur um eine Form der sehr variablen *Cerņuella virgata* (DA COSTA) handelt. Zu einer endgültigen Entscheidung ist jedoch die Festlegung eines Neotypus erforderlich.

MONTEROSATO (1892: 25) gibt als Verbreitungsgebiet von *Xeromunda* nur Griechenland und „Syrien“ (gemeint ist wahrscheinlich die Kykladen-Insel Syra) an. Daher kann er unter *H. turbinata* nur die *H. turbinata* sensu L. PFEIFFER, also *Xeromunda candiota* (MOUSSON 1854), verstanden haben. Auch KOBELT (1877: 106) hat unter *H. turbinata* die griechische *X. candiota* (MOUSSON) verstanden.

Somit handelt es sich hier bei *H. turbinata* um eine falsch bestimmte Typusart. Nach Art. 70(b) ICZN (3. ed., 1985) muß der Fall der Internationalen Kommission für Zoologische Nomenklatur zur Entscheidung vorgelegt werden. In dem Antrag an die Kommission soll die Festlegung von *Helix candiota* MOUSSON 1854 zur Typusart von *Xeromunda* MONTEROSATO 1892 vorgeschlagen werden, damit dieser Name für die Gruppe verfügbar bleibt, für die MONTEROSATO (1892: 25) ihn vorgesehen hat und wie ihn auch HESSE (1926: 138, 1934: 8), FUCHS & KÄUFEL (1936: 618) und CLERX & GITTEBERGER (1977: 52) verstanden haben. Bis zum Vorliegen einer Entscheidung der Kommission verwende ich den Namen *Xeromunda* MONTEROSATO in diesem Sinn.

Wenn *H. durieui* (L. PFEIFFER) einen Pfeilapparat mit einem Pfeil- und einem kräftig entwickelten Nebensack besitzt, wie SACCHI (1955b: 12, Fig. 5) angibt, ist auch diese von *X. candiota* (MOUSSON) generisch verschieden und kann mit ihr selbstverständlich nicht in einem Rassenkreis vereinigt werden.

Xeromunda candiota (MOUSSON 1854).

Äußere Morphologie des Genitalsystems (Abb. 18): Das Genitalsystem von *X. candiota* wurde bereits von mehreren Autoren untersucht. Die Beschreibungen und Abbildungen der einzelnen Autoren widersprechen sich aber im bezug auf die Ausbildung des Pfeilapparats deutlich. Nach HESSE (1926: 138) ist der Pfeilapparat zweiteilig, nach HESSE (1934: 8, Taf. 1 Fig. 9) und BRANDT (1959: Abb. 1) ist nur ein Pfeilsack, aber kein Nebensack entwickelt, während CLERX & GITTEBERGER (1977: 52, Fig. 110-112) einen Pfeilsack mit Appendix zu erkennen glauben.

Nach eigenen anatomischen Untersuchungen ist äußerlich nur ein kräftig entwickelter Pfeilsack erkennbar. Die zwei Glandulae mucosae inserieren oberhalb des Pfeilsacks. Sie verzweigen sich erst in ihrem oberen Teil stärker, können aber auch tief gespalten sein. Das Flagellum erreicht etwa $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{3}$ der Epiphalluslänge.

Ich konnte zwei Präparate, die Originale zu den Abbildungen von CLERX & GITTEBERGER (1977: Abb. 110-111) darstellen, untersuchen. Bei der Struktur, die diese Autoren als Appendix betrachten, handelt es sich um den eigentlichen Pfeilsack (vgl. Abb. 19), der auf der Verbreiterung der Vagina etwas verschoben ist.

Bemerkenswert ist allerdings, daß bei diesen Präparaten aus der Cyrenaika das Flagellum sowohl absolut wie auch relativ deutlich länger ist, als bei den griechischen Präparaten. Ob es sich hierbei um jahreszeitlich bedingte Unterschiede handelt (das Material von CLERX & GITTENBERGER wurde im März, meines im September gesammelt), ist fraglich, da die Länge des Flagellums bei den Helicellinae sonst verhältnismäßig geringen Schwankungen unterliegt. Die schematische Zeichnung von BRANDT (1959: Abb. 1) nach einem Exemplar aus der Cyrenaika stimmt in diesem Punkt mit den Ergebnissen von CLERX & GITTENBERGER überein, während bei dem Tier aus Zypern, das HESSE (1934: Taf. 1 Fig. 9a) abbildet, das Flagellum fast so kurz wie bei den griechischen Stücken ist. Bei Vorliegen weiteren Materials sollte auf jeden Fall die Beständigkeit dieser Unterschiede überprüft werden.

Penisinnervation: vom Cerebralganglion ziehen Fasern zum Penis.

Penispapille (Abb. 19): \pm zylindrisch, vorne etwas verschmälert.

Pfeil (Abb. 7, vgl. HESSE 1934: 8, Taf. 1, Fig. 9b): \pm stark gebogen, an der Basis rund, an der Spitze auf etwa $\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ seiner Länge mit breit lanzettförmigen Schneiden. Der Pfeil bei HESSE's Tier war vermutlich noch nicht fertig ausgebildet.

Pfeilapparat (Abb. 19): Ein relativ breiter, etwas von der Vagina abstehender Pfeilsack. Die Vagina erscheint an dem Abschnitt, an dem der Pfeilsack angeheftet ist, aufgeblasen. Dies wird durch eine Gewebehülle hervorgerufen, die sowohl Teile des Pfeilsacks als auch die Vagina umgibt. Die eigentliche Verbindungswand von Vagina und Pfeilsack befindet sich unterhalb der Gewebehülle, so daß zwischen dieser und der Verbindungswand ein Hohlraum (N) entsteht. Mit diesem Hohlraum steht der Pfeilsack über eine Öffnung an seiner Innenwand in Verbindung.

Die Öffnung des Pfeilsacks zum Vaginarraum wird von zwei kräftigen Wülsten (a) umgeben, die auf der Verbindungswand von Vagina und Pfeilsack in den Vaginahals ziehen und eine Rinne bilden. Im Vaginahals befindet sich außer den beiden vom Pfeilsack kommenden Wülsten noch ein weiterer deutlicher Wulst (b), bisweilen auch einige schwache unregelmäßige Fältchen. Auf dem Abschnitt, an dem der Pfeilsack an die Vagina angeheftet ist, ist deren Wand \pm verstärkt.

