

Speciation der Gattung *Horatia* im Flußtal der Cetina.

Von

PAVLE RADOMAN,
Zoologisches Institut, Beograd.

Mit 4 Abbildungen.

Wegen zuverlässigerer Vergleichung der Beziehungen zwischen der Mollusken-Fauna des Ochrid-Sees zur rezenten Fauna anderer Gewässer am Balkan wie auch zu der in anderen Gebieten, beabsichtigte ich schon lange, die Beziehungen zwischen den Gattungen *Pseudamnicola* und *Horatia* näher zu untersuchen. Nach bisherigen Ergebnissen haben nämlich diese beiden Gattungen zahlreiche Vertreter im Ochrid-See, jedoch konnte ich unter ihnen (RADOMAN 1955a, 1955b, 1956, 1962, 1964) bisher nicht solche anatomischen Unterschiede entdecken, die eine Trennung zweier besonderer Gattungen rechtfertigen würde.

Zur Lösung dieser Frage mußte man von den typischen Arten dieser Gattungen ausgehen. Aus den mir bekannten Arbeiten, die sich mit diesen Gattungen befassen, konnte ich feststellen, daß zwar viele neue Arten beschrieben wurden, dabei aber leider den typischen Arten überhaupt keine Rechnung getragen worden ist. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen in kurzer Zeit veröffentlicht werden.

Hier möchte ich die Vertreter der Gattung *Horatia* im Flußtal der Cetina, woher die typische Art der von BOURGUIGNAT (1887) in die Wissenschaft eingeführten Gattung stammt, behandeln. Dabei werde ich mich hier, wie auch die früheren Autoren, nur bei den Eigenschaften der Schale aufhalten. Es sei jedoch bemerkt, daß ich den anatomischen Bau der Vertreter der Gattung *Horatia*, welche BOURGUIGNAT und andere Autoren, erforschten vorher bearbeitet habe. Diese Resultate sollen zusammen mit den oben genannten Untersuchungsergebnissen über die Gattungen *Pseudamnicola* und *Horatia* veröffentlicht werden.

Über die Vertreter der Gattung *Horatia* im Cetina-Tal, wie auch in anderen Gebieten am Balkan, haben bereits mehrere Autoren geschrieben. Nach BOURGUIGNAT waren es DOLLFUSS (1912), KUŠČER (1936) und besonders BINDER (1957), SCHÜTT (1961) und ANT (1962).

Auf Grund eingehender Prüfung der von BOURGUIGNAT bearbeiteten Sammlung kam BINDER (1957) zu dem Ergebnis, daß sämtliche zehn von BOURGUIGNAT beschriebenen Arten *klecakiana*, *obliqua*, *fontinalis*, *letourneuxi*, *albanica*, *obtusa*, *palustris*, *praeclara*, *servaini* und *verlikana*) eigentlich der gleichen Art angehören. Eine ähnliche Meinung hatte früher auch KUŠČER (1936) zum Ausdruck gebracht.

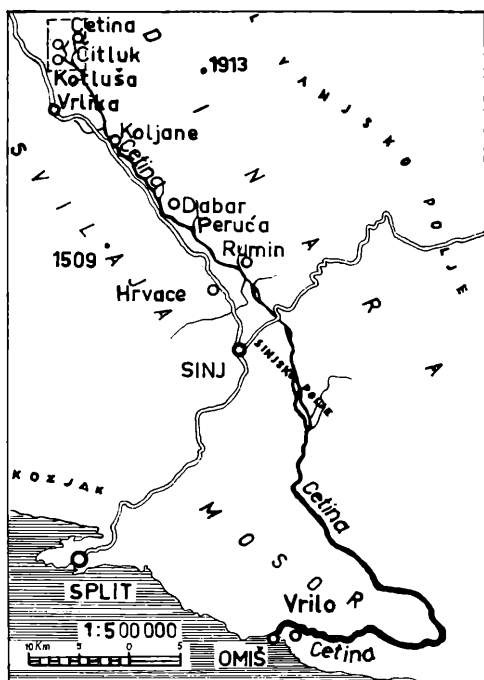
Später hat SCHÜTT (1961) auf Grund eigener an den Originalfundorten zusammengebrachter Sammlung die Angaben BOURGUIGNAT's im allgemeinen be-

stätigt (abgesehen von *verlikana* und *obliqua*, die er als Synonyme betrachtet). SCHÜTT hat an keiner Stelle die Arbeit von BINDER zitiert.

Zuletzt analysierte ANT (1962) erneut das ganze Material und stimmte mit den Ansichten KUŠČER's und BINDER's überein.

