Band 92 30. August 1963 Nummer 3/4

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Arch. Moll. | 92 | 3/4 | 81—115 | Frankfurt am Main, 30. 8. 1963

Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, I.

Von

HARTMUT NORDSIECK,
Haan/Rheinland.

Mit 30 Abbildungen.

Mit dieser Arbeit beginnt eine Serie von Veröffentlichungen, die, an die Tradition STEENBERG's und A. J. WAGNER's anknüpfend, die Kenntnis der Anatomie und damit der systematischen Zusammenhänge in der Familie Clausiliidae vertiefen will. Es ist geplant, zuerst die Anatomie des Geschlechtsapparates, der wesentliche taxionomisch bedeutsame Merkmale bietet, genau darzustellen, wobei der Darstellungsweise STEENBERG's (1914) gefolgt werden soll, der einzigen Darstellungsweise, die wirklichen zeigen konnte, daß sich jede Art (Gegensatz zu A. J. WAGNER) anatomisch von ihren nächsten Verwandten so gut unterscheiden läßt wie durch ihr Gehäuse. Unter anderem soll das Ziel der Arbeiten sein, bei Vorliegen des Genitalapparates allein die Art sicher bestimmen zu können. Es ist das erste Ergebnis dieser Arbeit, daß das zumindest bei den mitteleuropäischen und südalpinen Clausilien, die zuerst besprochen werden sollen, ohne weiteres möglich ist. Es ist die Frage, ob auch die Arten der relativ jüngeren Gruppen, vor allem die mediterranen, sich anatomisch ebenso gut unterscheiden lassen dies ist eine der Fragen, die beantwortet werden sollen.

Wenn auch die Arbeiten vorwiegend der Systematik dienen, so ist es doch selbstverständlich, daß durch sie die allgemeine Kenntnis der Anatomie der Clausilien und damit der Stylommatophoren überhaupt verbessert werden soll. Taxionomische Verwendung der Merkmale setzt ja voraus, daß sie in ihrem

Zusammenhang mit anderen Merkmalen genau bekannt sind. Wichtig ist, daß wir zuerst einmal wissen, welche Merkmale taxionomisch bedeutsam sind. Vor allem die älteren Arbeiten über die Anatomie des Genitalapparates (A. J. WAGNER 1919/20, Soós 1917, sogar teilweise STEENBERG 1914) zeichneten sich dadurch aus, daß bei Vergleich der Arten Merkmale eingehend beschrieben wurden, die taxionomisch unbedeutend sind. So konnte man nach Durchsicht vergleichend anatomischer Diagnosen das Gefühl haben, als ob viele Arten im Genitalapparat vollkommen übereinstimmten. Dies trug mit dazu bei, daß diese recht bequeme Fehlmeinung sich so weit verbreitete (noch C. BOETTGER 1926). In jüngster Zeit ist es vor allem FORCART (1957-60) zu verdanken, daß hier eine Wandlung eintrat.

Die Serie soll abwechselnd verallgemeinernde Arbeiten, die die verschiedenen Arten und höheren Kategorien anatomisch vergleichen, und spezielle Monographien einzelner Arten oder Artengruppen, die vor allem zoogeographische Gesichtspunkte berücksichtigen, enthalten. In den ersten vergleichenden Veröffentlichungen soll allein der Genitalapparat behandelt werden, später sollen Radula, Mandibel und weitere noch als taxionomisch bedeutsam zu erkennende Organe und Organsysteme berücksichtigt werden. Das bei den Clausilien taxionomisch ungemein wichtige, jedoch nicht als absolut bestimmend überzubewertende Gehäuse wird wie bisher herangezogen.

Rückblickend können wir sagen, daß nach einführenden Arbeiten von PAASCH (1845), A. SCHMIDT (1855), MOQUIN-TANDON (1855) und vor allem R. LEHMANN (1873) WIEGMANN (1893) der erste war, der ein System der Clausilien auf anatomischer Basis schuf (STEENBERG, Histoire :4-6). Seine Arbeiten sind, vor allem wegen des damaligen Materialmangels, bis heute bewundernswürdig, ihre Genauigkeit ist vorbildlich. Als dann Anatomie nicht mehr um ihrer selbst willen, sondern rein zur Systematik betrieben wurde (Soós 1917, A. J. WAGNER 1919/22, MERMOD 1930), nahm die Genauigkeit wieder ab, die Möglichkeit von Fehldeutungen dagegen zu. Das klassische Werk der Clausilienanatomie ist die weiter unten zu besprechende Untersuchung der dänischen Clausilien durch STEENBERG (1914). In neuerer Zeit zeigte die lange brachliegende taxionomische Bearbeitung der Clausilien durch die Arbeiten von LOOSJES (1953) und BRANDT (1956-62) und seit kürzester Zeit durch das hervorragende Werk LIKHAREVS (1962), das weiter unten ausführlicher besprochen werden soll, unerwartete Fortschritte.

Zur Methodik der diesen Arbeiten zugrundeliegenden Untersuchungen ist zu bemerken, daß erst monatelange Übung im Sezieren die erforderliche Geschicklichkeit erbringt. Zur Erleichterung für weitere Arbeiten in dieser Richtung (leider bringt STEENBERG gar keine praktischen Ratschläge!) möchte ich kurz die Arbeitsweise schildern, die sich als die geeignetste erwiesen hat. Grundsätzlich werden die Tiere (mit Gehäuse, damit sie schon vor der Sektion mit Sicherheit bestimmt werden können!) in 70%igem Alkohol oder Spiritus aufbewahrt. Das Gehäuse wird vor der Präparation mit Säure weggelöst, der Körper in Wasser überführt und darin präpariert. Die Tiere zu mazerieren und aus dem Gehäuse zu ziehen, um dieses zu retten, ist nur dann anzuraten, wenn das Gehäuse unbedingt erhalten bleiben muß. Mazerierte Exemplare sind für die Präparation wenig brauchbar, weil erstens manches unnatürlich verändert wird, zweitens empfindliche Organteile sehr leicht reißen. Nach Befreien des Tierkörpers von anhaftendem Periostrakum sind für die Präparation des Genitalapparates folgende Arbeitsschritte zu empfehlen: 1) Eröffnen der Mantelhöhle entlang

dem Enddarm, Abtragen der Lungendecke, 2) Abtrennen von Mitteldarm- und Zwitterdrüse (sofern es nur um die Ausführgänge geht!), 3) Abpräparieren der Körperdecke von distal nach proximal, wobei die Insertionsstelle des Retractor penis vorsichtig herausgeschnitten werden muß, Entfernen von Niere und Herz, 4) Trennung von Magen-Darm-Kanal und Genitalapparat von distal nach proximal und Abschneiden des Oesophagus hinter dem Pharynx, 5) Durchtrennen des Retractor receptaculi-seminis, des Verbindungsstrangs zum Retractor tentaculi-inferioris und des linken Seitenretraktors (Trennung von Genitalapparat und Muskulatur), vorsichtiges Herausschneiden der das Atrium umgebenden Leibesdecke, 6) am freien Genitalapparat Trennung von Spermovidukt und Receptaculum-seminis-System, 7) Feststecken der Organe mittels feinen Nadeln (nicht durchstechen!), 8) Fixieren mittels 70%igem, in hartnäckigen Fällen mittels 95%igem Alkohol. Zur Umwandlung in Dauerpräparate siehe FORCART 1940: Verh. naturf. Ges. Basel, **51**: 115. Das Abtöten der Tiere, die für die Präparation benutzt werden sollen, muß nicht unbedingt auf der grausamen Methode des Erstickens in ausgekochtem Wasser beruhen (es kommt auch dann noch oft vor, daß sich die Tiere nicht völlig ausstrecken), sondern man kann auch das kriechende Tier blitzschnell durch siedendes Wasser töten, wobei es sich wenig kontrahiert, sofern es nur schnell genug geht. Es ist auch gar nicht erwünscht, voll gestreckte Tiere zu sezieren, weil dann Muskelstränge durch extreme Streckung dünn und schlecht sichtbar werden. Es empfiehlt sich, sowohl etwas kontrahierte wie auch fast ganz gestreckte Tiere zu untersuchen, da bei den etwas kontrahierten Tieren die Muskulatur sehr gut sichtbar wird, gleichzeitig die Dimensionen der Ausführgänge sich wenig verändern.

Zuletzt möchte ich nicht versäumen, denen zu danken, die zum Gelingen dieser Arbeitenserie beitrugen und weiterhin beitragen werden. Mein Dank gilt vor allem den Herren R. BRANDT (z. Z. Bangkok), der mich bereitwilligst mit anatomischem und Gehäusematerial versorgte, W. KLEMM (Wien), der mir reiche Serien von Balkanclausilien überließ und verschiedene Clausiliengruppen vollzählig zur Bearbeitung übersandte, L. HAESSLEIN (Lauf/Pegnitz), der mir viele im Augenblick unzugängliche Clausilien lebend zuschickte, Dr. A. ZILCH (Frankfurt a. M.), der mir die gesamten Schätze des Senckenberg-Museums zur Bearbeitung überließ, Prof. Dr. L. FORCART (Basel), der mich mit Material und manchem Rat und Hinweis bedachte und Dr. R. SCHLICKUM (Köln), der die Untersuchung von *Iphigena tumida* ermöglichte. Herrn Dr. I. M. LIKHAREV (Leningrad) habe ich vor allem für die Zusendung seines schönen Buches, ohne das die Arbeiten unvollständig geblieben wären, und für manchen Gedankenaustausch zu danken.

I. Die taxionomisch bedeutsamen Merkmale des Genitalsystems.

Allgemein können wir den Geschlechtsapparat gliedern in a) den Organkomplex, in dem die Geschlechtszellen gebildet werden, die Gonaden selbst, hier speziell Zwitterdrüse genannt, und in b) den, der die Produkte der Gonaden nach außen befördert, die Ausführgänge. Bei allen Untersuchungen zeigte sich immer wieder, daß vor allem die unteren Teile der Ausführgänge eine Reihe taxionomisch bedeutsamer Merkmale besitzen. Neben Radula und Mandibel zeigen sie in der Anatomie die besten Hinweise für eine naturgemäße Klassifizierung, da sie bei jeder Art verschieden sind. Kennt man die Tiere genau, so kann man (bei den bis jetzt untersuchten Arten) ohne Gehäuse nur auf die Ausführgänge hin eine sichere Bestimmung durchführen. Die einzelnen Teile des Genitalsystems sind von STEENBERG (1914) so genau beschrieben worden, daß auf eine eingehende Darstellung verzichtet werden kann: doch müssen seine Ergebnisse, vor allem was die männlichen Ausführgänge betrifft, teils etwas

verallgemeinert, teils etwas modifiziert werden. Zuerst gebe ich folgende kurze Gliederung der Ausführgänge: man kann zunächst trennen in die oberen Teile, die zwittrig sind und je nach physiologischem Zustand des Tieres in Größe und Umfang sehr variieren, und die unteren Teile, die getrennt-geschlechtlich sind und eine bemerkenswerte Formkonstanz aufweisen. Durch diese geringe Veränderlichkeit innerhalb der Art und große Verschiedenheit von anderen Arten sind sie, wie Gehäuse und Radula, denen diese Eigenschaften ebenfalls zukommen, für die Unterscheidung der Arten und höheren Kategorien sehr geeignet. Die oberen Teile der Ausführgänge bestehen aus Zwittergang (STEENBERG :7-8), Eiweißdrüse (STEENBERG :8-9) und Spermovidukt (STEENBERG :12-17; Schnitte :10-11, F. 1-3). Der Zwittergang gliedert sich deutlich in drei Teile: ein sehr dünner Sammelgang, der die Geschlechtszellen aufnimmt, geht langsam in einen dickeren, meist stark gewundenen Mittelteil über, der sehr rasch an Umfang verliert und als dünner Endteil in die Vesicula seminalis mündet, eine keulenförmige, blindsackartige Erweiterung des Zwittergangs bei seinem Übergang in den Spermovidukt. Kurz vor Beginn des letzteren mündet der Ausführgang der großen, dem Spermovidukt anhängenden Eiweißdrüse. Von hier an zerteilt sich der gemeinsame Ausführgang in Samengang und Eileiter, der aus den beiden Teilen Canalis mucosus und Canalis serosus besteht. Entlang dem Samengang zieht sich die breite, flache, durch Färbung und Acinimuster meist gut abgesetzte Prostata. Sehr gute Querschnittabbildungen des Spermovidukts und freien Ovidukts bei STEENBERG (s. o.). An der Stelle, wo das Vas deferens den Spermovidukt verläßt, dieser dadurch zum freien Ovidukt wird, beginnen die unteren Teile der Ausführgänge, die uns in dieser systematischen Arbeit hauptsächlich beschäftigen sollen.

Wie gesagt, die oberen Teile sind je nach Jahreszeit, Nahrungsangebot usw. auch bei dem gleichen Individuum, schon gar bei verschiedenen Individuen einer Population so variabel, vor allem was Größe und Umfang, weniger was ihre Länge betrifft, daß sie zur Unterscheidung der Arten kaum herangezogen werden können. Dies gilt auch für die Zwitterdrüse (STEENBERG :6-7) selbst.

Die unteren Teile der Ausführgänge sind für beide Geschlechter getrennt, vereinigen sich aber bei der Ausmündung an die Körperoberfläche im Atrium, auch fälschlich „Kloake" genannt. Die weiblichen Ausführgänge bestehen aus 1. dem freien Ovidukt (HESSE: „Uterushals"), im oberen Teil teils deutlich, teils weniger auffallend in Canalis serosus und Canalis mucosus gegliedert, 2. der Vagina, der ungegliederten, muskulösen Fortsetzung des Ovidukts, die in das Atrium mündet, 3. dem Receptaculum-seminis-System, das bei allen hier behandelten Arten in a) Bursa und Blasenhals, b) Divertikel und c) Blasenstiel gegliedert ist. Blasenhals und Blasenstiel zusammen werden als Pedunculus bezeichnet. Der Blasenstiel mündet in die Vagina und trennt sie vom freien Ovidukt. Das Divertikel nimmt bei den einen Arten nach der Kopulation den Spermatophor auf, seine Gestalt ist dementsprechend oft gut der des Epiphallus angepaßt, es ist von gleichem histologischem Bau wie der Pedunculus; bei den anderen Gruppen ist es umgebildet und hat offensichtlich drüsige Funktion, es ist dann von anderem histologischem Bau als der Pedunculus und stellt einen dünnen, proximal mehr oder weniger eng gewundenen, distal schwach keulenförmig erweiterten, blind endenden Gang dar. Auf Grund dieser zwei Divertikeltypen kann man die beiden Gruppen Cochlodininae-Phaedusinae auf der einen und Clausi-

liinae-Euxininae auf der anderen Seite voneinander trennen. Manchmal fehlt das Divertikel völlig *(Idyla, Filosa, Mentissoidea)*. Die taxionomisch bedeutsamen Merkmale der weiblichen Endgänge sind demnach folgende: Länge und Gliederung des freien Ovidukts sowie seine mögliche Ausbildung als Uterus bei ovoviviparen Arten (z. B. *Laciniaria biplicata, Erjavecia bergeri, Balea perversa, Pseudalinda turgida,* etc.), Länge und Form der Vagina, im Receptaculum-seminis-System Eintrittsstelle des Divertikels und damit das Verhältnis Blasenstiel/Blasenhals, Form und Größe der Bursa sowie Länge und Gestalt des Divertikels.

Die männlichen Endorgane setzen sich aus a) Vas deferens, b) Epiphallus und c) Penis zusammen, deren Abgrenzung jedoch schwierig ist, vor allem wenn, wie bei den Laciniarien, histologische Differenzen kaum mehr vorhanden sind. Bei dem Vergleich der männlichen Ausführgänge der einzelnen Gruppen kann man eine bemerkenswerte Entwicklungslinie feststellen. Die Phaedusinae, Cochlodininae und die schon mit drüsigem Divertikel versehenen Euxininae besitzen ein langes, dünnes Vas deferens, das die Vagina entlangzieht, am Atrium umbiegt und nun den Penis bis zur Einmündung in den breiten knieförmigen Epiphallus begleitet (Epiphallusschleife). An der Einmündungsstelle sitzt meist ein mehr oder weniger reduziertes, in seiner Länge sehr variables Flagellum, das am Vas deferens bindegewebig befestigt ist und daher meist übersehen wurde. Der Epiphallus ist der Bildungsbereich des oft kompliziert gebauten Spermatophors; in der Mitte oder weiter proximalwärts inseriert der meist mächtige Retractor penis, der zum Diaphragma zieht. Der Epiphallus mündet bei vielen Arten neben einer Penispapille in den Penis, die als Reizorgan dienen mag. Der Penis selbst ist ein länglicher muskulöser Schlauch, der an seiner Innenseite oft Peniswülste trägt; er mündet wie die Vagina in das Atrium. Das Vas deferens ist am proximalen Penisabschnitt mit mehreren muskulös-bindegewebigen Strängen, den Penisligamenten, befestigt; der Ommatophorenretraktor verläuft quer über den proximalen Penisabschnitt zwischen Vagina und Penis.