Diskussion: *Xeromunda* MONTEROSATO unterscheidet sich von *Candidula* KOBELT, bei der äußerlich ebenfalls nur ein Pfeilsack erkennbar ist, schon dadurch, daß bei ihr Nervenfasern vom Cerebralganglion zum Penis ziehen, die bei jener fehlen. Auch die Unterschiede im Aufbau des Pfeilapparats sind bedeutend. Statt des rudimentären Nebensacks von *Candidula* ist bei *Xeromunda* nur ein Hohlraum zwischen einer Gewebehülle und der Vaginawand ausgebildet, der mit dem Pfeilsack in Verbindung steht. Bei *Xeromunda* fehlt die dickwandige Hülse, die im Pfeilsackinneren von *Candidula* ausgebildet ist. Während der Pfeilapparat von *Xeromunda* in sich symmetrisch aufgebaut ist, ist der von *Candidula* aufgrund der einseitigen Verwachsung der Hülse zu einer durch den Pfeilapparat gelegten Frontalebene nicht symmetrisch.

Xerosecta MONTEROSATO und *Cernuella* SCHLÜTER unterscheiden sich von *Xeromunda* MONTEROSATO schon durch den Besitz eines gut entwickelten Nebensacks.

Zu *Xeromunda* MONTEROSATO gehören außer *X. candiota* (MOUSSON) zumindest noch einige von dieser conchologisch sehr verschiedene, griechische Arten (Revision in Vorbereitung). *Xeromunda* ist nach dem derzeitigen Kenntnisstand hauptsächlich ostmediterrän.

Ausblick: Zum Schluß soll hier noch darauf hingewiesen werden, daß sich auf den Gehäusen von *Pseudoxerophila* WESTERLUND, *Xerolenta* MONTEROSATO und *Xeromunda* MONTEROSATO, aber auch weiterer Helicellinae, wie z. B. *Xeropicta* MONTEROSATO, vertiefte Spirallinien finden, die \pm verloschen sein können, auf frischen Gehäusen aber in der Regel erkennbar sind. Auf dieses Merkmal gründete schon WESTERLUND (in WESTERLUND & BLANC 1879: 55) sein Subgenus *Pseudoxerophila*, doch führte er die Abtrennung von *Xerophila* auct. nicht konsequent durch und gab sie auch später wieder auf. Diese Spirallinien fehlen bei *Helicella* FÉRUSSAC, *Xerotricha* MONTEROSATO, *Candidula* KOBELT, *Cernuella* SCHLÜTER und *Xerosecta* MONTEROSATO oder sind nur selten schwach ausgebildet (z. B. bei *Helicella itala* [LINNAEUS]). Ob diesem Merkmal taxonomischer Wert zukommt, ist allerdings fraglich.

Außer den in dieser Arbeit behandelten Merkmalen wurde auch die Ausbildung der Nackenlappen untersucht. Diese sind ebenfalls von taxonomischer Bedeutung, doch sollen die Ergebnisse dieser Untersuchungen erst in einer späteren Arbeit veröffentlicht werden.

IV Diskussion der verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Genera der Helicellinae IHERING.

Innerhalb der Helicellinae können bereits zwei monophyletische Gruppen erkannt werden, doch ist es noch nicht möglich, alle genauer untersuchten Taxa diesen beiden Gruppen zuzuordnen.

Zu der einen Gruppe gehören die Genera *Xerotricha* MONTEROSATO, *Helicella* FÉRUSSAC und *Candidula* KOBELT. Bei allen drei Genera stimmt der generelle Aufbau des Pfeilapparats überein. Alle weisen rudimentäre Nebensäcke auf, die jeweils durch ein freies Läppchen vom Pfeilsack getrennt sind. Im Pfeilapparat befindet sich jeweils eine innere Hülse, mit der die hohen Vaginafalten distal verschmelzen. Die Hülsen sparen jeweils auf der einen Seite den Vaginakanal aus und sind auf der anderen Seite \pm stark verwachsen, so daß der Pfeilapparat bei allen drei Gattungen zu einer durch ihn gelegten Frontalebene nicht symmetrisch ist.

Zumindest einzelne Komponenten dieses komplexen Aufbaus, wie z. B. die Hülse im Pfeilapparat, die von anderen Gruppen unbekannt ist, müssen als Synapomorphien gewertet werden. Damit ist erwiesen, daß *Xerotricha*, *Helicella* und *Candidula* zusammen eine monophyletische Gruppe bilden.

Innerhalb dieser Gruppe bilden wiederum *Helicella* und *Candidula* eine monophyletische Einheit, die durch die Autapomorphie „Fehlen eines vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnervs“ charakterisiert ist.

Für *Xerotricha* konnte noch keine gesicherte Autapomorphie festgestellt werden, u. a. auch, weil verschiedene Merkmalszustände noch nicht als apo- bzw. plesiomorph eingestuft werden können. So ist beispielsweise noch nicht hinreichend geklärt, ob die Behaarung von *Xerotricha conspurcata* ein von hygromioiden Vorfahren ererbter plesiomorpher oder ein apomorpher Merkmalszustand ist. Als Autapomorphie für *Helicella* können die sehr langen, stark gekrümmten Pfeile angeführt werden. Eine Autapomorphie von *Candidula*, deren Pfeil wie der von *Xerotricha* nur schwach gekrümmt ist, ist der Verlust bzw. die weitgehende Reduktion des einen Pfeilsacks.

Daß für die Helicellinae ein doppelter Pfeilapparat plesiomorph ist, wird durch das Auffinden eines Rudiments des zweiten Pfeilsacks bei *Candidula gigaxii* (s. o.) bewiesen. Dafür spricht außerdem, daß auch *Xerotricha*, die die Schwestergruppe der Einheit *Candidula* (mit einfachem Pfeilapparat) — *Helicella* (mit doppeltem Pfeilapparat) ist, einen doppelten Pfeilapparat aufweist.

Zunächst wurde vermutet, daß *Cernuella* SCHLÜTER unmittelbar mit *Candidula* und *Helicella* verwandt ist, da nur diese drei Gattungen die Apomorphie „Fehlen eines vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnervs“ aufweisen. Dieses muß jedoch auf Konvergenz zurückgeführt werden. Es ist nicht möglich *Cernuella* als Schwestergruppe von *Candidula*-*Helicella* zu betrachten. Es wäre zwar denkbar, den fleischigen Zapfen im Pfeilapparat von *Cernuella* mit der Hülse von *Candidula* und *Helicella* zu homologisieren, doch besitzt *Cernuella* einen kräftig ausgebildeten Nebensack, während in der ganzen Gruppe *Xerotricha*-*Helicella*-*Candidula* der Nebensack rudimentär ist. Das heißt, daß der Nebensack schon bei Vorfahren von *Helicella* und *Candidula* reduziert wurde, die noch einen vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnerv besaßen.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Cernuella* kann zur Zeit somit nichts näheres ausgesagt werden. Dies trifft auch für *Xerosecta* MONTEROSATO zu. Beiden Gattungen gemeinsam ist ein gut ausgebildeter Nebensack und der einfache Pfeilapparat. Der einfache Pfeilapparat muß zwar als apomorph betrachtet werden (s. o.), er ist aber innerhalb der Helicellinae mehrfach entstanden. Daher kann es nicht als gesichert gelten, daß die beiden Gattungen zusammen eine monophyletische Einheit bilden. Dagegen sprechen die grundlegenden Unterschiede im Aufbau des Pfeilapparats.

