Arch. Moll. | 119 (1988) | (4/6) | 133–179 | Frankfurt am Main, 26. 1. 1990

Revision der Gattung *Clausilia* DRAPARNAUD, besonders der Arten in SW-Europa (Das *Clausilia rugosa*-Problem)

(Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae).

Von

HARTMUT NORDSIECK.

Mit 11 Abbildungen und 3 Tafeln.

Die Frage, was *Clausilia rugosa* ist, steht im Mittelpunkt eines der zentralen Probleme in der Systematik der europäischen Clausilien, das bis heute ungelöst blieb. Ein Grund dafür ist sicher, daß es sich bei der Gattung *Clausilia* um eine der schwierigeren Gruppen der Familie handelt, ein weiterer aber, daß das Problem bisher nur auf ungenügende und unkritische Art und Weise angegangen wurde. Das gilt nicht nur für die „Nouvelle École" von BOURGUIGNAT und seinen Nachfolgern, die bei den französischen *Clausilia*-Formen das für sie bezeichnende Chaos hinterlassen haben, sondern auch für andere Malakologen, die sich mit der Gruppe beschäftigten und dabei nicht gerade zur Lösung des Problems beitrugen (s. I). Eine solche war, schon wegen der Fülle der beschriebenen Taxa, nur durch eine umfassende Revision der Gattung zu erreichen, wobei die der Arten in SW-Europa im Mittelpunkt stehen mußte. Diese Revision konnte ich in den letzten Jahren (seit 1982) durchführen; sie ist allerdings nicht als abgeschlossen zu betrachten, weil ich mich weitgehend auf Gehäuseuntersuchungen beschränken mußte. Dazu wurden nicht nur die rezenten, sondern auch die zur Verfügung stehenden fossilen Taxa des Genus herangezogen. Die wenigen anatomischen Untersuchungen, die nur das Genitalsystem betreffen, wurden durchgeführt, um die Gehäuseuntersuchungen zu kontrollieren. Das untersuchte rezente Gehäusematerial besteht aus etwa 750 Serien, davon etwa 200 selbst gesammelt, die zum größten Teil den Arten angehören, die im Untersuchungsgebiet SW-Europa vorkommen. Dieses umfaßt Frankreich, die Iberische Halbinsel, Piemont und die Apenninen-Halbinsel. Das fossile Material besteht aus etwa 100 Serien von zahlreichen Fundstellen des europäischen Plio- und Pleistozäns, davon die meisten aus Mitteleuropa. Das Genitalsystem wurde nur bei wenigen Serien aller Arten der Gattung untersucht, die ausnahmslos selbst gesammelt wurden.

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

Das rezente Material wurde auf mehreren (vier) Sammelreisen nach S-Frankreich und N-Italien gesammelt; das Material der Regionen, in denen ich nicht selbst gesammelt habe, stammt aus dem Senckenberg-Museum Frankfurt (R. JANSSEN), dem Rijksmuseum van Natuurlijke Historie Leiden (E. GITTENBERGER) und den Sammlungen mehrerer Malakologen (besonders W. FAUER – Simmelsdorf, T. E. J. RIPKEN – Delft, F. GIUSTI – Siena, M. BODON – Genova, P. SUBAI – Aachen, J. HEMMEN – Wiesbaden und K.-H. BECKMANN – Ascheberg-Herbern). Das Material der Sammlung BOURGUIGNAT, darunter fast das gesamte Typusmaterial der von ihm beschriebenen Taxa, wurde vom Muséum d'Histoire naturelle Genève (C. VAUCHER), das Typusmaterial von *rugosa* und *dubia* DRAPARNAUD vom Naturhistorischen Museum Wien (E. WAWRA) und das von *rugosa* var. *pinii* WESTERLUND vom Naturhistoriska Museet Göteborg (G. ANDERSSON) zur Verfügung gestellt. Das fossile Material stammt ebenfalls aus dem Senckenberg-Museum und dem Naturhistorischen Museum Wien sowie aus dem Institut für Paläontologie der Universität Wien (A. PAPP), der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München (R. DEHM) und der Sammlung F. GEISSERT-Sessenheim; das fossile Material von niederländischen Fundstellen wurde mir von T. MEIJER-Haarlem zur Bearbeitung überlassen[1]).

Das wichtigste Ergebnis der Revision, das zum Verständnis des Teils I vorweggenommen sei, ist, daß es im Untersuchungsgebiet vier Arten der Gattung gibt: *dubia* DRAPARNAUD, der Komplex *parvula-rugosa-pinii,* der zu einer Art mit dem ältesten Namen *rugosa* DRAPARNAUD vereinigt werden muß, *bidentata* STRÖM und *cruciata* STUDER. Das *rugosa*-Problem hatte, wie die Revision zeigt, seine Ursache vor allem in dem seit der Beschreibung der *rugosa* zu Beginn des vorigen Jahrhunderts andauernden Zusammenwerfen und Verwechseln von *rugosa* und *bidentata,* während die beiden anderen Arten davon nur am Rande betroffen waren.

I. Geschichte des *rugosa*-Problems.

DRAPARNAUD (1805) beschrieb *Clausilia rugosa* ohne genaue Fundortsangabe („sur les murs", Rest fehlt); bei der Beschreibung sind vor allem die Angaben zur Skulptur („marquée de stries élevées") und zur Ausbildung der Clausiliumplatte („osselet est un peu roulé sur lui-même en oublie[2])") von Bedeutung. Die Fundortsangabe und die genannten Teile der Beschreibung zeigen, daß es sich um eine eher petrophile Form mit weiter Rippung und rinnenförmiger, also mit Außenecke versehener Clausiliumplatte handeln muß; nimmt man als Verbreitungsgebiet Frankreich hinzu, kommt nur die Form in Frage, die in der Sammlung DRAPARNAUD unter dem Namen *rugosa* liegt[3]). Dies muß besonders betont werden, weil die folgenden Autoren bis zur Revision durch BOURGUIGNAT (1877) andere Formen als *rugosa* gedeutet oder sie zumindest mit dieser vermengt haben. C. PFEIFFER (1821) bezog *rugosa* auf eine *dubia*-Form. ROSSMÄSSLER (1838) beschrieb angebliche Originalexemplare von *rugosa,* die, wie die Angaben zur

---

[1]) Allen genannten Malakologen bin ich für die geleistete Hilfe zu Dank verpflichtet.

[2]) oublie = Hohlhippe (gerollter Fladenkuchen).

[3]) Diese Serie (Naturhistorisches Museum Wien = NHMW 1820. XXVI. A. 81. α) besteht aus neun Exemplaren, von denen acht (davon sieben adulte) zu *r. rugosa* gehören; ein Exemplar ist eine *r. lamalouensis,* die ebenfalls in der Umgebung von Montpellier vorkommt. Die sieben adulten *rugosa* dürften die gleichen sein, die bereits von LOCARD (1896) erwähnt wurden.

Skulptur zeigen, nicht zu dieser gehören. L. PFEIFFER (1848), CHARPENTIER (1852) und KÜSTER (1857) vereinigten *rugosa* mit weiter gerippten *bidentata*-Formen; es ist fraglich, ob den beiden deutschen Autoren die echte *rugosa* überhaupt bekannt war. Der entscheidende Beitrag zum *rugosa*-Problem dieser Zeit stammt von A. SCHMIDT (1857), der sie, wenn auch mit Bedenken, als selbständige Art auffaßte; in dieser vereinigte er die echte *rugosa* mit Formen von *parvula (minor, reboudii)* und *bidentata (pyrenaica, crenulata, anceps).* In der typischen *rugosa* faßte er nach Beschreibung und Fundortsangaben (: 46) die echte *rugosa* mit gerippten *parvula* und *bidentata (crenulata)* zusammen, während seine vergrößerte Abbildung (T. 6 F. 100-103) nach Skulptur und Ausbildung des Lunellars eine gerippte *parvula (reboudii)* darstellt. Diese für SCHMIDT ungewöhnliche Fehlleistung läßt sich nur durch Materialmangel und ungenügende Untersuchung taxonomisch wichtiger Merkmale erklären; die letztere Annahme wird dadurch gestützt, daß er zur Clausiliumplatte der zu *rugosa* gestellten *bidentata*-Formen im Gegensatz zu den anderen Formen keine Angaben machte. Die von SCHMIDT vorgeschlagene Auffassung der *rugosa* wurde von O. BOETTGER (1877) übernommen; anschließend (1878a) ordnete dieser *nigricans* (= *bidentata*) sogar als Unterart der *rugosa* zu. Damit war die Vereinigung von *rugosa* und *bidentata* vollzogen; dies hatte zur Folge, daß *rugosa* bis in jüngste Zeit als *bidentata* fehlgedeutet wurde (vgl. KENNARD & WOODWARD 1923[4]), C. BOETTGER 1926, KÄUFEL 1928, EHRMANN 1933, KERNEY & CAMERON 1979, KERNEY, CAMERON & JUNGBLUTH 1983). Erst in den letzten Jahren, nach der genaueren Untersuchung südfranzösischer Formen, wurde festgestellt, daß es sich um verschiedene Arten handelt (GITTENBERGER 1982, H. NORDSIECK 1984).

Die Geschichte des *rugosa*-Problems in den verschiedenen Ländern des Untersuchungsgebiets wird am besten für jedes gesondert dargestellt. In Frankreich faßten DUPUY (1850) und MOQUIN-TANDON (1856) wie die nichtfranzösischen Autoren dieser Zeit *rugosa* mit *bidentata*-Formen zusammen. DUPUY, der eine Anzahl von *Clausilia*-Arten unterschied, gab als erster als einen der Fundorte von *rugosa* Montpellier an, wo die echte *rugosa* vorkommt. MOQUIN-TANDON vereinigte *rugosa* mit weiter gerippten *bidentata*-Formen zur Art *perversa,* der er die enger gerippte *nigricans,* die außer *bidentata* noch weitere *Clausilia*-Arten enthielt, gegenüberstellte. Eine neue Dimension bekam das *rugosa*-Problem durch das Wirken der „Nouvelle École" BOURGUIGNAT (1877) beschrieb in seiner Revision der französi-

---

[4]) Durch die Vermengung von *rugosa* und *bidentata* gab es auch Probleme bei der Typifizierung der Gattung *Clausilia* DRAPARNAUD. KENNARD & WOODWARD meinten, daß die erste gültige Typifizierung von TURTON (1831) stammte; dieser hatte *bidens* MONTAGU = *bidentata* als Typusart gewählt, weil es sich nach seiner Meinung um die gleiche Art wie *rugosa* handelte. Obwohl die Gattung mit der Typusart *rugosa* durch Opinion 119 (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1931) der Offiziellen Liste beigefügt wurde, war diese Typifizierung ungültig, weil die Synonymisierung von TURTON falsch war und die gewählte *bidentata* sich nicht unter den von DRAPARNAUD aufgeführten Arten befindet. Auch bei DRAPARNAUDS β-Form von *rugosa* handelt es sich wahrscheinlich nicht um *bidentata,* wie BOURGUIGNAT (1877) und LOCARD (1896) meinten, sondern um *r. lamalouensis,* die mit einem Exemplar in der Originalserie enthalten ist (s. Fußnote 3). Die Typifizierung von Opinion 119 wurde jedoch in jüngster Zeit durch Opinion 1455 (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1987) bestätigt, so daß sie gültig ist.

schen Clausilien zahlreiche „Arten", darunter 47, die zur Gattung *Clausilia* gehören, die er in sieben Gruppen ordnete. Bei der Diagnose waren Merkmale wie Größe, Gestalt und Skulptur entscheidend, während die taxonomisch wichtigen Merkmale des Clausiliars nicht oder nicht ausreichend berücksichtigt wurden. Dies gilt besonders für die Ausbildung der Clausiliumplatte, zu der er überhaupt keine Angaben machte[5]). Wie die Untersuchung des verfügbaren Materials der Sammlung BOURGUIGNAT zeigte (s. Einleitung), entspricht seine Gliederung in keiner Weise den realen Verwandtschaftsverhältnissen. Keine seiner Gruppen enthält nur eine der vier in Frankreich vorkommenden Arten. Sogar innerhalb mehrerer seiner zahlreichen „Arten" sind verschiedene Arten vereinigt; es kommt hinzu, daß manche „Arten" auf Mißbildungen, andere auf Exemplare der gleichen Art vom gleichen Fundort gegründet sind[6]). Zusammenfassend kann man also sagen, daß BOURGUIGNAT die real existierenden Arten der Gattung nicht erkannt hat. Als Verdienst BOURGUIGNAT's ist zu werten, daß er alle Formen mit genauen und fast immer korrekten Fundortsangaben versah; er war zudem bemüht, die von seinen Vorgängern beschriebenen Taxa richtig zu deuten, so auch *rugosa* DRAPARNAUD, die er korrekt auf die Form von Montpellier bezog. Die folgenden Autoren der „Nouvelle École" vervollständigten nur das von BOURGUIGNAT geschaffene nomenklatorische Chaos. LETOURNEUX (1877) und COUTAGNE (1881, 1886) beschrieben weitere „Arten" FAGOT (1892) übernahm bei der Beschreibung der Pyrenäen-Formen die „Arten" BOURGUIGNAT's, erkannte also den Unterschied zwischen *rugosa* und *bidentata* ebenfalls nicht, verbesserte aber die Gliederung BOURGUIGNAT's durch Zusammenfassung aller *dubia*-„Arten" in einer Gruppe. LOCARD (1894) vergrößerte die Zahl der „Arten" auf 56, obwohl er selbst glücklicherweise keine beschrieb, und vereinfachte die Gliederung BOURGUIGNAT's, indem er seine Gruppen auf fünf reduzierte; die Identifizierung der *rugosa* durch BOURGUIGNAT verifizierte er (1896) durch Untersuchung von Originalexemplaren der Sammlung DRAPARNAUD. Spätere Autoren, wie CAZIOT (1912) und GERMAIN (1930), versuchten, Ordnung in das Chaos der „Nouvelle École" zu bringen, vermengten dabei aber wieder *rugosa* und *bidentata*. CAZIOT nahm fünf Arten an, darunter eine *rugosa* sensu SCHMIDT; die typische *rugosa* beschränkte er als erster auf die Form, die in den Departements Hérault und Gard vorkommt. GERMAIN folgte ebenfalls SCHMIDT, indem er *rugosa* und zwei *bidentata*-Formen (*pyrenaica* und *crenulata*) als vikariierende Arten einer Gruppe auffaßte; die übrigen *bidentata*-Formen verteilte er auf zwei weitere Gruppen bzw. Arten, *nigricans-abietina* und *obtusa*.

---

[5]) Der letzte französische Autor, der die Ausbildung der Clausiliumplatte berücksichtigte, war PALADILHE (1875). Vom Erscheinen der Revision BOURGUIGNAT's (1876-1877) an wurden von den Autoren nur noch Beschreibungen nach BOURGUIGNATschem Muster, also ohne Berücksichtigung der Clausiliumplatte, publiziert, was die Identifizierung dieser Taxa nicht gerade erleichtert.

[6]) So enthält *gallica* neben *dubia* auch *bidentata* (var. *bigorriensis*) und *penchinati* neben *rugosa* auch *bidentata* (var. *orophila*); unter *gracilis* sensu BOURGUIGNAT sind Belege von *bidentata* und *dubia* (s. Fußnote 26) und unter *nigricans* sensu BOURGUIGNAT solche von *bidentata* und *rugosa* vereinigt. Die „Arten" *bertronica, buxorum* und *capellarum* sind auf Mißbildungen gegründet. „Arten", die für die gleiche Art vom gleichen Fundort aufgestellt wurden, sind *gallica* = *nansoutyana* (= *dubia*) von Barèges, *fuxumica* = *mamillata* (= *abietina*) von Foix, *aurigerana* = *bertronica* = *pyrenaica* var. *garbetica* (= *abietina*) von Aulus und *atrosuturalis* = *dilophia* = *girathroa* = *eumicra* (= *parvula*) von Troyes.

Die für *rugosa* angegebene Verbreitung läßt vermuten, daß er diese wieder mit anderen Formen vermengte. Die zahlreichen „Arten" BOURGUIGNAT's versuchte er ohne Prüfung der Originale mit seinen Arten zu synonymisieren, so daß er viele davon (etwa ein Drittel) falsch zuordnete. Erst in jüngster Zeit wurde bei der Untersuchung von Clausilien aus S-Frankreich (vgl. GITTENBERGER & RIPKEN 1981) festgestellt, daß *rugosa* nicht zur gleichen Art wie *bidentata* gehört, sondern nahe mit *parvula* verwandt ist (GITTENBERGER 1982).

Bei der Erforschung der *Clausilia*-Arten der Iberischen Halbinsel gab es die gleichen Probleme wie in Frankreich. Die *Clausilia* Portugals, die zu *bidentata* gehört (s. III), wurde von MORELET (1845) als *rugosa* bestimmt; die Form aus der Umgebung von Lissabon beschrieben LOWE (1852) und CHARPENTIER (1852) als eigene Art *moniziana* bzw. *charpentieri* (= *subuliformis* KÜSTER). Die „Nouvelle École" lieferte einige weitere „Arten" aus Portugal und den spanischen Pyrenäen (vgl. BOURGUIGNAT 1876, FAGOT 1884, 1905). NOBRE (1908) stellte wie MORELET die Clausilia Portugals zu *rugosa*. BOFILL & HAAS (1920) bzw. BOFILL, HAAS & AGUILAR-AMAT (1921), denen umfangreiche Aufsammlungen von *rugosa* und *bidentata* aus den spanischen Pyrenäen vorlagen, gaben mehrere Arten an, ohne den Unterschied der beiden Arten tatsächlich zu erkennen. Dieses Material wurde anschließend von KÄUFEL (1929) bearbeitet, der darin nur eine Art sah, die er als *rugosa pyrenaica* bezeichnete. Diese gliederte er nach der Höhenlage der Fundorte in mehrere sog. Nationen, die, wie die Untersuchung des Materials zeigte, alle *bidentata* und *rugosa* enthalten (s. III). Diese Fehlleistung KÄUFEL's ist wie die von SCHMIDT eine der Ursachen dafür, daß das *rugosa*-Problem so lange ungelöst blieb; die Verwirrung wurde sogar noch größer, weil KÄUFEL zusätzlich noch *dubia*-Formen mit seiner *rugosa-bidentata* in einer Art vereinigte[7]). Die Tatsache, daß in einem Teil der spanischen Pyrenäen zwei Arten, *rugosa* und *bidentata*, vorkommen, wurde bis heute nicht registriert.

Auch für die Erforschung der *Clausilia*-Arten Italiens spielte das *rugosa*-Problem eine Rolle. Es war allerdings weniger die Vermengung von *rugosa* mit *bidentata*, die Schwierigkeiten bereitete, da letztere in fast ganz Italien fehlt (s. III), sondern das Verhältnis der Apenninen-*rugosa (pinii)* zur französischen Nominatform. A. SCHMIDT (1857) hatte *pinii* zu seiner *rugosa* var. *minor* gestellt. BONELLI (1873) bestimmte sie als *parvula* und *crenulata*, verwechselte sie also z. T. mit *bidentata*. Andere italienische Autoren und WESTERLUND (1878) ordneten sie *rugosa* zu; letzterer beschrieb sie als *rugosa* var. *pinii*. STEFANI (1879, 1883) und PINI (1879b) sahen in ihr zwei Arten, über deren Benennung sie heftig stritten; ersterer beschrieb zusätzlich (1881) eine dritte Art, die zu *pinii* gehört. Erst in jüngerer Zeit stellten GIUSTI & MAZZINI (1970) fest, daß alle beschriebenen Formen unter dem Namen *pinii* zu vereinigen sind; sie schlossen diese besonders wegen der Übereinstimmung im Bau der männlichen Endwege an *parvula* an, ohne die Beziehungen zu *rugosa* zu diskutieren.

---

[7]) KÄUFEL vereinigte, wie in mehreren Arbeiten (KÄUFEL 1928, 1929, EHRMANN 1933, KLEMM 1960) angedeutet wurde und in seinem Nachlaß (den mir G. FALKNER – München freundlicherweise zum Studium überließ) im einzelnen ausgeführt ist, *bidentata*, gerippte *rugosa*-Rassen und schlanke *dubia*-Rassen in der Art *bidentata*, während er die Rest-*dubia* und *parvula* als eigene Arten betrachtete. Diese Gliederung basiert offenbar vor allem auf den Gehäusemaßen, deren Varianz sich jedoch bei den genannten Arten so stark überschneidet, daß sie zur Arttrennung nicht geeignet sind.

II. System der Gattung *Clausilia*.

Die vorliegende Untersuchung ergab, daß das Genus *Clausilia* abgesehen vom Subgenus *Strobeliella* H. NORDSIECK (vgl. H. NORDSIECK 1979) aus fünf Arten besteht:

rugosa (DRAPARNAUD 1801) (mit *parvula* [FÉRUSSAC 1807] und *pinii* WESTERLUND 1878, s. III);
bidentata (STRÖM 1765);
cruciata (STUDER 1820);
pumila C. PFEIFFER 1828;
dubia DRAPARNAUD 1805.