Die Clausiliinae nun zeigen eine starke Reduktion des Epiphallus und Penis, dementsprechend eine Verkürzung der Epiphallusschleife und gleichzeitig eine Verdickung des Vas deferens, das nun zum Pseudoepiphallus erstarkt. Diese Reduktion und gleichzeitige funktionelle Umbildung ist über eine ganze Reihe von Zwischenstufen verfolgbar, so daß ein leidlich wahrscheinliches Evolutionsschema aufgestellt werden kann (Abb. 1-5). Die erste Rückbildungsstufe zeigt die Fusuleae-Gruppe. Die Epiphallusschleife (man sage nicht Penisschleife, denn die Schleife wird primär nur vom Epiphallus und sekundär hauptsächlich vom Epiphallus gebildet!) z. B. bei *Ruthenica* hat noch fast den gleichen Umfang wie bei den Euxininae, der Penis ist jedoch schon dünner, der Epiphallus sogar schon dünner als der distale Abschnitt des Vas deferens und der Retractor penis schwächer. Der Übergang Vas deferens-Epiphallus ist undeutlich, ein Flagellum fehlt. Der linke Ommatophorenretraktor verläuft entsprechend der Ausdehnung der Epiphallusschleife noch zwischen Penis und Vagina. Auch bei der zweiten Stufe ist die Epiphallusschleife noch so groß, daß der Ommatophorenretraktor quer über den Penis verläuft. Dieses Stadium ist bei *Julica* gegeben. Der Epiphallus ist dünn, das Vas deferens in seinem oberen Teil schon fast mit dem Penis umfanggleich, der Penis selbst schon recht kurz und der Retraktor weiter reduziert, wenn auch gegenüber der nächsten Stufe noch beachtlich stark. In der

dritten Stufe endlich, die unsere Clausilien und die meisten Iphigenen zeigen, ist die Schleife so klein, daß der Ommatophorenretraktor frei neben den Genitalorganen verläuft. Die ehemalige Lage der Schleife zeigt jedoch noch der Retractor penis an, der in einem Knick unter dem Ommatophorenretraktor hindurch zum Diaphragma zieht. In diesem Stadium ist die Epiphallusschleife sehr klein, der Epiphallus sehr schmal, das Vas deferens dagegen dick, mit muskulöser seidig glänzender Wand, im Pseudoepiphallus-Stadium. Der Retractor penis ist sehr dünn und lang und daher lange (so von A. J. WAGNER) übersehen worden. Die Penisligamente, die Penis und Vas deferens verbinden, sind nunmehr sehr verstärkt und bestehen aus zwei breiten Muskelbändern, die die Schleife in ihrer Form halten („Schleifenmuskel"); werden sie durchtrennt, so zieht sie sich leicht auseinander.

Die vierte Phase, bei *Iphigena tumida* und *rolphi*, ist dadurch gekennzeichnet, daß sich nun die Ligamente verlängern, dadurch die Schleife auseinandergezogen wird, der Epiphallus sich keulig bis kugelig verdickt und so die männlichen Endwege einen deutlich gegliederten Schlauch bilden. Der Retractor penis ist sehr lang und dünn oder fehlt endlich. Das fünfte Stadium ist das der Laciniarieae-Gruppe. Hier sind die Penisligamente durch ein oder mehrere dünne, lange Muskelbänder zwischen Epiphallus und proximalem Penisabschnitt ersetzt, die wohl nicht den Ligamenten der Clausilien und Iphigenen homolog sind, sondern möglicherweise, da sie oft Verbindung mit der Vagina aufnehmen (so *Laciniaria cana*), den untersten Verbindungssträngen zwischen Vas deferens und Vagina entsprechen (sekundäre Penisligamente). Ein Penisretraktor fehlt immer. Penis, Epiphallus und Vas deferens bilden nun einen einheitlichen Schlauch, die Übergangsstelle Epiphallus-Penis ist häufig durch Erweiterung des Schlauches gekennzeichnet, während die des Vas deferens in den Epiphallus weniger in die Augen fällt, weil letzterer meist wenig dicker als das Vas deferens ist.

Das Ganze ist wohlgemerkt ein rein aus anatomischen Vergleichen erschlossenes Evolutionsschema, das zu seiner Sicherung paläontologischer Beweise bedarf. Entsprechende Linien müßten sich auch bei Untersuchung des Gehäuses und der Radula ergeben: wenigstens darf es dort keine Gegenbeweise geben. Wichtig ist u. a. die Verwandtschaft von *Iphigena schmidtii* mit den typischen Iphigenen, die sich sowohl in der Anatomie wie im Gehäuse zeigt, sowie die Schlüsselstellung der *Iphigena*-Arten der typischen Untergattung (*tumida* und *rolphi*), die den Übergang zu den Laciniarien bilden. Hier vermitteln die *Vestia*- und *Pseudalinda*-Arten, deren nach der Anatomie zu erwartende Ähnlichkeit im Gehäusebau mit *Iphigena* beachtenswert ist, so z. B. die Verbindung von Ober- und Spirallamelle bei *Vestia* (LIKHAREV 1962).

Wenn wir zur Abgrenzung der Abschnitte der männlichen Endwege zurück-

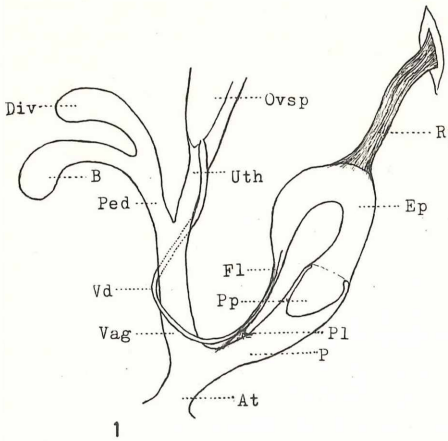
---

→

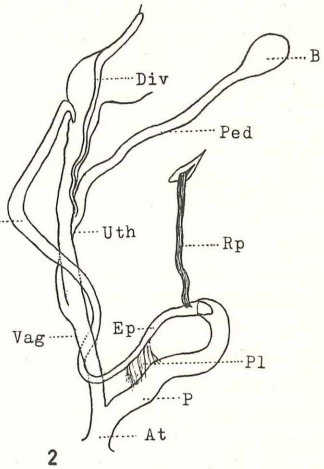
Abb. 1-5. Evolutionsschema der männlichen Endwege. — 1) Voll ausgebildete Epiphallusschleife *(Cochlodina)*. — 2) 1. Reduktionsstufe *(Ruthenica)*. — 3) 3. Reduktionsstufe *(Clausilia)*. — 4) 4. Reduktionsstufe (*Iphigena* s. s.). — 5) 5. Reduktionsstufe *(Laciniaria)*.

Abb. 6-8. Rückbildungsschema der Penispapille. — 6) *Delima*. — 7) *Cochlodina*. — 8a-b) *Cochlodina*.

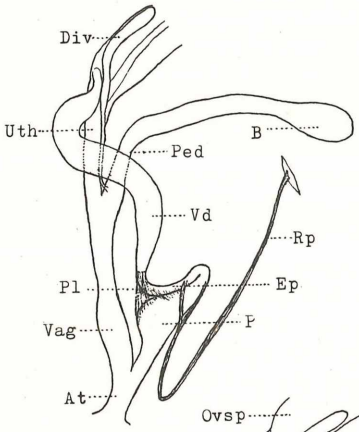
Die Erklärungen für die Abkürzungen auf allen Abbildungen siehe Seite 115.



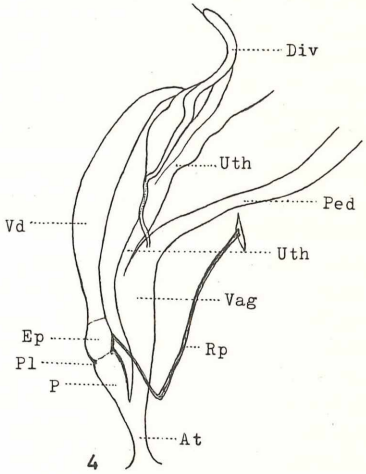
1



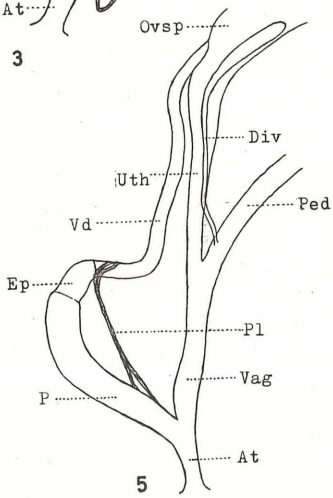
2



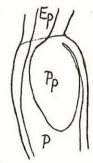
3



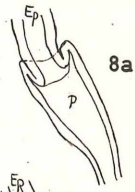
4



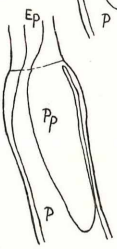
5



7



8a



6

8b

kommen, so bezeichne ich allgemein als Vas deferens den homogenen Abschnitt vom Austritt aus dem Spermovidukt bis zum Ansatz der Penisligamente, den meist deutlich verschiedenen Abschnitt von hier bis zum Übergang in den Penis, der überwiegend durch die Erweiterung des Ganglumens markiert ist, als Epiphallus, der in seinem Bereich, soweit vorhanden, den Retractor penis tragen muß, den letzten Teil endlich, an dessen proximalem Teil die Penisligamente inserieren müssen, als Penis. Er endet mit der Ausmündung der männlichen Endwege ins Atrium.

Die taxionomisch bedeutsamen Merkmale der männlichen Endwege sind nach dem oben Gesagten leicht zu erschließen: Länge und Umfang des Vas deferens, Epiphallus und Penis sowie Länge und Stärke des Retraktors, Vorkommen oder Fehlen des Flagellums, innere Struktur von Epiphallus und Penis und Form und Größe der Penispapille, endlich Länge und Stärke der Penisligamente, der Verlauf des Ommatophorenretraktors sowie damit in Zusammenhang der des Retractor penis. Bei den hier behandelten Arten kommt ein Penisappendix nicht vor; soweit er vorhanden ist, wird er ebenfalls herangezogen, seine Bedeutung darf allerdings nicht, wie das z. B. bei A. J. WAGNER geschehen ist, überschätzt werden (A. J. WAGNER 1919: 58 „diesem Divertikel ist systematisch wohl die Bedeutung eines Gruppenmerkmals zuzuerkennen"). Endlich muß noch die Länge des Atriums berücksichtigt werden. Allgemein muß man allerdings bei Längenvergleichen zwischen verschiedenen Arten den Kontraktionszustand der Individuen beachten und gegebenenfalls eine ganze Reihe von Tieren in den verschiedensten Streckungsstadien untersuchen.

Der dritte Komplex taxionomisch bedeutsamer Merkmale findet sich in der Muskulatur des Genitalapparats. Wir finden fünf verschiedene Muskeln oder Muskelsysteme, die alle wichtig sind: 1) der Retractor receptaculi-seminis, kurz RRS, der bei allen bisher untersuchten Arten vorhanden ist, die muskulöse Verbindung des Pedunculus mit dem vereinigten Tentakelretraktor nahe seiner Einmündungsstelle in die Vagina. Fasern des RRS ziehen zum freien Ovidukt und zur Vagina sowie zum Vas deferens, sobald dieses zum Pseudoepiphallus umgebildet wird und der besonderen Befestigung bedarf. In diesem Fall heißt das Muskelsystem Retractor conjugans, da es Vas deferens und weibliche Endwege fest miteinander verbindet. Der Retractor conjugans wird zum ersten Mal bei *Iphigena schmidtii* schwach ausgebildet, in voller Stärke dann über Clausilien und Iphigenen bei den Laciniarien. Der RRS ist bei den meisten Arten der stärkste Muskel des Genitalsystems, besonders ausgeprägt verständlicherweise bei den Arten, die keinen Penisretraktor mehr besitzen; er ist aber wohlgemerkt nicht Ersatz des Penisretraktors, da bei den Cochlodinen z. B. ein sehr starker Retractor penis und ein ebenso starker RRS zusammen vorkommen können. 2) Der Retractor penis, der am Epiphallus inseriert und zum Diaphragma zieht, wird im Verlauf der Rückbildung der Epiphallusschleife ebenfalls zurückgebildet, bis er den Arten der Endstufen dieser Entwicklung fehlt. 3) Der Retractor lateralis sinister (RLS), der immer Arme zum Atrium sowie an die angrenzende Leibeswand entsendet. Fasern ziehen zur unteren Vagina sowie, soweit möglich, zum unteren Vas deferens und Penis. Die Hauptmasse seiner Fasern verläuft zum Grunde des Atriums an die Innenseite der Leibeswand. Er ist bei allen untersuchten Arten, wie das Atrium selbst, recht einheitlich ausgebildet. 4) Der Verbindungsstrang zum Retractor tentaculi-inferioris,

kurz VRT, ein muskulös-bindegewebiges Ligament vom Retraktor des kleinen Fühlers und vom Schlundring zum proximalen Penisabschnitt nahe seiner Einmündung ins Atrium unterhalb des Ansatzes der Penisligamente. In diesem Strang verläuft der Nervus penis vom linken Cerebralganglion zum proximalen Penisabschnitt. Das Ligament ist bisher bei allen Arten aufgefunden worden; es ist recht verschieden stark ausgebildet. Es gehört zu einem Faserstrang, der zum Grunde des Atriums und Ommatophorenretraktors zieht. Bei den Arten mit großer Epiphallusschleife ist es gleichermaßen an Penis und Vas deferens angeheftet; mit Verschwinden der Epiphallusschleife inseriert es nur noch am proximalen Penisabschnitt. 5) Die Penisligamente, auch oft „Schleifenmuskel" genannt, die Vas deferens bzw. Epiphallus und proximalen Penisabschnitt muskulös-bindegewebig verbinden. Bei den Arten mit großer Epiphallusschleife nur schwach entwickelt, verstärken sie sich mit fortgesetzter Reduktion der Schleife zu meist zwei starken Bändern, die häufig nicht gleich lang sind, bis sie im weiteren Verlauf der Entwicklung endlich durch lange, dünne Verbindungsstränge (s. o.) ersetzt werden. Ihre Länge und ihr Verlauf ist von großer taxionomischer Wichtigkeit. Im Verlauf der Aneinanderheftung von Pseudoepiphallus und Vagina bzw. Ovidukt durch den Retractor conjugans kommt es zur Ausbildung eines ganzen Systems von Fasern zwischen Vagina und Pseudoepiphallus, das sich bei Clausilien, Iphigenen und Laciniarien bis zum Retractor conjugans und weiter erstreckt. Der untere Teil der Vagina ist bei vielen behandelten Arten durch eine Reihe von Fasern an der Leibeswand angeheftet. Obwohl die Stärke und der genaue Verlauf aller Fasergruppen der unteren Teile der Ausführgänge taxionomisch recht bedeutsam sind, ist es doch schwierig, eine übersichtliche Präparation ohne Zerreißen vieler Verbindungsstränge zu erreichen. Zusammenfassend kann man sagen, daß sowohl die männlichen wie die weiblichen Endgänge eine ganze Reihe taxionomisch bedeutsamer Merkmale zeigen, daß aber, teilen wir die Muskulatur zwischen beiden auf, die Ausbildung der männlichen Endwege wegen der ihnen eigenen großen Anzahl dieser Merkmale die Grundlage zu einem natürlichen System der Clausilien darstellt.

Nun noch einige Ergänzungen zu den Abbildungen bzw. Beschreibungen der STEENBERG'schen Arbeit (1914). Vorweg ist zu sagen, daß STEENBERG in seiner Untersuchung des Genitalsystems der Clausilien, die in ihrer Genauigkeit seiner Zeit weit voraus war, zum erstenmal die Anatomie in einer Form berücksichtigte wie das bisher nur mit den viel leichter zu untersuchenden Gehäusen geschehen war. Die meisten bis dahin und auch teilweise später noch gegebenen Abbildungen sind nur der Realität angenäherte Schemata. In STEENBERG's Arbeit fehlt bei den Abbildungen 14, 15, 18, 20, 21 der VRT, wenngleich der Nervus penis bei allen mit Ausnahme der *laminata* eingezeichnet ist. Ich habe grundsätzlich darauf verzichtet, den Nerv in die Darstellung und Beschreibung einzubeziehen, weil sein genauer Verlauf und vor allem seine Insertionsstelle bei vielen Arten noch keineswegs festliegt. Dagegen ist in Abbildung 14 bei *laminata* das zum Verbindungsstrang gehörige Faserbündel zum Grunde des Atriums und des Ommatophorenretraktors als „faisceau de fibres nerveuses" eingezeichnet, aber im Text nicht erwähnt worden.