Zu der zweiten monophyletischen Gruppe innerhalb der Helicellinae, die bereits umgrenzt werden kann, gehören die Genera *Pseudoxerophila* WESTERLUND, *Xerolenta* MONTEROSATO und *Xeromunda* MONTEROSATO.

Der generelle Aufbau des doppelten Pfeilapparats von *Xerolenta* stimmt im wesentlichen mit dem einfachen von *Xeromunda* überein. Bei beiden Gattungen sind zwischen der Vaginawand und einer Gewebehülle Hohlräume ausgebildet, die mit den Pfeilsäcken in Verbindung stehen. Diese Hohlräume können aufgrund ihrer Lage und ihrer Verbindung zu den Pfeilsäcken mit den Nebensäcken anderer Helicoidea homologisiert werden. Bei beiden Gattungen wird die Öffnung jedes Pfeilsacks zum Vaginarraum von zwei kräftigen Wülsten umgeben, die auf der Verbindungswand von Pfeilsack und Vagina in den Vaginalhals ziehen. Auf dem Abschnitt, an dem die Pfeilsäcke an die Vagina angeheftet sind, ist bei beiden Gattungen deren Wand \pm verstärkt.

Zumindest einzelne Komponenten dieses komplexen Aufbaus, wie z. B. die Umbildung der Nebensäcke zu Hohlräumen zwischen einer Gewebehülle und der Vaginawand, müssen als Synapomorphien gewertet werden. Damit ist bewiesen, daß *Xerolenta* und *Xeromunda* zusammen eine monophyletische Gruppe bilden.

Als Autapomorphie für *Xeromunda* kann die Reduktion des einen Pfeilapparates gewertet werden (auch bei *Xeromunda* ist mir eine Art mit unvollständig reduziertem Pfeilapparat bekannt — analog dem Fall von *Candidula gigaxii*, s. o.). Als Autapomorphie von *Xerolenta* könnte der fast gerade Pfeil gewertet werden. Doch kann dieses Merkmal noch nicht abschließend beurteilt werden, da z. B. der Pfeil von *Pseudoxerophila* noch nicht bekannt ist.

Als Schwestergruppe zu der Einheit *Xeromunda-Xerolenta* kann *Pseudoxerophila* betrachtet werden. Wie bei *Xerolenta* und *Xeromunda* wird auch bei *Pseudoxerophila* die Öffnung jedes Pfeilsacks zum Vaginarraum von zwei kräftigen Wülsten umgeben, die auf der Verbindungswand von Vagina und Pfeilsack in den Vaginalhals ziehen. Statt der Verstärkung der Vaginawand wie bei *Xerolenta* und *Xeromunda* findet sich im Vaginarraum von *Pseudoxerophila* eine faltenartige Bildung, deren Konstanz aber erst noch überprüft werden muß. Bei *Pseudoxerophila* sind noch gut entwickelte Nebensäcke ausgebildet, die dem verbreiterten Vaginarraum anliegen, während bei anderen Gruppen die Nebensäcke meist unmittelbar den Pfeilsäcken anliegen. Diese Ausbildung der Nebensäcke kann als erste Stufe der Umbildung der Nebensäcke zu Hohlräumen interpretiert werden. Folglich stellt der Merkmalszustand „Nebensäcke der Vagina anliegend“ eine Synapomorphie für die Schwestergruppen *Xerolenta-Xeromunda* und *Pseudoxerophila* dar. Als Autapomorphie von *Pseudoxerophila* kann die Verkleinerung der Pfeilsäcke angeführt werden.

Zusammenfassung.

Die Arbeit stellt einen ersten Beitrag zur Revision des Systems der Helicellinae dar. Diese Subfamilie wird unter gewissen Vorbehalten als monophyletisch betrachtet. Ein Argument dafür ist die von den Hygromiinae s.l. abweichende Chromosomenzahl. Als taxonomisch bedeutsam werden v. a. der Aufbau des Pfeilapparats und die Penisinnervation angesehen.

Xerotricha wird als Gattung eingestuft, da sie sich von *Helicella* durch das Vorhandensein eines vom Cerebralganglion zum Penis ziehenden Nervs unterscheidet. Auch von *Cernuella* werden die Arten, bei denen der Penisnerv vom Cerebralganglion abzweigt, als eigene Gattung *Xerosecta* abgetrennt. Bei *Cernuella* findet sich im Inneren des Pfeilapparats ein großer, fleischiger Zapfen, der bei *Xerosecta* fehlt. Die Gattung *Pseudoxerophila* wird aufgrund eines anderen Aufbaus des Pfeilapparats (Pfeilsäcke klein, Nebensäcke der Verbreiterung der Vagina anliegend) von *Helicopsis* abgegrenzt. *Xerolenta* und *Xeromunda* werden von *Helicella* bzw. *Candidula* abgetrennt, da bei den ersten beiden Gattungen ein vom Cerebralganglion abzweigender Penisnerv vorhanden ist und die Nebensäcke zu Hohlräumen zwischen einer Gewebeschicht und der Vaginawand umgebildet sind, während bei *Helicella* und *Candidula* ein solcher Nerv fehlt und sich zwischen Vagina und Pfeilsäcken rudimentäre Nebensäcke befinden. *Xerotricha*, *Helicella*, *Candidula* und *Cernuella* sind hauptsächlich westeuropäisch, *Xerosecta* westmediterran, *Pseudoxerophila* und *Xeromunda* ostmediterran und *Xerolenta* osteuropäisch.

Die Genera *Xerotricha*, *Helicella* und *Candidula* bilden eine monophyletische Gruppe. Eine Autapomorphie dieser Gruppe stellt das Vorhandensein einer Hülse im Pfeilapparat dar. Innerhalb dieser Gruppe bilden wiederum *Helicella* und *Candidula* eine monophyletische Einheit, die durch die Autapomorphie „Fehlen eines vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnervs“ charakterisiert ist. Bei *Helicella* sind die sehr langen, stark gekrümmten Pfeile autapomorph, bei *Candidula* die Reduktion des einen Pfeilsacks.