Die bisher veröffentlichten gehäusemorphologischen Diagnosen der Arten, auch die besseren (A. SCHMIDT 1857, GEYER 1927, EHRMANN 1933), sind aus verschiedenen Gründen (nicht ausreichendes Material, ungenügende Berücksichtigung von taxonomisch wichtigen Merkmalen, mangelhafte Kenntnis der in S-Europa verbreiteten Formen) unzureichend. Um solche Diagnosen geben zu können, mußte durch umfangreiche vergleichende Untersuchungen der Gehäuse aller Arten festgestellt werden, welche Merkmale von größerem taxonomischem Wert sind. Das Ergebnis dieser Untersuchungen (s. Einleitung) ist, daß die Ausbildung von Unterlamelle, Subcolumellaris und Clausiliumplatte die wesentlichen Merkmale sind, während Gehäusegestalt, Skulptur und Ausbildung von Mundsaum und der übrigen Teile des Clausiliars von weniger großem Wert sind. Die bisher veröffentlichten genitalmor-

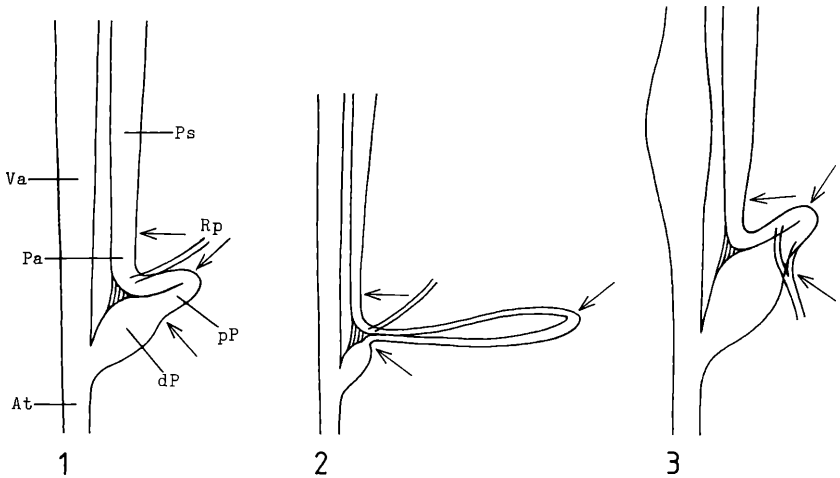


Abb. 1-3. Endwege des Genitalsystems von *Clausilia* (schematisiert, Grenzen der Abschnitte der männlichen Endwege durch Pfeile markiert). 1: *Clausilia (Andraea);* 2: *Clausilia (C.): rugosa;* 3: *Clausilia (C.):* übrige Arten. At = Atrium, dP = distaler Penis-Abschnitt, Pa = Parepiphallus, pP = proximaler Penis-Abschnitt, Ps = Pseudoepiphallus, Rp = Retractor penis, Va = Vagina.

phologischen Beschreibungen, die genügend genau sind (STEENBERG 1914, POLINSKI 1928, H. NORDSIECK 1963, 1966, GIUSTI & MAZZINI 1970[8]), GITTENBERGER & RIPKEN 1981, GIUSTI, CASTAGNOLO & MANGANELLI 1985[8])) und weitere eigene Untersuchungen reichen kaum aus, um entsprechende Diagnosen geben zu können. Die wichtigsten Merkmale sind danach die der männlichen Endwege (vgl. Abb. 1-3). Im folgenden wird für jede Art eine gehäusemorphologische und eine vorläufige genitalmorphologische Diagnose gegeben; zusätzlich werden Angaben zu Verbreitung und Biotop (B = dendrophil, F = petrophil, vgl. H. NORDSIECK 1979) gemacht.

rugosa:

Gehäuse: Spitze mehr konisch; weiter bis enger gerippt; Interlamellar seltener gefältelt; Unterlamelle vorn mehr s-förmig, Doppelfältchenbildung ± abgeschwächt; Subcolumellaris vorn stärker gebogen; vordere untere Gaumenfalte ausgebildet; Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet (normaler Typ) bzw. Lunella unten nach innen gebogen, Clausiliumplatte unten zugespitzt und nach außen zwischen Lunella und Subcolumellaris gebogen, Außenecke angedeutet bis fehlend (*parvula*-Typ).

Genitalsystem: Vagina nicht erweitert; Pseudoepiphallus normal dick; Parepiphallus dünner als distaler[9]) Pseudoepiphallus-Abschnitt, Schleife der männlichen Endwege sehr lang, Retractor penis einfach inserierend; distaler Penis-Abschnitt verhältnismäßig klein, vom proximalen deutlich abgesetzt.

Verbreitung und Biotop: W-, S- und Mittel-Europa (Schwerpunkt N-SW-Europa, submeridional-alpin); F (B).

bidentata:

Gehäuse: Spitze mehr konisch; meist enger gerippt; Interlamellar häufiger gefältelt; Unterlamelle vorn weniger s-förmig, Doppelfältchenbildung ± abgeschwächt; Subcolumellaris vorn weniger gebogen; vordere untere Gaumenfalte ausgebildet; Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte angedeutet bis fehlend.

Genitalsystem: Vagina ± erweitert; Pseudoepiphallus normal dick; Parepiphallus dünner als distaler Pseudoepiphallus-Abschnitt, Schleife der männlichen Endwege normal lang, Retractor penis z. T. gegabelt; distaler Penis-Abschnitt verhältnismäßig groß, vom proximalen deutlich abgesetzt.

Verbreitung und Biotop: W-, SW-, Mittel- und N-Europa (Schwerpunkt W-Europa, atlantisch), weitgehende Vikarianz mit *cruciata;* B (≙ BF).

---

[8]) In den Arbeiten von GIUSTI et al. wird der Pseudoepiphallus nach wie vor als „canale deferente", der Parepiphallus als „epifallo" bezeichnet. Es sei noch einmal darauf hingewiesen, daß diese Bezeichnungen nicht korrekt sind (vgl. H. NORDSIECK 1966: 33-35). Dies gilt besonders, wenn der Teil des Parepiphallus, der einem Teil des Vas deferens homolog ist, mit „epifallo" beschriftet ist.

[9]) Die Bezeichnungen proximal und distal sind im Gegensatz zum früheren Gebrauch (H. NORDSIECK 1963, 1966) als von der Gonade her gesehen definiert.

cruciata:

Gehäuse: Spitze mehr zylindrisch; meist weiter gerippt; Interlamellar häufiger gefältelt; Unterlamelle vorn mehr s-förmig, ± mit Doppelfältchen; Subcolumellaris vorn stärker gebogen; vordere untere Gaumenfalte ausgebildet; Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet.

Genitalsystem: Wie *bidentata.*

Verbreitung und Biotop: Mittel-, S-, N- und E-Europa (Schwerpunkt Mittel- und angrenzendes E-Europa, kontinental-boreoalpin), weitgehende Vikarianz mit *bidentata;* B (F).

pumila:

Gehäuse: Spitze zylindrisch; meist weiter gerippt; Interlamellar häufiger gefältelt; Oberlamelle und Spiralis z. T. getrennt; Unterlamelle wie *cruciata,* aber weniger in Mündung vortretend, Doppelfältchenbildung z. T. abgeschwächt; Subcolumellaris vorn weniger gebogen; vordere untere Gaumenfalte z. T. abgeschwächt; Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet.

Genitalsystem: Wie *bidentata,* Pseudoepiphallus dicker.

Verbreitung und Biotop: Mittel-, N-, E- und SE-Europa (Schwerpunkt Mittel- und angrenzendes E-Europa, kontinental); B.

dubia:

Gehäuse: Spitze mehr konisch; meist enger gerippt; Interlamellar fast nie gefältelt; Unterlamelle vorn weniger s-förmig, ± mit Doppelfältchen; Subcolumellaris vorn wenig gebogen, Kielrinne begleitend; vordere untere Gaumenfalte z. T. von hinten verkürzt; Lunella und Clausiliumplatte normal, erstere zur Reduktion neigend, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet.

Genitalsystem: Vagina nicht erweitert; Pseudoepiphallus normal dick; Parepiphallus fast gleich dick wie distaler Pseudoepiphallus-Abschnitt, Schleife der männlichen Endwege normal lang, Retractor penis einfach inserierend; distaler Penis-Abschnitt verhältnismäßig klein, vom proximalen wenig deutlich abgesetzt.

Verbreitung und Biotop: W-, Mittel-, N-, E- und SE-Europa (Schwerpunkt Mittel- und angrenzendes SE-Europa, kontinental-alpin); FB.

Für eine einfache und rasche Bestimmung der Arten nach Gehäusen kann der folgende Schlüssel verwendet werden:

1 Subcolumellaris vorn wenig gebogen, Kielrinne begleitend — *dubia*
1′ Subcolumellaris vorn stärker gebogen — 2
2 Unterlamelle weniger s-förmig, Clausiliumplatte normal, ohne Außenecke — *bidentata*
2′ Unterlamelle mehr s-förmig — 3
3 Clausiliumplatte normal, mit Außenecke — 4
3′ Clausiliumplatte unten zugespitzt und gebogen — *rugosa* (Unterarten mit *parvula*-Clausiliar)
4 Subcolumellaris vorn weniger gebogen — *pumila*
4′ Subcolumellaris vorn mehr gebogen — 5
5 Meist größer, Doppelfältchenbildung der Unterlamelle stärker — *cruciata*
5′ Meist kleiner, Doppelfältchenbildung der Unterlamelle schwächer — *rugosa* (Unterarten mit normalem Clausiliar)

Um die Phylogenese der Arten innerhalb der Gattung rekonstruieren zu können, muß man herausfinden, welche Merkmale plesiomorph und welche apomorph sind[10]). Dazu wurde, was die Gehäusemerkmale betrifft, ein Vergleich von *Clausilia* mit den übrigen rezenten und fossilen Gattungen der Clausiliini (vgl. H. NORDSIECK 1979, 1981), besonders der mutmaßlichen Stammgattung *Pseudidyla* O. BOETTGER, durchgeführt. Ergebnis ist, daß folgende Gehäusemerkmale von *Clausilia* plesiomorph sein dürften (Begründung in Klammern):
Gehäusegestalt normal (auch bei der Mehrzahl der Gruppen, vor allem den mehr plesiomorphen, z. B. *Pseudofusulus* H. NORDSIECK und *Erjavecia* BRUSINA);
Interlamellar gefältelt, Unterlamelle vorn mit Doppelfältchen (Rest der plesiomorphen Mundsaumfältelung, vgl. *Pseudidyla*);
Subcolumellaris wenig gebogen (auch bei den mehr plesiomorphen Gruppen, s. oben);
Lunella und Clausiliumplatte normal (auch bei der Mehrzahl der Gruppen), letztere mit Außenecke (auch bei *Pseudidyla*).

Für die Merkmale des Genitalsystems wurde entsprechend ein Vergleich mit den übrigen Gattungen der Clausiliini (vgl. H. NORDSIECK 1963, 1966, 1977) durchgeführt. Bei der Wertung der Merkmale ist die evolutive Veränderung der männlichen Endwege, die für die Clausiliinae charakteristisch ist (vgl. H. NORDSIECK 1966, 1978), zu berücksichtigen. Danach dürften folgende Merkmale der Ausführgänge plesiomorph sein (Begründung in Klammern):
Vagina nicht erweitert (auch bei den mehr plesiomorphen Gruppen, s. oben);
Pseudoepiphallus normal dick (auch bei der Mehrzahl der Gruppen);
Parepiphallus dünner als distaler Pseudoepiphallus-Abschnitt (auch bei der Mehrzahl der Gruppen, besonders den mehr plesiomorphen s. oben);
Schleife der männlichen Endwege normal lang (auch bei der Mehrzahl der Gruppen mit Schleife);
distaler Penis-Abschnitt verhältnismäßig klein (auch bei übrigen Gruppen mit Schleife)[11]), wenig deutlich vom proximalen abgesetzt (auch bei der Mehrzahl der Gruppen mit Schleife, besonders den mehr plesiomorphen, s. oben).

Das Subgenus *Strobeliella* (Gruppe der *whateliana* STROBEL) hat apomorphe Gehäuse- und Genitalmerkmale (Gehäusespitze zylindrisch; Unterlamelle vorn einfach endend; Subcolumellaris vorn stärker gebogen; granulärer Bereich des Penis auf distalen Abschnitt beschränkt, vgl. H. NORDSIECK 1966, 1977[12])) mit der Gattung *Neostyriaca* A. J. WAGNER gemeinsam; sie dürfte also mit dieser eine monophyletische Gruppe bilden, die sich verhältnismäßig früh von der *Clausilia*-

---

[10]) Als Merkmal wird der Einfachheit halber sowohl das Merkmal allgemein als auch der Merkmalszustand bezeichnet (vgl. H. NORDSIECK 1978: 68). Die Ausdrücke plesiomorph und apomorph werden nicht nur definitionsgemäß, also für Merkmalszustände, sondern auch allgemein im Sinne von ursprünglich (ancestral) und abgeleitet verwendet, da es dafür keine entsprechenden Fachausdrücke gibt. Wenn also von mehr oder stärker plesiomorphen bzw. apomorphen Gruppen die Rede ist, bedeutet das, daß es sich um Gruppen mit mehr plesiomorphen bzw. apomorphen Merkmalszuständen handelt.

[11]) Die früher geäußerte Hypothese, daß ein großer distaler Penis-Abschnitt bei *Clausilia* plesiomorph sei (vgl. H. NORDSIECK 1966: 38), kann daher nicht aufrechterhalten werden.

[12]) Bei der Diagnose von *Strobeliella* (H. NORDSIECK 1977: 98) muß es statt Nackengestalt richtig Gehäusegestalt heißen.

Stammlinie getrennt hat. *Neostyriaca* wiederum ist stärker abgeleitet als *Strobeliella,* weil sie von dieser durch die apomorphen Merkmale *Graciliaria*-Typ des Clausiliars und erweiterter Parepiphallus verschieden ist (vgl. H. NORDSIECK 1963, 1966).

Für die übrigen *Clausilia*-Arten läßt sich die Phylogenese wie folgt rekonstruieren (Abb. 4): Die *dubia* ist gehäusemorphologisch besonders durch die plesiomorphe Ausbildung der Subcolumellaris und genitalmorphologisch durch die apomorphe Ausbildung des Parepiphallus und die plesiomorphe des Penis von allen anderen Arten unterschieden; die *dubia*-Linie dürfte sich also als erste von der gemeinsamen Stammform getrennt haben. Sie sollte deshalb als Subgenus von den übrigen Arten getrennt werden; der einzige verfügbare Name[13]) für dieses ist *Andraea* „HARTMANN" L. PFEIFFER 1848, deren Monotypus *dubia* ist (vgl. L. PFEIFFER: 476).

Clausilia (Andraea) L. PFEIFFER 1848.

Typus: *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805.

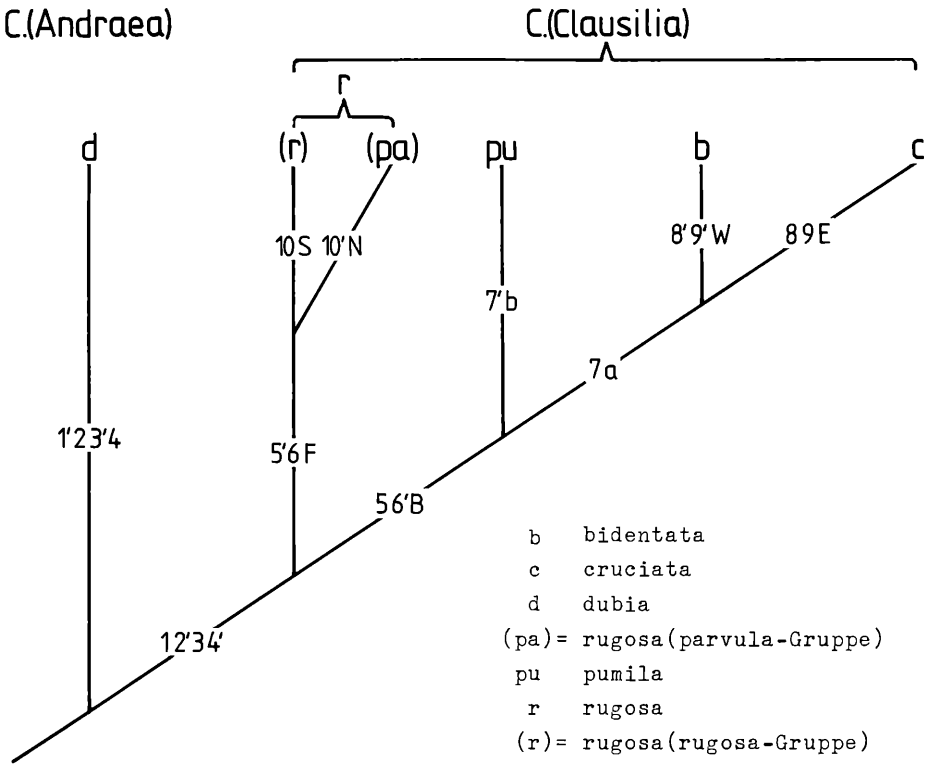
Diagnose: Unterscheidet sich von *Clausilia (Clausilia)* durch Gehäuse und Genitalsystem: Subcolumellaris vorn wenig gebogen, Kielrinne begleitend; Parepiphallus fast gleich dick wie distaler Pseudoepiphallus-Abschnitt; distaler Penis-Abschnitt wenig deutlich vom proximalen abgesetzt.

Die übrigen Arten dürften eine monophyletische Gruppe bilden (Subgenus *Clausilia* s. str.), die durch die apomorphe Ausbildung von Subcolumellaris und Penis gekennzeichnet ist. Von den zugehörigen Arten ist *rugosa* (+ *parvula*, s. oben) durch die apomorphe Schleife der männlichen Endwege von den übrigen Arten verschieden und vikariiert ökologisch mit diesen; die *rugosa*-Linie dürfte also als erste von der gemeinsamen Stammform getrennt worden sein. Innerhalb des *rugosa*-Komplexes ist *parvula* durch die apomorphe Umbildung von Lunella und Clausiliumplatte von der *rugosa*-Gruppe getrennt; eine Arttrennung ist jedoch noch nicht vollzogen (s. III). Die übrigen Arten bilden eine monophyletische Gruppe, die durch die apomorphen korrelierten Merkmale von Vagina und Penis gekennzeichnet ist. Innerhalb dieser Gruppe ist *pumila* besonders durch die apomorphe Ausbildung des Pseudoepiphallus von *bidentata* und *cruciata* verschieden; außerdem vikariieren *pumila* und die *bidentata-cruciata*-Gruppe ± ökologisch. Andererseits unterscheidet sich *bidentata* besonders durch die apomorphe Ausbildung der Clausiliumplatte von *cruciata* und *pumila,* und *bidentata* und die *cruciata-pumila*-Gruppe vikariieren ± geographisch. Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob

[13]) Die Typusart von *Iphigenia* GRAY in TURTON 1840 [non SCHUMACHER] ist nicht *dubia,* wie VEST (1867) angab, sondern *biplicata* MONTAGU (GRAY 1847). Diese Typifizierung wurde von ZILCH (1960) übersehen, als er *Iphigenia* und deren Ersatznamen *Pseudocerva* SCHAUFUSS 1869 und *Kuzmicia* BRUSINA 1870 in die Synonymie von *Clausilia* stellte; alle diese Namen sind Synonyme von *Alinda* H. & A. ADAMS 1855, die als Untergattung zu *Balea* GRAY gestellt werden sollte (vgl. H. NORDSIECK 1977, 1984).

▶

Abb. 4. Phylogenese der *Clausilia*-Arten (Phylogramm mit plesio-/apomorphen Merkmalen).



1/1'= Interlamellar gefältelt/nicht gefältelt

2/2'= Subcolumellaris wenig/deutlich gebogen

3/3'= Parepiphallus dünner als/fast gleich dick wie distaler Pseudoepiphallusabschnitt

4/4'= distaler Penisabschnitt wenig deutlich/deutlich vom proximalen abgesetzt

5/5'= Schleife der männlichen Endwege normal/sehr lang

6/6'= Vagina nicht erweitert/erweitert, distaler Penisabschnitt verhältnismäßig klein/groß

7/7'= Pseudoepiphallus normal dick/dicker

8/8'= Unterlamelle deutlich/weniger deutlich s-förmig, Subcolumellaris stärker/weniger stark gebogen

9/9'= Außenecke der Clausiliumplatte ausgebildet/rückgebildet

10/10'= Lunella und Clausiliumplatte normal/wie bei parvula ausgebildet

B/F baum-/felsbewohnend(ökologische Vikarianz)

a/b aufsteigend/am Boden bleibend(ökologische Vikarianz)

W/E (geographische Vikarianz)

die *bidentata-cruciata*-Gruppe oder die *cruciata-pumila*-Gruppe die monophyletische ist; die weitgehende anatomische Übereinstimmung von *bidentata* und *cruciata* und ihre ausgeprägte geographische Vikarianz (s. oben) lassen es wahrscheinlicher erscheinen, daß es die erstere ist, d. h. daß sich zuerst die *pumila*-Linie von der gemeinsamen Stammform abgliederte. Innerhalb der *bidentata-cruciata*-Gruppe ist *bidentata* stärker abgeleitet, während *cruciata* fast nur plesiomorphe Merkmale zeigt (vgl. Abb. 4).