Ich kann nicht mit STEENBERG übereinstimmen, wenn er in Abbildung 16 den Abschnitt des Vas deferens vom Retractor conjugans bis zum Übergang des Epiphallus in den Penis insgesamt einheitlich als Epiphallus auffaßt, nur weil dieser

Abschnitt des Vas deferens „plus blanc et mat, d'une autre nature" sein soll. Ich fand immer ein einheitliches, wenn auch verschieden dickes Vas deferens bzw. Pseudoepiphallus vom Austritt aus dem Spermovidukt bis zur Insertion der Penisligamente. Im gegenteiligen Fall bekämen wir auch große Schwierigkeiten bei der Homologisierung der Gangabschnitte. Bei den Abbildungen der Laciniarien wäre noch zu ergänzen, daß die von STEENBERG eingezeichneten Ligamente nicht nur einfach, sondern oft auch doppelt vorhanden sind. Dieser doppelte Verbindungsstrang gab zum erstenmal den Hinweis auf die mögliche Homologie mit den kurzen, starken Bändern der Clausilien und Iphigenen, da wie dort zwei Ligamente vorkommen. Schon STEENBERG wies darauf hin (:41): „Il se peut, que le muscle de jonction à la base de la fronde pénienne réponde au filament fin qui va du canal déférent au pénis chez *Cl. plicata, biplicata* et *Balea perversa* . ." Trotz dieses Hinweises brachte man das Ligament immer wieder mit dem Retractor penis, mit dem es gar nichts zu tun hat, in Verbindung, so A. J. WAGNER (1919 :59): der Retractor penis „wird nur durch feine Muskelzüge angedeutet, welche zwischen Penis und Epiphallus verlaufen" Neuere Vergleiche lassen vermuten, daß die Homologie mit den Penisligamenten der Clausilien und Iphigenen nicht besteht (sekundäre Penisligamente).

Oft kam es, auch bei STEENBERG (:23/24), vor, daß man das ungewöhnliche Vas deferens der Clausiliinae mit dem Epiphallus verwechselte oder es als solchen bezeichnete: das ist aus den oben erörterten Gründen unmöglich, ja ein grober Fehler! Dagegen möchte ich das in Aussehen und entsprechend in seiner Funktion so gewandelte Vas deferens (es dient nunmehr wohl tatsächlich als Epiphallus, ist aber diesem nicht homolog) vom ersten (*Ruthenica-*) Stadium der Umbildung an als Pseudoepiphallus bezeichnen. Seine Funktion sah STEENBERG folgendermaßen (:23): „Etant généralement très gros et beaucoup plus fort que le pénis il doit avoir un but spécial, autre que celui de mener le sperme du canal séminal au pénis; peut-être prend il part à la formation du spermatophore." Aus anderen Bemerkungen geht hervor, daß er auf Grund seiner genauen Untersuchungen wohl wußte, was der richtige Epiphallus war (:41): „La fronde pénienne . . doit donc répondre à l'épiphallus chez *Cl. laminata.*" Oder (:29): „. . . que la majeure partie de la fronde est formée par l'épiphallus, elle devrait plutôt être désigné comme épiphallienne."

Nach der Erörterung der taxionomisch bedeutsamen Merkmale des Genitalapparates möchte ich nun noch, bevor die Beschreibung der Gattungen und Arten folgt, einen kurzen Grundriß der Systematik der behandelten und bisher genau untersuchten Arten geben. Wie gesagt, ein Grundriß, der durch weitere genauere Untersuchungen verbessert werden mag. Zuerst kann man zwei große Gruppen trennen: 1) Divertikel im histologischen Bau gleich dem Pedunculus, nach der Kopulation den Spermatophor aufnehmend: Cochlodininae, 2) Divertikel in seiner Funktion und entsprechend im histologischen Bau gewandelt, sekretorisch tätig: Euxininae und Clausiliinae. Die zweite Gruppe ist weiter zu unterteilen in a) Euxininae mit vollkommener Epiphallusschleife und Retractor penis wie bei Cochlodininae, b) Clausiliinae mit allen Reduktionsstadien der Epiphallusschleife, des Penis und des Retractor penis sowie Umwandlung des Vas deferens zum Pseudoepiphallus und des RRS zum Retractor conjugans. In dieser ersten Arbeit sollen nur Vertreter der Cochlodininae und Clausiliinae behandelt werden. Die Clausiliinae möchte ich in drei Tribus spalten: a) Fusuleae, von denen

ich nur *Ruthenica* genau untersuchen konnte, entspricht der Reduktionsstufe 1. Wesentlich ist der zwischen Penis und Vagina verlaufende Ommatophorenretraktor, bedingt durch die Größe der Epiphallusschleife. Der Penisretraktor ist noch stark, der Pseudoepiphallus wenig dicker als der Epiphallus. b) Clausilieae, hierzu die zweite, dritte und vierte Reduktionsstufe. Charakteristisch ist für diese Gruppe der dicke Pseudoepiphallus, die kleine Epiphallusschleife sowie der dünne, oft extrem lange Penisretraktor. c) Laciniarieae, hierher die fünfte Reduktionsstufe, mit äußerlich recht einheitlichen männlichen Endwegen, ohne Penisretraktor, mit den typisch verlängerten sekundären Penisligamenten, die häufig in Zweizahl auftreten. Es scheint, daß sich die *Pseudalinda*-Gruppe phylogenetisch eng an die Iphigenen der typischen Untergattung anschließt (HUDEC 1963).

Bei Behandlung der allgemeinen Systematik möchte ich noch auf das hervorragende Clausilienwerk I. M. LIKHAREV's hinweisen, das im Rahmen der Fauna SSSR erschienen ist (1962). Das Buch enthält seit längerer Zeit wieder die erste zusammenfassende Arbeit über die Clausilien eines größeren Gebiets. Es ist LIKHAREV's Verdienst, die Unterfamilie Euxininae begründet zu haben, die anatomisch gut charakterisiert ist, die nahe Verwandtschaft von *Iphigena* und *Vestia*, die durch die Untersuchung von *tumida* und *rolphi* in dieser Arbeit bewiesen wird, eingehend zum erstenmal erörtert zu haben und durch seine anatomische Untersuchung der ehemals von LINDHOLM (1924) und THIELE (1931) noch zusammengefaßten kaukasischen „Euxinen" deren heterogenen Ursprung aufgewiesen und als erster eine natürliche Systematik der kaukasischen Clausilien gegeben zu haben. Ich kann allerdings LIKHAREV nicht zustimmen, wenn er eine Unterfamilie Alopiinae von den Cochlodininae abtrennt. Dies ist durch nichts begründet, da der von ihm angegebene Unterschied (nämlich das Fehlen eines RRS bei den Alopiinae, was er wohl als ursprünglich wertet) für den größten Teil der z. B. von A. J. WAGNER und EHRMANN zu den Alopiinae gestellten Gruppen n i c h t zutrifft (so z. B. für *Delima, Carinigera, Albinaria, Agathylla,* etc.). Überhaupt ist wohl das Fehlen eines RRS nur mit Vorsicht als urtümlich zu betrachten, da z. B. auch die Genera *Serrulina* und nach LIKHAREV's Zeichnungen auch *Caspiophaedusa* und *Pontophaedusa,* die alle zu den phylogenetisch alten Phaedusinae gehören, einen starken RRS besitzen. Weiterhin ist nicht einzusehen, warum *Vestia* generisch von *Pseudalinda* getrennt werden sollte. Die Trennung von Spiral- und Oberlamelle allein kann, zumal sie bei einigen *Vestia*-Formen auch vorkommt (EHRMANN 1933: 75), nicht genügen. Anatomisch scheinen sie (SOÓS 1917; HUDEC, LOŽEK & MÁCHA 1958; HUDEC 1963) kaum verschieden zu sein.

Es ist noch eine taxionomisch interessante Form oder Ausbildung des Clausiliengehäuses zu erwähnen, die früher (und teilweise auch heute noch) in der Systematik streng abgetrennt wird, für die aber in der Anatomie kaum korrespondierende Merkmale gefunden werden können, was ihren taxionomischen Wert natürlich vermindert. Diese Form möchte ich als den *Graciliaria*-Typus des Verschlußapparates bezeichnen. Bei den hierzu gehörigen Gehäusen fehlen Principalis und Spirallamelle völlig oder fast völlig: erstere wird durch mehrere sehr kurze Suturalfältchen oberhalb der Lunella, letztere durch die sogenannten Parallellamellen bzw. die Lamella fulcrans ersetzt. Dieser Typ kommt in den verschiedensten systematischen Gruppen unabhängig voneinander vor und muß

deshalb als das Ergebnis eines den Clausilien eigenen immer wieder vorgekommenen Entwicklungsschrittes angesehen werden. Ich glaube nicht, daß man nur auf Grund dieser Ausbildung des Verschlußapparates eine Gruppe als eigenes Genus abtrennen darf. Beispiele dieser durch Parallelevolution bedingten Erscheinung sind folgende Gruppenpaare, wobei immer die normal ausgebildete Gruppe mit dem *Graciliaria*-Typus verglichen wird: 1) *Clausilia* und *Neostyriaca,* 2) *Fusulus* und *Ruthenica,* wobei allerdings *Ruthenica* auf Grund anderer Merkmale Genusrang zugebilligt werden muß (d. h. die Normalform zu *Ruthenica* fehlt bislang!), 3) *Acrotoma* bzw. *Roseniella* und *Armenica,* 4) *Delima* bzw. *Albinaria* und *Papillifera* bzw. *Isabellaria.* Soweit nicht andere Merkmale gefunden werden sollten, müssen die genannten Graciliarien als Untergattungen zu den betreffenden Gattungen gestellt werden. Hieraus ist leicht ersichtlich, daß die alte Einteilung der Cochlodininae (Alopiinae) in die fünf Tribus Cochlodineae, Delimeae, Medoreae, Alopieae, Papillifereae nicht mehr aufrecht erhalten werden kann. Doch sind meiner Meinung nach bei den mediterranen Gruppen noch zu wenig Arten so genau anatomisch untersucht, daß man eine Grundrißsystematik jetzt schon geben könnte. Vor allem bei den Delimen scheint der Penispapille eine wichtige taxionomische Bedeutung zuzukommen, dagegen kann ich dem Penisappendix eine solche nicht mehr zugestehen, d. h. wir können (vor allem nach den Untersuchungen der Albinarien durch BRANDT und der Carinigeren durch BRANDT und mich) nach dem Vorhandensein bzw. Fehlen eines Penisappendix zwar noch Arten, aber kaum mehr Gattungen und schon gar keine Tribus mehr unterscheiden. Carinigeren und Delimen stammen vielleicht von Formen mit Penisappendix ab; hierfür spricht der Retractor penis, der bei den Delimen sowohl am Epiphallus inseriert als auch Fasergruppen dorthin entsendet, wo bei den Albinarien der andere Arm des Penisretraktors inseriert: an die Ansatzstelle des Penisappendix (ein interessanter Übergang bei *Carinigera delimaeformis bureši* A. J. WAGNER in BRANDT 1962 :137). Überhaupt sind Albinarien und Delimen näher miteinander verwandt als bisher angenommen wurde, was BRANDT schon eingehend besprochen hat.

II. Systematischer Teil.

Bevor die untersuchten Arten einzeln behandelt werden, möchte ich noch einige allgemeine Bemerkungen über den Wert sowohl der Zeichnungen wie auch der Beschreibungen machen. Die Zeichnungen sind keine vollkommen maßgetreuen Photographien des Genitalapparats e i n e s Exemplars der jeweiligen Art, sondern freie, naturgemäß an vielen Stellen (Muskulatur, Bindegewebe) schematisierte Darstellungen, in denen auch (wenn auch nur, wenn unbedingt erforderlich) Merkmale mehrerer Stücke vereinigt sein können. Dies ist dann der Fall, wenn in dem zugrundegelegten Präparat Merkmale, die taxionomisch wichtig erscheinen, undeutlich ausgebildet sind oder durch die Präparation unnatürlich verändert wurden. Die Maßtreue mag dadurch leiden, daß die Zeichnungen aus freier Hand und nicht mit Zeichenapparaten hergestellt wurden. Es ist nicht der Sinn einer Zeichnung, e i n Exemplar der Art genauestens abzubilden, sondern eine Abbildung zu geben, in der sich die taxionomisch bedeutsamen Merkmale, wie sie der Zeichner sieht, zeigen, wobei eine gewisse Schematisierung aus Gründen der Deutlichkeit nicht vermieden werden kann. Offensichtliche Fehler bitte ich mir umgehend mitzuteilen, wie ich überhaupt die Fachwelt um Nachprüfung meiner Ergebnisse ersuche.

Noch etwas zur durchgängigen Gültigkeit der Ergebnisse: es versteht sich, daß sich sowohl Beschreibungen wie Zeichnungen auf wenige untersuchte Exemplare beziehen, die in meiner Präparatesammlung hinterlegt sind. Obwohl bei der geringen Veränderlichkeit der Ausführgänge des Genitalapparats große Abweichungen bei Untersuchung einer größeren Anzahl von Stücken nicht zu erwarten sind, so können doch vor allem die geographischen Rassen als Arten in statu nascendi bemerkenswerte konstante Unterschiede zeigen, wie ich bei Untersuchung der Rassengruppen der südalpinen Delimen und der *Clausilia whateliana*-Gruppe feststellen mußte. Sowohl Beschreibungen wie Zeichnungen haben daher nur begrenzte Gültigkeit; sie können durch weitere Untersuchungen noch stark modifiziert werden.

Cochlodininae.

Divertikel von gleichem histologischem Bau wie der Pedunculus, mit der Funktion eines Spermatophorenbehälters (bisher nur bei *Cochlodina* einwandfrei nachgewiesen!). Männliche Endwege mit großer Epiphallusschleife, Flagellum und mächtigem Retractor penis, oft mit Penispapille, die jedoch auch rückgebildet werden kann. RRS zum allergrößten Teil an Teilen der weiblichen Endwege inserierend, sehr verschieden stark. VRT am proximalen Penisabschnitt nahe dem Übergang ins Atrium ansitzend. Penisligamente immer sehr schwach, distalwärts der Insertionsstelle des VRT inserierend. Der distale Abschnitt des Vas deferens, der an Vagina und freiem Ovidukt entlangzieht, ist vor allem bei den Delimen sehr verdickt: dieser Abschnitt dürfte dem Pseudoepiphallus der Clausiliinae homolog sein. Epiphallus und Penis verdienen eingehendere Betrachtung: Der Epiphallus gliedert sich in einen breiten distalen Abschnitt, in dem der Körper des Spermatophors hergestellt wird, und in einen schmalen proximalen Abschnitt; beide werden durch die Insertionsstelle des Retractor penis getrennt. Schon STEENBERG (:27) erkannte diese Zweiteilung bei *Cochlodina laminata*. Der Penis zerfällt oft in zwei deutlich verschiedene Teile, die ich — mir wohl der Tatsache bewußt, daß diese Ausdrücke für alle möglichen nicht homologen Penisabschnitte bei anderen Schneckenfamilien gebraucht werden — als Penis distalis und Penis proximalis bezeichne. Der Epiphallus setzt schräg am Penis distalis an; beide werden an der Übergangsstelle durch längs verlaufende bindegewebig-muskulöse Fasern verbunden. Der Penis distalis hat eine glatte Innenseite, der Penis proximalis trägt innen eine mehr oder weniger große Anzahl von Peniswülsten, seine Wand hat makroskopisch eine charakteristische granuläre Struktur, die dem Penis eigen ist und sich auch bei den Clausiliinae wiederfindet (s. u.). Bedeutung und Funktion dieser Struktur sollen in späteren Arbeiten ermittelt werden, da sie, soweit mir bekannt, bisher ungeklärt ist. Der proximale Penisabschnitt geht mit schmalerem Halsteil, an dem die granuläre Struktur weniger ausgeprägt ist, in das Atrium über. Die Penispapille, die bei den Delimen stark ausgebildet ist und bei den Cochlodinen über Zwischenstadien hinweg reduziert wird, ist ein Auswuchs der Innenwand des Penis distalis zwischen der Mündung des Epiphalluslumens und der durch bindegewebig-muskulöse Stränge fest mit dem Epiphallus verbundenen Knickkante dieses Abschnitts. Dieser Bereich ist die Papillenbasis. Neben der Papille bleibt also die mehr oder weniger breite Öffnung des Epiphalluslumens innerhalb des Penis distalis frei. Siehe hierzu Schemata 6-8. Die Papille reicht bei den Delimen bis weit in das Lumen des Penis proximalis, bei den Cochlodinen erfüllt sie, soweit vorhanden, höchstens das Lumen des Penis distalis.