Eine weitere monophyletische Gruppe bilden *Pseudoxerophila*, *Xerolenta* und *Xeromunda*. Eine Synapomorphie für die letzten beiden Gattungen ist die Umbildung der Nebensäcke zu Hohlräumen. Die Schwestergruppe der monophyletischen Einheit *Xerolenta-Xeromunda* ist *Pseudoxerophila*. Bei dieser Gattung liegen die Nebensäcke dem Vaginarraum an. Dies stellt die erste Stufe der Umbildung der Nebensäcke zu Hohlräumen dar und kann somit als Synapomorphie für die Schwestergruppen *Xerolenta-Xeromunda* und *Pseudoxerophila* gewertet werden. Bei *Xeromunda* ist die Reduktion des einen Pfeilsacks eine Autapomorphie, bei *Xerolenta* der fast gerade Pfeil und bei *Pseudoxerophila* die Verkleinerung beider Pfeilsäcke.

Summary.

The paper presents a first contribution to the revision of the system of the Helicellinae. This subfamily is considered as monophyletic with certain reservations. One argument for that is, that the chromosome number differs from that of the Hygromiinae s.l. Above all the structure of the dart apparatus and the innervation of the penis are regarded as taxonomic significant.

Xerotricha is classified as genus, because it differs from *Helicella* in possessing a penis nerve branching off the cerebral ganglion. Also from *Cernuella* should be separated as an own genus *Xerosecta* those species, whose penis nerve branches off the cerebral ganglion. In *Cernuella* there is in the interior of the dart apparatus a big fleshy plug which is missing in *Xerosecta*. The genus *Pseudoxerophila* is distinguished from *Helicopsis* on the strength of a different structure of the dart apparatus (dart sacs small, accessory sacs lying directly on the dilatation of the vagina). *Xerolenta* and *Xeromunda* must be separated from *Helicella* resp. *Candidula*, because in the first two genera a penis nerve branching off the cerebral ganglion exists and the accessory sacs are transformed to cavities between a tissue-layer and the vagina wall, whereas in *Helicella* and *Candidula* such a nerve is lacking and furthermore there are rudimentary accessory sacs between the vagina and the dart sacs. *Xerotricha*, *Helicella*, *Candidula* and *Cernuella* are chiefly west-european, *Xerosecta* west-mediterranean, *Pseudoxerophila* and *Xeromunda* east-mediterranean and *Xerolenta* east-european.

The genera *Xerotricha*, *Helicella* and *Candidula* form a monophyletic group. An autapomorphy of this group is the presence of a hull in the interior of the dart apparatus. Within this group *Helicella* and *Candidula* form again a monophyletic unit, which is characterized by the autapomorphy "absence of a penis nerve branching off the cerebral ganglion" In *Helicella* the very long, strongly curved darts are autapomorphous, in *Candidula* the atrophy of one of the dart sacs.

A further monophyletic group consists of *Pseudoxerophila*, *Xerolenta* and *Xeromunda*. For the two last genera the transformation of the accessory sacs to cavities is a synapomorphy. The sister group of the monophyletic unit *Xerolenta*-*Xeromunda* is *Pseudoxerophila*. In this genus the accessory sacs lie directly on the dilatation of the vagina. This represents the first stage of the transformation of the accessory sacs to cavities and consequently can be valued as a synapomorphy for the sister groups *Xerolenta*-*Xeromunda* and *Pseudoxerophila*. For *Xeromunda* the atrophy of one of the dart sacs is an autapomorphy, for *Xerolenta* it is the almost straight dart and for *Pseudoxerophila* it is the diminution of both dart sacs.

Nachtrag.

Nachdem diese Arbeit zur Veröffentlichung eingereicht worden war, erschienen zwei Arbeiten, die für die hier behandelten Fragen von wesentlicher Bedeutung sind.

Für die Untergliederung der Helicoidea auf dem Niveau der Familiengruppe ist die „Revision des Systems der Helicoidea“ von H. NORDSIECK (1987) sicherlich von grundlegender Bedeutung. Es muß jedoch festgestellt werden, daß diese Revision mehr Fragen aufwirft, als sie Probleme lösen kann. Ein Grund dafür könnte darin liegen, daß die Arbeit hauptsächlich durch Literaturstudien (H. NORDSIECK 1987: 43) und weniger aufgrund eigener Kenntnis der behandelten Gruppen entstand. Hier ist nicht der Ort für eine umfassende Kritik an der Arbeit. Es soll hier aber auf einige Unklarheiten aufmerksam gemacht werden, insbesondere soweit sie die Helicellinae betreffen.

Diese Unterfamilie betrachtet H. NORDSIECK (1987: 15) SCHILEYKO folgend als polyphyletisch. Die Begründung, ein adaptives Merkmal, das bei mehreren Gruppen parallel entstanden ist, könne nicht zur Charakterisierung höherer Taxa (Familien, Unterfamilien) verwendet werden, ist falsch. Es ist sicherlich richtig, daß der freie Verlauf des rechten Ommatophorenretraktors neben den Genitalien ein bei mehreren Gruppen der Helicoidea parallel entstandenes, adaptives Merkmal ist und daher nicht als Autapomorphie für die Gesamtheit dieser Gruppen verwendet werden kann. Für die einzelnen Gruppen stellt dieses Merkmal aber durchaus eine Autapomorphie dar (apomorph im Verhältnis zu dem plesiomorphen Verlauf des Ommatophorenretraktors bei der jeweiligen Schwestergruppe). Ob man die durch diese Autapomorphie charakterisierten Gruppen dann als Unterfamilien oder als Triben (wie es auch H. NORDSIECK tut) einstuft, ist nebensächlich.

Zur Begründung der Hypothese, die Helicellinae seien eine monophyletische Gruppe, sei nochmals auf die Chromosomenzahlen hingewiesen. H. NORDSIECK (1987: 15) nimmt an, daß die Stammform der Helicoidea eine Chromosomenzahl von etwa $n = 29$ hatte, die dann im Verlauf der Evolution reduziert wurde. Eine generelle Wertung höherer Chromosomenzahlen als plesiomorph und niedrigerer als apomorph ist jedoch unzulässig, da die von H. NORDSIECK angenommene Reduktion der Chromosomenzahlen nicht linear verlaufen sein muß. So ist z. B. die Chromosomenzahl $n = 27$ bei den daraufhin untersuchten *Candidula*-Arten im Verhältnis zur Chromosomenzahl $n = 26$ bei allen übrigen Helicellinae sicherlich nicht plesio-, sondern apomorph. Selbst wenn die Chromosomenzahl der Helicellinae ($n = 26, 27$), wie H. NORDSIECK (1987: 27) annimmt, im Verhältnis zu der Hygromiinae s.l. ($n = 21, 23, 24$) plesiomorph ist, kann man die These, daß die Helicellinae polyphyletisch sind, nur unter der Annahme mehrfacher Konvergenz aufrechterhalten (vgl. Abschnitt I).