Die dargestellte Phylogenese muß schon im Miozän stattgefunden haben, da im Pliozän bereits alle Linien in verwandten Arten vorkamen, die die Stammarten darstellen bzw. diesen nahestehen dürften (vgl. Abb. 6): die von *dubia* als *produbia* H. NORDSIECK, die von *rugosa* als *rolfbrandti* SCHLICKUM[14]), die von *pumila* als *strauchiana* H. NORDSIECK[14]), die von *bidentata* als *baudoni* MICHAUD und die von *cruciata* als n. sp. von Stranzendorf (vgl. H. NORDSIECK 1972, 1976, s. III). Die rezenten Arten traten erst nach dem pliopleistozänen Faunenwandel (~ 2·5Ma, vgl. H. NORDSIECK 1982, Abb. 6) auf. Die Abtrennung der *parvula-* von der *rugosa*-Gruppe fand wahrscheinlich im Mittelpleistozän statt, da bis ins ältere Mittelpleistozän nur *rugosa* n. subsp. mit normaler Lunella und Clausiliumplatte nachzuweisen ist (s. III).

III. Die *Clausilia*-Arten in SW-Europa.

Im Untersuchungsgebiet (s. Einleitung) kommen alle oben genannten *Clausilia*-Arten außer *pumila* vor. Während im folgenden zu *dubia* nur Angaben zu Synonymen und Verbreitung gemacht werden, wird die Formenbildung der drei Arten des Subgenus *Clausilia* s. str., *rugosa, bidentata* und *cruciata,* genauer dargestellt.

Clausilia (Andraea) dubia DRAPARNAUD 1805.

Zu *dubia* gehören folgende Taxa[15]): *nigricans* var. *pupoides* MOQUIN-TANDON 1856 = *dubia* var. *vosgesiaca* BOURGUIGNAT 1877, *gallica* BOURGUIGNAT 1877* [non ROSSMÄSSLER] mit var. *crinagcria**, *eurystomia**, *eustilba** und *geretica**, *nansoutyana* BOURGUIGNAT 1877*, *fagotiana* BOURGUIGNAT 1877*, *farinesiana*

---

[14]) Die von mir früher (H. NORDSIECK 1972, 1976) angenommene nähere Verwandtschaft von *rolfbrandti* bzw. *strauchiana* mit *cruciata* geht auf die Ausbildung von Unterlamelle und Clausiliumplatte dieser Arten zurück, die der von *cruciata* entspricht; diese ist jedoch plesiomorph und damit kein Beweis für nähere Verwandtschaft. Die nahe Verwandtschaft von *rolfbrandti* und *rugosa* wird durch die große Ähnlichkeit der ersteren mit der plio-pleistozänen *rugosa* n. subsp. bewiesen (s. III), die von *strauchiana* und *pumila* durch die gemeinsamen Unterschiede zu n. sp. von Stranzendorf und *cruciata* (s. III) und den stratigraphischen Ersatz von *strauchiana* durch *pumila* im Oberpliozän von Stranzendorf (vgl. Abb. 6, H. NORDSIECK unveröff.).

[15]) Die Primärzitate der genannten Taxa sind in einer alphabetischen Liste zusammengestellt, die Teil III angefügt ist. Von den mit Sternchen versehenen Taxa wurden Originalexemplare des betreffenden Autors untersucht, während die mit Kreuz bezeichneten nach Topotypen beurteilt werden, die ich z. T. selbst gesammelt habe (s. Einleitung).

BOURGUIGNAT 1877*, *dupuyana* BOURGUIGNAT 1877* mit var. *macranaexis**, *ylora* BOURGUIGNAT 1877*, *queyrasiana* COUTAGNE 1886+, *cruciata* var. *rhytina* WESTERLUND 1886* und *dubia* var. *aostana* WESTERLUND 1901+ Alle untersuchten Populationen lassen sich vorläufig der Nominatrasse (= *obsoleta* A. SCHMIDT 1857[16])) zuordnen. Das Verbreitungsgebiet der *dubia* im Untersuchungsgebiet umfaßt N-Spanien (Pyrenäen), S- und E-Frankreich (Pyrenäen, Alpen und benachbarte Mittelgebirge) und N-Italien (W-Alpen); sie kommt im W häufig mit *bidentata* sowie im Alpenraum mit *cruciata* und *rugosa (parvula)* sympatrisch vor.

Clausilia (Clausilia) rugosa (DRAPARNAUD 1801).

Die *rugosa, pinii* und *parvula,* die wegen der Unterschiede in Skulptur und Ausbildung der Clausiliumplatte für selbständige Arten gehalten werden könnten (noch H. NORDSIECK 1984), müssen aus folgenden Gründen in der Gesamtart *rugosa* vereinigt werden:

1) Sie stimmen in den wesentlichen anderen Merkmalen des Gehäuses und denen des Genitalsystems weitgehend überein.

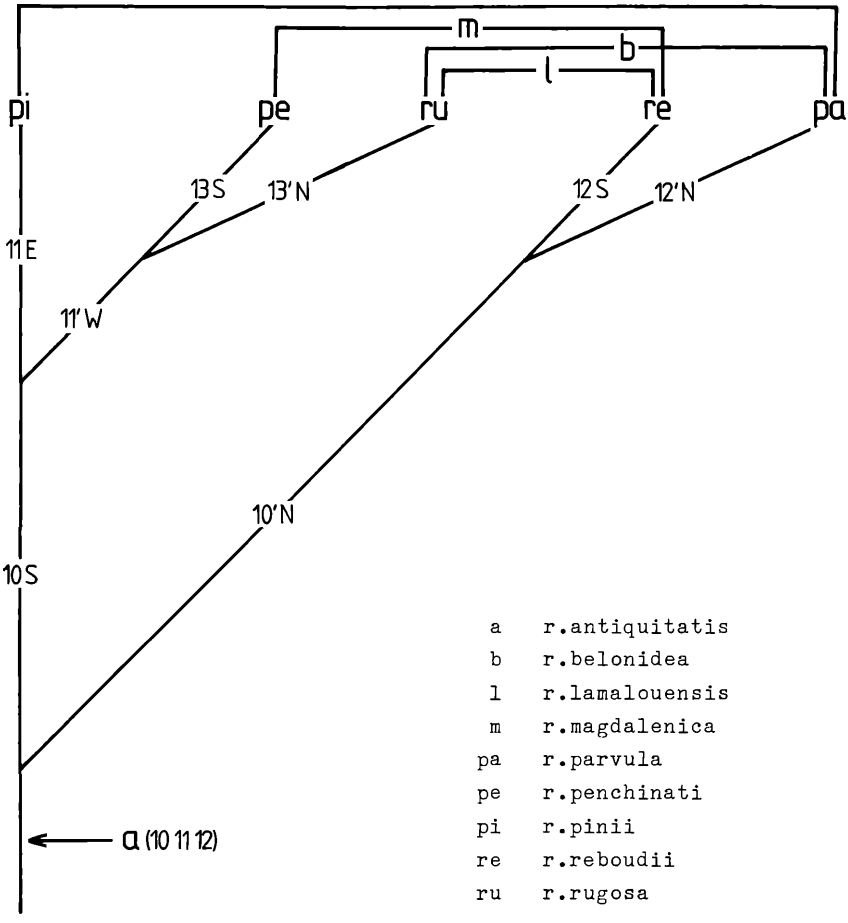
2) Die gerippten Formen mit normaler Lunella und Clausiliumplatte, *rugosa* und *pinii,* sind mit der geglätteten *parvula* mit deren charakteristischer Lunella und Clausiliumplatte (s. II) durch Übergangsformen (vgl. Abb. 5) so eng verbunden, daß jede Trennung in mehrere Arten willkürlich wäre.

Das Verbreitungsgebiet der *rugosa* im Untersuchungsgebiet umfaßt N-Spanien (E-Pyrenäen), Frankreich und Italien (W-Alpen, Apenninen bis Abruzzen). Sie kommt im W (Spanien, Frankreich) häufig mit *bidentata* und im E (Italien) mit *cruciata* sympatrisch vor (vgl. Taf. 3 Fig. 19-26). Im Gegensatz zu diesen Arten lebt sie hauptsächlich an Felsen, aber in manchen Gebieten, z. B. im Rhônetal, auch in felsfreien Wäldern an Bäumen.

Die Gesamtart *rugosa* läßt sich in folgende Unterarten gliedern: Die Nominatrasse *r. rugosa,* die auf den Languedoc beschränkt ist, ist durch weite Rippung und normale Lunella und Clausiliumplatte gekennzeichnet. Eine sehr weit gerippte Form der *rugosa* von Anduze läßt sich als *r. andusiensis* COUTAGNE abtrennen. Die enger gerippte Form des Languedoc mit normalem Clausiliar, die eine Übergangsform zwischen *rugosa* und der gerippten *parvula* (s. unten) darstellt, kann als Unterart *r. lamalouensis* LETOURNEUX gewertet werden. Eine geglättete Form mit normalem Clausiliar, die in der Dauphiné und in Burgund vorkommt und als Übergangsform zwischen *rugosa* und *parvula* anzusehen ist, wird als *r. belonidea* BOURGUIGNAT bezeichnet. Die gerippte Form mit Lunella und Clausiliumplatte wie *parvula* (*parvula*-Clausiliar), die in SE-Frankreich verbreitet ist, ist *r. reboudii* DUPUY, während die geglättete des übrigen Frankreichs und Italiens mit *parvula*-Clausiliar zu *r. parvula* FÉRUSSAC gehört. Eine wie *rugosa* gerippte Form der *reboudii* von Apt kann als *r. provincialis* COUTAGNE abgetrennt werden. Die Form

---

[16]) Die Untersuchung des Originalexemplars von *dubia* (NHMW 1820. XXVI. A. 75) zeigte, daß es sich um eine *obsoleta* handelt, die aus dem Untersuchungsgebiet stammen dürfte. Es ist also weder dasselbe wie *roscida* STUDER, wie FORCART (1957) annahm, noch gehört es zu *vindobonensis* A. SCHMIDT, wie KLEMM (1960) voraussetzte.



10/10'= s.Abb.4

11/11'= Doppelfältchenbildung der Unterlamelle stärker/ schwächer

12/12'= alle Windungen gerippt/untere geglättet

13/13'= enger/weiter gerippt

N/S (geographische Vikarianz)

W/E (geographische Vikarianz)

Abb. 5. Phylogenese der Unterarten von *Clausilia rugosa* (Phylogramm mit plesio-/apomorphen Merkmalen).

Kataloniens und des Roussillon, die sich von *rugosa* vor allem durch engere Rippung unterscheidet, ist *r. penchinati* BOURGUIGNAT. Eine enger gerippte Form der *penchinati* aus der Umgebung von Olot, die eine Übergangsform zu *reboudii* darstellen dürfte, kann als *r. magdalenica* SALVAÑÁ abgetrennt werden. Die gerippte Form der Apenninen Italiens mit normalem Clausiliar ist *r. pinii* WESTERLUND; sie ist durch Übergangsformen mit engerer Rippung und Neigung zur Ausbildung des *parvula*-Clausiliars, die in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebiets vorkommen, mit *parvula* verbunden.

Clausilia (C.) rugosa rugosa (DRAPARNAUD).

Taf. 1 Fig. 1-2, Taf. 3 Fig. 21.

Gehäuse: Weit gerippt (mittlere Rippendichte/1 mm der vorletzten Windung = R_1[17]): 6·0-8·5); Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet.

Verbreitung: S-Frankreich: Languedoc (Einzugsgebiete von Hérault, Gardon und Ardèche). Locus typicus: Montpellier+ (vgl. DUPUY 1850, BOURGUIGNAT 1877, CAZIOT 1912).

Hierzu *moitessieri* BOURGUIGNAT 1877* Die Nominatrasse ist auf das E-Languedoc beschränkt; das Verbreitungsgebiet ist anscheinend durch das Einzugsgebiet des Cèze, in dem *lamalouensis* vorkommt, in zwei Teile geteilt. Übergangspopulationen zu dieser Unterart finden sich außer im Cèze-Tal (z. B. Bagnols-sur-Cèze, Taf. 1 Fig. 2) im oberen Hérault-, oberen Gardon- und unteren Ardèche-Tal. Zu einer solchen Übergangsform gehört auch *velaviana* BOURGUIGNAT 1877*. Die Fundortsangabe Umgebung von Puy-en-Velay dürfte nicht ganz zutreffen, da dort nur *reboudii* vorkommt; es muß daher angenommen werden, daß diese Form aus der weiteren Umgebung des Velay, etwa aus dem oberen Ardèche-Tal, stammt.

Eine sehr weit gerippte Form (R_1: 5·0), die sich an *rugosa* anschließt und als selbständige Unterart betrachtet werden kann, ist *rugosa andusiensis* COUTAGNE 1886 von Anduze+ (Taf. 1 Fig. 3). Sie ist offenbar auf den Locus typicus, die linke Seite der Porte des Cévennes, beschränkt, weil bereits in der unmittelbaren Umgebung, so in und um den Ort Anduze, die Nominatrasse vorkommt (vgl. COUTAGNE, GITTENBERGER & RIPKEN 1981).

---

[17]) Die Rippendichte R_1 wird gemessen durch Abzählen der Rippen, die auf eine auf die Dorsalseite des vorletzten Umgangs projizierte Strecke von 1 mm Länge entfallen. Die mittlere Rippendichte wurde bei 250 Proben (meist 10 oder mehr Exemplare), also bei einem Drittel des gesamten untersuchten Materials (s. Einleitung) bestimmt. Die genannte Meßmethode ist m. E. die einzig praktikable, wenn große Serienzahlen bei verhältnismäßig geringem Zeitaufwand untersucht werden sollen; der Fehler, der durch die unterschiedliche Krümmung der Umgangsoberfläche und eventuell unterschiedliche Rippendicke bei verschieden großen Formen bedingt ist, kann vernachlässigt werden, weil er kleiner als der Meßfehler ist. Eine Meßmethode, bei der die Rippen eines ganzen Umgangs gezählt werden müssen, ist so fehlerträchtig (Gefahr des Verzählens!) und zeitaufwendig, daß sie für den genannten Zweck nicht geeignet erscheint.

Clausilia (C.) rugosa lamalouensis LETOURNEUX 1877

Taf. 1 Fig. 4.

Gehäuse: Enger gerippt als *r. rugosa* (R_1: 11·0-14·5); Lunella und Clausiliumplatte wie *r. rugosa,* Außenecke der Clausiliumplatte z. T. schwächer.

Verbreitung: S-Frankreich: Languedoc (von Corbières bis Vivarais außer dem Verbreitungsgebiet von *r. rugosa*). Locus typicus restrictus: Lamalou-les-Bains (Orb-Tal)+ (vgl. LETOURNEUX).

Die Übergangsform zwischen Nominatrasse und *reboudii* sollte als Unterart aufgefaßt werden, weil sie ein größeres zusammenhängendes Gebiet besiedelt, das zwischen den Verbreitungsgebieten der beiden anderen Unterarten liegt; außerdem könnte man umgekehrt diese Form auch als Ausgangsrasse ansehen, von der sich *rugosa* als weiter gerippte Form ableiten läßt.

Übergangspopulationen zu *rugosa* wurden bereits bei dieser genannt, solche zu *reboudii* kommen im Rhône-Tal (nur auf der rechten Seite, z. B. gegenüber Avignon, während auf der linken nur *reboudii* zu finden ist) und im Haut-Languedoc vor. Zu den letzteren dürfte *rugosa* var. *minor* CHARPENTIER 1852 [non auct.] (Locus typicus restrictus: Pont-de-Camarès+) gehören, die wie *reboudii* gerippt ist, jedoch eine Clausiliumplatte mit stärker ausgebildeter Außenecke besitzt.

Clausilia (C.) rugosa belonidea BOURGUIGNAT 1877

Taf. 1 Fig. 5.

Gehäuse: Geglättet wie *r. parvula;* Lunella und Clausiliumplatte wie *r. rugosa.*

Verbreitung: S-Frankreich: Dauphiné und Burgund (von Vercors bis Bugey). Locus typicus: Sassenage (Isère-Tal)*.

Hierzu *nantuacina* BOURGUIGNAT 1877* Diese Übergangsform zwischen *rugosa* und *parvula* sollte aus den gleichen Gründen wie *lamalouensis* als Unterart aufgefaßt werden; das Verbreitungsgebiet liegt allerdings nicht zwischen denen dieser beiden Unterarten, sondern ist zwischen die von *reboudii* und *parvula* eingeschoben. Übergangspopulationen zwischen *belonidea* und *reboudii* finden sich im Isère-Tal (z. B. in Grenoble), solche zu *parvula* im Rhône-Tal des Alpenrands. Die Verbreitung der beiden Übergangsrassen, *lamalouensis* und *belonidea,* zeigt, daß im gesamten Rhône-Becken ursprünglich eine Form mit normalem Clausiliar vorkam, die mit der hauptsächlich von N und den Alpen her vordringenden *parvula* verschiedene Mischformen gebildet hat (s. unten).

Clausilia (C.) rugosa reboudii DUPUY 1850.

Taf. 1 Fig. 6, Taf. 3 Fig. 19.

Gehäuse: Eng gerippt (R_1: 13·5-17·5); Lunella und Clausiliumplatte wie bei *r. parvula.*

Verbreitung: S-Frankreich: SE-Frankreich außer Alpen und größtem Teil des Languedoc; N-Spanien: Katalonien (bei Olot). Locus typicus: Saint-Marcellin (Isère-Tal)*.

Die gerippte *parvula*, die in S-Frankreich weit verbreitet ist, muß den ältesten Namen *reboudii* tragen; weiter gehören dazu *parvula* var. *agrestis* MOQUIN-TANDON 1856, *nana* KÜSTER 1857 [non SCHOLTZ], *perexilis* BOURGUIGNAT 1877*, *companyoi* BOURGUIGNAT 1877*, *microlena* BOURGUIGNAT 1877*, *pleurasthena* BOURGUIGNAT 1877*, *vauclusensis* COUTAGNE 1881+ und *hypochra* COUTAGNE 1886+. Auch *lamalouensis* sensu BOURGUIGNAT 1877 von Estaing+ ist eine *reboudii*. Das Verbreitungsgebiet der Unterart schließt sich an das von *parvula* an und umgibt vollständig das von *rugosa* und *lamalouensis*, so daß sie auch als Übergangsform zwischen *parvula* und *rugosa* aufgefaßt werden kann. Übergangspopulationen zu *lamalouensis* und *belonidea* wurden bereits bei diesen genannt. Die Grenze gegen *parvula* wird durch die Übergangspopulationen zu dieser markiert, die vom Einzugsgebiet des Ariège, von Armagnac, Auvergne und Nivernais, vom Rhône-Tal bei Lyon und vom Alpenrand von Dauphiné und Provence (Isère-, Durance-, Var-Tal) vorliegen. Der Grenzverlauf zwischen beiden Unterarten ist kompliziert, weil sich die Verbreitungsgebiete verzahnen. So kommt z. B. im W im Dordogne-Tal *reboudii*, im benachbarten Lot-Tal *parvula* vor. Im N geht *reboudii* im Allier-Tal weit nach N, im Rhône-Tal nur bis Lyon. Im E (südliches Alpenvorland) findet sich *reboudii* in den Tälern, während *parvula* die Gebirgsstöcke (z. B. M. Ventoux, Massif de la Ste. Baume) besiedelt. In Katalonien wurde *reboudii* im Verbreitungsgebiet von *penchinati* gefunden (vgl. KÄUFEL 1929); eine Übergangsform zu dieser dürfte die im gleichen Gebiet verbreitete *magdalenica* sein.

Eine weit gerippte Form (R_1: 8·5), die in den übrigen Merkmalen mit *reboudii* übereinstimmt, kommt in der Umgebung von Apt vor; sie kann als selbständige Unterart *rugosa provincialis* COUTAGNE 1886 (Locus typicus restrictus: Saignon bei Apt+, vgl. COUTAGNE[18])) (Taf. 1 Fig. 7) angesehen werden. Es ist die gleiche Form, die A. SCHMIDT (1857) als *rugosa* var. *minor** [non CHARPENTIER nec. auct.] beschrieben hat. Die *provincialis* dürfte eine Übergangsform zwischen *reboudii* und *rugosa* darstellen; ihr Vorkommen läßt auf eine frühere Verbreitung der *rugosa* links der Rhône schließen (s. unten).

Clausilia (C.) rugosa parvula (FÉRUSSAC 1807).

Gehäuse: Geglättet (untere Windungen abgesehen von letzter Hälfte der Endwindung nur rippenstreifig); Lunella unten nach innen gebogen, Clausiliumplatte unten zugespitzt und nach außen gebogen, Außenecke angedeutet bis fehlend.