Delima HARTMANN 1842.

Delima (Itala) O. BOETTGER 1877.

Divertikel schlank, so lang oder länger als Blasenhals und Bursa, selten kürzer. Vas deferens distal deutlich verdickt. Flagellum immer vorhanden. Retractor penis kurz oberhalb des Übergangs Penis-Epiphallus inserierend, Fasergruppen zum Penis entsendend. Penis groß, keulen- bis zylinderförmig, distaler Abschnitt dünnwandig, innen glatt, proximaler Abschnitt innen mit Peniswülsten versehen, mit kurzem, ziemlich engem Halsteil im Atrium inserierend; beide Abschnitte deutlich voneinander abgegrenzt. Im Innern des Penis eine sehr große, meist über die Hälfte des Penislumens einnehmende Penispapille. Penisligamente lang und schwach. VRT als deutliches Muskelband vom Retractor tentaculi-inferioris abzweigend. RRS zumeist stark, aus vielen Faserbündeln bestehend. An der Vagina inserieren starke Verbindungsstränge zum linken Seitenmuskel.

Charakteristisch für die Gruppe *Itala* im Gegensatz zu bislang untersuchten anderen Untergattungen ist die außerordentliche Größe der Penispapille sowie die meist geringe Länge des Divertikels im Verhältnis zu Blasenhals und Bursa. Anatomisch untersuchte Arten: *itala* und Stenzioide, *stenzii.*

A. Penispapille meist wenig mehr als die Hälfte des Penislumens oder weniger einnehmend:

Delima stenzii (ROSSMÄSSLER): Divertikel immer bedeutend länger als Blasenhals und Bursa. RRS stark. Vagina kurz. Epiphallus lang und ziemlich schmal. Auf der Innenseite des Penis proximalis ein deutlicher, an der Übergangslinie beginnender Peniswulst, der proximalwärts schwächer wird. Vagina an der Innenseite mit mehr oder weniger deutlichen Längswülsten versehen, die im Atrium häufig eine Atriumpapille bilden, ein für stenzii eigentümliches Merkmal (Abb. 9a-d, 10c).

B. Penispapille mehr als $^2/_3$ des Penislumens einnehmend:

Delima itala (MARTENS) und stenzioide Rassen: Divertikel so lang oder wenig länger als Blasenhals und Bursa. RRS oft nicht sehr stark. Vagina lang. Epiphallus kürzer, dicker. An der Innenseite des Penis proximalis mehrere mehr oder weniger schwach ausgeprägte, an der Übergangslinie beginnende Längswülste, die proximalwärts schwächer werden. Keine Atriumpapille (Abb. 11a-c, 10a-b).

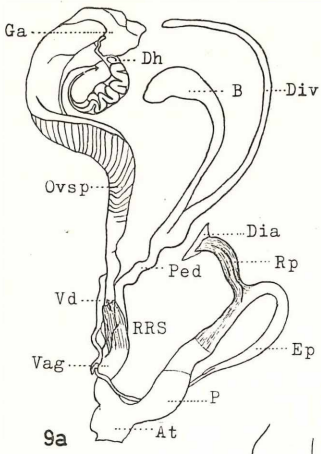
Auf Grund dieser Befunde sind wir genötigt, die auch gehäusemäßig mit *itala* verbundenen Formen der westlichen Südalpen, die bislang als eigene Art *balsamoi* (O. BOETTGER 1879) oder als *stenzii*-Rassen (KÄUFEL 1928) aufgefaßt wurden, als Rassen zur Gesamtart *itala* zu stellen. Wir bezeichnen sie auf Grund

---

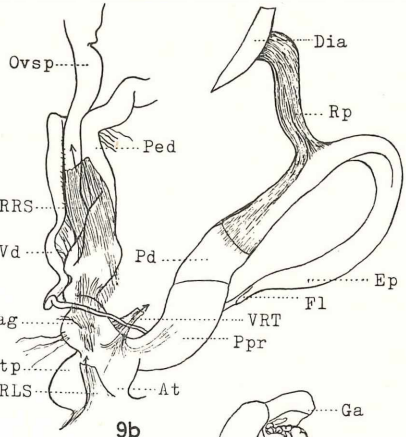
→

Abb. 9a-d. *Delima stenzii cincta* (BRUMATI). Italien, Udine, Osoppo (Präp. 73). — c) Penis geöffnet.

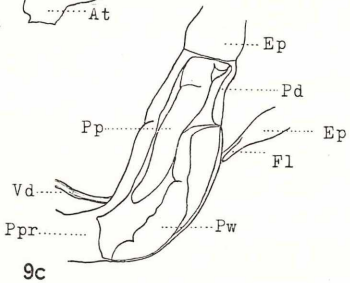
Abb. 10a. *Delima itala variscoi* (PINI). Italien, Bergamo, S. Giovanni Bianco (Präp. 103). — Abb. 10b. *Delima itala clavata* (ROSSMÄSSLER). Italien, Como, Ballabio sup. (Präp. 105). — Abb. 10c. *Delima stenzii paroliniana* (DE BETTA). Italien, Vicenza, Oliero (Präp. 107).



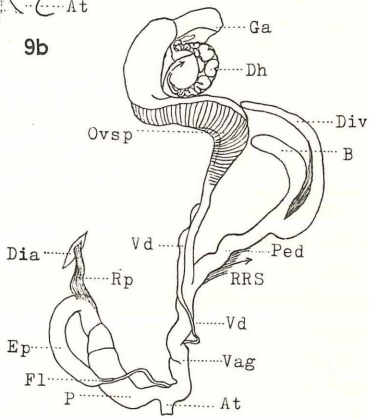
9a



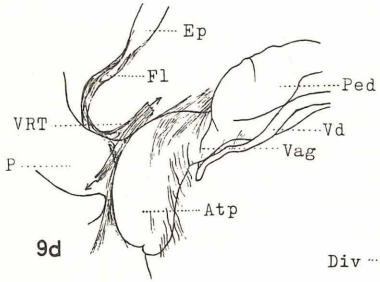
9b



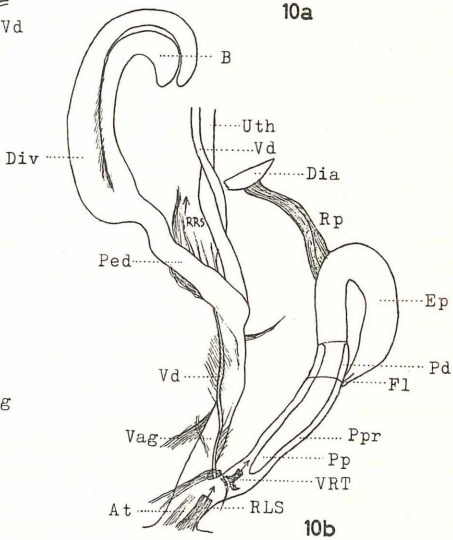
9c



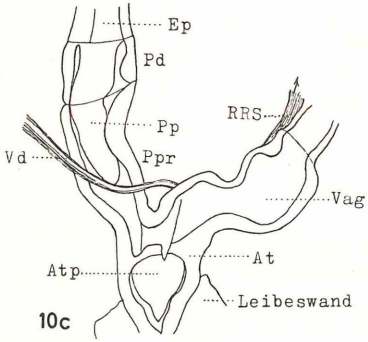
10a



9d



10b



10c

interessanter Parallelmerkmale zu *stenzii* als Stenzioide (Teil II dieser Arbeit). Ich möchte hier schon vorwegnehmen, daß die stenzioide Rasse *balsamoi* (Präp. 77 und 71) einen bemerkenswert schmalen distalen Epiphallus und ein ganz entsprechend viel schlankeres längeres Divertikel besitzt, was auffallend an die Verhältnisse bei *stenzii* erinnert; es steht dies in Einklang mit der Sonderstellung dieser Rasse in gehäusemäßiger Hinsicht sowie mit der Tatsache, daß diese Rasse ohne Übergänge mit *itala* zusammenlebt. Die Übergänge zur *lorinae* sowie zur *clavata* bilden in anatomischer und gehäusemäßiger Hinsicht die Bestände von S. Giovanni Bianco (Präp. 103), die typische Vertreter der *variscoi* darstellen. Weiteres hierzu und weitere anatomische Abbildungen in Teil II dieser Arbeit.

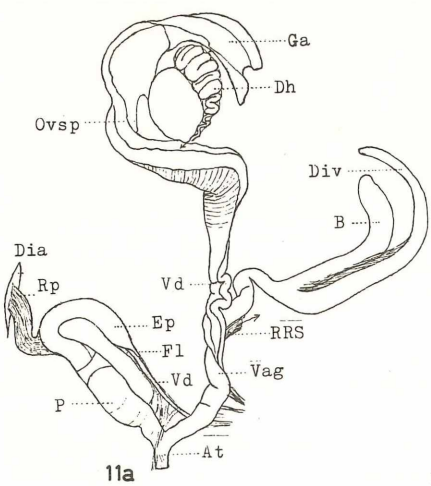
Untersuchte Bestände: *stenzii:* Osoppo 30. IX. 1962 (Präp. 73), Valfonda 3. X. 1962 (Präp. 112), Oliero 27. IX. 1962 (Präp. 107), S. Romedio 13. IX. 1962 (Präp. 106). *itala*: a) *itala*: Serravalle 29. IX. 1962 (Präp. 109), Riva 14. IX. 1962 (Präp. 75), Argegno 24. IX. 1962 (Präp. 113). b) Stenzioide: Molina di Ledro 15. IX. 1962 (Präp. 72), Val Lorina 15. IX. 1962 (Präp. 74), Bracca di Costa Serina 17. IX. 1962 (Präp. 77), Cugno 20. IX. 1962 (Präp. 71), S. Giovanni Bianco 19. IX. 1962 (Präp. 103), Introbio 21. IX. 1962 (Präp. 76), Ballabio sup. 21. IX. 1962 (Präp. 105).

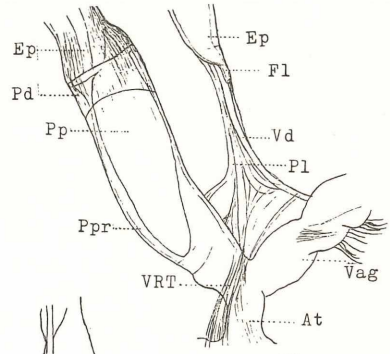
Cochlodina Férussac 1821.

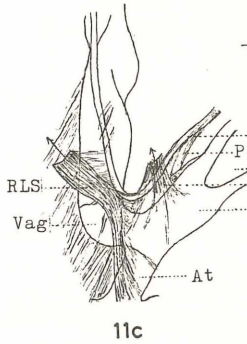
Divertikel plump, immer kürzer als Blasenhals und Bursa (Ausnahme: *orthostoma*). Vas deferens distal weniger deutlich verdickt. Flagellum fast immer vorhanden, sehr verschieden lang, selten völlig fehlend. Retractor penis ungefähr in der Mitte des Epiphallus inserierend, ohne deutliche Faserverbindung zum Penis. Penis mehr oder weniger lang, zylinder- bis schlauchförmig, mit reduzierter oder meist völlig ohne Penispapille, distaler Abschnitt mit der Papille zumeist verschwunden, proximaler Abschnitt innen mit mehr oder weniger schwachen Peniswülsten, die bis zum fast völligen Verschwinden rückgebildet werden können. Penisligamente kurz und schwach. VRT ziemlich undeutlich. RRS teils stark, teils aber auch recht schwach (*commutata* und *orthostoma*).

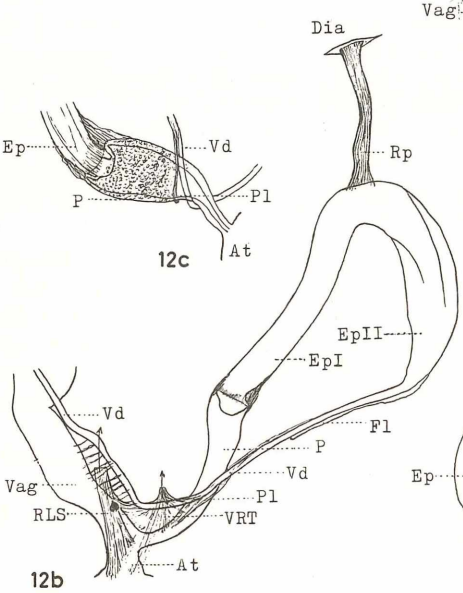
In der Gattung *Cochlodina* ist gegenüber den Delimen eine bemerkenswerte Reduktion der Penispapille zu beobachten (Abb. 6-8). Diese Rückbildung kann man vielleicht mit der Ausbildung des großen Spermatophors bei dieser Gruppe in Zusammenhang bringen. Die Größe des Spermatophors zeigt sich schon in der Gestalt des kurzen, plumpen Divertikels, ein Merkmal, das für *Cochlodina* kennzeichnend ist. Man findet noch eine kleine Papille bei *fimbriata,* die demnach vorerst als urtümlich zu betrachten wäre, bei *laminata, commutata* und *orthostoma,* die nahe miteinander verwandt sind, nur noch die Papillenbasis, bei *comensis,* die durch erhobene Wülste im distalen Penisabschnitt abweicht, keine Reste einer papillenähnlichen Bildung mehr. Die bei den drei genannten Arten noch vorhandene Papillenbasis erscheint bei Betrachtung des Übergangsbereichs Epiphallus-Penis wie eine Einschnürung der männlichen Endwege, die bindegewebig-muskulös zusammengehalten wird. Steenberg beschreibt das bei *laminata* wie folgt (:27): „Sur la limite entre l'épiphallus et le pénis se trouve un resserrement sur un des côtés, de façon à former une espèce de coude. L'échancrure est comblée de tissu conjonctif et d'une petite quantité de musculature." Anatomisch untersuchte Arten: *laminata* (Steenberg :26/27), *commutata, fimbriata, orthostoma, comensis.*

Cochlodina commutata (Rossmässler): Divertikel sehr dick, viel









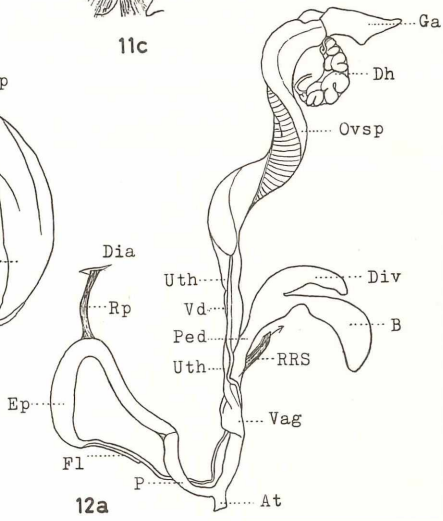


Abb. 11a-c. *Delima itala itala* (G. von Martens). Italien, Treviso, Serravalle (Präp. 109).

Abb. 12a-c. *Cochlodina commutata fusca* (de Betta). Italien, Vicenza, Oliero (Präp. 87).

kürzer als Blasenstiel und Bursa. RRS recht schwach. Flagellum deutlich, mittellang bis sehr lang. Epiphallus proximal (bis zum Retraktoransatz) dünn und lang, distal viel breiter werdend. Retractor penis ziemlich schwach. Penis reduziert, dünn und nicht einmal halb so lang wie der Epiphallus, ohne deutliche Längswülste. Penispapille bis auf die Papillenbasis zurückgebildet (Abb. 12a-c).

Von der hier nicht beschriebenen *laminata* unterscheidet sich *commutata:* durch die im Ganzen viel schlankeren Ausführgänge, das plumpe Divertikel, den schwachen RRS, den langen, vor allem distal verdickten Epiphallus, den schwächeren Penisretraktor und den viel kleineren, kürzeren Penis, der gegenüber dem der Verwandten stark reduziert erscheint. Die Untersuchung der *costata* aus dem Natisonetal zeigte, daß diese bisher als Art behandelte Form eine geographische Rasse der *commutata* darstellt.