Es sei hier nur nebenbei darauf hingewiesen, daß H. NORDSIECK die Begriffe apo- und plesiomorph häufig unrichtig verwendet. Diese Begriffe sind stets relativ (vgl. z. B. WIRTH 1984: 13) und beziehen sich auf Merkmalszustände. So ist z. B. die Behauptung H. NORDSIECK's (1987: 27), die Chromosomenzahl $n = 23$ bei *Euomphalia*, *Monacha* und *Cochlicella* sei apomorph, unverständlich, da H. NORDSIECK nicht angibt, im Verhältnis zu welchem plesiomorphen Merkmalszustand diese Chromosomenzahl apomorph sein soll. In Wirklichkeit ist die Chromosomenzahl $n = 23$ bei *Euomphalia*, *Monacha* und *Cochlicella* wahrscheinlich sogar plesiomorph, da sie auch bei den anderen Hygromiinae s.l. auftritt, die für die genannten Gattungen als Schwestergruppen in Frage kommen. Manchmal bezeichnet H. NORDSIECK (z. B. 1987: 30) sogar Taxa (anstatt von Merkmalszuständen) als apo- bzw. plesiomorph.

H. NORDSIECK gibt in der Regel für die von ihm vorgeschlagenen Unterabteilungen der Familien weder Syn- noch Autapomorphien an und sagt nichts über deren phylogenetische Beziehungen aus. Es ist wahrscheinlich, daß viele dieser Unterabteilungen lediglich Bauplantypen darstellen. Besondere Besprechung bedarf die Auftrennung der Helicellinae s. str. in drei Triben, die drei verschiedenen Unterfamilien zugeordnet werden.

H. NORDSIECK (1987: 29) stellt *Helicella* neben *Candidula* und der „*Cernuella*-Gruppe“ zu seinen Hygromiinae, die im allgemeinen durch den Besitz eines nur einfach ausgebildeten Pfeilapparats gekennzeichnet sind. Er begründet dies mit der angeblichen Übereinstimmung von *Helicella* mit *Cernuella* und *Candidula* in der

Ausbildung von Pfeilsack und Pfeil und der Innervation des Penis vom Pedalganglion aus. Er nimmt weiter an, „daß der zweifach vorhandene Reizapparat aus einem einfach vorhandenen entstanden, also (für Hygromiidae eine Ausnahme!) apomorph ist“. *Helicella* besitzt im Verhältnis zu ihrer Schwestergruppe *Candidula* einen apomorphen Pfeil, der auch nicht mit dem Pfeil von *Cernuella* übereinstimmt. Ebenso wenig kann von einer Übereinstimmung des Pfeilapparats von *Helicella* und *Cernuella* die Rede sein. *Helicella* besitzt einen zweifach vorhandenen Pfeilapparat mit stark reduzierten Nebensäcken und einer inneren Hülse, *Cernuella* einen einfach vorhandenen Pfeilapparat mit kräftig ausgebildetem Nebensack und einem fleischigen Zapfen im Inneren (vgl. Abschnitt III.). Was die „Innervierung des Penis vom Pedalganglion aus“ betrifft vgl. Abschnitt II. Das Auftreten der Apomorphie „Fehlen eines vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnervs“ bei *Cernuella* und *Helicella-Candidula* muß auf Konvergenz zurückgeführt werden (vgl. Abschnitt IV.). Daß bei den Helicellinae ein doppelter Pfeilapparat plesiomorph ist (ebenso wie H. NORDSIECK [1987: 27] das für die Hygromiidae insgesamt annimmt), wurde in Abschnitt IV. dargelegt. Dies gilt insbesondere für *Helicella*, bei deren Schwestergruppe *Candidula* mit einfachem Pfeilapparat sich sogar Rudimente des zweiten Pfeilapparats gefunden haben (vgl. Abschnitt IV.).

Da somit die Argumente widerlegt sind, mit denen H. NORDSIECK die Zuordnung seiner Helicellini zu den Hygromiinae begründet und H. NORDSIECK auch keine Unterschiede zwischen den Helicellini und den Helicopsini, die er den Trichiinae zugeordnet hat, anführt, gibt es keinen Grund mehr, beide „Triben“ von verschiedenen Stammarten herzuleiten.

Die Monophylie der Helicellinae kann zwar in dieser Arbeit noch nicht lückenlos begründet werden, doch können bereits die beiden monophyletischen Gruppen *Xerotricha-Helicella-Candidula* und *Pseudoxerophila-Xerolenta-Xeromunda* umgrenzt werden. Beide Gruppen können ohne Zwang von einer Stammart abgeleitet werden, die sich durch verdoppelten Pfeilapparat mit kräftig entwickelten Nebensäcken auszeichnet. Ein derartiger Pfeilapparat ist bei *Helicopsis* ausgebildet. Bei *Helicopsis* konnten noch keine apomorphen Merkmalszustände ermittelt werden. Es bleibt somit fraglich, welcher der beiden abgegrenzten Gruppen *Helicopsis* zugeordnet werden muß. Daher ist die Gründung einer Tribus auf diese Gattung durch H. NORDSIECK (1987: 28) einer taxonomisch und nomenklatorisch fundierten Untergliederung der Unterfamilie Helicellinae eher hinderlich. H. NORDSIECK (1987: 27) kritisiert selbst eine derartig voreilige Aufstellung einer Tribus durch SCHILEYKO.

H. NORDSIECK's (1987: 30) Feststellung, daß der Reizapparat der *Trochoidea*-Gruppe dem der Geomitrinae weitgehend ähnelt, ist zwar richtig, doch ist damit noch nichts über den phylogenetischen Ursprung dieser Gruppe ausgesagt. Man kann die Hypothese aufstellen, daß die *Trochoidea*-Gruppe einen Seitenast der Helicellinae mit stark umgebildetem Reizapparat darstellt und daß die Geomitrinae s. str. wiederum aus einem Seitenzweig der *Trochoidea*-Gruppen hervorgegangen sind. Diese Hypothese wurde von H. NORDSIECK nicht in Erwägung gezogen. Auch hier zeigt sich, daß die von H. NORDSIECK aufgestellten Taxa wohl meist als Bauplantypen verstanden werden müssen, aber keine natürlichen (monophyletischen) Einheiten darstellen.