Verbreitung: Frankreich außer SE, Bretagne und Küsten-Aquitanien; Italien: W-Piemont, einige Gebirgsstöcke der Apenninen.

Hierzu gehören *atrosuturalis* BOURGUIGNAT 1877*, *dilophia* BOURGUIGNAT 1877+, *girathroa* BOURGUIGNAT 1877*, *eumicra* BOURGUIGNAT 1877*, *micratracta* BOURGUIGNAT 1877* und *arrosta* BOURGUIGNAT 1877*. Übergangspopulationen zu *reboudii* wurden bereits bei dieser genannt. Die *parvula* aus Tälern der Grajischen und Cottischen Alpen ist ebenfalls stärker gerippt und kann daher als Übergangs-

---

[18]) An dem anderen von COUTAGNE genannten Fundort bei Remoulins kommt nicht *provincialis*, sondern *rugosa* bzw. *lamalouensis* vor.

form zu *pinii* aufgefaßt werden. Eine entsprechende Form vom Aosta-Tal wurde als *pegorarii* POLLONERA 1885 (Locus typicus: zwischen Arvier und Pierre-taillée+) beschrieben. Die zu *pinii* überleitende Form der Ligurischen Alpen wird bei dieser aufgeführt. Die Verbreitung von *parvula* in Mittelitalien ist nur unzureichend bekannt. Belege liegen von den Mti. Sibillini und dem M. Corno vor; als weiterer Fundort wurde von PAULUCCI (1881) M. Catria genannt. Die Tatsache, daß zu *parvula* überleitende Formen der *pinii* in den Apuaner Alpen und dem toskanischen Apennin nachzuweisen sind, läßt vermuten, daß *parvula* in hohen Lagen Mittelitaliens weiter verbreitet ist, als aus den spärlichen Nachweisen geschlossen werden kann.

Clausilia (C.) rugosa penchinati BOURGUIGNAT 1876.

Taf. 1 Fig. 8, 9, Taf. 3 Fig. 23.

Gehäuse: Enger gerippt als *r. rugosa* (R_1: 7·5-13·5); Lunella und Clausiliumplatte wie *r. rugosa,* Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet, z. T. abgeschwächt.

Verbreitung: N-Spanien: E-Katalonien; S-Frankreich: S-Roussillon. Locus typicus restrictus: Gerona+ (vgl. BOURGUIGNAT, BOFILL, HAAS & AGUILAR-AMAT 1921).

Die *penchinati* ersetzt *rugosa* bzw. *lamalouensis* in den Mittelmeer-Pyrenäen; die Verbreitungsgebiete sind offenbar durch das Pyrenäenvorland, in dem *reboudii* vorkommt, vollständig getrennt. Die Verbreitung der Unterart nach W ist noch nicht sicher zu begrenzen; alle Fundorte außer zweien, von denen nur Einzelstücke vorliegen (Montsec, Ordesa), liegen im E des Rio Segre. Das südlichste bekannte Vorkommen befindet sich in der Nähe von Tarragona (La Riba). Die *penchinati* ist der *bidentata* habituell ähnlich und häufig mit ihr sympatrisch (vgl. Taf. 3 Fig. 23-24); dies mag erklären, daß keiner der damit befaßten Autoren das Vorkommen von zwei Arten erkannt hat (vgl. FAGOT 1892, BOFILL & HAAS 1920 bzw. B., H. & AGUILAR-AMAT 1921, KÄUFEL 1929). Die Analyse der von KÄUFEL bearbeiteten Belege der Sammlung HAAS (Senckenberg-Museum Frankfurt, s. Einleitung) zeigte z. B., daß alle von diesem unterschiedenen Formen seiner *rugosa pyrenaica* Stücke von *penchinati* und *bidentata* enthalten[19]). Da die beiden Arten häufig zusammenleben, haben sie offenbar ähnliche ökologische Ansprüche, wobei *penchinati* mehr Felsen und *bidentata* mehr Bäume besiedeln dürfte. Die meisten untersuchten Populationen der *penchinati* aus dem küstennahen Teil Kataloniens sind weiter

---

[19]) Diese Analyse hatte folgendes Ergebnis (Schreibweise nach KÄUFEL, *r. penchinati* = p, *b. abietina* = b):
rugosa pyrenaica:
r. p. pyrenaica: Montserrat (p, b), Sta. Magdalena d'Olot (*r. magdalenica*), Portell del Montsech (p, b), Chiriveta la Vella (b), Pobla de Segur (b);
r. p. penchinati: San Miguel del Fay (b), Valle de Ribas (p, b), Pobla de Lillet (p), Lladó (p, b), Gavá (p, b), Bertí del Vallés (b), Gerona (p), Olot (p), Sarriá (p), Camprodón (p), Besalú (p), Greixa (p);
r. p. abietina: Les Estunes (p, b), Sta. Margarita d'Olot (p, b), Besósmündung (b), Caldes de Bohí (b);
r. p. oreinos: Coll de Basibé (b), Ripoll (p, b), Hospital de Benasque (b).

gerippt (R_1: 7·5-10·0) (vgl. Taf. 1 Fig. 9), während die Typusform und die übrigen Populationen enger gerippt sind (R_1: 10·0-13·5) (vgl. Taf. 1 Fig. 8). Besonders eng gerippte sind in der Umgebung von Olot zu finden; sie leiten zur folgenden Form über.

Diese eng gerippte Form (R_1: 15·0), die in den übrigen Merkmalen mit *penchinati* übereinstimmt, kommt ebenfalls in der Umgebung von Olot vor; es dürfte sich um eine Übergangsform zu *reboudii* handeln, die vorläufig als selbständige Unterart *rugosa magdalenica* SALVAÑÁ 1887 (Locus typicus: Pla Traver, 1150 m$^+$) (Taf. 2 Fig. 10) gewertet werden kann.

Clausilia (C.) rugosa pinii WESTERLUND 1878.

Taf. 2 Fig. 11, Taf. 3 Fig. 25.

Gehäuse: Mäßig eng gerippt (R_1: 10·5-15·0); Doppelfältchenbildung der Unterlamelle weniger abgeschwächt; Lunella und Clausiliumplatte meist wie *r. rugosa*, z. T. wie *r. parvula*, Außenecke der Clausiliumplatte meist ± ausgebildet, z. T. angedeutet bis fehlend.

Verbreitung: Italien: Mittelitalien vom Ligurischen Apennin bis S-Abruzzen. Locus typicus restrictus: Castel del Piano, M. Amiata* (vgl. WESTERLUND, PINI 1879a)[20]).

Zu *pinii* gehören, wie bereits GIUSTI & MAZZINI (1970) feststellten, *delpretiana* STEFANI 1879 (Locus typicus restrictus: Vallombrosa$^+$), *pecchiolii* STEFANI 1879 (Locus typicus restrictus: Fabbriche bei Bagni di Lucca$^+$) und *lunensis* STEFANI 1881 (Locus typicus restrictus: M. Tambura, Alpi Apuane$^+$). Die Unterart ist in den Apenninen von der Langhe im NW bis zum Sangro-Tal im SE, den Apuaner Alpen und dem M. Amiata verbreitet. Sie läßt sich in zwei Formen gliedern, die jedoch durch vermittelnde Populationen so eng verbunden sind, daß sie nicht als Unterarten getrennt werden können. Die untersuchten Populationen von der Langhe, dem Ligurischen Apennin, den Apuaner Alpen, dem M. Amiata (teilweise) und den Abruzzen sind weniger eng gerippt (R_1: 10·5-13·5) und haben Lunella und Clausiliumplatte wie *rugosa;* hierzu gehört auch die Typusform von Castel del Piano. Die Populationen vom toskanischen Apennin sind dagegen enger gerippt (R_1: 13·0-15·0) und haben mehr oder weniger Lunella und Clausiliumplatte wie *parvula;* das letztere gilt auch für einen Teil der Populationen vom M. Amiata. Beide können demnach als Übergangspopulationen zu *parvula* aufgefaßt werden; sie sind durch Populationen mit teils normalem, teils *parvula*-Clausiliar im gleichen Gebiet mit der anderen Form verbunden. Zu einer weiteren Übergangsform gehören Populationen von den Ligurischen Alpen, die durch enge Rippung und Clausiliumplatte mit Außenecke gekennzeichnet sind; diese Form wurde von BOATO, BODON & GIUSTI (1985) zu *parvula* gestellt, ist jedoch ebenfalls als Übergangsform zwischen *pinii* und *parvula* anzusehen. Eine ähnliche Form kommt in hohen Lagen der Apuaner Alpen vor; sie wurde von STEFANI (1881) als *lunensis* (s. oben) abgetrennt. Es muß angenommen werden, daß die weniger eng gerippte Form mit normalem Clausiliar

---

[20]) Die Typusserie der Sammlung WESTERLUND (Naturhistoriska Museet Göteborg 3333), die diesem von PINI als *rugosa* var. *amiatensis* mitgeteilt worden war, ist mit dieser Fundortsangabe versehen.

in etwa der Stammform der *pinii* entspricht, während die zu *parvula* überleitenden Formen durch Introgression dieser Unterart in Bestände der Stammform entstanden sind (s. unten).

Wie die beschriebenen Verhältnisse in Frankreich und Italien zeigen, ist die *rugosa* in einer evolutiven Veränderung begriffen, die man vereinfacht als Artumwandlung *rugosa* → *parvula* bezeichnen kann. Die Stammform der Art (vgl. Abb. 5) war gerippt und hatte eine Unterlamelle mit Doppelfältchen und eine normale Lunella und Clausiliumplatte, weil diese Merkmale innerhalb der Gattung plesiomorph sind und die älteren fossilen Vertreter der *rugosa*-Linie, *rolfbrandti* SCHLICKUM und *rugosa* n. subsp., diese Merkmale hatten.

Die neue fossile Unterart der *rugosa* wird im folgenden beschrieben:

Clausilia (C.) rugosa antiquitatis n. subsp.

Abb. 7-8.

Namengebung: nach dem Vorkommen im Plio- und älteren Pleistozän.

Diagnose: Mäßig eng gerippt (R_1 etwa 12); Interlamellar häufiger gefältelt; Unterlamelle vorn meist mit Doppelfältchen; Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet.

Locus typicus und Stratum typicum: Niederösterreich, Radlbrunn; mit Schotter und Sand durchsetzter Rotlehm; Grenze Plio-Pleistozän.

Typusmaterial: Holotypus (Institut für Paläontologie der Universität Wien = IPUW) (Abb. 7), Paratypen (IPUW). Maße (mm; Meßwerte in Klammern, wenn beschädigt): Holotypus = vollständiges Gehäuse: Gehäusehöhe = H = 9·2, Gehäusebreite = D = 2·4, Mündungshöhe = H_M = 2·0, Mündungsbreite = D_M = 1·5; Paratypen: vollständige Gehäuse: H/D/H_M/D_M: 8·9/2·5/1·9/1·4; 8·6/2·3/1·8/(1·3); 8·5/2·3/1·9/(1·2); 8·4/2·4/1·8/(1·3); (8·3)/2·2/(1·6)/(1·1); 7·8/2·3/1·8/1·3; (7·6)/2·4/(1·6)/(1·2); Gehäusefragmente mit Mündung: H_M/D_M: 1·9/1·4; 1·8/1·3; 1·9/1·5; 1·8/1·3; 1·7/1·3; 1·8/1·3; 1·8/1·5; 1·8/1·4; 1·8/1·4; 1·9/1·4; 1·7/1·3.

Die *antiquitatis* unterscheidet sich von der nahe verwandten *rolfbrandti* aus dem Oberpliozän von Cessey-sur-Tille (MN 16b, vgl. H. NORDSIECK 1972) durch weniger ausgeprägte Nackenkiele, weniger s-förmige Unterlamelle und schwächer ausgebildete Außenecke der Clausiliumplatte. Von den rezenten Unterarten der *rugosa* ist sie durch die in der Diagnose angegebenen Merkmale verschieden; am nächsten steht ihr *pinii*, die sich vor allem durch schwächere Doppelfältchenbildung der Unterlamelle unterscheidet. Von *bidentata*, mit der die *antiquitatis* von Mosbach verwechselt wurde (s. unten), trennen sie die gleichen Merkmale wie die rezenten gerippten *rugosa*-Rassen.

Die Unterart liegt von folgenden Fundstellen vor:

Oberpliozän bzw. Altpleistozän[21]):
Niederlande, Tegelen (Sand, Tiglium C 5/6) (Sammlung MEIJER): R_1: 9; 11. Weiterer Beleg aus dem Tiglium C 5 der Bohrung Brielle (Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie Leiden).

---

[21]) Die Begrenzung und Gliederung des Pleistozäns wird bekanntlich sehr unterschiedlich gehandhabt. Bei der Begrenzung sollte man sich aus den gleichen Gründen wie bei den Tertiärepochen (vgl. H. NORDSIECK 1982) nach der der Marinstratigraphie richten (vgl. Abb. 6). Die Untergrenze des Pleistozäns entspricht damit etwa der Obergrenze des Olduvai-Events (~ 1.6 Ma). Das bisherige Ältestpleistozän zwischen Gauss-Matuyama-Grenze und

Niederösterreich, Radlbrunn (s. oben, nach Kleinsäugern altersmäßig zwischen Villany 5 und Betfia 2 einzuordnen, RABEDER unveröff.) (Typusserie IPUW, Abb. 7): R_1 (24): 8-14, $\bar{x}$ = 11·7.
Bayern, Holzkirchen (Lehmlinse in Deckenschotter, altersmäßig etwa Uhlenberg, M. Buch, u. a. Deckenschotter-Fundstellen[22]) entsprechend) (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München = BSPM):R_1 (5): 9-14, $\bar{x}$ = 11·6.
Niederlande, H. I. Ambacht (Bohrung, Waalium-Warmzeit) (Rijks Geologische Dienst Haarlem).
Mittelpleistozän[21]):
Hessen, Wiesbaden-Biebrich (Grauer Mosbacher Sand B + C) (BSPM, Sammlung GEISSERT, Abb. 8): R_1: 9½; 11; 13; 13; Rippung z. T. abgeschwächt. Weitere Belege aus den Mosbacher Sanden von Mosbach, Biebrich (Elisabethenhöhe bzw. Hessler) (z. T. schwächer gerippt) und Schierstein (Senckenberg-Museum Frankfurt).
Elsaß, Achenheim (Rheinsande, altersmäßig etwa Mosbacher Sand entsprechend) (Sammlung GEISSERT): R_1: 13; 13; 15. Die Unterart dürfte auch in den gleichalten Rheinsanden von Hangenbieten vorkommen (vgl. ANDREAE 1884).

Die stratigraphische Verbreitung der *antiquitatis* umfaßt also das obere Oberpliozän (von MN 17 an), das Altpleistozän und das ältere Mittelpleistozän Mitteleuropas (vgl. Abb. 6). Die Belege unterscheiden sich wenig, d. h. die Unterart hat sich über diesen Zeitraum (etwa 1.3 Ma) kaum verändert. Die Belege aus den Mosbacher Sanden zeigen z. T. abgeschwächte Rippung, leiten also in dieser Hinsicht zu *parvula* über. Diese Form wurde bisher auch als solche bezeichnet, während die normal gerippte als *bidentata* fehlbestimmt wurde (vgl. O. BOETTGER 1878b, NEUENHAUS 1911, GEISSERT 1970). Es kann angenommen werden, daß die

[22]) Die zahlreichen Fundstellen im Unteren Deckenschotter von Bayrisch-Schwaben dürften etwa gleich alt sein. Dies gilt besonders für die Fundstellen Uhlenberg, M. Buch und Fischach, deren Clausilienfaunen im Vorkommen von noch nicht beschriebenen Taxa übereinstimmen (H. NORDSIECK unveröff.). Für die Altersstellung der Deckenschotter-Fundstellen sind deren Molluskenfaunen und die magnetische Umpolung in der genannten Schicht vom Uhlenberg maßgebend. Die Molluskenfaunen sprechen wegen des Vorkommens von mehreren ausgestorbenen Taxa (vgl. DEHM 1979), darunter der oben genannten Clausilien, für älteres Altpleistozän bzw. oberes Oberpliozän (Begrenzung s. Fußnote 21). Es ist daher wahrscheinlich, daß die Umpolung am Uhlenberg der Obergrenze des Olduvai-Events (1.66 Ma) entspricht; bei der Identifizierung mit der des Jaramillo-Events (0.91 Ma), die von mehreren Geologen vorgeschlagen wurde (zuletzt von AKTAS in MÜNZING & AKTAS 1987), wurden die Molluskenfaunen nicht oder nicht ausreichend berücksichtigt.

Olduvai-Event wird also noch zum Oberpliozän gerechnet, d. h. der pliopleistozäne Faunenwandel, der etwa mit der Gauss-Matuyama-Grenze zeitgleich ist (vgl. H. NORDSIECK 1982), fand in dieser Epoche statt. Die klassische Gliederung des kontinentalen Pleistozäns, gleich ob klimamorphologisch, auch in der erweiterten Form, oder pollenanalytisch begründet, kann kaum noch verwendet werden (vgl. KUKLA 1977); eine allgemein akzeptierte Gliederung nach Säugetieren vergleichbar der des kontinentalen Tertiärs ist trotz Ansätzen dazu (Ausdehnung der MN-Gliederung auf das Pleistozän, GUÉRIN 1982) noch nicht erreicht, solange verschiedene Gliederungen für Groß- und Kleinsäuger und sogar verschiedene für Kleinsäuger W- und E-Europas verwendet werden. Es ist deshalb sinnvoll, sich vorläufig auf eine Gliederung in Alt-, Mittel- und Jungpleistozän zu beschränken, wobei als Grenze zwischen Alt- und Mittelpleistozän zweckmäßig die Matuyama-Brunhes-Grenze verwendet wird (vgl. Abb. 6).

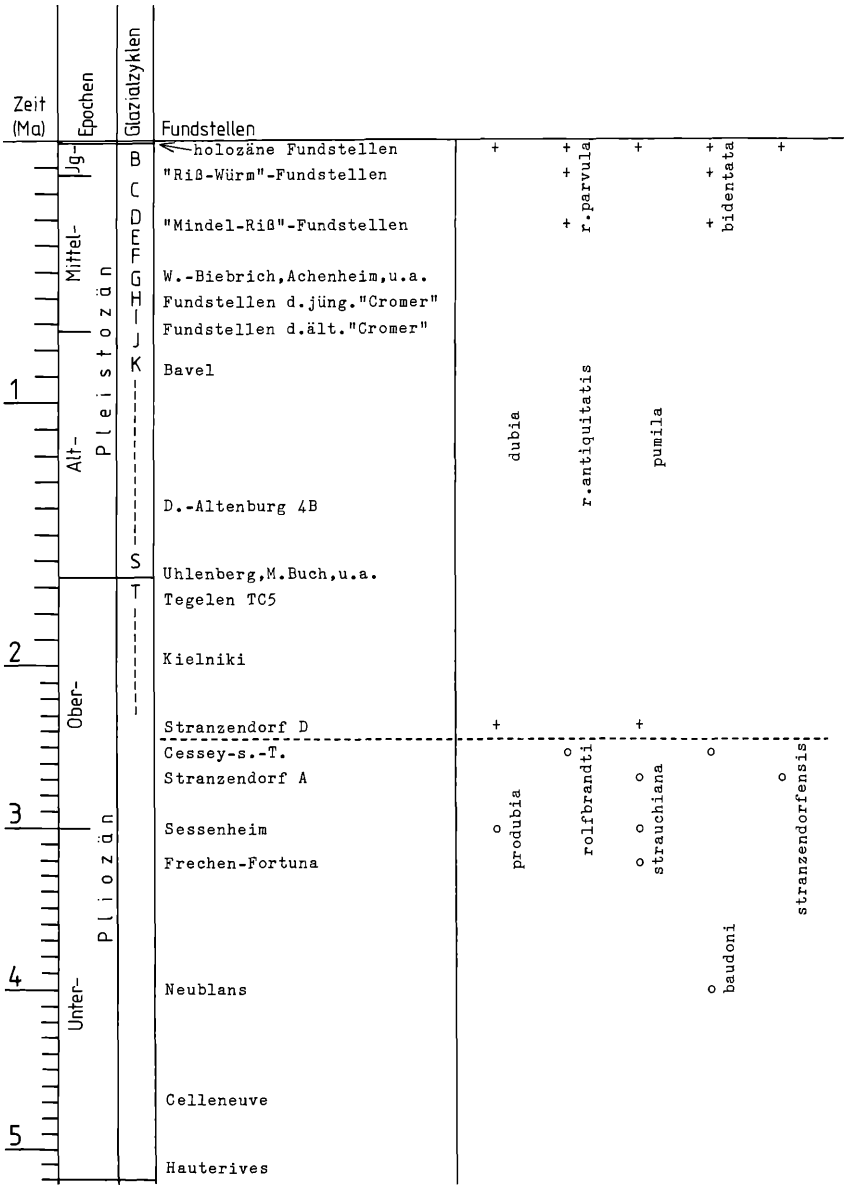


Abb. 6. Stratigraphische Verbreitung der *Clausilia*-Arten im Plio- und Pleistozän.