Untersuchte Bestände: Oliero 27. IX. 1962 (Präp. 87), S. Pietro al Natisone 1. X. 1962 (Präp. 82 = *costata* (C. PFEIFFER)), Greifenstein 11. XI. 1962 (Präp. 95), Burggrub 28. IV. 1963 (Präp. 19).

Cochlodina orthostoma (MENKE): Divertikel dünn, fast so lang oder so lang wie Blasenstiel und Bursa. RRS recht schwach. Flagellum oft rückgebildet. Epiphallus schlank, distal wenig dicker werdend. Retractor penis etwas unterhalb der Mitte des Epiphallus inserierend, nicht sehr stark. Penis schlank, lang, oberer Teil lang, schmal, innen mit zahlreichen schwachen Längswülsten, mit einer Verdickung in den deutlicher granulären unteren Teil übergehend. Einschnürung am Übergang Epiphallus-Penis deutlich (Abb. 13a-d).

Von *laminata* hauptsächlich durch viel längeres Divertikel, längeren distalen Epiphallus und schlankeren gegliederten Penis verschieden.

Untersuchte Bestände: Hansgörgl 23. IX. 1962 (Präp. 84), Kochel a. See 4. X. 1962 (Präp. 111), Burggrub 28. IV. 1963 (Präp. 57).

Cochlodina fimbriata (ROSSMÄSSLER): Divertikel kürzer als Blasenstiel und Bursa, etwa so dick wie die Bursa. Epiphallus sehr lang, dünner als der Penis, proximaler Epiphallusabschnitt übermäßig lang, distaler kurz, verdickt. Retractor penis stark. Penis lang, schlauchförmig, mit kleiner, kaum 1/5 des Penislumens einnehmender Penispapille, distaler Abschnitt kurz, innen glatt, proximaler innen mit vielen schwachen Längswülsten, die proximal schwächer werden (Abb. 14a-d).

Durch ihre Penispapille von den übrigen Arten so verschieden, daß die Art eigentlich — trotz des der *laminata* so ähnlichen Gehäuses — eine eigene Untergattung verdient hätte. Vielleicht gibt das Auftreten der Papille bei dieser Art einen Hinweis auf den phylogenetischen Ursprung der Cochlodinen.

Untersuchte Bestände: Savogna 1. X. 1962 (Präp. 85).

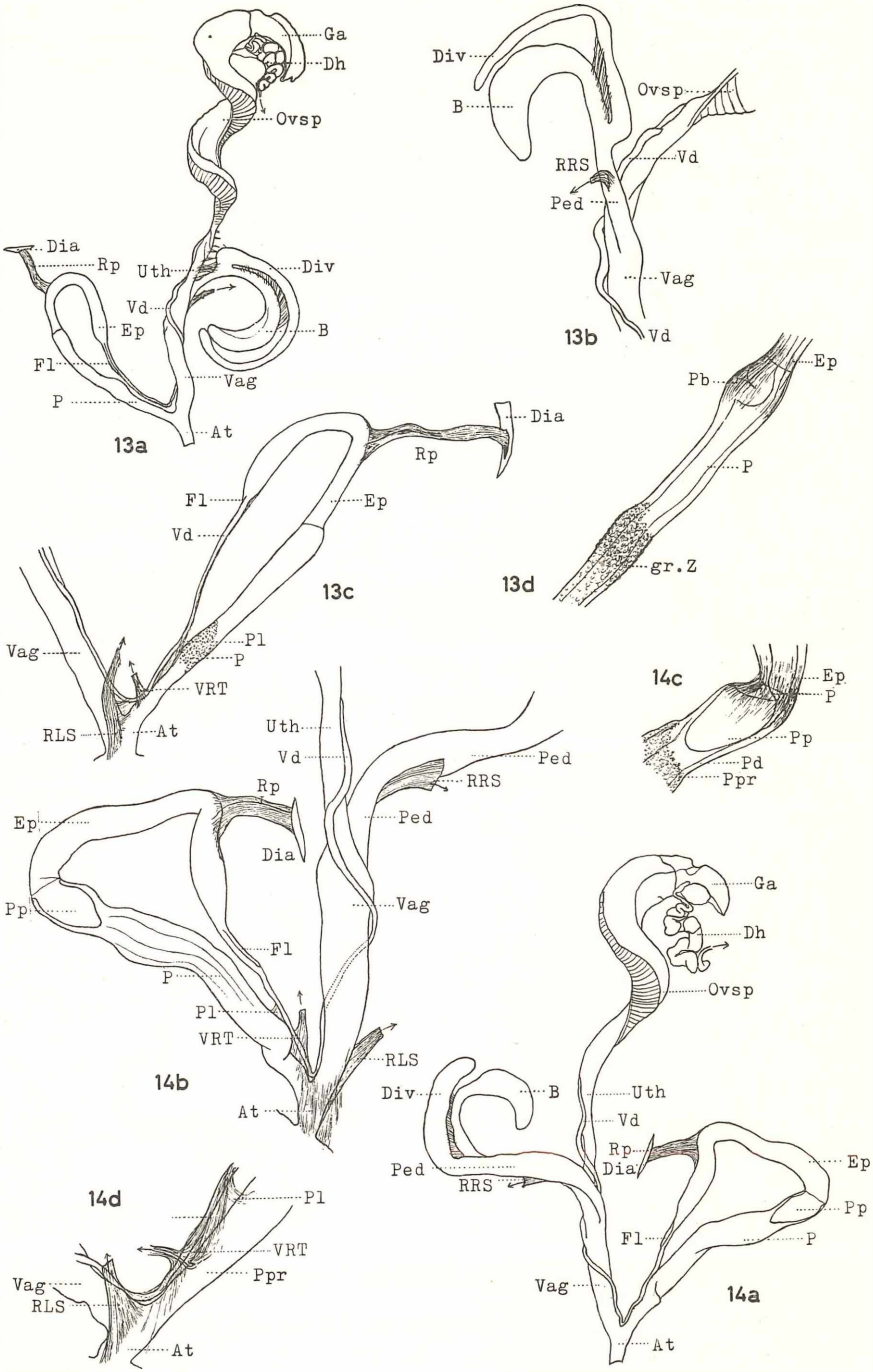
Cochlodina comensis (L. PFEIFFER): Divertikel kurz und dick, ungefähr halb so lang wie Blasenstiel und Bursa. Epiphallus kurz, dick, distal noch

---

→

Abb. 13a-d. *Cochlodina orthostoma* (MENKE). Deutschland, Franken, Hansgörgl (HÄSSLEIN l. Präp. 84).

Abb. 14a-d. *Cochlodina fimbriata* (ROSSMÄSSLER). Italien, Udine, Savogna (Präp. 85). d) Penisligamente.


Ga
Dh
Ovsp
Dia
Rp
Uth
Div
Vd
Ep
B
Fl
Vag
P
At
13a
Div
B
Ovsp
RRS
Vd
Ped
Vag
Vd
13b
Pb
Ep
P
gr.Z
13d
Dia
Rp
Fl
Ep
Vd
13c
Vag
Pl
P
VRT
RLS
At
14c
Ep
P
Pp
Pd
Ppr
Uth
Vd
Ped
RRS
Rp
Ep
Ped
Dia
Vag
Pp
Fl
P
Pl
VRT
RLS
14b
At
Ga
Dh
Ovsp
Div
B
Uth
Vd
Rp
Dia
Ep
Ped
RRS
Pp
Fl
P
Vag
14a
At
14d
Pl
VRT
Ppr
Vag
RLS
At

dicker werdend. Retractor penis sehr stark, etwas unterhalb der Mitte des Epiphallus inserierend. Penis groß und lang, breit schlauchförmig, oberer Teil innen mit zwei starken Längswülsten, unterer Teil mit anschließenden zahlreichen schwächeren Längswülsten. Keine Penispapille (Abb. 15a-d).

Bemerkenswert ist, daß diese kleine Art den relativ größten Penis hat, in dem jedoch von einer Papille nichts zu sehen ist. Lediglich die Epiphallus und Penis verknüpfenden bindegewebig-muskulösen Stränge sind, wenn auch weniger deutlich, vorhanden. Auffallend ist, daß sich die granuläre Zone auf ein Band beschränkt, das unterhalb des Übergangs Penis-Epiphallus beginnt und sich proximalwärts um den Penis schlingt. Es ist ungewiß, ob der obere, durch

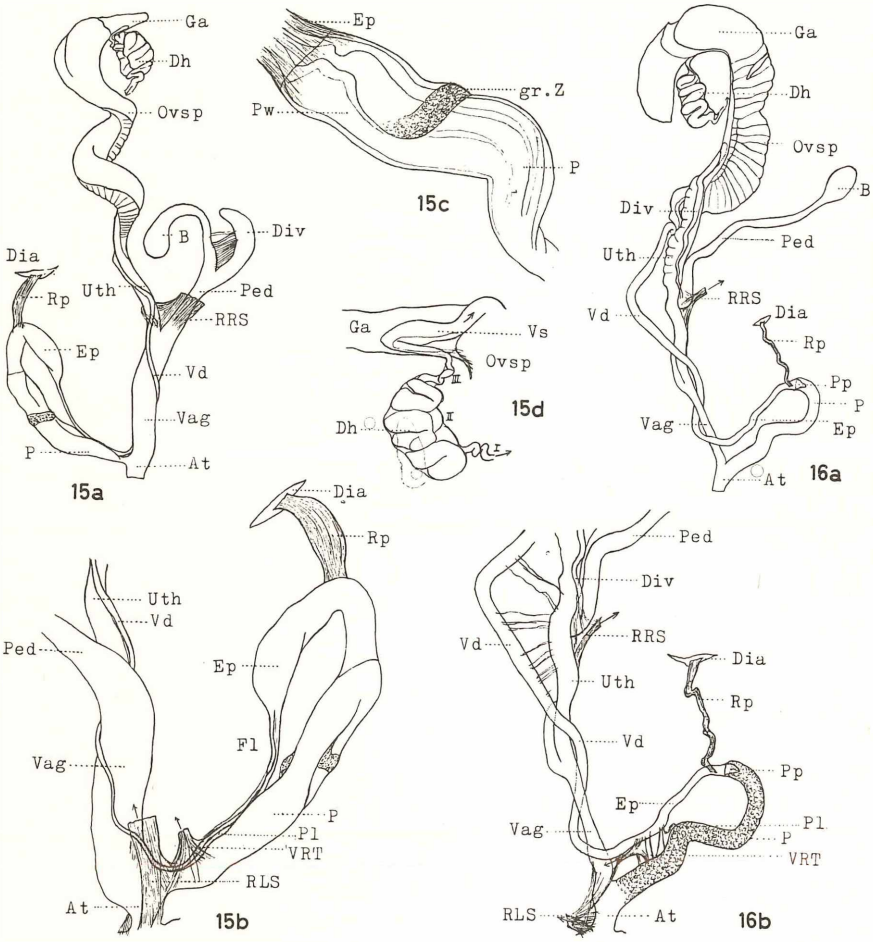


Abb. 15a-d. *Cochlodina comensis* (L. Pfeiffer). Italien, Belluno, Ospitale di Cadore (Präp .81).

Abb. 16a-b. *Ruthenica filograna* (Rossmässler). Deutschland, Franken, Fischbrunn (Hässlein l. Präp. 94).

die starken Längswülste gekennzeichnete Penisabschnitt dem Penis distalis der Delimen und bei *fimbriata* homolog ist. Vorerst soll der Begriff Penis distalis auf den die Penispapille enthaltenden, wulstfreien oberen Penisabschnitt beschränkt bleiben.

Untersuchte Bestände: Ospitale di Cadore 29. IX. 1962 (Präp. 81), Riva 14. IX. 1962 (Präp. 86), Civate Brianza 25. IX. 1962 (Präp. 32).

Clausiliinae.

Divertikel im histologischen Bau vom Pedunculus verschieden, mit sekretorischer Funktion. Männliche Endwege mit in mehreren Stufen rückgebildeter Epiphallusschleife, Penis und Retractor penis. Ohne Flagellum. Keine Penispapille. Vas deferens zum Pseudoepiphallus umgewandelt. RRS an weiblichen wie männlichen Endwegen inserierend: Retractor conjugans (Ausnahme: *Ruthenica*). Retractor penis am Epiphallus kurz vor dem Übergang in den Penis inserierend. Penis im mittleren Reduktionsstadium oft deutlich in zwei verschieden gestaltete Teile zerfallend (distaler und proximaler Penisabschnitt: nicht zu homologisieren mit den gleichnamigen Penisabschnitten bei Cochlodininae!), mit granulärem Bereich verschiedenster Ausprägung und Ausdehnung.

Fusuleae.

Ruthenica Lindholm 1924.

Epiphallusschleife groß. Epiphallus etwas dünner als das Vas deferens (Pseudoepiphallus). Retractor penis mäßig stark, am proximalen Ende des Epiphallus inserierend. Penis lang, ziemlich dünn, am Übergang zum Epiphallus mit papillenartiger Bildung. Pseudoepiphallus mit schwachen Fasern am freien Ovidukt befestigt. RRS zum allergrößten Teil am weiblichen Ausführgang inserierend. Divertikel die Einmündung des Vas deferens in den Spermovidukt um die Hälfte überragend. Penisligamente schwach, in mehrere Fasern aufgespalten. VRT an Vas deferens und Penis inserierend. Ommatophorenretraktor verläuft zwischen Penis und Vagina.

Ruthenica filograna (Rossmässler): Mit *Ruthenica* treffen wir ein wichtiges Zwischenstadium auf dem Wege zur reduzierten Epiphallusschleife der Clausilien, das noch manche Merkmale aufweist, die es mit den Euxininae und nicht mit den Clausiliinae gemeinsam hat, so die dünnen, fein zerteilten Penisligamente, den noch recht starken Retractor penis, den der großen Epiphallusschleife entsprechende Verlauf des Ommatophorenretraktors zwischen Penis und Vagina sowie den zum allergrößten Teil an weiblichen Endwegen inserierenden RRS.

Untersuchte Bestände: Fischbrunn 1. XI. 1962 (Präp. 94), Pommelsbrunn 1. XI. 1962 (Präp. 13). (Abb. 16a-b).

Clausilieae.

Iphigena Gray 1821.

Die Gattung umfaßt drei verschiedene Stadien der Reduktion der Epiphallusschleife und ist daher aus so verschiedenartigen Elementen zusammengesetzt, daß

eine einheitliche anatomische Diagnose kaum gegeben werden kann. Trotzdem möchte ich die Gattung nicht zerspalten, da sonst die phylogenetische Linie, die durch die ganze Gruppe wie ein roter Faden läuft, zerrissen würde und auch die vielleicht abzutrennenden Arten (*schmidtii, rolphi* und *tumida*) gehäusemäßig anderen Iphigenen so nahe stehen, daß eine Trennung der Arten doch nicht ganz zu rechtfertigen wäre. Allen Arten gemeinsam — und darin sind sie von den nahe verwandten Clausilien streng geschieden — ist der lange, in seinem oberen Teil deutlich in Canalis mucosus und Canalis serosus gegliederte freie Ovidukt. Außerdem ist die kurze Vagina bei den meisten Arten — und das gilt auch vor allem für *schmidtii* und *rolphi* — birn- oder walzenförmig angeschwollen und gabelt sich distalwärts in die Arme des Pedunculus und freien Ovidukts. Der Retractor penis inseriert immer wenig distalwärts der Übergangsstelle Epiphallus-Penis am Epiphallus. Der VRT ist bei allen Arten stark und deutlich sichtbar und inseriert nur noch am proximalen Penisabschnitt.

Iphigena (Julica) n. subgen.

(Typus: *Clausilia schmidtii* L. PFEIFFER 1841).

Zum Unterschied von allen übrigen Iphigenen verläuft hier wegen der relativen Größe der Epiphallusschleife der Ommatophorenretraktor quer über den proximalen Teil des Penis zwischen Penis und Vagina (wie bei den Fusuleae). Es ist bemerkenswert, daß einmal ein Tier untersucht wurde, wo dies aus besonderen Umständen nicht mehr der Fall war, d. h. die Art steht kurz vor dem Übergang zu einem freien Verlauf des Retraktors neben den Ausführgängen. Damit in Zusammenhang steht die im Vergleich zu den Macrogastren größere Epiphallusschleife, der stärkere Penisretraktor, der proximal sehr schmale Pseudoepiphallus, seine schwache Verbindung mit dem RRS (erste Ausbildung eines Retractor conjugans) und die relativ schmalen Penisligamente, die durch bindegewebig-muskulöse Bänder im Innern der Epiphallusschleife verstärkt werden (Abb. 17a-c).