H. NORDSIECK (1987: 31) trennt die neue Tribus Trochoideini von den Geomitriini nur aufgrund von Unterschieden im Gehäusebau (die allerdings nicht dargelegt

werden) und der Verbreitung ab. Die Zoogeographie kann zwar wichtige Hinweise auf den Verlauf der Phylogenese bei bestimmten Gruppen liefern. Es ist jedoch nicht möglich, taxonomische Einheiten ohne Nennung von morphologischen Unterschieden ausschließlich wegen verschiedener Verbreitungsareale aufzustellen. Man kann sogar prüfen, ob Art. 13 ICZN hier überhaupt erfüllt ist. Bei einer großzügigeren Auslegung dieses Artikels könnte man jedoch Art. 13(a)(i) als gegeben betrachten, auch wenn die von H. NORDSIECK bei seinen Trochoideini angegebenen Merkmalszustände („Zwei Anhänge, Drüsen beidseitig ausgebildet“) das Taxon keineswegs von den Geomitriini („Ein bis zwei Anhänge, Drüsen entsprechend ein- oder beidseitig ausgebildet“) differenzieren.

In Anbetracht der erwähnten Beispiele stellt sich die Frage, ob es der Wissenschaft wirklich dienlich ist, wenn der erste, der glaubt die „Besonderheit“ eines höheren Taxons erkannt zu haben, dieses gleich mit einem Namen versieht. Die Fortschritte auf dem Weg zu einem natürlichen System wären sicherlich nicht geringer, wenn erst derjenige eine Gruppe benennen würde, der die vermutlichen phylogenetischen Beziehungen dieser Gruppe darlegen und begründen kann und dann auch in der Lage ist, Schwestergruppen morphologisch voneinander abzugrenzen. Es ist jedenfalls unverständlich, daß H. NORDSIECK z. B. allein bei den Hygromiidae fünf Triben neu aufstellt und benennt, obwohl er selbst (1987: 27) zugibt, daß eine Untergliederung dieser Familie erst bedingt möglich ist, da viele Gruppen noch nicht genügend bekannt sind.

Problematisch ist auch die Nomenklatur mehrerer Gruppen der Helicoidea. So wäre bei einem Zutreffen der oben aufgestellten Hypothese, daß die Geomitriinae sich aus einem Seitenzweig der Helicellinae entwickelt haben, zu prüfen, ob der Name Geomitriinae C. R. BOETTGER 1909 nicht Priorität vor Helicellinae IHERING 1909 hat. Die Feststellungen von H. NORDSIECK (1987: 17) bezüglich der Nomenklatur der Familientaxa sind irrtümlich. Die Namen Leucochroidae WESTERLUND, Fruticolidae KOBELT und Xerophilinae KOBELT sind nicht auf homonyme Typusgattungen (Art. 39 ICZN), sondern auf falsch bestimmte Typusgattungen (Art. 41 ICZN) gegründet. Die Taxa Sphincterochilidae ZILCH, Trichiinae LOŽEK und Helicellinae IHERING erhalten nicht die Daten dieser Namen. Dies wäre nach den gültigen Nomenklaturregeln (Art. 39 ICZN, 3. ed., 1985) auch nicht der Fall, wenn die Namen tatsächlich auf homonyme Gattungen gegründet worden wären. Die Familie Sphincterochilidae muß jedoch als Sphincterochilidae ZILCH 1960 (1909) zitiert werden, da durch diesen Namen der Name Albeidae PALLARY 1909 (Typusgattung: *Albea* PALLARY 1909, eine Untergattung von *Sphincterochila* ANCEY 1887) nach Art. 40(b) ICZN ersetzt wurde (vgl. FORCART 1972: 161). Der Status der Namen Leucochroidae WESTERLUND 1886, Xerophilinae KOBELT 1904 und Thebea WENZ 1923 bedarf nach Art. 41, 65(b) ICZN einer Klärung durch die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur, da diese Namen mit Euparyphini PERROT 1939 in Konkurrenz stehen. Alle diese Namen wurden auf nominelle Gattungen gegründet, die heute als Synonyme zu *Theba* RISSO gestellt werden, aber (außer Euparyphini) von ihren Autoren in einem von *Theba* RISSO abweichenden Sinn verwendet wurden.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß H. NORDSIECK einem für die Familiengliederung der Helicoidea sehr wichtigen Merkmalskomplex, nämlich dem Innenbau des Penis, d. h. v. a. dem Fehlen bzw. (einfachen oder doppelten) Vorhandensein von Penispapillen, kaum Aufmerksamkeit geschenkt hat. Unter diesem

Aspekt bedarf beispielsweise auch die Auflösung der Helicodontinae sensu HESSE durch H. NORDSIECK noch intensiver Untersuchungen. Die meisten der hierzu gehörigen Gruppen sind durch einen verhältnismäßig komplizierten Innenbau der männlichen Kopulationsorgane mit \pm reduzierter bis fehlender Penisapille und ein ebenfalls \pm rudimentäres bis (meist) fehlendes Flagellum gekennzeichnet. Diese Merkmale wurden von H. NORDSIECK nicht diskutiert.

Kurz vor Drucklegung erschien auch noch eine Arbeit von MANGANELLI & GIUSTI (1988), in der zahlreiche Probleme behandelt werden, die auch hier diskutiert werden.

MANGANELLI & GIUSTI trennen *Xerocincta* MONTEROSATO als Subgenus von *Cernuella* s. str. ab, da sie bei *Cernuella* s. str. drei Frenulae an der Penisapille gefunden haben, die bei *Cernuella neglecta* (DRAPARNAUD), der Typusart von *Xerocincta*, fehlen. MANGANELLI & GIUSTI diskutieren bereits die Problematik der Wertung dieses Merkmals als Charakteristikum für eine Untergattung. Es ist fraglich, ob es sich bei den Frenulae bei *Cernuella* s. str. um eine Neuerwerbung handelt, oder ob diese mit anderen Strukturen bei verwandten Gattungen homologisiert werden können, da der Innenbau des Penis bei vielen Gruppen noch nicht genau genug untersucht worden ist.

Ähnlich liegen die Probleme bei der Einstufung von *Microxeromagna* ORTIZ DE ZÁRATE als Gattung. MANGANELLI & GIUSTI trennen *Xerosecta* MONTEROSATO von *Cernuella* SCHLÜTER generisch ab, ebenso wie dies in der vorliegenden Arbeit vorgeschlagen wird. Auch sie sind der Meinung, daß zwischen *Xerosecta* und *Microxeromagna* sehr enge Beziehungen bestehen, trennen aber *Microxeromagna* hauptsächlich aufgrund des Innenbaus der Penisapille als eigene Gattung von *Xerosecta* ab. In der vorliegenden Arbeit konnten über die genaueren Beziehungen der beiden Taxa keine Angaben gemacht werden, da zum Zeitpunkt der Untersuchung kein Material von *Xerosecta* s. str. zur Verfügung stand.