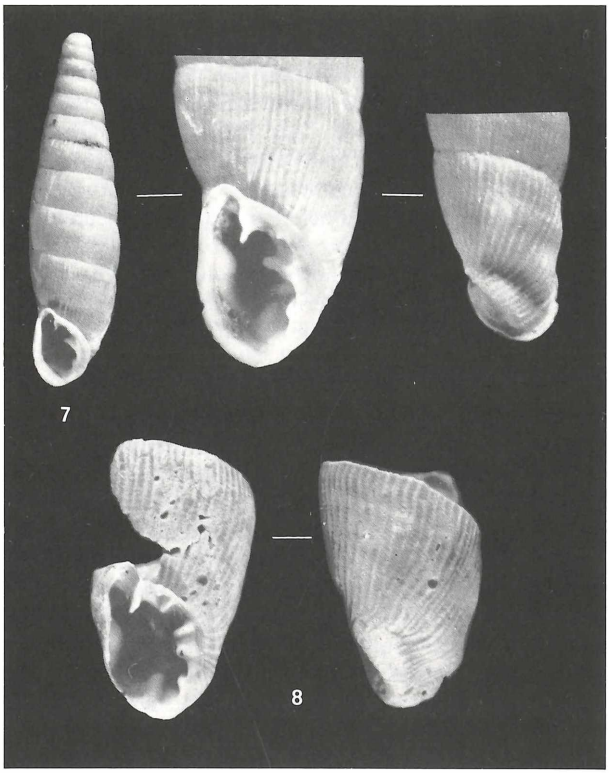


Abb. 7-8. *Clausilia (C.) rugosa antiquitatis* n. subsp. — 7: Radlbrunn, Grenze Plio-Pleistozän: Gehäuse [Holotypus IPUW], 5/1, Nacken 8/1, Mündung 10/1; 8: Wiesbaden-Biebrich, Mittelpleistozän: Gehäusefragment mit Mündung [Paratypus BSPM], 10/1. Phot. Senck.-Mus. (R. Albert).

Abschwächung der Rippung mit dem nach oben zunehmend kaltzeitlichen Charakter der Mosbacher Sande zusammenhängt (s. unten). Die Übersicht der Fundstellen zeigt, daß *antiquitatis* bisher fast nur in warmzeitlichen Ablagerungen gefunden wurde. Es fällt auf, daß alle Fundstellen in der Nähe großer Flüsse (Rhein, Donau) liegen; Höhlensedimente und Spaltenfüllungen haben bisher keine Reste von *antiquitatis* geliefert. Daraus kann man schließen, daß die Unterart eher baum- als felsbewohnend war; sie besiedelte wahrscheinlich die Auenwälder, die diese Flüsse begleiteten, ähnlich wie die *reboudii,* die heute noch im Auenwald der Rhône vorkommt.

Die *antiquitatis* dürfte die Stammform der rezenten *rugosa* sein bzw. dieser nahestehen (vgl. Abb. 5), weil sie stärker plesiomorph ist als alle rezenten Formen der Art. Im mitteleuropäischen Raum ist sie bis zur Grenze älteres/jüngeres Mittelpleistozän die einzige nachweisbare *rugosa*-Form; im jüngeren Mittelpleisto-

zän tritt *parvula* an ihre Stelle (vgl. Abb. 6)[23])[24]). Diese ist möglicherweise in einer Kaltzeit entstanden; Beweise dafür liefern die fossilen Belege und der Bau ihres Clausiliars. Das Vorkommen von *antiquitatis* mit abgeschwächter Rippung in den Mosbacher Sanden (s. oben), das erste Auftreten von *parvula* in kaltzeitlichen Ablagerungen (vgl. LOŽEK 1964[23])) und das häufige Vorkommen der Unterart in Lössen sprechen für kaltzeitliche Entstehung. Die für *parvula* charakteristische Umwandlung des Clausiliars, die einen besseren Verschluß ermöglicht, läßt sich als Anpassung an trockeneres Klima und damit an Kaltzeiten deuten. Der Ersatz von *antiquitatis* durch *parvula* in Mitteleuropa ging trotz des Wechsels von Kalt- und Warmzeiten mehr oder weniger kontinuierlich vonstatten. Die *parvula* des „Mindel-Riß-Interglazials"[25]) ist ± stärker gerippt, stellt also eine Übergangsform zwischen *antiquitatis* und *parvula* dar, die mit *reboudii* zu vergleichen ist, während die des „Riß-Würm-Interglazials"[25]) mit der rezenten *parvula* übereinstimmt (H. NORDSIECK unveröff.).

Die beschriebene Veränderung der *rugosa* im jüngeren Pleistozän Mitteleuropas ist nur ein Ausschnitt der in der Gesamtart sich vollziehenden Artumwandlung. Die rezente Struktur der Art stellt offenbar ein Zwischenstadium dieser Umwandlung dar (vgl. Abb. 5). Die mehr plesiomorphen Rassen mit normalem Clausiliar sind in drei getrennten Unterarten *(penchinati, rugosa, pinii)* im S verbreitet, während der größte Teil des Verbreitungsgebiets von der mehr apomorphen *parvula*-Gruppe mit dem für sie charakteristischen Clausiliar beherrscht wird. Die Übergangsrassen Frankreichs und Spaniens *(lamalouensis, belonidea, magdalenica)* dürften durch eine Introgression der *parvula* bzw. *reboudii,* die selbst als Übergangsrasse aufgefaßt werden kann, in die Bestände der *rugosa* bzw. *penchinati,* die Übergangspopulationen Italiens durch eine von *parvula* in die von *pinii* entstanden sein. Eine besondere Rolle bei dieser Introgression scheinen die großen Gebirge, Pyrenäen, Alpen und Apenninen, zu spielen, auf denen *parvula* bis weit in den S des Verbreitungsgebiets der Gesamtart vordringen konnte.

---

[23]) Der älteste sichere Beleg von *parvula* ist der aus dem Löß von Horky (LOŽEK 1964), der nach der stratigraphischen Übersicht dieses Autors dem Glazialzyklus E zuzuordnen ist (vgl. KUKLA 1977, Abb. 6). Das Vorkommen von *antiquitatis* mit abgeschwächter Rippung in den Mosbacher Sanden macht es jedoch wahrscheinlich, daß *parvula* bereits in einer früheren Kaltzeit, etwa der Glazialzyklen G oder F, auftrat. Die *parvula,* die aus Cromer-Faunen im weiteren Sinne angegeben werden, dürften wie die entsprechenden *bidentata* falsch bestimmt sein bzw. zu *antiquitatis* gehören (z. B. Stránská skála, vgl. LOŽEK; Zeuchfeld/Borntal und Süßenborn, vgl. MANIA 1973).

[24]) Die *rugosa* bietet damit das gleiche Evolutionsbild wie *Neostyriaca corynodes* HELD, bei der ebenfalls eine plesiomorphe gerippte Form (*c. schlickumi* KLEMM = *c. ornatula* ANDREAE) etwa zur gleichen Zeit von einer geglätteten Form (Nominatrasse) abgelöst wurde, die ebenfalls in kaltzeitlichen Ablagerungen häufiger zu finden ist. Beide Clausilien-Arten sind deshalb von großer Bedeutung für die Altersstellung von molluskenführenden pleistozänen Ablagerungen.

[25]) Die bisher ins „Mindel-Riß-" bzw. „Riß-Würm-Interglazial" eingestuften Ablagerungen können jeweils den Warmzeiten von mindestens zwei Glazialzyklen angehören (vgl. LOŽEK 1964, MANIA 1973, KUKLA 1977, Abb. 6). Eine sichere Zuordnung der Molluskenfaunen zu einer bestimmten Warmzeit ist im allgemeinen nur möglich, wenn die entsprechenden Ablagerungen stratifiziert sind oder absolut datiert werden können.

Clausilia (Clausilia) bidentata (STRÖM 1765).

Zur *bidentata* des Untersuchungsgebiets gehören neben den als solche bzw. *nigricans* und *obtusa* bezeichneten Formen auch die bisher gewöhnlich der *rugosa* zugeordneten *pyrenaica* CHARPENTIER = *abietina* DUPUY, *moniziana* LOWE und *crenulata* RISSO. Das Verbreitungsgebiet der Art umfaßt das gesamte Untersuchungsgebiet außer dem größten Teil Italiens: N-Portugal, N-Spanien (Kantabrisches Gebirge, Pyrenäen), Frankreich und NW-Italien (Alpen bzw. Apenninen Liguriens). In einem großen Teil dieses Gebiets (N-Spanien, Frankreich) ist sie häufig mit *rugosa* sympatrisch (vgl. Taf. 3 Fig. 19-24); gesicherte sympatrische Vorkommen mit *cruciata*, wie sie z. B. in Savoyen und Ligurien möglich wären, sind dagegen nicht bekannt, d. h. die Vorkommen beider Arten schließen sich offenbar weitgehend aus, wie das auch für das übrige Europa gelten dürfte (s. II).

Die Gliederung der *bidentata* in Unterarten kann nur provisorischen Charakter haben, da der Bestand des übrigen Europas nicht revidiert wurde. Während die Form des N-Teils des Untersuchungsgebiets der Nominatrasse zugeordnet werden kann, lassen sich die weiter gerippten Formen des S in drei Unterarten gliedern, die sich durch Rippendichte und Ausbildung der Unterlamelle unterscheiden: *b. abietina* in der Bretagne, dem südlichsten Frankreich, N-Spanien und dem nördlichen Portugal, *b. moniziana* im mittleren Portugal und *b. crenulata* in der Provence und Ligurien. Während *abietina* durch Übergangspopulationen mit *bidentata* und *moniziana* durch solche mit *abietina* verbunden ist, wurden Übergänge zwischen der Nominatrasse und *crenulata* bisher nicht gefunden; eine Abtrennung der letzteren als selbständige Art ist jedoch vorläufig nicht möglich, da sie sich von *abietina* und *moniziana* nur wenig unterscheidet.

Clausilia (C.) bidentata bidentata (STRÖM).

Taf. 3 Fig. 20.

Verbreitung: Frankreich außer den Verbreitungsgebieten der übrigen Unterarten.

Zur Nominatrasse gehören außer *nigricans* und *obtusa* sensu auct. *nigricans* var. *obscura* MOQUIN-TANDON 1856 [non CHARPENTIER], *nigricans* var. *erasa* MOQUIN-TANDON 1856^{+}, *rugosa* var. *anceps* A. SCHMIDT 1857 (Locus typicus restrictus: Nancy^{+}), *ennychia* BOURGUIGNAT 1877*, *obtusa* var. *ventrosa* BOURGUIGNAT 1877^{+}, *gracilis* sensu BOURGUIGNAT 1877 part. mit var. *apiostoma*$^{+}$ und *glyca*$^{+}$[26]) und *jurensis* COUTAGNE 1886^{+} Die meisten untersuchten Populationen sind verhältnismäßig eng gerippt (R_1: 12·5-15·0), einige aus dem NE Frankreichs sehr eng (R_1: 15·5-17·5). Die letzteren lassen sich jedoch vorläufig nicht als Unterart (*septentrionalis* A. SCHMIDT 1857) abtrennen, weil im gleichen Gebiet auch solche mit weniger enger Rippung vorkommen; außerdem ist eine weitere Untergliederung der Nominatrasse nicht möglich, solange die Revision der Bestände der benachbarten Länder noch aussteht. Eine Trennung von *nigricans* und *obtusa*, wie sie GERMAIN

[26]) Die Belege von *gracilis* in der Sammlung BOURGUIGNAT gehören teils zu *bidentata* (aus Frankreich), teils zu *dubia* (aus der Schweiz). Die Varietäten *apiostoma* und *glyca* sind nur bei den schweizer *dubia* vertreten, während sich die von BOURGUIGNAT (1877) angegebenen Fundorte auf französische *bidentata* beziehen dürften.

(1930) vorschlug, kann nicht akzeptiert werden; die Meinung GERMAIN's, daß beide besonders im W Frankreichs als Arten zu trennen seien, könnte auf eine Verwechslung von *obtusa* und *reboudii* zurückgehen.

Clausilia (C.) bidentata abietina DUPUY 1849.

Taf. 2 Fig. 12-14, Taf. 3 Fig. 22, 24.

Gehäuse: Weiter gerippt als *b. bidentata* (R_1: 9·0-14·0); Nackenkiel z. T. stärker ausgeprägt.

Verbreitung: W- und S-Frankreich: Küsten-Bretagne, französische Pyrenäen mit Vorland, Küsten-Languedoc; N-Spanien: spanische Pyrenäen mit Vorland, kantabrisches Gebirge vom Baskenland bis Galizien; N-Portugal. Locus typicus restrictus: Cascade du Cerisey bei Cauterets* (vgl. DUPUY 1850, FAGOT 1892).

Hierzu *pyrenaica* CHARPENTIER 1852*, *druiditica* BOURGUIGNAT 1860 = *druidica* BOURGUIGNAT 1877* mit var. *laevior**, *pumicata* PALADILHE 1875*, *saintsimonis* BOURGUIGNAT 1877* = *andreana* FAGOT 1877*, *pumicata* var. *saxorum* BOURGUIGNAT 1877*, *gallica* var. *bigorriensis* BOURGUIGNAT 1877*, *penchinati* var. *orophila* BOURGUIGNAT 1877*, *aurigerana* BOURGUIGNAT 1877*, *bertronica* BOURGUIGNAT 1877*, *pyrenaica* var. *garbetica* BOURGUIGNAT 1877*, *buxorum* BOURGUIGNAT 1877*, *capellarum* BOURGUIGNAT 1877*, *fuxumica* BOURGUIGNAT 1877*, *mamillata* BOURGUIGNAT 1877*, *obtusa* var. *rupestris* BOURGUIGNAT 1877+ [non L. PFEIFFER], *rugosa pyrenaica oreinos* KÄUFEL 1929 (Locus typicus: Coll de Basibé, 2000-2200 m*) und wahrscheinlich *llavorsiana* FAGOT 1884, *debilis* FAGOT 1905 und *greixensis* FAGOT 1905 (vgl. BOFILL & HAAS 1920). Die untersuchten Populationen der Bretagne, der atlantischen Pyrenäen und von N-Spanien und N-Portugal haben einen stärker ausgeprägten Nackenkiel wie die beiden folgenden Unterarten, während die der übrigen französischen Pyrenäen und des Languedoc in dieser Hinsicht zur Nominatrasse überleiten. Die meisten gemessenen Populationen der Unterart haben eine verhältnismäßig weite Rippung (R_1: 9·0-13·0). Vom höheren Languedoc und der Bretagne, aber auch von hohen Lagen der Zentral-Pyrenäen liegen Populationen vor, die in der Rippendichte zur Nominatrasse überleiten; berücksichtigt man die der Pyrenäen nicht, verläuft die Grenze zwischen beiden Unterarten in S-Frankreich etwa im Garonne-Tal und am Rand des Zentralmassivs (Haut-Languedoc, Cevennen) entlang zum Rhône-Tal. In Katalonien ist *abietina* bis in die Umgebung von Tarragona verbreitet (der südlichste bekannte Fundort ist der gleiche wie der von *penchinati*, s. oben), während sich in N-Portugal das Verbreitungsgebiet von *moniziana* anschließt.

Clausilia (C.) bidentata moniziana LOWE 1852.

Taf. 2 Fig. 15.

Gehäuse: Spitze mehr zylindrisch; verhältnismäßig weit gerippt (R_1: 7·0-9·5); Nackenkiel stärker ausgeprägt.

Verbreitung: Portugal: Beira, Estremadura. Locus typicus: nahe Lissabon+

Hierzu *charpentieri* CHARPENTIER 1852 [non L. PFEIFFER] = *subuliformis* KÜSTER 1853, *lusitanica* BOURGUIGNAT 1876* und *courquiniana* BOURGUIGNAT

1876* Die Unterart ähnelt auffallend der *crenulata*, von der sie sich vor allem durch die Ausbildung der Unterlamelle wie bei *abietina* und *bidentata* unterscheidet. Soweit das dürftige vorliegende Material eine Beurteilung zuläßt, ist *moniziana* auf die beiden genannten Regionen beschränkt; die Populationen von Beira leiten offenbar bereits zu *abietina* über, die die weiter nördlich gelegenen Regionen besiedelt.

Clausilia (C.) bidentata crenulata Risso 1826.

Taf. 2 Fig. 16.

Gehäuse: Spitze mehr zylindrisch; verhältnismäßig weit gerippt (R_1: 7·5-11·5); Nackenkiel stärker ausgeprägt; Doppelfältchenbildung der Unterlamelle weniger abgeschwächt.

Verbreitung: S-Frankreich: SE-Provence; N-Italien: W-Ligurien. Locus typicus restrictus: Col de Braus bei Nizza+ (vgl. Risso, Caziot 1910).

Hierzu *isseli* A. & G. B. Villa 1868 (Locus typicus: zwischen Roccabruna und Voltri+), *maceana* Bourguignat 1869*, *aubiniana* Bourguignat 1869*, *crenulata* var. *guebhardi* Caziot 1910+ und weitere varr. (vgl. Caziot). Die Unterart ist im W bis zur mittleren Durance und der Argens und im E bis in die Umgebung von Genua verbreitet; in diesem Gebiet ist sie, abgesehen von dem des Verdon, weitgehend auf die Einzugsgebiete der unmittelbar ins Mittelmeer mündenden Flüsse beschränkt. Übergangspopulationen zur Nominatrasse wurden bisher nicht gefunden; sie sind ohnehin nur an der W-Grenze des Verbreitungsgebiets zu erwarten, da *bidentata* in den höheren W-Alpen Frankreichs und in Italien fehlt. Bei der *bidentata* sensu Boato, Bodon & Giusti (1985) handelt es sich, wie eine Untersuchung des zugehörigen Materials ergab (s. Einleitung), teils um *crenulata*, teils um *cruciata*[27]). In Ligurien schließen sich *crenulata* und *cruciata* wie *bidentata* und *cruciata* im übrigen Untersuchungsgebiet weitgehend aus (vgl. Boato, Bodon & Giusti).

Die Struktur der rezenten Art und die fossilen Belege lassen ähnlich wie bei *rugosa* Schlüsse auf die Evolution der *bidentata* zu, obwohl die evolutiven Veränderungen dieser Art weniger tiefgreifend waren. Die Stammform von *bidentata* dürfte *baudoni* Michaud aus dem Pliozän W-Europas sein, von der zwei zeitlich aufeinanderfolgende Unterarten gefunden wurden (vgl. Abb. 6): *b. baudoni* im Unter- und einem Teil des Oberpliozäns (MN 14-16a) und *b. tillensis* H. Nordsieck im anschließenden Oberpliozän (MN 16b) (vgl. H. Nordsieck 1972, 1976). Die *baudoni* hat wie *bidentata* eine Clausiliumplatte ohne Außenecke, unterscheidet sich aber von dieser durch die plesiomorphen Merkmale stärkere Doppelfältchenbildung der Unterlamelle und Neigung zur Verbindung von vorderer unterer Gaumenfalte und Lunella. Die *tillensis* leitet in der Ausbildung dieser Merkmale zu *bidentata* über. In jüngeren oberpliozänen und altpleistozänen[21]) Ablagerungen Mitteleuropas wurden keine *bidentata* gefunden; anderslautende Angaben dürften auf Verwechslung mit *rugosa* beruhen (s. oben). Die Art kommt in diesem Raum

[27]) Die Belege der von den Autoren für *bidentata* angegebenen Fundorte Val Bendola bei Saorge und Val Nervia oberhalb Dolceacqua gehören zu *crenulata*, die der drei anderen Fundorte zu *cruciata*.

also offenbar erst vom jüngeren Mittelpleistozän an vor (vgl. Abb. 6); bei den untersuchten Belegen des jüngeren Pleistozäns können enger und weiter gerippte Formen unterschieden werden (H. NORDSIECK unveröff.). Von den rezenten Unterarten steht *crenulata* wegen der stärkeren Doppelfältchenbildung der Unterlamelle der *baudoni* am nächsten. Diese und die anderen der *crenulata* ähnlichen Unterarten im S des Verbreitungsgebiets sind also die mehr plesiomorphen, die Nominatrasse die mehr apomorphe Form der *bidentata*. Damit ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei *rugosa*, was entsprechende Schlußfolgerungen zur Evolution der Art zuläßt. Die *abietina* der Bretagne wäre damit, falls sie autochthon sein sollte, als Relikt anzusehen. Wie bei *rugosa* fördern offenbar auch bei *bidentata* Gebirge, in diesem Fall die Pyrenäen, die rezente Ausbreitung der apomorphen Form, hier der Nominatrasse, nach S.

Clausilia (Clausilia) cruciata (STUDER 1820).

Die *cruciata* besiedelt im Vergleich zu den beiden anderen Arten der Untergattung nur einen verhältnismäßig kleinen Teil des Untersuchungsgebiets; die Verbreitung beschränkt sich auf E-Frankreich (W-Alpen und nördlich anschließende Mittelgebirge) und Italien (W-Alpen, Apenninen bis Kalabrien). In diesem Gebiet kommt sie mit *rugosa* sympatrisch vor (vgl. Taf. 3 Fig. 25-26); ihr Vorkommen und das der *bidentata* schließen sich dagegen weitgehend aus (s. oben).