Form der Vagina, Länge des Pseudoepiphallus und vor allem Ausbildung des freien Ovidukts verweisen die Gruppe eindeutig in das Genus *Iphigena,* doch die halbkugelige Anschwellung des proximalen Penisabschnitts und das hoch hinauf steigende, nicht wesentlich verdickte Divertikel erinnern an *Clausilia.* Es ist typisch und entspricht dem zur Relation Gehäuse-Genitalsystem gesagten, daß auch das Gehäuse eine Mittelstellung einnimmt und der Biotop dem vieler *Clausilia*-Arten entspricht. Man könnte daher diese vermittelnde Stellung im Zusammenhang mit den phylogenetisch alten Kennzeichen der Art als die einer phylogenetischen Wurzelform deuten, von der die Stammlinien *Iphigena* und *Clausilia* ausgegangen wären.

Iphigena schmidtii (L. PFEIFFER): Pedunculus sehr dünn, Bursa von gewaltigem Umfang, Divertikel etwas kürzer als der Blasenstiel, die Einmündung des Vas deferens um weniger als die Hälfte überragend, distal wenig erweitert. Vagina birnförmig angeschwollen, kurz. Pseudoepiphallus etwas dicker als der freie Ovidukt, der sich distal stark erweitert. Penis länglich, distal der Mitte halbkugelig verdickt. VRT stark. Pseudoepiphallus in ganzer Länge, besonders aber nahe dem RRS, durch Fasergruppen mit den weiblichen Endwegen verbunden.

Untersuchte Bestände: Pulfero 1. X. 1962 (Präp. 67). (Abb. 17a-c).

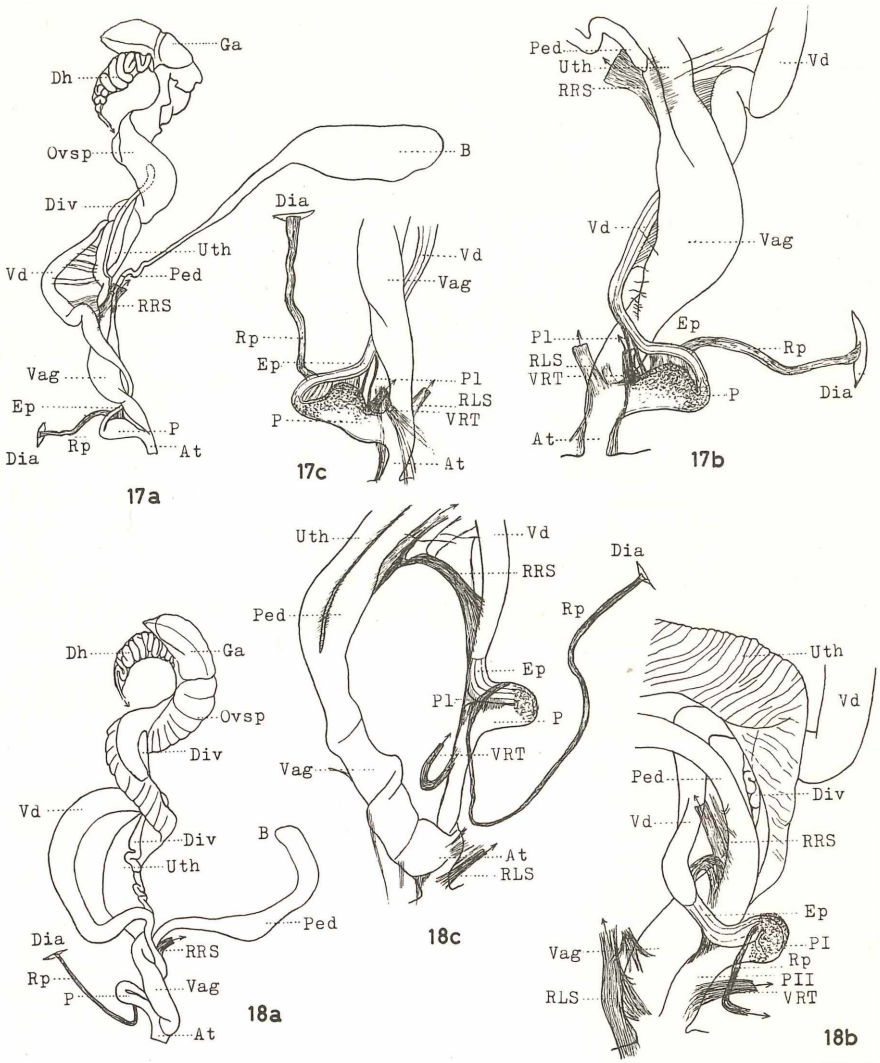


Abb. 17a-c. *Iphigena schmidtii* (L. Pfeiffer). Italien, Udine, Pulfero al Natisone (Präp. 67).

Abb. 18a-c. *Iphigena densestriata* (Rossmässler). Kroatien, Prijeboj (Sturany l., Präp. 97).

Iphigena (Macrogastra) Hartmann 1840.

(Typus: *Pupa ventricosa* Draparnaud 1801).

In dieser Gruppe ist der größte Teil der gemeinhin als Iphigenen bezeichneten Arten einzuordnen. Die männlichen Endwege stehen auf der gleichen Reduktionsstufe wie die der Gattung *Clausilia*, d. h. die Epiphallusschleife ist

schon so klein, daß der Ommatophorenretraktor frei neben den Ausführgängen verläuft. Entsprechend ist der Retractor penis lang und dünn und verläuft unter dem Ommatophorenretraktor hindurch zum Diaphragma. Weiterhin ist der Pseudoepiphallus durch einen gut ausgebildeten Retractor conjugans fest mit den weiblichen Endwegen verbunden. Der Epiphallus ist meist kurz, der Penisretraktor inseriert distal der Übergangsstelle in den Penis. Die Penisligamente sind als zwei kurze, starke Bänder („Schleifenmuskel") ausgebildet. Der VRT ist deutlich und inseriert nur am proximalen Penisabschnitt. Das Divertikel überschreitet die Einmündungsstelle des Vas deferens um selten mehr als 1/3 seiner Länge und ist am distalen Ende keulig angeschwollen. Charakteristisch für diese wie für die folgende Untergattung ist der lange, überwiegend sehr verdickte distale Abschnitt des Pseudoepiphallus.

Anatomisch untersuchte Arten: *ventricosa* (STEENBERG: 28/29), *lineolata* (: 31/32), *densestriata, asphaltina, badia, plicatula* (: 29/30).

A. Divertikel die Einmündung des Vas deferens wenig oder gar nicht *(ventricosa)* überschreitend:

Iphigena densestriata (ROSSMÄSSLER): Distaler Abschnitt des Pseudoepiphallus sehr dick, proximaler schmal. Epiphallus breit, ebenso der distale Penisabschnitt, kaum schmaler als der proximale. Vagina schlauchförmig, kaum birnförmig angeschwollen.

Die Art ist der *lineolata*, wie auch im Gehäuse sichtbar (falsche untere Gaumenfalte!), nahe verwandt. Die Abbildung des Genitalapparats der *latestriata* bei LJOWUSCHKIN (1958) läßt vermuten, daß diese Art sich eng an die beiden genannten anschließt.

Untersuchte Bestände: Prijeboj 1895, Coll. Mus. Vind. 23375 (Präp. 97). (Abb. 18a-c).

Iphigena asphaltina (ROSSMÄSSLER): Distaler Abschnitt des Pseudoepiphallus außerordentlich dick, an Umfang fast den Spermovidukt erreichend, proximaler viel schmaler. Epiphallus schlank, distaler Penisabschnitt sehr schmal, deutlich abgesetzt in den viel breiteren proximalen Abschnitt übergehend. Vagina birnförmig angeschwollen.

Von *ventricosa* ist die Art durch den gewaltigen Pseudoepiphallus, anders geformte Bursa und Blasenstiel und das längere Divertikel leicht zu unterscheiden, von *lineolata* trennt sie ebenfalls der breitere Pseudoepiphallus, aber auch anders geformter Penis und Epiphallus. Nichtsdestoweniger ist sie dieser Art nächst verwandt und nicht der *ventricosa*.

Untersuchte Bestände: S. Martino di Castrozza 28. IX. 1962 (Präp. 78). (Abb. 19a-c).

B. Divertikel die Einmündung des Vas deferens beträchtlich überragend:

Iphigena badia (C. PFEIFFER): Pseudoepiphallus ziemlich schlank, vor allem distal weniger verdickt als bei den vorhergehenden Arten. Epiphallus schlank, proximal dünner werdend. Penis schlank, lang zylindrisch, distaler Abschnitt kaum breiter als der proximale. Vagina schlank, proximal kaum verbreitert.

Die Art stimmt im hoch hinaufreichenden Divertikel und relativ schmalen Pseudoepiphallus mit *plicatula*, der sie auch im Gehäuse ähnelt, überein, unterscheidet sich jedoch deutlich durch den dünnen Epiphallus, außerdem durch stärkeren Penisretraktor und die schlanke Vagina von dieser Art.

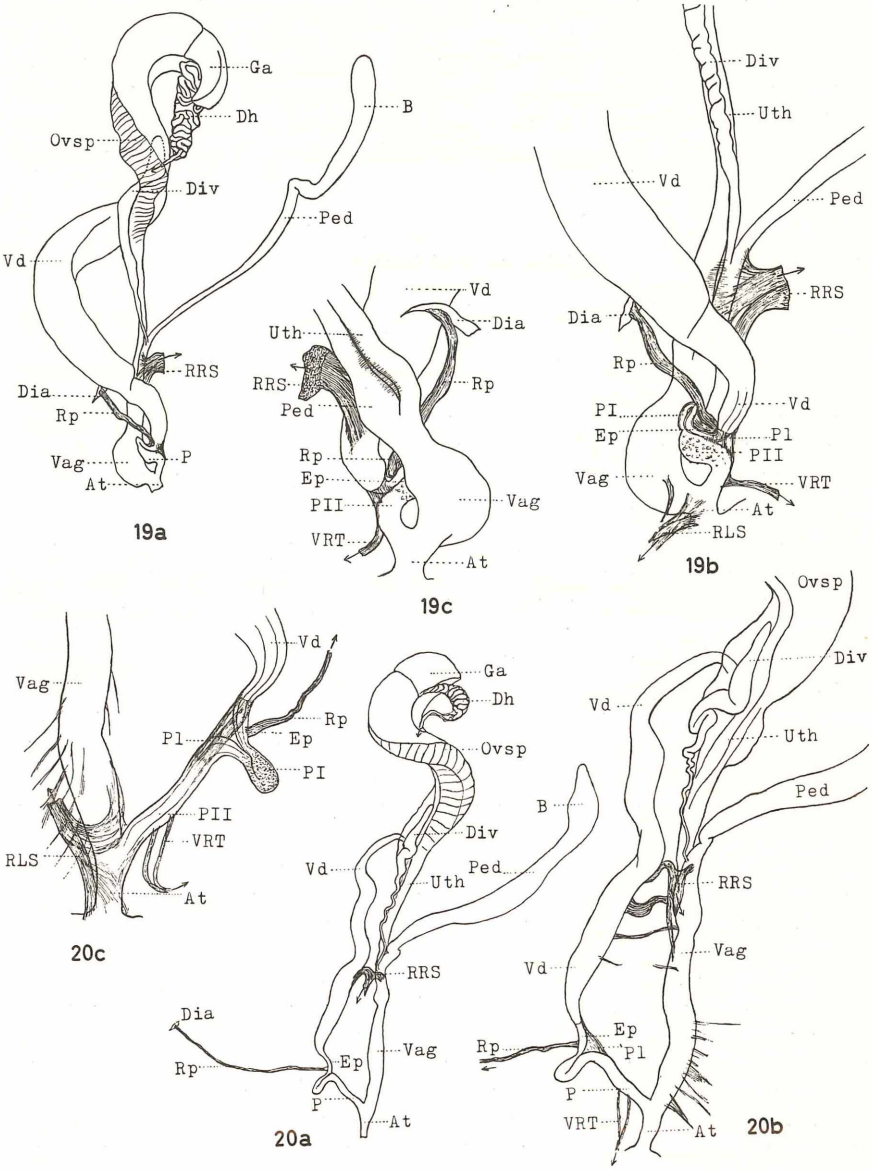


Abb. 19a-c. *Iphigena asphaltina* (Rossmässler). Italien, Belluno, S. Martino di Castrozza (Präp. 78).

Abb. 20a-c. *Iphigena badia* (C. Pfeiffer). Deutschland, Niederbayern, Zwiesel (Hässlein l., Präp. 65).

Untersuchte Bestände: Zwiesel 31. VIII. 1962 (Präp. 65), Tristach 3. X. 1962 (Präp. 119). (Abb. 20a-c).

I. plicatula, die auch nach ihrem Biotop im Genus *Iphigena* recht isoliert steht, zeichnet sich durch langen, sehr breiten Epiphallus, der Penis und Vas deferens oft an Umfang übertrifft, und sehr schlanken Pseudoepiphallus vor den übrigen Arten des Genus aus. Der Penisretraktor ist gegenüber dem der *badia* deutlich schwächer.

Iphigena (Iphigena) s. str.

Kennzeichnend für das Subgenus ist seine im Gegensatz zur vorigen Gruppe fortgeschrittene Reduktion der Epiphallusschleife: unter Verdickung des Epiphallus und Verlängerung der Penisligamente ist die Schleife auseinandergezogen, so daß ein oberflächlich betrachtet einheitlicher Schlauch entsteht. Der Epiphallus ist kurz und geht entweder verschmälert oder mit fast gleicher Breite in den Penis über. Penisretraktor sehr lang und dünn oder fehlend. Vagina birnförmig, in dickeren Pedunculus und dünneren Ovidukt gegabelt.

Anatomisch untersuchte Arten: *tumida, rolphi.*

Iphigena tumida (Rossmässler): Divertikel um ungefähr 1/4 seiner Länge über die Einmündungsstelle des Vas deferens hinausreichend, distal keulig verdickt. Retraktor penis dünn und lang, inseriert am Epiphallus oberhalb des Übergangs in den Penis. Penisligamente stark, sehr deutlich. Epiphallus länglich, zum Penis hin verschmälert. Penis lang zylindrisch, distal wenig verdickt (Abb. 21a-d).

Die Art verbindet die Macrogastren mit *rolphi*: hierfür sprechen der stets vorhandene Penisretraktor und die Verschmälerung an der Übergangsstelle Epiphallus-Penis sowie die stark ausgebildeten Penisligamente.

Untersuchte Bestände: Bijakovce bei Levoča 22. IX. 1962 (Präp. 83), Hranovnické Pleso 5. X. 1962 (Präp. 122), Ondrejisko bei Dobšina 7. X. 1962 (Präp. 123).

Iphigena rolphi Gray: Divertikel über 1/3 seiner Länge über die Einmündungsstelle des Vas deferens hinausreichend, distal nicht merklich verdickt. Epiphallus kurz, breit kugel- bis birnförmig. Penis kurz, keulenförmig, Übergangsstelle dadurch breit. Penisligamente wenig deutlich. Retractor penis selten ausgebildet, meist fehlend (Abb. 22a-b, 23).

Die Unterschiede zu *tumida* bestehen vor allem in der sehr verschiedenen Ausbildung der männlichen Endwege, die ein bemerkenswert fortgeschrittenes Reduktionsstadium zeigen, und in der bedeutenden Länge des Divertikels. Die Gestalt der männlichen Endwege ähnelt schon in vieler Hinsicht der bei *Vestia,* vor allem (Hudec 1963) der bei *riloensis,* doch der umfangreiche Pseudoepiphallus, der schmale, kurze Penis und der manchmal ausgebildete Penisretraktor verweisen die Art in die Nähe von *tumida,* so daß der Genusname *Iphigena* wie bisher gebraucht werden kann. Der Retraktor zeigt interessante Rückbildungserscheinungen: selten ist er voll ausgebildet, manchmal kürzer und an der Vagina angeheftet, meist fehlt er völlig.

Untersuchte Bestände: Millrath 30. VII. 1962 (Präp. 45), Remagen 25. VIII. 1962 (Präp. 96), Neandertal 15. III. 1963 (Präp. 108).