Während die Unterschiede in der taxonomischen Einschätzung der einzelnen Gruppen zwischen der Arbeit von MANGANELLI & GIUSTI und der vorliegenden Untersuchung verhältnismäßig gering und die Ergebnisse dieser Autoren durchaus diskutabel sind, können einige Ansichten dieser Autoren bezüglich phylogenetischer Zusammenhänge und Homologien nicht kritiklos übernommen werden.

MANGANELLI & GIUSTI folgen SCHILEYKO in der Annahme, daß die Helicellinae polyphyletisch sind. Diese Hypothese wird in Abschnitt I dieser Arbeit diskutiert. MANGANELLI & GIUSTI (1988: 331) nehmen aufgrund von Ähnlichkeiten im Aufbau des Pfeilapparats ferner an, daß *Cernuella* SCHLÜTER nahe mit *Hygromia* RISSO verwandt ist. Wenn die Helicellinae monophyletisch sind, ist dies natürlich nicht möglich. Dagegen spricht u. a. auch die abweichende Chromosomenzahl ($n = 21$) von *Hygromia cinctella* (DRAPARNAUD).

MANGANELLI & GIUSTI (1988: 330, 333) unterscheiden ebenso wie SCHILEYKO nicht zwischen Pfeil- und Nebensäcken. Dies führt zu der falschen Feststellung, daß die Stammform der Hygromiidae vier Pfeilsäcke besessen haben soll. Pfeil- und Nebensäcke sind aber nicht homolog (vgl. auch H. NORDSIECK 1987: 13).

Sicherlich falsch ist auch die Hypothese, nach der Pfeilapparat von *Cernuellopsis* MANGANELLI & GIUSTI nicht mit dem anderer Hygromiidae homolog sein soll. *Cernuellopsis* ist mit *Cernuella* sehr nahe verwandt. Beide Taxa weisen die Apomor-

phie „Fehlen eines vom Cerebralganglion abzweigenden Penisnervs“ auf, die sonst nur noch von der *Helicella*-Gruppe bekannt ist, von der sich *Cernuellopsis* und *Cernuella* aber deutlich im Aufbau des Pfeilapparats unterscheiden. Der Pfeilapparat weist bei *Cernuella* und *Cernuellopsis* sovieler strukturelle Ähnlichkeiten auf (vgl. MANGANELLI & GIUSTI 1988: Fig. 14A bzw. L), daß ein gänzlicher Verlust und die Neubildung eines derart komplexen Organes bei *Cernuellopsis* ausgeschlossen ist.

MANGANELLI & GIUSTI erörtern auch die nomenklatorische Problematik von *Xeromunda* MONTEROSATO sehr ausführlich und kommen dabei zu denselben Ergebnissen, wie sie in der vorliegenden Untersuchung vertreten werden. MANGANELLI & GIUSTI werden an die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur den Antrag stellen, *Helix candiota* MOUSSON als Typusart von *Xeromunda* MONTEROSATO festzulegen.

Erst nach Abschluß der Arbeit wurde festgestellt, daß PATTERSON (1969: 668) die Chromosomenzahl für *Cernuella neglecta* (DRAPARNAUD) aus LAWS (1965) unrichtig zitiert. LAWS (1965: 83) hat bei australischen Populationen dieser Art eine Chromosomenzahl von $n = 24$ festgestellt. Diese Chromosomenzahl weicht von den bekannten Chromosomenzahlen der Helicellinae ($n = 26, 27$) erheblich ab. Die nahe Verwandtschaft von *C. neglecta* mit *C. virgata* (DA COSTA) (mit $n = 26$) ist jedoch genitalmorphologisch gesichert. Eine aberrante Chromosomenzahl bei einer einzelnen Art ist kein Grund, an der Monophylie der Helicellinae zu zweifeln. Die Chromosomenzahl von *Cernuella neglecta* sollte bei europäischen Populationen überprüft werden.

Schriften.

- BANG, T. (1917): Zur Morphologie des Nervensystems von *Helix pomatia* L. — Zool. Anz., 48 (10): 281-292. Leipzig.
- BONAVITA, A. (1965): Révision et répartition des espèces provençales d'Hélicellines. — Ann. Fac. Sci. Marseille, 38: 85-107. Marseille.
- BRANDT, R. A. (1959): Die Helicellinae der Cyrenaika. — Arch. Moll., 88 (4/6): 81-150, Taf. 6-11a. Frankfurt a. M.
- BUTOT, L. J. M. & KIAUTA, B. (1969): Cytotaxonomic Observations in the Stylommatophoran Family Helicidae, with Considerations on the Affinities within the Family. — Malacologia, 9 (1): 261-262. Ann Arbor.
- CLERX, J. P. M. & GITTENBERGER, E. (1977): Einiges über *Cernuella* (Pulmonata, Helicidae). — Zool. Meded., 52 (4): 27-56, Taf. 1-2. Leiden.
- CRISTOFORI, J. DE & JAN, G. (1832): Catalogus in IV. sectiones divisus rerum naturalium in museo exstantium JOSEPHI DE CRISTOFORI et GEORGII JAN plurium acad. scient. et societ. nat. cur. sodalium complectens adumbrationem oryctognosiae et geognosiae atque prodrumum faunae et floriae Italiae superioris. Sectio II. Pars I. — 22 pp. Parma (CARMIGNANI).
- DEGNER, E. (1927): Zur Molluskenfauna Unteritaliens. — Mitt. zool. Staatsinst. zool. Mus. Hamburg, 43: 39-124. Hamburg.
- FÉRUSSAC, J. B. L. D'AUDEBARD DE (1821): Tableau systématique de la famille des limaçons. — 114 pp. Paris.
- FORCART, L. (1972): Systematische Stellung und Unterteilung der Gattung *Sphincterochila* ANCEY. — Arch. Moll., 102 (4/6): 147-164. Frankfurt a. M.