Die Zuordnung der *cruciata* des Untersuchungsgebiets zu Unterarten kann nur provisorisch sein, da es bisher keine befriedigende Gliederung der Art in Unterarten gibt. Die von KLEMM (1972) vorgeschlagene Einteilung in zwei Unterarten-Gruppen, eine Gruppe der *cruciata* und eine der *triplicata* L. PFEIFFER 1848, kann nicht akzeptiert werden, weil keine wesentlichen Unterschiede der beiden Gruppen angegeben werden (die unterschiedliche Größe reicht als Unterschied nicht aus!); es muß im Gegenteil sogar geprüft werden, ob sich die Nominatform und *triplicata*, die in der Schweiz und dem benachbarten N-Italien in enger Nachbarschaft vorkommen, überhaupt als Unterarten trennen lassen. Die *cruciata* des Untersuchungsgebiets wird daher, abgesehen von der enger gerippten Form des Piemont (*c. pedemontana* n. subsp.) und einer entsprechend gerippten Form mit abgeschwächten Mündungsmerkmalen vom M. Amiata (*c. amiatae* MARTENS) vorläufig zur Nominatrasse gestellt.

Clausilia (C.) cruciata pedemontana n. subsp.

Taf. 2 Fig. 17.

Namengebung: nach dem Verbreitungsgebiet Piemont.

Diagnose: Enger bis viel enger gerippt als *c. cruciata* (R_1: 9·0-14·0).

Verbreitung: N-Italien: Penninische Alpen (bis Val Sesia im E), Grajische und Cottische Alpen.

Locus typicus: Piemont, Viù (Fucine).

Typusmaterial: Holotypus (Senckenberg-Museum Frankfurt = SMF 307771), Paratypen (SMF 307772/4, Slg. H. NORDSIECK = N 5256). Maße (mm): Holotypus: H = 10·1, D = 2·4, D/H = 0·238; Typusserie (20): H: 8·9-10·5, $\bar{x}$ = 9·5; D: 2·2-2·5, $\bar{x}$ = 2·3; D/H: 0·227-0·270, $\bar{x}$ = 0·244. R_1 (20): 10-16½, $\bar{x}$ = 13·6.

Weiteres Material: Valli di Lanzo: Viù (Versino) (N 5259), Viù (Slg. FAUER = FAU), Ceres (FAU); Val del Po: Crissolo (Slg. BODON); Val del Lys: Fontainemore (N 9601), Pont-St.-Martin (N 9603); Val del Cervo: Netro (FAU), Sant. d'Oropa (N 9606), Rosazza (N 5266, FAU), Montesinaro (N 9608); Val Sesia: Campertogno (N 5273), Boccorio bei Riva Valdobbia (N 5270).

Die Typusform der *pedemontana* aus den Valli di Lanzo wurde von STABILE (1864), LESSONA (1880) und POLLONERA (1885) als *nigricans* (= *bidentata*) bestimmt; sie unterscheidet sich von dieser jedoch durch die Ausbildung von Unterlamelle, Subcolumellaris und Clausiliumplatte, die der der *cruciata* entspricht (s. II). Diese Form und die von Crissolo (Val del Po) sind verhältnismäßig eng gerippt (R_1 etwa 14). Die Formen der Penninischen Alpen, die von POLLONERA teils zu *nigricans* bzw. *obtusa*, also zu *bidentata*, teils zu *cruciata* gestellt wurden, sind dagegen weniger eng gerippt (Val del Lys, Val del Cervo: R_1 etwa 9; Val Sesia: R_1 etwa 11). Es muß angenommen werden, daß alle Angaben zu Vorkommen von *bidentata* im Piemont auf Verwechslung mit *pedemontana* beruhen, die erstere also in diesem Gebiet überhaupt nicht vorkommt (s. oben). Im Aosta-Tal, das die beiden genannten Formen der *pedemontana* trennt, wurden *cruciata*-Populationen gefunden, die wegen noch weiterer Rippung nicht mehr zu *pedemontana* gestellt werden können (z. B. bei Ivrea). Die verschieden weit gerippten Formen des Piemont dürften durch unterschiedlich starke Introgression von *cruciata* bzw. *triplicata* von den Zentralalpen her entstanden sein (s. unten).

Clausilia (C.) cruciata cruciata (STUDER).

Taf. 3 Fig. 26.

Verbreitung: E-Frankreich und Italien außer den Verbreitungsgebieten der übrigen Unterarten.

Hierzu *bonellii* MARTENS 1873 (Locus typicus restrictus: Val d'Arbia bei Siena*) und *cruciata* var. *apuana* STEFANI 1883 (Locus typicus restrictus: Fabbriche bei Bagni di Lucca$^+$). Die *cruciata* Italiens (Ligurische Alpen, Apenninen bis M. Pollino) ist z. T. enger gerippt als die Mitteleuropas (R_1: 6·5-10·5); sie ist möglicherweise durch *pedemontana* vollständig von *cruciata* bzw. *triplicata* getrennt und könnte als Unterart abgetrennt werden, wenn sich weitere Unterschiede von diesen finden ließen. Die verschiedenen untersuchten Populationen dieser Form unterscheiden sich durch unterschiedliche Gehäusegestalt, Rippendichte und Ausbildung der Clausiliumplatte (Außenecke unterschiedlich ausgeprägt); es gibt auch Populationen mit abgeschwächten Mündungsmerkmalen, die der folgenden Form nahekommen.

Die Form des M. Amiata unterscheidet sich von der Apenninen-*cruciata* so weitgehend, daß sie als Unterart *cruciata amiatae* MARTENS 1873 (Locus typicus: M. Amiata [Buchenwaldzone]$^+$) (Taf. 2 Fig. 18) abgetrennt werden kann. Die Unterschiede betreffen die Rippung (enger, R_1: 11·0-13·0) und die Mündungsmerkmale (Interlamellar meist nicht gefältelt; Doppelfältchen der Unterlamelle ± reduziert; vordere untere Gaumenfalte schwächer ausgebildet). Die *amiatae*, die nur auf dem genannten Gebirgsstock vorkommt, dürfte aus einem Isolat der in der Umgebung verbreiteten Apenninen-*cruciata* entstanden sein. Ihr Verbreitungsgebiet ist offen-

bar auf die höheren Lagen des Gebirges beschränkt, da am M. Amiata auch Populationen gefunden wurden, die zur Apenninen-*cruciata* überleiten.

Zur Evolution von *cruciata* ist zu sagen, daß die Art, die deren Stammform darstellen bzw. dieser nahestehen dürfte, erst in jüngster Zeit im Oberpliozän von Niederösterreich gefunden wurde. Damit läßt sich auch die *cruciata*-Linie wie die der anderen *Clausilia*-Arten bereits im Pliozän nachweisen (vgl. Abb. 6). Die neue fossile Art wird im folgenden beschrieben:

Clausilia (Clausilia) stranzendorfensis n. sp.

Abb. 9-11.

Namengebung: nach der Fundstelle der Typusform.

Diagnose: Mäßig weit gerippt (R_1 etwa 8); Interlamellar gefältelt, Hauptfältchen z. T. mit Unterlamelle verbunden; Unterlamelle vorn stark s-förmig, meist mit Doppelfältchen, oberes Fältchen häufig rückgebildet; Subcolumellaris vorn stark gebogen; vordere untere Gaumenfalte kräftig; Lunella und Clausiliumplatte normal, Außenecke der Clausiliumplatte ± ausgebildet.

Locus typicus und Stratum typicum: Niederösterreich, Stranzendorf A; Rotlehm; Oberpliozän.

Typusmaterial: Holotypus (IPUW) (Abb. 9), Paratypen (IPUW). Maße (mm; Meßwerte in Klammern, wenn beschädigt): Holotypus = Gehäusefragment mit Mündung. 1¼ Windungen: Höhe = 4·1, D = 2·7, H_M = (2·3), D_M = (1·4); Paratypen: Gehäusefragmente mit Mündung: H_M/D_M: 2·4/1·9; (2·3)/1·9; 2·6/1·8; 2·5/(1·8); (2·3)/2·0; (2·3)/1·8; (2·5)/2·0; (2·4)/1·8; (2·4)/(1·7); (2·4)/(1·8).

Die *stranzendorfensis* unterscheidet sich von *cruciata* vor allem durch die Ausbildung der Unterlamelle (s. Diagnose). Von *strauchiana* H. Nordsieck, mit der zusammen sie in Stranzendorf vorkommt (vgl. Abb. 6), ist sie durch stärker s-förmige Unterlamelle mit der charakteristischen Ausbildung des Doppelfältchens und vorn stärker gebogene Subcolumellaris verschieden. Diese Unterschiede sind etwa die gleichen wie die zwischen *cruciata* und *pumila* (s. II); es kann daher angenommen werden, daß *stranzendorfensis* und *strauchiana* die Stammformen dieser beiden Arten sind.

Die *stranzendorfensis* liegt von folgenden Fundstellen Niederösterreichs vor:

Oberpliozän (MN 16):
Stranzendorf A (s. oben, Altersstellung nach Kleinsäugern vgl. Rabeder 1981, nach Molluskenfauna altersmäßig etwa Sessenheim entsprechend, vgl. H. Nordsieck 1981, 1982[28]) (Typusserie IPUW, Abb. 9-11): R_1 (10): 7-9½, $\bar{x}$ = 8·2; Interlamellarfältchen fast immer mit Unterlamelle verbunden; Subcolumellaris normal ausgebildet; Clausiliumplatte mit ausgeprägter Außenecke.
Stranzendorf C (Rotlehm, Altersstellung s. vorige, Gauss-Matuyama-Grenze im hangenden Löß C/D) (IPUW): R_1: 8; 8½; Interlamellarfältchen meist nicht mit Unterlamelle verbunden;

[28]) Das von mir früher (H. Nordsieck 1982: 147) angenommene geringere Alter von Stranzendorf A ist auf die Angaben von Binder (1977) zurückzuführen, die eine rein pleistozäne Fauna vermuten lassen; dies liegt daran, daß ein Teil der enthaltenen Arten falsch bestimmt sind oder in der Liste fehlen. So wurden z. B. *Clausilia stranzendorfensis* und *strauchiana* als *dubia* aufgeführt.

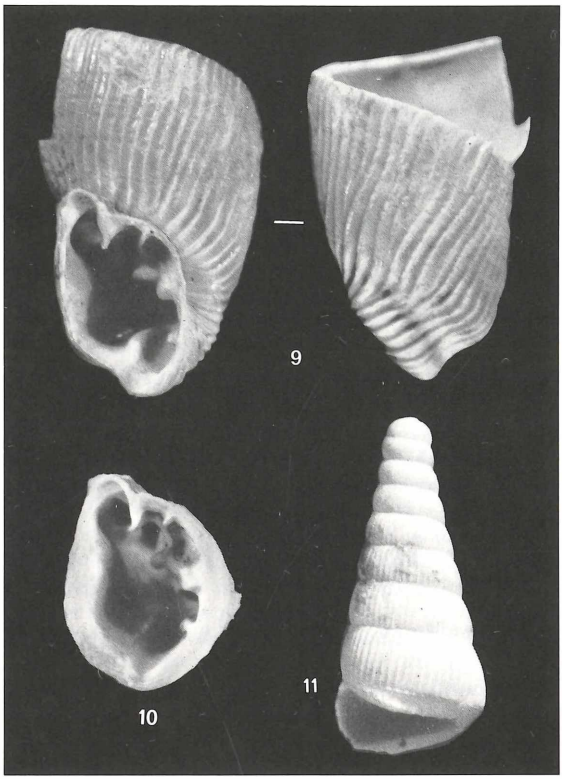


Abb. 9-11. *Clausilia (C.) stranzendorfensis* n. sp. Stranzendorf A, Oberpliozän. — 9: Gehäusefragment mit Mündung [Holotypus IPUW], 10/1; 10: ibidem [Paratypus IPUW], 10/1; 11: Gehäusespitze [Paratypus IPUW], 8/1. Phot. Senck.-Mus. (R. Albert).

Subcolumellaris ± stärker gebogen, der vorderen unteren Gaumenfalte genähert; Clausiliumplatte wie vorige.
Neudegg A (Rotlehm, nach Molluskenfauna wahrscheinlich älter als Stranzendorf A, H. Nordsieck unveröff.) (IPUW): Rippung wie bei vorigen; Interlamellarfältchen nicht (höchstens andeutungsweise) mit Unterlamelle verbunden; Subcolumellaris normal ausgebildet; Clausiliumplatte mit ± ausgeprägter Außenecke. Weiterer Beleg von Neudegg B.

Wie die Beschreibungen zeigen, unterscheiden sich die Formen von Stranzendorf C und Neudegg beträchtlich von der Typusform; sie dürften sich daher als jeweils jüngere bzw. ältere Unterart von dieser abtrennen lassen.

Die ältesten Nachweise von *cruciata* stammen aus den Deckenschottern von Uhlenberg, M. Buch und anderen Fundstellen, die dem Grenzbereich Plio-Pleistozän zuzuordnen sind (vgl. Abb. 6)[22]; diese und weitere Belege von mittel- und jungpleistozänen Fundstellen Mitteleuropas stimmen z. B. in der Rippendichte weitgehend mit der rezenten *cruciata* dieses Raums überein (H. Nordsieck unver-

öff.). Was die *cruciata* des Untersuchungsgebiets betrifft, so ist anzunehmen, daß sich im S des Verbreitungsgebiets der Art im Pleistozän enger gerippte Bestände absonderten, in die später von N her weiter gerippte eindrangen; auf diese Weise dürften die verschieden weit gerippten Formen entstanden sein, aus denen sich die italienische *cruciata* rezent zusammensetzt.

Rezente Arttaxa der Gattung *Clausilia* aus dem Untersuchungsgebiet.

(b. = *bidentata*, c. = *cruciata*, d. = *dubia*, r. = *rugosa*)

abietina DUPUY 1849, *Clausilia;* Catal. extramar. Gall. testac.: 4 = *b. abietina.*
agrestis MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia parvula* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 330 = *r. reboudii.*
albina CHARPENTIER 1852, *Clausilia rugosa* var.; J. de Conch., **3:** 391 = *r. rugosa*?
amiatae MARTENS in BONELLI 1873, *Clausilia*; Atti Soc. ital. Sci. nat., **15:** 417 = *c. amiatae.*
anceps A. SCHMIDT 1857, *Clausilia rugosa* var.; Krit. Gr. europ. Claus.: 45, T. 11 F. 202 = *b. bidentata.*
andreana FAGOT 1877, *Clausilia;* Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, **11:** 43 = *b. abietina.*
andusiensis COUTAGNE 1886, *Clausilia;* Ann. Malac., **2:** 234 = *r. andusiensis.*
aostana WESTERLUND 1901, *Clausilia dubia* var.; Mém. Acad. imp. Sci. St.-Pétersbourg, (8) **11** (11): 152 = *d. dubia.*
apiostoma BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gracilis* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 32 = *b. bidentata.*
apuana STEFANI 1883, *Clausilia cruciata* var.; Bull. Soc. malac. ital., **9:** 162 = *c. cruciata.*
arrosta BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 38 = *r. parvula.*
atrosuturalis BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 46 = *r. parvula.*
aubiniana BOURGUIGNAT 1869, *Clausilia;* Descr. esp. nouv. moll. terr. Alpes-Maritimes: 13 = *b. crenulata.*
aurigerana „FAGOT" BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 14 = *b. abietina.*
belonidea BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia*; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 45 = *r. belonidea.*
bertronica „FAGOT" BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 5 = *b. abietina.*
bigorriensis BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gallica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 23 = *b. abietina.*
bonellii MARTENS in BONELLI 1873, *Clausilia;* Atti Soc. ital. Sci. nat., **15:** 416 = *c. cruciata.*
buxorum BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 4 = *b. abietina.*
capellarum BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann Sci. nat., (6) **6** (2): 8 = *b. abietina.*
charpentieri „KÜSTER" CHARPENTIER 1852, *Clausilia;* J. de Conch., **3:** 391 [non L. PFEIFFER] = *b. moniziana.*
companyoi BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 50 = *r. reboudii.*
courquiniana BOURGUIGNAT 1876, *Clausilia;* Spec. noviss. moll. Europ.: 29 = *b. moniziana.*
crebrecostulata CAZIOT 1910, *Clausilia crenulata* var.; Étude moll. terr. fluv. Monaco: 356 = *b. crenulata.*
crenulata RISSO 1826, *Clausilia;* Hist. nat. Europ. mér., **4:** 86 = *b. crenulata.*
crinagcria BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gallica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 22 = *d. dubia.*
debilis FAGOT 1905, *Clausilia;* Butl. Inst. catal. Hist. nat. (Barcelona), **5** (9): 139 = *b. abietina*?
delpretiana STEFANI 1879, *Clausilia;* Bull. Soc. malac. ital., **5:** 41 = *r. pinii.*
dilophia „MABILLE" BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 47 = *r. parvula.*
druidica BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 14 = *b. abietina.*
druiditica BOURGUIGNAT 1860, *Clausilia;* Mal. terr. fluv. Bretagne: 105, T. 2 F. 3-6 = *b. abietina.*

dubia DRAPARNAUD 1805, *Clausilia;* Hist. nat. moll. terr. fluv. France: 70, T. 4 F. 10.
dupuyana BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 20 = *d. dubia.*
elongata CAZIOT 1910, *Clausilia crenulata* var.; Étude moll. terr. fluv. Monaco: 354, T. 9 F. 7 [non auct.] = *b. crenulata.*
ennychia BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 25 = *b. bidentata.*
erasa MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia nigricans* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 334 = *b. bidentata.*
eumicra „MABILLE" BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 51 = *r. parvula.*
eurystomia BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gallica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 23 = *d. dubia.*
eustilba BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gallica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 23 = *d. dubia.*
fagotiana BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 1 = *d. dubia.*
fallax MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia perversa* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 332, T. 24 F. 26 [non ROSSMÄSSLER] = ?
farinesiana „FAGOT" BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 23 = *d. dubia.*
fuxumica BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 9 = *b. abietina.*
gallica ROSSMÄSSLER 1838, *Clausilia rugosa;* Icon. Land- u. Süssw.-Moll., (1) **2** (1/2): 23, T. 34 F. 487 = ?
gallica BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 21 [non ROSSMÄSSLER] = *d. dubia.*
gallica WESTERLUND 1878, *Clausilia rugosa* var.; Mon. Claus.: 136 [non ROSSMÄSSLER nec BOURGUIGNAT] = *r. reboudii*?
garbetica BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia pyrenaica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 13 = *b. abietina.*
geretica BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gallica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 23 = *d. dubia.*
girathroa BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 48 = *r. parvula.*
glyca BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia gracilis* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 32 = *b. bidentata.*
greixensis FAGOT 1905, *Clausilia;* Butl. Inst. catal. Hist. nat. (Barcelona), **5** (9): 140 = *b. abietina*?
guebhardi CAZIOT 1910, *Clausilia crenulata* var.; Étude moll. terr. fluv. Monaco: 353, T. 9 F. 1,8 = *b. crenulata.*
hypochra COUTAGNE 1886, *Clausilia;* Ann. Malac., **2:** 230 = *r. reboudii.*
isseli A. & G. B. VILLA 1868, *Clausilia;* Bull. malac. ital., **1** (3): 37, T. 3 F. 1-4 = *b. crenulata.*
jurensis COUTAGNE 1886, *Clausilia;* Ann. Malac., **2:** 232 = *b. bidentata.*
laevior BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia druidica* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 15 = *b. abietina.*
lamalouensis LETOURNEUX 1877, *Clausilia;* Rev. Mag. Zool., (3) **5:** 346 = *r. lamalouensis.*
llavorsiana FAGOT 1884, *Clausilia;* Ann. Malac., **2:** 186 = *b. abietina*?
lunensis STEFANI 1881, *Clausilia;* Bull. Soc. malac. ital., **7:** 59 = *r. pinii.*
lusitanica BOURGUIGNAT 1876, *Clausilia;* Spec. noviss. moll. Europ.: 27 = *b. moniziana.*
maceana BOURGUIGNAT 1869, *Clausilia;* Descr. esp. nouv. moll. terr. Alpes-Maritimes: 12 = *b. crenulata.*
macranaexis BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia dupuyana* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 21 = *d. dubia.*
magdalenica SALVAÑÁ 1887, *Clausilia;* Crón. Cient. Barcelona, **10:** 140 = *r. magdalenica.*
mamillata BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 10 = *b. abietina.*
micratracta BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 30 = *r. parvula.*
microlena BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 52 = *r. reboudii.*
minor CHARPENTIER 1852, *Clausilia rugosa* var.; J. de Conch., **3:** 391 [non auct.] = *r. lamalouensis.*
minor A. SCHMIDT 1857, *Clausilia rugosa* var.; Krit. Gr. europ. Claus.: 44 T. 11 F. 201, T. 6 F. 104-107 [non auct.] = *r. provincialis.*
modesta MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia perversa* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 332, T. 24 F. 25 [non ROSSMÄSSLER] = ?
moitessieri BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 42 = *r. rugosa.*