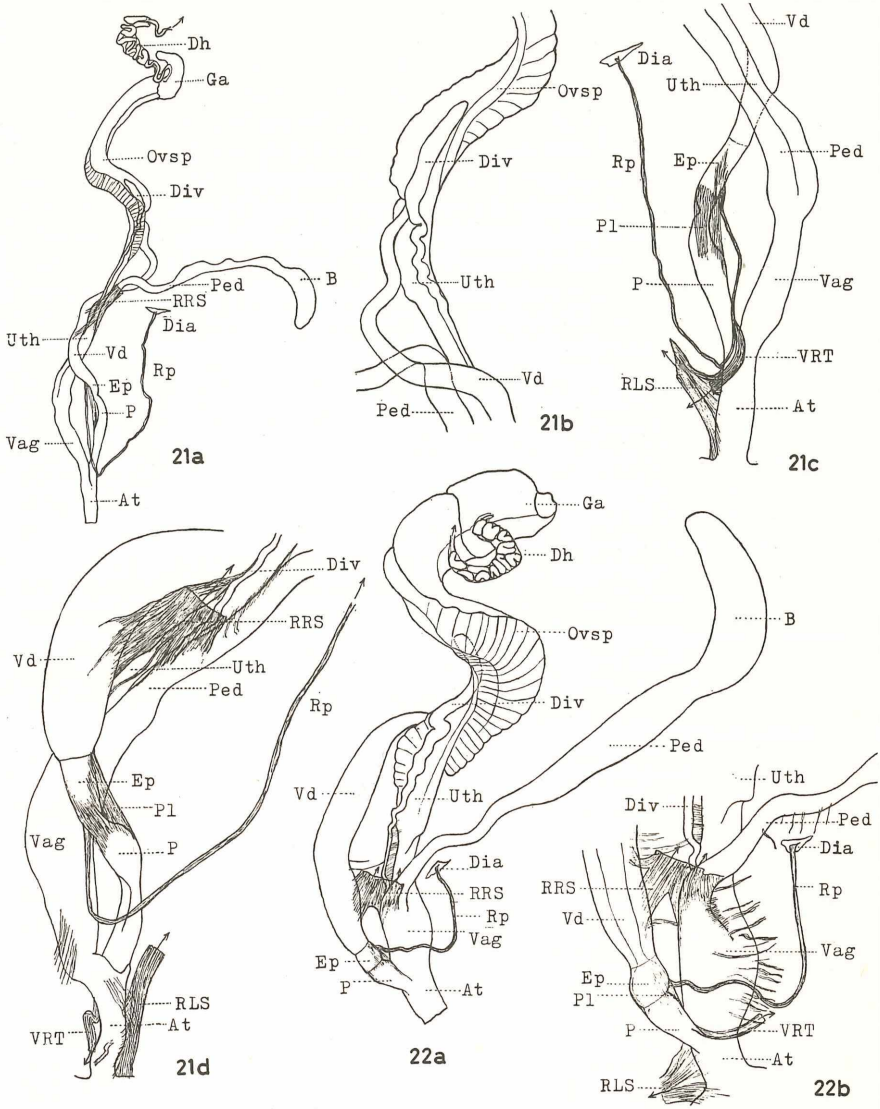


Abb. 21a-d. *Iphigena tumida* (Rossmässler). Slowakei, Bijakovce bei Levoča (Ložek l., Präp. 83).

Abb. 22a-b. *Iphigena rolphi* Gray. Deutschland, Rheinland, Millrath (Präp. 45).

Clausilia Draparnaud 1805

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Iphigena* ist der kurze, in seinem oberen Teil kaum gegliederte freie Ovidukt. Steenberg (: 42) unterschied daraufhin schon seine Subgenera *Pirostoma* und *Kuzmicia*. Damit hängt zusammen, daß der distale Teil des Pseudoepiphallus relativ kürzer und auch

schlanker als der der Iphigenen ist. Die männlichen Endwege stehen auf der dritten Reduktionsstufe: hierin stimmen sie mit den Macrogastren überein. Die Epiphallusschleife ist so klein, daß der Ommatophorenretraktor frei neben den Ausführgängen verläuft, der Retractor penis sehr dünn und lang, unter dem Ommatophorenretraktor hindurch zum Diaphragma ziehend. Es besteht auch im Genus *Clausilia* die Tendenz, den Epiphallus zu verkürzen und die Schleife rückzubilden: allerdings wird eine solche Reduktionsstufe wie die bei *Iphigena (Iphigena)* s. str. nicht erreicht. Die Art mit der ausgeprägtesten Rückbildung der Schleife *(strobeli)* läßt bei stärkster Streckung der Endwege die Krümmung der Schleife noch deutlich erkennen. Für alle *Clausilia*-Arten gelten folgende Merkmale: das Divertikel steigt zumeist weit — um etwa die Hälfte seiner Länge — über die Einmündung des Vas deferens empor und ist distal wenig verdickt. Der RRS verbindet den Pseudoepiphallus fest mit den weiblichen Endwegen. Die Vagina ist meist nicht so geschwollen birnförmig wie bei den Iphigenen, sondern überwiegend mehr zylindrisch. Der Penis ist folgendermaßen gebaut: auf einen sehr schmalen distalen Teil, der sich an den schmalen Epiphallus anschließt und den unteren Teil der Schleife bildet, folgt der meist kugelig angeschwollene proximale Teil, der bei den Macrogastren überwiegend gleichmäßig zylindrisch ist. Die Penisligamente sind starke Bänder, oft vom am proximalen Abschnitt inserierenden VRT schwer zu trennen.

Ein interessantes Phänomen der Gattung *Clausilia* ist das Auftreten des *Graciliaria*-Typus des Verschlußapparats bei den Arten *corynodes* und *strobeli*, die untereinander auch anatomisch nahe verwandt sind. Eine subgenerische Abtrennung auf Grund allein dieses Merkmals ist nicht möglich, zumal beide Arten im Genitalsystem große Ähnlichkeit mit *whateliana* haben, der sie auch im Gehäuse — die fehlende Principalis abgerechnet — sehr nahe stehen.

Anatomisch untersuchte Arten: *dubia* (STEENBERG :32/33), *pumila* (:33/34), *bidentata* (:35/36), *cruciata, parvula, whateliana, corynodes, strobeli.*

Clausilia cruciata STUDER: Epiphallus lang, schmal. Distaler Penisabschnitt lang, wenig breiter, proximaler sehr groß und breit. Retractor penis oft an Epiphallus und distalem Penisabschnitt inserierend.

Außerordentlich nah mit *bidentata* verwandt: sie stimmt mit ihr überein in der besonderen Größe des kugeligen proximalen Penisabschnitts sowie in der vorkommenden Gabelung und doppelten Insertion des dünnen und langen Penisretraktors. Die Unterschiede zur typischen *bidentata* sind die viel längere Penisschleife, die auf *parvula* weist, der längere Pseudoepiphallus sowie die längere Vagina. Die Untersuchung des Genitalapparats der verschiedenen *bidentata*-Rassen, insbesondere der so vielfältigen Formen, die als *rugosa* zusammengefaßt werden, wird erweisen, wie weit die angegebenen Unterschiede durchgängig bestehen.

Untersuchte Bestände: Hartmannshof 6. X. 1962 (Präp. 80), Rachel 27. VIII. 1962 (Präp. 66), Krottensee 12. V. 1963 (Präp. 124). (Abb. 24a-c).

Clausilia parvula FÉRUSSAC: Epiphallus außerordentlich lang, vor allem Abschnitt proximal des Retraktoransatzes gegenüber anderen Arten extrem verlängert. Distaler Penisabschnitt entsprechend lang, etwas dicker als der Epiphallus. Proximaler Abschnitt kugelig verdickt, kurz.

Von allen übrigen Arten durch diese extrem lange Epiphallusschleife unterschieden, sonst weitgehend *bidentata* und *cruciata* entsprechend.

Untersuchte Bestände: Neandertal 15. III. 1963 (Präp. 110). (Abb. 25a-c).

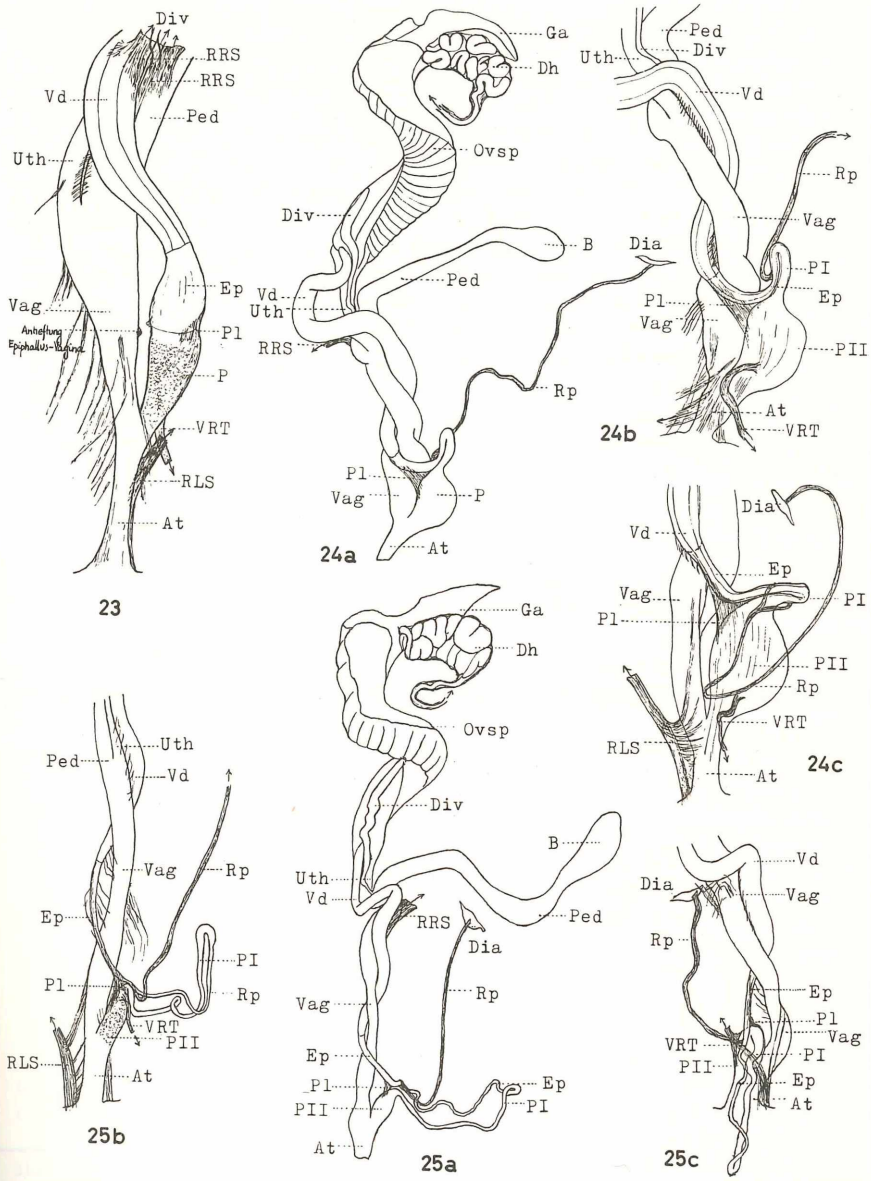


Abb. 23. *Iphigena rolphi* GRAY. Deutschland, Rheinland, Neandertal (Präp. 108).
Abb. 24a-c. *Clausilia cruciata triplicata* HARTMANN. Deutschland, Franken, Hartmannshof (HÄSSLEIN l., Präp. 80).
Abb. 25a-c. *Clausilia parvula* FÉRUSSAC. Deutschland, Rheinland, Neandertal (Präp. 110).

Clausilia whateliana STROBEL: Alle bis jetzt bekannten Rassen dieser Art, wozu auch die bislang als Arten aufgefaßten *exoptata* und *villae* gehören (hierüber wird im Teil III dieser Arbeit berichtet), wurden untersucht, wobei sich eine nicht erwartete Vielfalt in der Ausbildung der Ausführgänge zeigte. Diese beruht weniger auf individueller Variabilität als auf der Tatsache, daß der Formenkreis der *whateliana* sich deutlich im Stadium der Artbildung befindet. Für alle *whateliana*-Rassen gilt: Pseudoepiphallus vor allem im proximalen Abschnitt dick, distal vor der Einmündung rasch schmaler werdend. Epiphallus dünn und lang, distal allmählich erweitert (Gegensatz zu *corynodes-strobeli*). Distaler Penisabschnitt mehr oder weniger lang, etwas breiter, proximaler kugelig erweitert, jedoch klein. Vagina überwiegend zylindrisch. Charakteristisch für die Art gegenüber anderen Arten wäre demnach: der besonders proximal dicke Pseudoepiphallus (Übereinstimmung mit *strobeli!*), der lange, distal allmählich an Umfang zunehmende Epiphallus, die kleine, aber deutliche Epiphallusschleife und der kleine proximale Penisabschnitt. Die Art hat demnach einerseits Beziehungen zur *parvula* (Biotop!), andererseits besonders zu den *Neostyriaca*-Arten, denen sie auch im Gehäuse ähnelt.

Untersuchte Bestände: S. Pellegrino 19. IX. 1962 (Präp. 69), Serina 17. IX. 1962 (Präp. 79), S. Giovanni Bianco 19. IX. 1962 (Präp. 92), Fonte Bracca 17. IX. 1962 (Präp. 100), Pte. Selva 18. IX. 1962 (Präp. 101), Colle di Balisio 22. IX. 1962 (Präp. 102), Bagolino 15. IX. 1962 (Präp. 104). (Abb. 26a-c).

Die zwei folgenden Arten, die im Verschlußapparat den *Graciliaria*-Typus zeigen, wurden bisher als Genus *Neostyriaca* A. J. WAGNER geführt (s. o.). Der Generotypus von *Graciliaria* BIELZ, *concilians*, hat verwandtschaftlich mit den folgenden Arten nichts zu tun und gehört nach der Abbildung des Genitalapparats, wie ihn Soós 1930 darstellt, in die Unterfamilie Euxininae in die Nähe von *Acrotoma*. Eine eingehende Untersuchung der Art wird ihre systematische Stellung endgültig festlegen.

Clausilia corynodes HELD: Sehr ähnlich *strobeli* und *whateliana*, doch gekennzeichnet durch den distal langen schmalen Pseudoepiphallus, den kurzen, distal keulig aufgetriebenen Epiphallus, der demnach gegenüber *whateliana* oft kürzeren Epiphallusschleife, die der von *strobeli* nahekommt, sowie den kleinen, schwach aufgetriebenen proximalen Penisabschnitt. Auffallend ist der lange, schmale distale Teil des Pseudoepiphallus.

Untersuchte Bestände: Wengen 27. VII. 1943 (Präp. 93). Aus Mus. Bas. 524-p. (Abb. 27a-d).

Clausilia strobeli STROBEL: Von *corynodes* geschieden durch distal kurzen, proximal dicken Pseudoepiphallus (wie *whateliana!*), noch kürzeren, distal keulig verdickten Epiphallus, kurzen, schmalen distalen Penisabschnitt und kugeligen proximalen Penisabschnitt. Die Art hat also Beziehungen zu *whateliana* und *corynodes*, zeigt aber manche Eigentümlichkeiten.

Die beiden *Neostyriaca*-Arten, im Biotop so verschieden, sind nahe verwandt und offenbaren in der Kleinheit von Penis und Epiphallusschleife enge Verwandtschaft zur *whateliana*-Gruppe, sind aber durch die ihnen eigene Verdickung des kürzeren Epiphallus, die die Reduktion der Schleife auch bei *Iphigena tumida* und *rolphi* begleitet, und die so verkürzte Epiphallusschleife gut verschieden.

Untersuchte Bestände: Sedrina 17. IX. 1962 (Präp. 91), S. Pellegrino 19. IX. 1962 (Präp. 70), Mendrisio 23. IX. 1962 (Präp. 117). (Abb. 28a-d).