- FUCHS, A. & KÄUFEL, F. (1936): Anatomische und systematische Untersuchungen an Land- und Süßwasserschnecken aus Griechenland und von den Inseln des Ägäischen Meeres. — Arch. Naturgesch., (N.F.) 5 (4): 541-662. Berlin.
- GITTENBERGER, E., BACKHUYS, W. & RIPKEN, T. E. J. (1970): De landslakken van Nederland. — 177 pp. Amsterdam (Koninkl. nederl. natuurh. Ver.).
- GUDE, G. K. & WOODWARD, B. B. (1921): On *Helicella*, FÉRUSSAC. — Proc. malac. Soc. London, 14 (5/6): 174-190. London.
- HESSE, P. (1926): Beiträge zur genaueren Kenntnis der Subfamilie Helicellinae. — Arch. Moll., 58 (3): 113-141. Frankfurt a. M.
- — — (1934): Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren. Zweiter Teil. — Zoologica, 33 (1), Heft 85: 1-59, Taf. 1-9. Stuttgart.
- KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D. & GITTENBERGER, E. (1980): Elseviers Slakkengids. — 310 pp., 24 Taf. Amsterdam (ELSEVIER).
- KOBELT, W. (1871): Catalog der im europäischen Faunengebiet lebenden Binnenconchylien. Mit besonderer Berücksichtigung der in ROSSMAESSLER's Sammlung enthaltenen Arten. — XVI + 150 pp. Kassel (FISCHER).
- — — (1877): In: ROSSMAESSLER, E. A.: Iconographie der Land- & Süßwasser-Mollusken mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten. (1) 5 (4/6): 65-129, Taf. 136-149. Wiesbaden (KREIDEL).
- — — (1892): Literatur. — Nachr.-Bl. deutsch. malakozool. Ges., 24 (7/8): 149-152. Frankfurt a. M.
- — — (1904): In: ROSSMAESSLER, E. A.: Iconographie der Land- & Süßwasser-Mollusken mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten. (2) 11: XII + 342 pp., 6 Karten. Wiesbaden (KREIDEL).
- LAWS, H. M. (1965): Chromosomes of Snails Introduced into South Australia and the Northern Territory. — Rec. S. austral. Mus., 15 (1): 79-87, Taf. 8. Adelaide.
- MANGANELLI, G. & GIUSTI, F. (1988): Notulae Malacologicae, XXXVIII. A New Hygromiidae from the Italian Apennines and Notes on the Genus *Cernuella* and Related Taxa (Pulmonata: Helicoidea). — Boll. malacologico, 23 (11/12): 327-380. Milano.
- MONTEROSATO, T. A. DI (1892): Molluschi terrestri delle isole adiacenti alla Sicilia. — Atti r. Accad. Sci. Lett. e belle Arti Palermo, (3) 2: 1-33. Palermo.
- NORDSIECK, H. (1987): Revision des Systems der Helicoidea (Gastropoda: Stylommatophora). — Arch. Moll., 118 (1/3): 9-50. Frankfurt a. M.
- Opinion 431 (1956): Use of the Plenary Powers to secure that the generic name *Helicella* FÉRUSSAC 1821 (Class Gastropoda) shall be available for use in its accustomed sense. — Opinions Declar. intern. Comm. zool. Nomencl., 14 (15): 347-372. London.
- ORTIZ DE ZÁRATE, A. (1950): Observaciones anatómicas y posición sistemática de varios helicidos españoles. III. — Bol. r. Soc. española Hist. nat., 48: 21-85, Taf. 1-2. Madrid.
- PATTERSON, C. M. (1969): Chromosomes of Molluscs. — Proc. Symp. Moll. Cochin (Mar. biol. Ass. India, Symp. ser. 3), 2: 635-686. Bangalore.
- PFEIFFER, L. (1848): Monographia heliceorum viventium. Sistens descriptiones systematicas et criticas omnium huius familiae generum et specierum hodie cognitarum. 1: XXXII + 484 pp. Lipsiae (BROCKHAUS).
- RAINER, M. (1967): Chromosomenuntersuchungen an Gastropoden (Stylommatophora). — Malacologia, 5 (3): 341-373. Ann Arbor.

- SACCHI, C. F. (1955a): Il contributo dei molluschi terrestri alle ipotesi del «Ponte Siciliano». Elementi tirrenici ed orientali nella malacofauna del Maghreb. — Arch. Zool. ital., 40: 49-181, 1 Tabelle. Torino.
- — — (1955b): Sulla sistematica di alcune Elicelline (*Stylomm. Helicidae*) della fauna italiana. — Annu. Ist. Mus. zool. Univ. Napoli, 7 (6): 1-16. Napoli.
- SCHILEYKO, A. A. (1972): Some aspects of study of Recent non-marine gastropod mollusks. — Itogi nauki i tehniki. Zoologija bespozvonočnykh, 1: 7-188. Moskau. [In Russisch].
- — — (1978): Nazemnye molljuskij nadsemestva Helicoidea. — In: Fauna SSSR, Molljuskij. III (6) (= N. S. 117): 384 pp. Leningrad (Nauka). [In Russisch].
- SCHLÜTER, F. (1838): Kurzgefasstes systematisches Verzeichniss meiner Conchyliensammlung nebst Andeutung aller bis jetzt von mir bei Halle gefundenen Land- und Flussconchylien. — VII + 40 pp. Halle (GEBAUER).
- SCHMALZ, E. (1914): Zur Morphologie des Nervensystems von *Helix pomatia* L. — Z. wiss. Zool., 111 (4): 506-508. Leipzig.
- SCHMID, G. (1968): Die Heideschnecke *Ceriuella neglecta* bei Mainz. — Jahrb. nass. Ver. Naturk., 99: 127-132. Wiesbaden.
- SCHÜTT, H. (1962): Eine gekielte *Helicella* aus Thrazien. — Arch. Moll., 91 (4/6): 151-156, Taf. 6. Frankfurt a. M.
- WESTERLUND, C. A. & BLANC, H. (1879): Aperçu sur la faune malacologique de la Grèce inclus l'Épire et la Thessalie. Coquilles extramarines. — 161 pp., 4 Taf. Napoli (TORNESE).
- WIRTH, U. (1984): Die Phylogenetische Systematik (Das Prinzip von HENNIG). — Mitt. dtsh. malakozool. Ges., 37: 6-35. Frankfurt a. M.
- ZILCH, A. (1960): Euthyneura. — In: WENZ, W.: Gastropoda. Handb. Paläozool., 6 (2, 4): 601-835. Berlin (BORNTREAGER).
- — — (1966): Berichtigungen zum Handbuch der Paläozoologie, Band 6 Gastropoda, Teil 2 Euthyneura. — Arch. Moll., 95 (5/6): 287-291. Frankfurt a. M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [119](#)

Autor(en)/Author(s): Hausdorf Bernhard

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der systematischen Beziehungen einiger Taxa der Helicellinae Ihering 1909 \(Gastropoda: Hygromiidae\) 9-37](#)