moniziana LOWE 1852, *Clausilia;* Ann. Mag. nat. Hist., (2) **9:** 278 = *b. moniziana.*
nana KÜSTER 1857, *Clausilia;* M.CH.Conch.Cab., (2) **1** (14): 156, T. 17 F. 27-29 [non SCHOLTZ] = *r. reboudii.*
nansoutyana BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 24 = *d. dubia.*
nantuacina BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 39 = *r. belonidea.*
obscura MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia nigricans* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 334 [non CHARPENTIER] = *b. bidentata.*
oreinos KÄUFEL 1929, *Clausilia rugosa pyrenaica;* Senckenbergiana, **11:** 20, Abb. 5-6 = *b. abietina.*
orophila BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia penchinati* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 45 = *b. abietina.*
pecchiolii STEFANI 1879, *Clausilia;* Bull. Soc. malac. ital., **5:** 43 = *r. pinii.*
pegorarii POLLONERA 1885, *Clausilia;* Atti r. Acad. Sci. Torino, **20** (5): 693 = *r. parvula.*
penchinati BOURGUIGNAT 1876, *Clausilia;* Spec. noviss. moll. Europ.: 30 = *r. penchinati.*
perexilis „FAGOT" BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 11 = *r. reboudii.*
pinii WESTERLUND 1878, *Clausilia rugosa* var.; Mon. Claus.: 136 = *r. pinii.*
pleurasthena BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 37 = *r. reboudii.*
provincialis COUTAGNE 1886, *Clausilia;* Ann. Malac., **2:** 233 = *r. provincialis.*
pumicata PALADILHE 1875, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **2** (8): 2, T. 21 F. 7-10 = *b. abietina.*
pupoides MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia nigricans* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 335 [non SPIX] = *d. dubia.*
pyrenaica CHARPENTIER 1852, *Clausilia rugosa* var.; J. de Conch., **3:** 391 = *b. abietina.*
queyrasiana COUTAGNE 1886, *Clausilia;* Ann. Malac., **2:** 229 = *d. dubia.*
reboudii DUPUY 1850, *Clausilia;* Hist. nat. moll. terr. d'eau douce France, **4:** 356, T. 18 F. 3-4 = *r. reboudii.*
rhytina WESTERLUND 1886, *Clausilia cruciata* var.; Nachtr. Fauna Binnenconch., 1: 7 = *d. dubia.*
rugosa DRAPARNAUD 1801, *Pupa;* Tabl. moll. terr. fluv. France: 63 bzw. 1805, *Clausilia;* Hist. nat. moll. terr. fluv. France: 73, T. 4 F. 19-20.
rupestris BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia obtusa* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 27 [non L. PFEIFFER] = *b. abietina.*
rupicola MOQUIN-TANDON 1856, *Clausilia perversa* var.; Hist. nat. moll. terr. fluv. France, **2:** 332, T. 24 F. 27 [non MORTILLET] = ?
saintsimonis BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 3 = *b. abietina.*
saxorum BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia pumicata* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 17 = *b. abietina.*
subuliformis „CHARPENTIER" KÜSTER 1853, *Clausilia;* M. CH. Conch. Cab., (2) **1** (14): 147, T. 16 F. 13-17 = *b. moniziana.*
vauclusensis COUTAGNE 1881, *Clausilia;* Ann. Soc. linn. Lyon, (NS) **28:** 38 (sep.) = *r. reboudii.*
velaviana BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 36 = *r. rugosa.*
ventrosa BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia obtusa* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 28 = *b. bidentata.*
vosgesiaca BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia dubia* var.; Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 20 = *d. dubia.*
ylora BOURGUIGNAT 1877, *Clausilia;* Ann. Sci. nat., (6) **6** (2): 17 = *d. dubia.*

Zusammenfassung.

In dieser Arbeit wird die Gattung *Clausilia* DRAPARNAUD, speziell die Arten in SW-Europa (Frankreich, Iberische Halbinsel, Piemont, Apenninen-Halbinsel), revidiert und damit das seit langem bestehende *Clausilia rugosa*-Problem gelöst. In Teil I wird die Geschichte dieses Problems von der Beschreibung der *rugosa* durch DRAPARNAUD bis heute dargestellt. Es wird gezeigt, daß, abgesehen von dem durch die „Nouvelle École" erzeugten nomenklatorischen Chaos, die Hauptursache dieses Problems in der permanenten Vermengung bzw. Verwechslung der Arten *rugosa* und *bidentata* lag. In Teil II wird das System der Gattung revidiert und deren Phylogenese rekonstruiert. Die Gattung (abgesehen vom Subgenus *Strobeliella* H. NORDSIECK) besteht aus fünf Arten: *rugosa* DRAPARNAUD, der *parvula* FÉRUSSAC und *pinii* WESTERLUND als Unterarten zugeordnet werden müssen, *bidentata* STRÖM, *cruciata* STUDER, *pumila* C. PFEIFFER und *dubia* DRAPARNAUD. Von diesen Arten werden gehäuse- und genitalmorphologische Diagnosen gegeben; zusätzlich werden Angaben zu Verbreitung und Biotop gemacht. Die Arten werden auf zwei Untergattungen verteilt, *Clausilia (Andraea)* L. PFEIFFER mit *dubia* und *C. (Clausilia)* mit den übrigen Arten. Die plesio- und apomorphen Merkmale der Arten werden ermittelt, und mit ihrer Hilfe wird deren Phylogenese rekonstruiert. In Teil III werden die Arten SW-Europas, besonders *rugosa, bidentata* und *cruciata,* genauer beschrieben. Diese Arten werden in Unterarten gegliedert, deren Diagnose und Verbreitung angegeben werden. Die bisher beschriebenen Taxa, darunter die zahlreichen der „Nouvelle École", werden den betreffenden Unterarten zugeordnet. Die *rugosa* des Untersuchungsgebiets wird in die Unterarten *r. rugosa* (mit mikrogeographischer Rasse *r. andusiensis* COUTAGNE), *r. lamalouensis* LETOURNEUX, *r. belonidea* BOURGUIGNAT, *r. reboudii* DUPUY (mit *r. provincialis* COUTAGNE), *r. parvula* FÉRUSSAC, *r. penchinati* BOURGUIGNAT (mit *r. magdalenica* SALVAÑÁ) und *r. pinii* WESTERLUND, die *bidentata* des Untersuchungsgebiets in die Unterarten *b. bidentata, b. abietina* DUPUY, *b. moniziana* LOWE und *b. crenulata* RISSO und die *cruciata* des Untersuchungsgebiets in die Unterarten *c. pedemontana* n. subsp. (Locus typicus: Piemont, Viù) und *c. cruciata* (mit *c. amiatae* MARTENS) gegliedert. Mit Hilfe der fossilen Formen des europäischen Plio- und Pleistozäns, die sich ausnahmslos den rezenten Arten zuordnen bzw. anschließen lassen, wird die Evolution der genannten Arten bis zu ihren pliozänen Stammarten zurückverfolgt. In diesem Zusammenhang werden die folgenden fossilen Taxa der Gattung neu beschrieben: *Clausilia (C.) rugosa antiquitatis* n. subsp. (Locus typicus und Stratum typicum: Niederösterreich, Radlbrunn, Grenze Plio-Pleistozän) und *C. (C.) stranzendorfensis* n. sp. (Niederösterreich, Stranzendorf A, Oberpliozän). Von besonderem Interesse ist die Evolution der *rugosa,* die eine noch im Gange befindliche Artumwandlung darstellt.

Summary.

In this paper the genus *Clausilia* DRAPARNAUD, with special regard to the species in southwest Europe (France, Iberian peninsula, Piedmont, Apenninan peninsula) is revised, and thereby the long-standing *Clausilia rugosa* problem is solved. In the first part the history of this problem from the description of *rugosa* by DRAPARNAUD until today is described. It is shown that, apart from the nomenclatural chaos produced by the "Nouvelle École", the problem originated mainly from the permanent mingling resp. confounding of the species *rugosa* and *bidentata.* In the second part the system of the genus is revised, and the phylogeny of the species belonging to is reconstructed. The genus (except for the subgenus *Strobeliella* H. NORDSIECK) contains five species: *rugosa* DRAPARNAUD, with which *parvula* FÉRUSSAC and *pinii* WESTERLUND must be classified as subspecies, *bidentata* STRÖM, *cruciata* STUDER, *pumila* C. PFEIFFER, and *dubia* DRAPARNAUD. The diagnoses of these species based on shell and genital morphology are given; information on their distribution and biotope is added. The species are divided among two subgenera: *Clausilia (Andraea)* L. PFEIFFER including *dubia* and *C. (Clausilia)* including the other species. The plesiomorphous and apomorphous

characters of the species are ascertained, and by means of them their phylogeny is reconstructed. In the third part the species of southwest Europe, especially *rugosa*, *bidentata* and *cruciata*, are described in detail. These species are divided into subspecies the diagnoses and distribution of which are given. The taxa which were described until now, among them the numerous ones of the "Nouvelle École", are synonymized with the respective subspecies. The *rugosa* of the region concerned is divided into the subspecies *r. rugosa* (with microgeographical race *r. andusiensis* COUTAGNE), *r. lamalouensis* LETOURNEUX, *r. belonidea* BOURGUIGNAT, *r. reboudii* DUPUY (with *r. provincialis* COUTAGNE), *r. parvula* FÉRUSSAC, *r. penchinati* BOURGUIGNAT (with *r. magdalenica* SALVAÑÁ), and *r. pinii* WESTERLUND, the *bidentata* of this region into the subspecies *b. bidentata*, *b. abietina* DUPUY, *b. moniziana* LOWE and *b. crenulata* RISSO, and the *cruciata* of this region into the subspecies *c. pedemontana* n. subsp. (Locus typicus: Piedmont, Viù) and *c. cruciata* (with *c. amiatae* MARTENS). By means of the examined fossil forms of the European Plio- and Pleistocene which can be classified with resp. joined to the Recent species without exception the evolution of these species is traced back to the Pliocene stem species. In this connection the following two fossil taxa are described as new: *Clausilia (C.) rugosa antiquitatis* n. subsp. (Locus typicus and stratum typicum: Lower Austria, Radlbrunn, Plio-Pleistocene limit) and *C. (C.) stranzendorfensis* n. sp. (Lower Austria, Stranzendorf A, Upper Pliocene). Of special interest is the evolution of the species *rugosa*, which represents a species transformation being still in progress.

Schriften.

ANDREAE, A. (1884): Der Diluvialsand von Hangenbieten im Unter-Elsass. — Abh. geol. Specialk. Elsass-Lothringen, **4** (2): 18-23, 30-50.

BINDER, H. (1977): Bemerkenswerte Molluskenfaunen aus dem Pliozän und Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr., **3**: 1-78. Wien.

BOATO, A., BODON, M. & GIUSTI, F. (1985): Molluschi terrestri e d'acqua dolce delle Alpi Liguri. — Lav. Soc. ital. Biogeogr., (NS) **9**: 237-371. Forlì.

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

BOETTGER, O. (1877): Clausilienstudien. — Palaeontogr., (NF) Suppl., **3**: 1-122. Kassel.

— — — (1878a): Systematisches Verzeichniss der lebenden Arten der Landschnecken-Gattung *Clausilia* DRAP. mit ausführlicher Angabe der geographischen Verbreitung der einzelnen Species. — Ber. offenbach. Ver. Naturk., **17/18**: 18-101.

— — — (1878b): Die Clausilien des Mosbacher Sandes. — Notizbl. Ver. Erdkde. mittelrhein. geol. Ver., (3) **17** (204): 321-323.

BOFILL, A. & HAAS, F. (1920-1921): Estudi sobre la malacologia de les valls Pirenaiques Catalanes. 2. — Treb. Mus. Ciènc. nat. Barcelona, **3** (9): 1-99 (1920); 3. — ibid., **3** (10): 100-220 (1920); 4. — ibid., **3** (12): 221-375 (1920); 5. — ibid., **3** (13): 376-831 (1920); [B., H. & AGUILAR-AMAT, J. B. DE] 6. — ibid., **3** (14): 832-1241 (1921).

BONELLI, S. (1873): Catalogo dei molluschi raccolti nei dintorni di Siena e in qualche altra parte di Toscana [con note del dott. EDUARD VON MARTENS]. — Atti Soc. ital. Sci. nat., **15**: 400-423.

BOURGUIGNAT, J. R. (1876): Species novissimae molluscorum in Europaeo systemati detectae, notis diagnosticis succinctis breviter descriptae. — 80 S. Paris.

— — — (1876-1877): Histoire des Clausilies de France vivantes et fossiles. — Ann. Sci. nat., (6) **4** (10): 1-29 (1876); (6) **5** (4): 1-50 (1877); (6) **6** (2): 1-66 (1877).

CAZIOT, E. (1910): Étude sur les mollusques terrestres et fluviatiles de la Principauté de Monaco et du Département des Alpes-Maritimes. — 559 S. Monaco.

— — — (1912): Synopsis molluscorum in regione palaearctica viventium ex typo *Clausilia* DRAPARNAUD. Par le Dr WESTERLUND. Modifié, en partie, et complété par le commandant CAZIOT. — Ann. Soc. linn. Lyon, (NS) **59:** 21-60.

CHARPENTIER, J. DE (1852): Essai d'une classification naturelle des Clausilies. — J. de Conch., **3:** 357-408.

COUTAGNE, G. (1881): Notes sur la faune malacologique du bassin du Rhône. — Ann. Soc. linn. Lyon, (NS) **28:** 1-55 (sep.).

— — — (1886): Description de quelques Clausilies nouvelles de la faune française. — Ann. Malac., **2:** 229-236.

DEHM, R. (1979): Artenliste der altpleistozänen Molluskenfauna vom Uhlenberg bei Dinkelscherben. — Geologica bavarica, **80:** 123-125. München.

DRAPARNAUD, J. P. R. (1805): Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de la France. — VIII + 164 S. Paris.

DUPUY, D. (1850): Histoire naturelle des mollusques terrestres et d'eau douce qui vivent en France. — **4:** 331-458. Paris.

EHRMANN, P. (1933): Mollusca. — In: BROHMER, EHRMANN & ULMER, Tierwelt Mitteleurop., **2** (1): 264 S. Leipzig.

FAGOT, P. (1884): Contribution à la faune malacologique de la Catalogne. — Ann. Malac., **2:** 169-194.

— — — (1892): Histoire malacologique des Pyrénées françaises et espagnoles. — **1:** 156 S. Bagnères-de-Bigorre.

— — — (1905): Contributions à la faune malacologique de la Catalogne. — Butl. Inst. catal. Hist. nat. (Barcelona), **5** (9): 138-143.

FORCART, L. (1957): Ipsa Studeri Conchylia. Professor SAMUEL STUDER (1757-1834), seine Bedeutung als Naturforscher und die von ihm hinterlassene Molluskensammlung. — Mitt. naturf. Ges. Bern, (NF) **15:** 157-210.

GEISSERT, F. (1970): Mollusken aus den pleistozänen Mosbacher Sanden bei Wiesbaden (Hessen). — Mz. naturw. Arch., **9:** 147-203. Mainz.

GERMAIN, L. (1930): Mollusques terrestres et fluviatiles (première partie). — Faune de France, **21:** 477 + VIII S. Paris.

GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken (3. Aufl.). — XI + 224 S. Stuttgart.

GITTENBERGER, E. & RIPKEN, T. E. J. (1981): Zwei wenig bekannte Clausilien aus Süd-Frankreich (Clausiliidae: Clausiliinae). — Arch. Moll., **111** (4/6): 173-180.

GITTENBERGER, E. (1982): Zur Anatomie von *Clausilia (Clausilia) rugosa* (DRAPARNAUD, 1801). — Basteria, **46** (5/6): 132.

GIUSTI, F. & MAZZINI, M. (1970): Notulae malacologicae XIV. I molluschi delle Alpi Apuane. Elenco delle specie viventi con descrizione di una nuova specie *Vitrinobrachium baccettii* n. sp. — Lav. Soc. ital. Biogeogr., (NS) **1:** 202-335. Forlì.

GIUSTI, F., CASTAGNOLO, L. & MANGANELLI, G. (1985): La fauna malacologica delle faggete italiane: brevi cenni di ecologia, elenco delle specie e chiavi per il riconoscimento dei generi e della entità più communi. — Boll. malac., **21** (5/6): 69-144. Milano.

GRAY, J. E. (1847): A list of the genera of Recent Mollusca, their synonyma and types. — Proc. zool. Soc. Lond., **15:** 129-219.

GUÉRIN, C. (1982): Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. — Geobios, **15** (4): 593-598. Lyon.

INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (1931): Opinion 119. — Smith. Misc. Coll., **73** (7): 23-28. Washington.

— — — (1987): Opinion 1455 [*Clausilia* DRAPARNAUD, 1805 (Mollusca, Gastropoda): *Pupa rugosa* DRAPARNAUD, 1801 designated as type species]. — Bull. Zool. Nomencl., **44** (3): 211.

KÄUFEL, F. (1928): Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und Formenbildung der Clausiliiden in den Südalpen. — Arch. Moll., **60**: 69-107.

— — — (1929): Beitrag zur Kenntnis der spanischen Clausiliiden, gesammelt von Dr. F. HAAS in den Jahren 1914-1917. — Senckenbergiana, **11**: 13-21.

KENNARD, A. S. & WOODWARD, B. B. (1923): Note on the nomenclature and systematic arrangement of the Clausiliidae. — Proc. malac. Soc. Lond., **15**: 298-308.

KERNEY, M. P. & CAMERON, R. A. D. (1979): A field guide to the land snails of Britain and north-west Europe. — 288 S. London.

KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D. & JUNGBLUTH, J. H. (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. — 384 S. Hamburg und Berlin.

KLEMM, W. (1960): *Clausilia dubia* DRAPARNAUD und ihre Formen in Österreich. — Arch. Moll., **89** (1/3): 81-109.

— — — (1972): Eine neue Rasse von *Clausilia cruciata* STUDER und Bemerkungen zur Rassen- und Formenbildung dieser Art. — Arch. Moll., **102** (1/3): 57-69.

KÜSTER, H. C. (1844-1862): Die Schließschnecken und die verwandten Gattungen (*Clausilia, Balea, Cylindrella, Megaspira*). — In: MARTINI-CHEMNITZ, Conch. Cab., (2) **1** (14): 355 S. Nürnberg.

KUKLA, G. J. (1977): Pleistocene land-sea correlations. I. Europe. — Earth-Sci. Rev., **13**: 307-374. Amsterdam.

LESSONA, M. (1880): Molluschi viventi del Piemonte. — Atti r. Accad. Lincei, Mem. Cl. Sci. fis. mat. nat., (3) **7**: 317-380. Roma.

LETOURNEUX, M. A. (1877): Mollusques terrestres et fluviatiles recueillis en juillet et en août 1876 aux environs de Lamalou-les-Bains (Hérault). — Rev. Mag. Zool., (3) **5**: 336-353.

LOCARD, A. (1894): Conchyliologie française. Les coquilles terrestres de France. Description des familles, genres et espèces. — 370 S. Paris.

— — — (1896): Ipsa Draparnaudi Conchylia. Études critiques sur la collection DRAPARNAUD du musée royal et impérial de Vienne. — Bull. Soc. Agr., Sci. Industr. Lyon, (7) **4**: 5-190.

LOWE, R. T. (1852): Brief diagnostic notices of new Maderan land shells. — Ann. Mag. nat. Hist., (2) **9**: 112-120, 275-279.

LOŽEK, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. — Rozpr. Ústř. Úst. Geol., **31**: 374 S. Prag.

MANIA, D. (1973): Paläoökologie, Faunenentwicklung und Stratigraphie des Eiszeitalters im mittleren Elbe-Saale-Gebiet auf Grund von Molluskengesellschaften. — Geologie, **21**, Bh. 78/79: 1-175. Berlin.

MOQUIN-TANDON, A. (1855-1856): Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de France. — **2**: 646 S. Paris.

MORELET, A. (1845): Description des mollusques terrestres et fluviatiles du Portugal. — VII + 115 S. Paris.

MÜNZING, K. & AKTAS, A. (1987): Weitere Funde molluskenführender Mergellagen im Unteren Deckenschotter von Bayerisch Schwaben. — Jb. Mitt. oberrhein. geol. Ver., (NF) **69:** 181-193. Stuttgart.

NEUENHAUS, H. (1911): Die Aufschlüsse in den Mosbacher Diluvialsanden der Umgebung von Biebrich-Wiesbaden und ihre Konchylienfauna. — Jb. nassau. Ver. Naturk. Wiesb., **64:** 102-117.

NOBRE, A. (1908): Mollusques terrestres du Portugal, 1. Monographie des familles Pupidae et Stenogyridae. — Ann. Acad. polytechn. Porto, **3:** 1-22.

NORDSIECK, H. (1963): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, I. — Arch. Moll., **92** (3/4): 81-115.