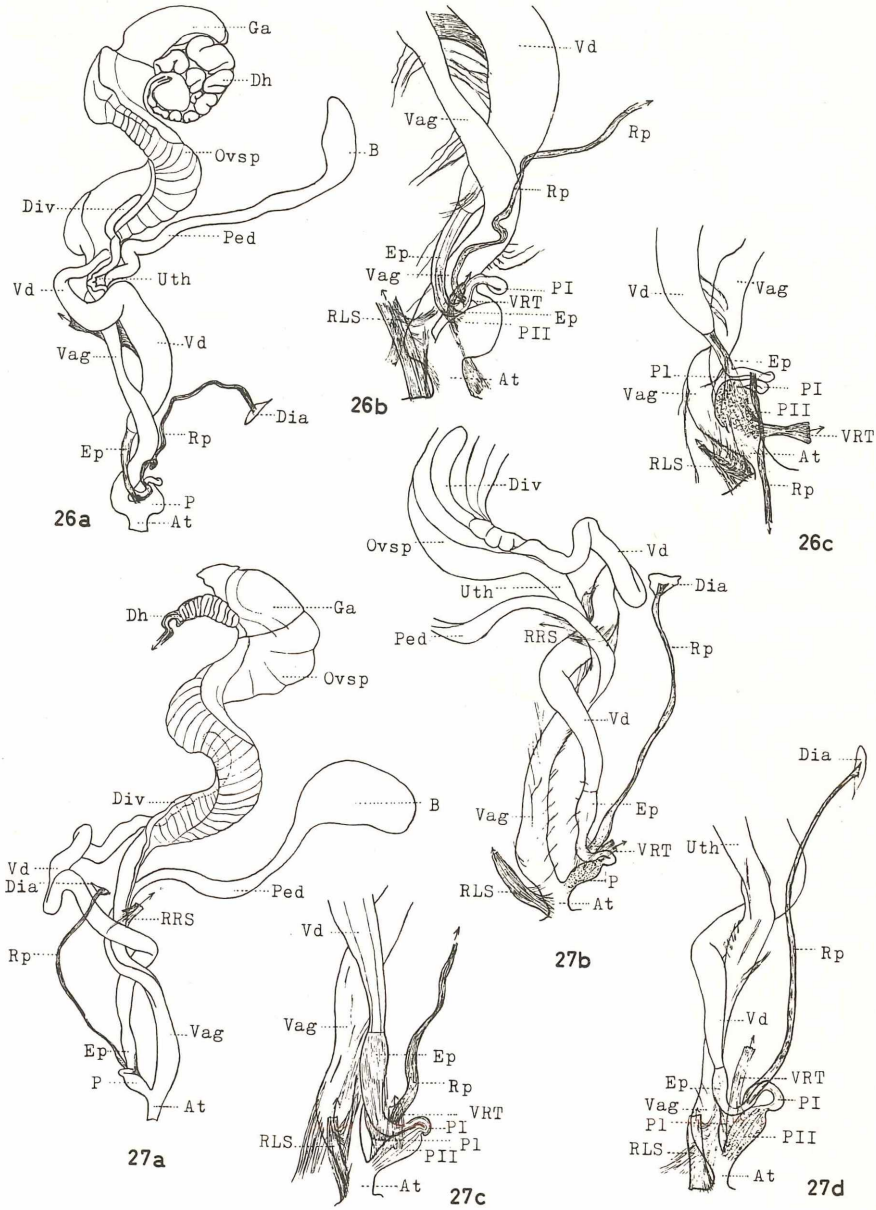


Abb. 26a-c. *Clausilia whateliana exoptata* A. SCHMIDT. Italien, Bergamo, Pte. Selva (Präp. 101).

Abb. 27a-d. *Clausilia corynodes* HELD. Schweiz, Bern, Wengen (FORCART l., Präp. 93).

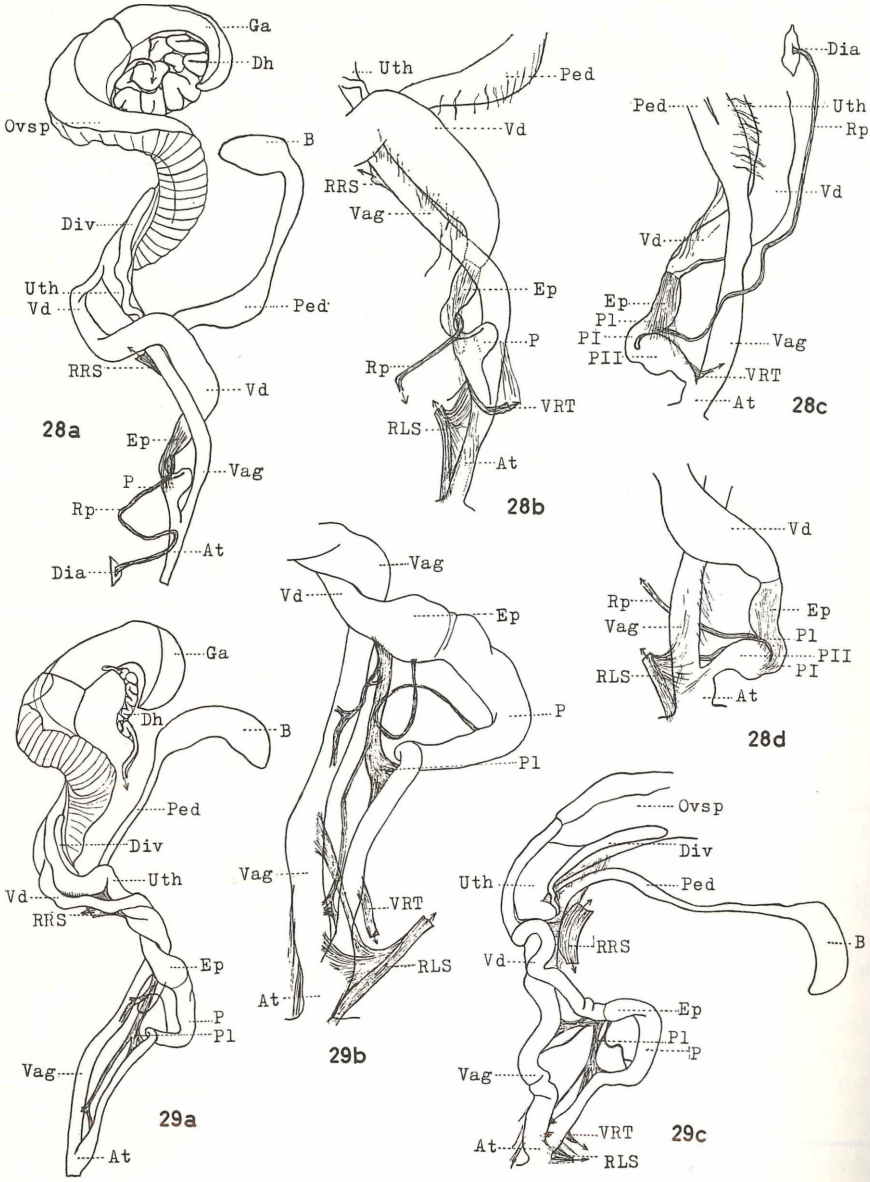


Abb. 28a-d. *Clausilia strobeli* STROBEL. Italien, Bergamo, Sedrina (Präp. 91).
Abb. 29a-c. *Laciniaria cana* (HELD). Schweiz, Schaffhausen, Hemishofen (FORCART l., Präp. 99).

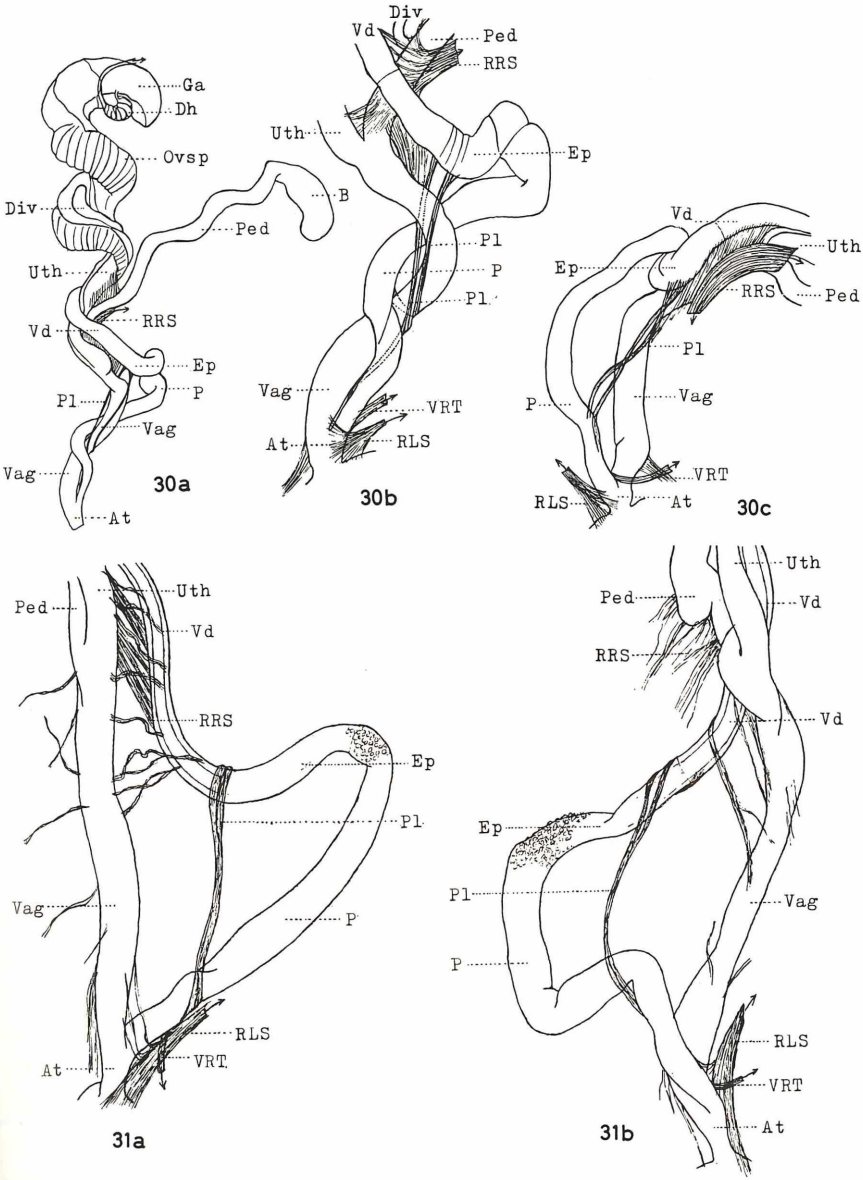


Abb. 30a-c, 31b. *Laciniaria vetusta* (Rossmässler). — 30a-c) Herzegowina, Plasa bei Jablanica (Penther l., Präp. 98). — 31b) Deutschland, Franken, Burggrub (Hässlein l., Präp. 118).

Abb. 31a. *Laciniaria cana* (Held). Deutschland, Franken, Krottensee (Hässlein l., Präp. 116).

Die zwei verbreiteten Arten des Genus *Laciniaria, plicata* und *biplicata*, wurden von STEENBERG (: 36/39) untersucht, desgleichen *Balea perversa* (: 39/40). Es ist die Frage, ob das Genus *Balea* nicht doch als Untergattung zu *Laciniaria* gestellt werden sollte. Für das typische Subgenus ist der gegenüber dem Epiphallus deutlich dickere Penis charakteristisch; hierdurch wird der Übergang Epiphallus-Penis sehr markant. Die Ligamente sind oft verdoppelt, bei anderen Exemplaren ist die Verdoppelung durch Gabelung an den Enden angedeutet. Der Penis ist im Vergleich zu dem der Strigileculen bemerkenswert kurz.

Laciniaria HARTMANN 1842

Laciniaria (Strigilecula) KENNARD & WOODWARD 1923

Von der typischen Untergattung durch langen, schlanken Penis, der kaum oder gar nicht umfangreicher als der Epiphallus ist, deutlicher ausgebildete Ligamente und lange, rein zylindrische Vagina unterschieden. Durch diese Schlankheit des Penis wird der Übergang Epiphallus-Penis undeutlich. Zur fünften Reduktionsstufe ist noch ergänzend zu bemerken: Nimmt man die Ausbildung der männlichen Endwege, wie sie *rolphi* zeigt, als phylogenetischen Ausgangspunkt für diese Gruppe, so kommt man in die Lage, den hier vorliegenden scheinbar einheitlichen Schlauch zu gliedern. Der Pseudoepiphallus reicht bis zur Insertionsstelle der Ligamente; er ist in ganzer Länge, vor allem aber im proximalen Teil, strickleiterartig durch kurze Stränge mit der Vagina bzw. dem freien Ovidukt verbunden. An ihm muß der in diesem Fall (der Penisretraktor fehlt ja völlig!) sehr starke RRS ansitzen. Von der Insertionsstelle der Ligamente bis zum Übergang in den Penis, der mehr oder weniger deutlich markiert ist, heißt der Genitalschlauch Epiphallus. Von der Übergangsstelle bis zum Atrium erstreckt sich der Penis, an dem 1) am proximalen Abschnitt das oder die Ligamente, 2) nahe dem proximalen Ende der deutliche VRT inserieren muß. Die Ligamente sind — auch bei der gleichen Art — oft sehr verschieden stark, sie können gespalten oder doppelt auftreten. Sie nehmen (z. B. bei *cana*) häufig Verbindung zur Vagina auf, was gegen eine Homologie mit den Penisligamenten der Clausilien und Iphigenen spricht.

Anatomisch untersuchte Arten: *cana, vetusta.*

Lacinaria cana (HELD): Epiphallus breiter als der proximale Abschnitt des Pseudoepiphallus, dadurch Übergang Epiphallus-Penis undeutlich. Ligament einfach, breit, manchmal an den Enden gespalten. Häufig ziehen Teile des Ligaments, sowohl distal wie proximal, zur Vagina.

Untersuchte Bestände: Hemishofen 20. V. 1945 (Präp. 99), aus Mus. Bas. 521-f, Krottensee 3. XI. 1962 (Präp. 116). (Abb. 29a-c, 31a).

Lacinaria vetusta (ROSSMÄSSLER): Epiphallus so breit wie der proximale Abschnitt des Pseudoepiphallus, Übergang Epiphallus-Penis als Lumenerweiterung deutlich. Zwei meist deutlich getrennte Ligamente, die oft von etwas verschiedener Länge sind.

Untersuchte Bestände: Plasa 1900 (Präp. 98), aus Coll. Mus. Vind. 33542, Burggrub 28. IV. 1963 (Präp. 118). (Abb. 30a-c, 31b).

Die beiden Arten stimmen im Genitalapparat weitgehend überein: wieweit die angegebenen Unterschiede durchgängig bestehen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Der taxionomische Wert der Ligamente ist unsicher, da Form und einfache oder doppelte Ausbildung bei verschiedenen Arten nicht konstant sind.

Schriften.

BRANDT, R. A. (1962): Über neue und wenig bekannte Clausiliiden. — Arch. Moll., **91**: 127-150. Frankfurt a. M.

LIKHAREV, I. M. (1962): Clausiliidae. In: Fauna SSSR, Molljuski, III, 4. Moskau und Leningrad.

LOOSJES, F. E. (1953): Monograph of the indo-australian Clausiliidae. Wageningen.

MERMOD, G. (1930): Gastéropodes. Catal. Invertébr. Suisse, Genève, **18**: I-XII, 1-583. Genf.

SCHMIDT, A. (1857): Die kritischen Gruppen der europäischen Clausilien, I. Leipzig.

SOÓS, L. (1917): Zur systematischen Anatomie der ungarischen Pulmonaten. — Ann. Mus. Nat. Hung., **15**: 1-165. Budapest.

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

WAGNER, A. J. (1914, 1918): Clausiliidae. In: ROSSMÄSSLER, Iconogr. Land- und Süßwassermollusken, (2) **21** (1914), (2) **22** (1918). Wiesbaden.

— — — (1919, 1920): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien. — Nachr.Bl. dtsch. malak. Ges., **51**: 49-60, 87-104, 129-147 (1919); **52**: 1-13, 67-78, 97-108, 145-158 (1920). Frankfurt a. M.

WIEGMANN, F. (1893): Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels. In: WEBER, Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, **2**: 224-251. Leiden.

Abkürzungserklärungen der Abbildungen.

At: Atrium
Atp: Atriumpapille bzw. Papillensack
B: Bursa
Dh: Zwittergang
Dia: Diaphragmaausschnitt
Div: Divertikel
Ep: Epiphallus
EpI: proximaler Abschnitt des Epiphallus
EpII: distaler Abschnitt des Epiphallus
Fl: Flagellum
Ga: Eiweißdrüse
Gr.Z: granuläre Zone des Penis
Ovsp: Spermovidukt
P: Penis
PI: distaler Abschnitt des Penis
PII: proximaler Abschnitt des Penis
Pd: Penis distalis
Ppr: Penis proximalis
Pb: Papillenbasis
Ped: Pedunculus = Blasenhals und -stiel
Pl: Penisligament(e)
Pp: Penispapille
Pw: Peniswulst (-wülste)
RLS: Retractor lateralis sinister
Rp: Retractor penis
RRS: Retractor receptaculi-seminis
Uth: freier Ovidukt
Vag: Vagina
Vd: Vas deferens
VRT: Verbindungsstrang zum Retractor tentaculi-inferioris
Vs: Vesicula seminalis

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: 92

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

Artikel/Article: Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, I. 81-115