— — — (1966): ibid., III. *Clausilia whateliana* und ihre Beziehungen zu den übrigen *Clausilia*-Arten, besonders zum Subgenus *Neostyriaca*. — Arch. Moll., **95** (1/2): 19-47.

— — — (1972): Fossile Clausilien, I. Clausilien aus dem Pliozän W-Europas. — Arch. Moll., **102** (4/6): 165-188.

— — — (1976): ibid., III. Clausilien aus dem O-Pliozän des Elsaß, II (mit Bemerkungen zur systematischen Stellung von *Triptychia*). — Arch. Moll., **107** (1/3): 73-82.

— — — (1977): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XVIII. Neue Taxa rezenter Clausilien. — Arch. Moll., **108** (1/3): 73-107.

— — — (1978): ibid., XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien. — Arch. Moll., **109** (1/3): 67-89.

— — — (1979): ibid., XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien. — Arch. Moll., **109** (4/6): 249-275.

— — — (1981): Fossile Clausilien, VI. Die posteozänen tertiären Clausilien Mittel- und West-Europas. — Arch. Moll., **111** (1/3): 97-114.

— — — (1982): Zur Stratigraphie der neogenen Fundstellen der Clausiliidae und Triptychiidae Mittel- und Westeuropas (Stylommatophora, Gastropoda). — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **22:** 137-155.

— — — (1984): Ergänzungen zum System der rezenten europäischen Clausilien, I (Gastropoda: Clausiliidae). — Arch. Moll., **114** (4/6): 213-216.

PALADILHE, A. (1875): Description de quelques nouvelles espèces de mollusques et prodrome à une étude monographique sur les Assiminées européennes. — Ann. Sci. nat., (6) **2** (8): 1-15.

PAULUCCI, M. (1881): Contribuzione alla fauna malacologica italiana. Specie raccolte dal Dr. G. CAVANNA negli anni 1878, 1879, 1880 con elenco delle conchiglie abruzzesi e descrizione di due nuove *Succinea*. — Bull. Soc. malac. ital., **7:** 69-180.

PFEIFFER, C. (1821): Systematische Anordnung und Beschreibung deutscher Land- und Wasser-Schnecken, mit besonderer Rücksicht auf die bisher in Hessen gefundenen Arten. — X + 134 S. Cassel und Berlin.

PFEIFFER, L. (1848): Monographia Heliceorum viventium. — **2:** 594 S. Leipzig.

PINI, N. (1879a): Nuove specie o forme poco note di molluschi. — Atti Soc. ital. Sci. nat., **21:** 1-17 (sep.).

— — — (1879b): Appunti malacologici sopra alcune forme di conchiglie italiane, pubblicate come nuove specie nel Vol. V del Bullettino della Società Malacologica Italiana. — Atti Soc. ital. Sci. nat., **22:** 1-20 (sep.).

POLINSKI, W. (1928): On *Pirostoma dubia cravenensis* TAYL., its affinities and its geographical origin. — J. Conch., **18** (9): 256-264.

POLLONERA, C. (1885): Elenco dei molluschi terrestri viventi in Piemonte. — Atti r. Acad. Sci. Torino, **20** (5): 675-703.

RABEDER, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr., **8:** 1-373. Wien.

RISSO, A. (1826): Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes-Maritimes. — **4:** VII + 439 S. Paris.

ROSSMÄSSLER, E. A. (1838): Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten, (1) **2** (1/2): 1-43, T. 31-40. Dresden und Leipzig.

SALVAÑÁ, J. M. (1887): Moluscos nuevos de España. — Crón. Cient. Barcelona, **10:** 137-142.

SCHMIDT, A. (1857): Die kritischen Gruppen der europäischen Clausilien. I. — VI + 63 S. Leipzig.

STABILE, J. (1864): Mollusques terrestres vivants du Piémont. — Atti Soc. ital. Sci. nat., **7:** 1-141.

STEENBERG, C. M. (1914): Anatomie des Clausilies danoises. I. Les organes génitaux. — Mindeskr. J. STEENSTRUP, **29:** 1-44. Kopenhagen.

STEFANI, C. DE (1879): Nuove specie di molluschi viventi nell'Italia centrale. — Bull. Soc. malac. ital., **5:** 38-48.

— — — (1881): *Clausilia lunensis.* — Bull. Soc. malac. ital., **7:** 59-62.

— — — (1883): Molluschi viventi nelle Alpi Apuane, nel Monte Pisano e nell'Appennino adiacente. — Bull. Soc. malac. ital., **9:** 11-253.

TURTON, W. (1831): A manual of the land and fresh-water shells of British Islands, arranged according to the more modern systems of classifications. — VIII + 150 + 16 S. London.

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

VILLA, A. & G. B. (1868): Specie nuove. 1. *Clausilia Isseli.* — VILLA, Tav. III. fig. 1-4. — Bull. malac. ital., **1** (3): 37-40.

WESTERLUND, C. A. (1878): Monographia Clausiliarum in regione palaeoarctica viventium. — XXVII + 184 S. Lund.

ZILCH, A. (1959-1960): Euthyneura. — In: WENZ, Gastropoda, Handb. Paläozool., **6** (2): XII + 834 S. Berlin.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien eine Arbeit von HOLYOAK & SEDDON (1988), die dem Titel nach etwa das gleiche Thema hat. Es handelt sich allerdings nicht um eine Revision, da die Autoren (wie sie selbst zugeben) nicht den Versuch machen, die zahlreichen beschriebenen Taxa der Gruppe zu identifizieren und den verschiedenen Arten zuzuordnen. Die Arbeit enthält eine Fülle von Informationen, besonders zu *Clausilia bidentata,* und hat im Prinzip das gleiche Ergebnis wie die vorliegende Arbeit; sie bedarf jedoch kritischer Anmerkungen, die in folgenden Punkten zusammengefaßt sind: 1) Gehäusemorphologie: Von den Gehäusemerkmalen werden nur Größe, Gestalt und Rippung verwendet; die artunterscheidenden Merkmale des Clausiliars werden nicht berücksichtigt (: 59-61). Die Hypothese, daß die Rippendichte bei *bidentata* rein ökologisch (modifikatorisch) bestimmt sein soll, bei *rugosa* aber nicht (: 61), erscheint unwahrscheinlich. 2) Genitalmorphologie: Von den Merkmalen der Ausführgänge wird nur die Länge der Schleife der männlichen Endwege benutzt, die übrigen Merkmale nicht (: 56-57, Fig. 1). Die Teile der männlichen Ausführgänge werden falsch homologisiert; als Epiphallus bezeichnen die Autoren den Teil, der einen großen Teil des Vas deferens, den Epiphallus und einen Teil des Penis umfaßt. 3) Artsystematik: Die Untergliederung der Arten beschränkt sich auf die von *rugosa* in *r. rugosa* und *r. parvula; b. crenulata, r. pinii* und *r. andusiensis* werden als weitere mögliche Unterarten genannt (: 63-65, Taf. 5). Die *r. rugosa* der Autoren enthält also neben der Nominatrasse, der Übergangsrasse *r. lamalouensis* und mehreren Kleinrassen auch *r. penchinati, r. reboudii* und *r. pinii;* die *r. rugosa* von Anduze wird als *andusiensis* fehlgedeutet. Die *b. moniziana* wird überhaupt nicht erwähnt. 4) Gattungssystematik: Die Abtrennung der Untergattung *Strobeliella* wird abgelehnt, die der mit dieser nahe verwandten Gattung *Neostyriaca* dagegen angenommen (: 66). Die Argumentation zu *Strobeliella* ist außerdem hinfällig, weil die Begründung der Abtrennung falsch wiedergegeben wird. 5) Kopulationsbiologie: Der aus fehlender Beobachtung der Kopulation und fehlendem Polymorphismus bei einigen Enzymen gezogene Schluß auf Selbstbefruchtung (: 62) erscheint voreilig. Die Kopulation bei *Clausilia* kommt nach meinen Beobachtungen ebenso häufig vor wie bei anderen Clausiliidae, ist aber von kurzer Dauer (daher die seltene Beobachtung); die Art der Kopulation (Bildung eines Spermafadens, einseitig, Ausstülpung der Vagina bei dem als Weibchen fungierenden Tier) macht den eigentümlichen Bau der männlichen Endwege verständlich (H. NORDSIECK unveröff.).

HOLYOAK, D. T. & SEDDON, M. B. (1988): Systematics and biogeography of some western European *Clausilia* (Gastropoda: Clausiliidae). — J. Conch., **33**: 55-80, Taf. 5.

Erklärungen zu Tafel 1.

Phot. Senckenberg-Museum (R. ALBERT).
Vergr. Gehäuse 5/1, Nacken 8/1.

Fig. 1. *Clausilia (C.) rugosa rugosa* (DRAPARNAUD).
Montpellier [Slg. O. BOETTGER ex DUPUY, SMF 131315a].

Fig. 2. *Clausilia (C.) rugosa rugosa* (DRAPARNAUD).
Bagnols-sur-Cèze [Slg. JETSCHIN ex MARGIER, SMF 87658a].

Fig. 3. *Clausilia (C.) rugosa andusiensis* COUTAGNE.
Anduze bei Alès [ex H. NORDSIECK, SMF 307773].

Fig. 4. *Clausilia (C.) rugosa lamalouensis* LETOURNEUX.
Lamalou-les-Bains bei Bédarieux [ex H. NORDSIECK, SMF 307774].

Fig. 5. *Clausilia (C.) rugosa belonidea* BOURGUIGNAT.
Sassenage bei Grenoble [Slg. O. BOETTGER ex GOLDFUSS, SMF 129162a].

Fig. 6. *Clausilia (C.) rugosa reboudii* DUPUY.
Saint-Marcellin [Slg. O. BOETTGER ex DUPUY, Syntypus? SMF 129559a].

Fig. 7. *Clausilia (C.) rugosa provincialis* COUTAGNE.
Saignon bei Apt [ex H. NORDSIECK, SMF 307775].

Fig. 8. *Clausilia (C.) rugosa penchinati* BOURGUIGNAT.
Gerona [Slg. JETSCHIN ex DE CHIA, SMF 86207a].

Fig. 9. *Clausilia (C.) rugosa penchinati* BOURGUIGNAT.
Sarrià bei Barcelona [Slg. JETSCHIN ex BOFILL, SMF 86208a].

H. Nordsieck:
Revision der Gattung *Clausilia* Draparnaud.

Erklärungen zu Tafel 2.

Phot. Senckenberg-Museum (R. ALBERT).
Vergr. Gehäuse 5/1, Nacken 8/1.

Fig. 10. *Clausilia (C.) rugosa magdalenica* SALVAÑÁ.
Pla Traver bei Olot [Slg. HAAS ex ROSALS, SMF 131404a].

Fig. 11. *Clausilia (C.) rugosa pinii* WESTERLUND.
Castel del Piano [Slg. O. BOETTGER, SMF 129627a].

Fig. 12. *Clausilia (C.) bidentata abietina* DUPUY.
Cauterets bei Lourdes [Slg. ROSSMÄSSLER ex DUPUY, Syntypus? SMF 307780a].

Fig. 13. *Clausilia (C.) bidentata abietina* DUPUY.
Vicdessos bei Tarascon-sur-Ariège [Slg. ROSSMÄSSLER ex CHARPENTIER, Syntypus *pyrenaica* CHARPENTIER?, SMF 131398].

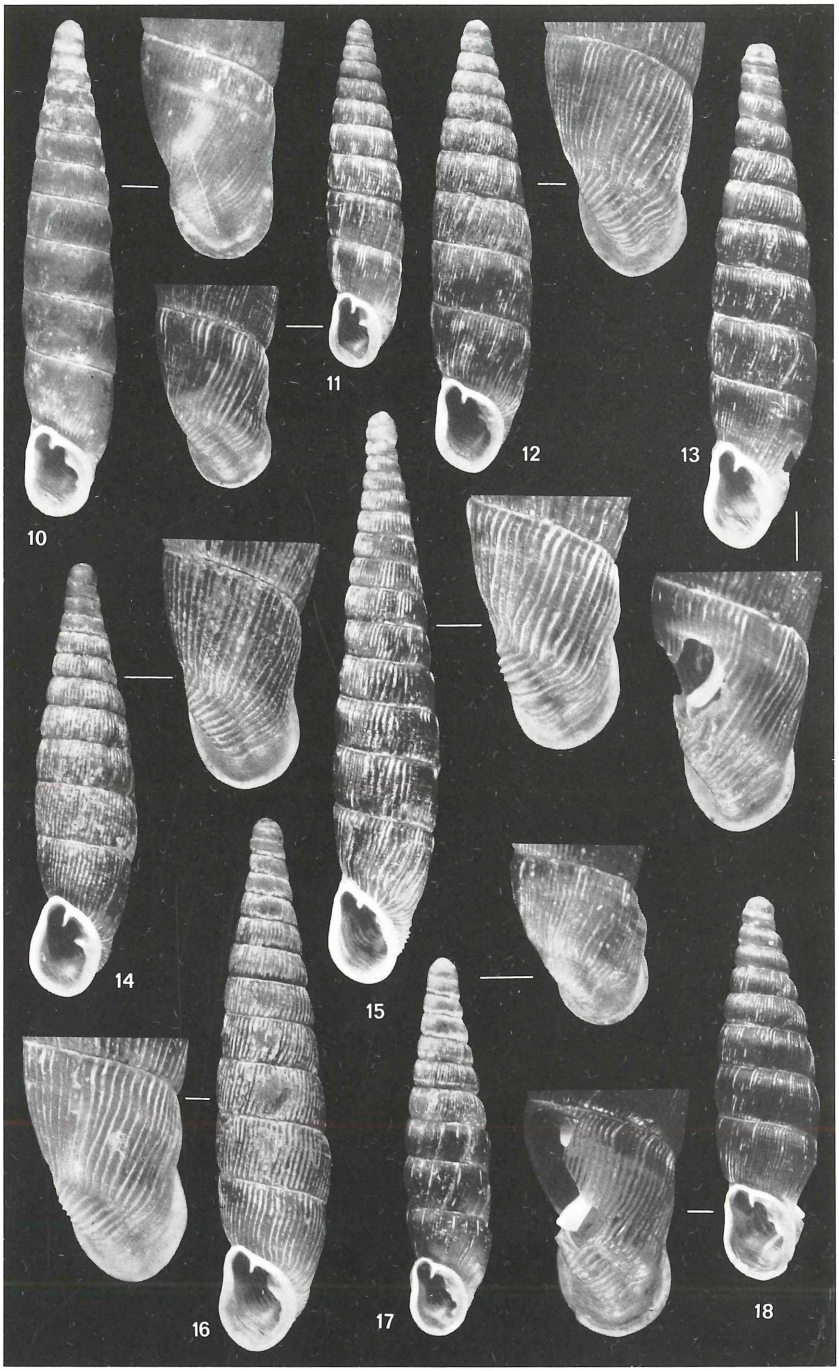
Fig. 14. *Clausilia (C.) bidentata abietina* DUPUY.
Brest [Slg. JETSCHIN ex BAVAY, SMF 86218a].

Fig. 15. *Clausilia (C.) bidentata moniziana* LOWE.
Coimbra [Slg. O. BOETTGER ex BARBOZA DU BOCAGE, SMF 131249].

Fig. 16. *Clausilia (C.) bidentata crenulata* RISSO.
Nizza [Slg. JETSCHIN ex CAZIOT, SMF 86194a].

Fig. 17. *Clausilia (C.) cruciata pedemontana* n. subsp.
Viù bei Lanzo Torinese [ex H. NORDSIECK, Holotypus SMF 307771].

Fig. 18. *Clausilia (C.) cruciata amiatae* MARTENS.
M. Amiata [Slg. O. BOETTGER ex PAULUCCI, SMF 130694a].



H. Nordsieck:
Revision der Gattung *Clausilia* Draparnaud.

Erklärungen zu Tafel 3.

Phot. Senckenberg-Museum (R. ALBERT).
Vergr. Gehäuse 5/1, Nacken 8/1.

Fig. 19. *Clausilia (C.) rugosa reboudii* DUPUY.
Beynac bei Bergerac [ex RIPKEN, SMF 307776].

Fig. 20. *Clausilia (C.) bidentata bidentata* (STRÖM).
Beynac bei Bergerac [ex RIPKEN, SMF 307777].

Fig. 21. *Clausilia (C.) rugosa rugosa* (DRAPARNAUD).
Pont-du-Gard bei Remoulins [ex H. NORDSIECK, SMF 307778].

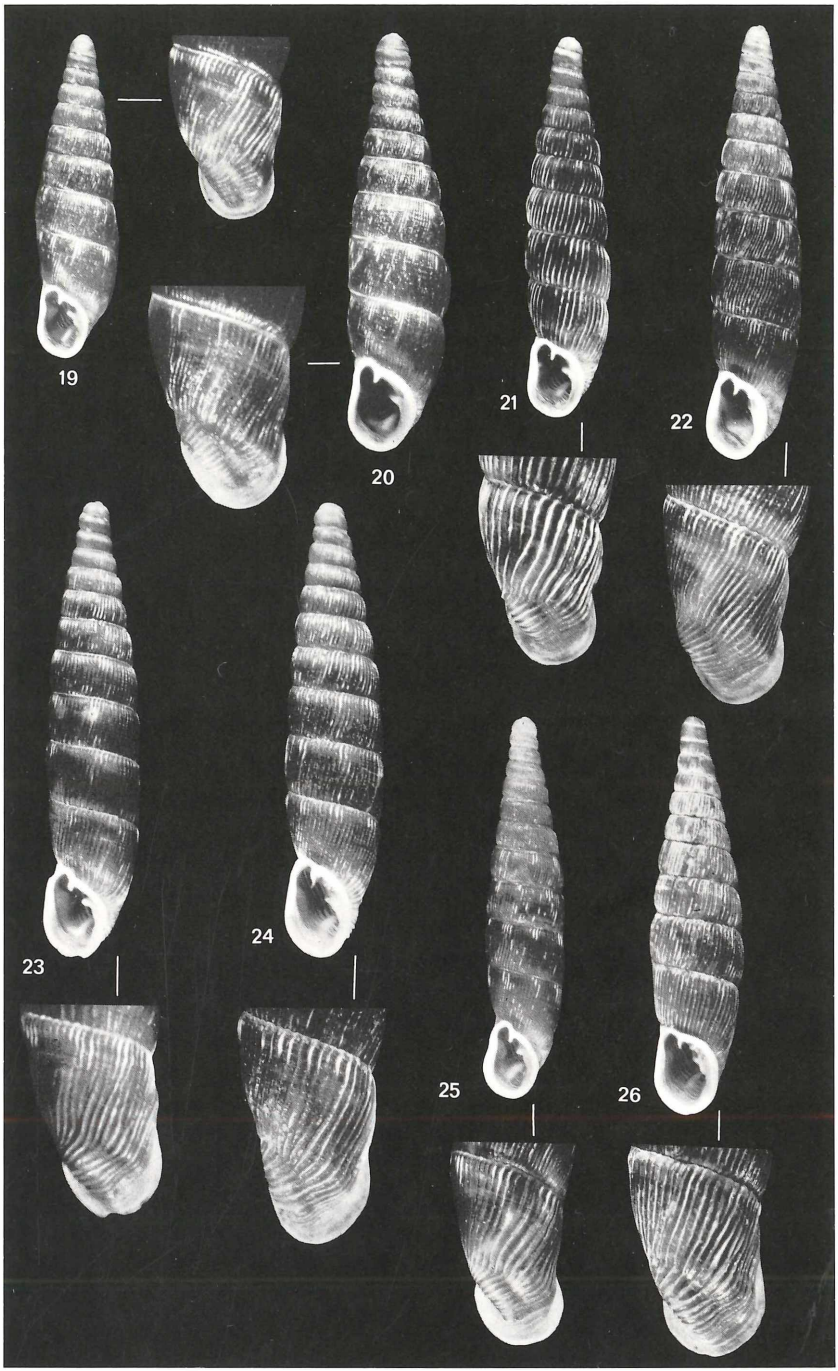
Fig. 22. *Clausilia (C.) bidentata abietina* DUPUY.
Pont-du-Gard bei Remoulins [ex H. NORDSIECK, SMF 307779].

Fig. 23. *Clausilia (C.) rugosa penchinati* BOURGUIGNAT.
Montserrat [Slg. JAECKEL ex ALTIMIRA, SMF 201739a].

Fig. 24. *Clausilia (C.) bidentata abietina* DUPUY.
Montserrat [Slg. JAECKEL ex ALTIMIRA, SMF 293246a].

Fig. 25. *Clausilia (C.) rugosa pinii* WESTERLUND.
Zwischen Castel del Piano und Seggiano [ex FAUER, SMF 174362a].

Fig. 26. *Clausilia (C.) cruciata cruciata* (STUDER).
Zwischen Castel del Piano und Seggiano [ex FAUER, SMF 288434a].



H. Nordsieck:
Revision der Gattung *Clausilia* Draparnaud.

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): Nordsieck Hartmut

Artikel/Article: Revision der Gattung Clausilia Draparnaud, besonders der Arten in SW-Europa (Das Clausilia rugosa-Problem) (Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae) 133-179