Ich hatte keine Gelegenheit, die von LETOURNEUX zusammengebrachte und von BOURGUIGNAT und anderen Autoren bearbeitete Sammlung einzusehen, verfüge aber über eine eigene Sammlung aus dem Citinatal. Zur Ergänzung der Angaben früherer Autoren sei erwähnt, daß es sich hier um ein ganzes System typischer Karstquellen handelt, deren größte Zahl sich im Quellgebiet der Cetina, die kleinere aber dem Flußtal entlang und weiterhin bis zur Mündung in das Adriatische Meer befinden. Keiner der genannten Autoren hat erwähnt, daß in mehreren von diesen Quellen *Horatia* in Gesellschaft mit *Pseudamnicola* leben, während in einigen von ihnen ausschließlich *Pseudamnicola* anzutreffen sind. Die Tabelle 1 gibt eine Übersicht der Fundorte. Dabei sind die Quellen in derselben Reihenfolge angeführt, in der sie im Gelände von der Flußquelle abwärts gelegen sind (Abb. 1 und 2).

1



2

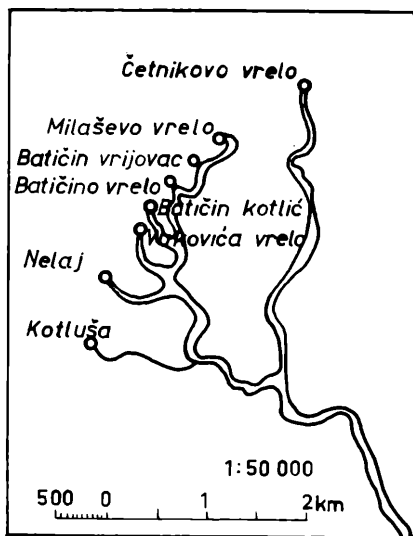


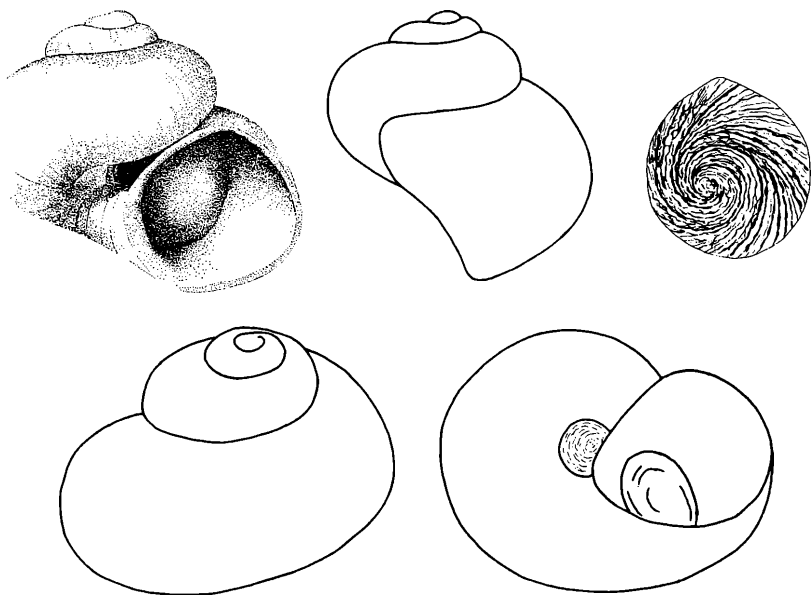
Abb. 1. Flußtal der Cetina (das Quellengebiet des Flusses mit gestrichelten Linien bezeichnet).

Abb. 2. Quellengebiet des Flusses Cetina (in der Abb. 1 gestrichelt).

Tabelle 1:

Quelle	<i>Horatia</i>	<i>Pseudamnicola</i>
1. Četnikovo vrelo	—	+
2. Milaševo vrelo	+	(+)
3. Batičin vřijovac	+	(+)
4. Batičino vrelo	+	(+)
5. Batičin kotlić	+	(+)
6. Vukovića vrelo	+	(+)
7. Der größere Tümpel im Dorf Vukovići	—	+
8. Der kleinere Tümpel im Dorf Vukovići	—	+
9. Nelaj	+	(+)
10. Kotluša	—	+
11. Vrlika	—	+
12. Die Quelle unterhalb Dorf Bitonići	—	+
13. Hrvace (drei Quellen, Vojkova)	—	+
14. Mali Rumin	+	—
15. Vrilo (die Quelle unweit dem Städtchen Omiš)	—	+

Die ersten 1 Quellen gehören zum Quellgebiet des Flusses selbst (Abb. 2), während die übrigen von ihm entfernt, aber in seinem Tal liegen. Die eigentliche Cetina-Quelle stellt Četnikovo vrelo dar, ein kleiner Tümpel in dem nur *Pseudamnicola* lebt. Auch in den beiden Tümpeln im Dorf Vukovići (Nr. 7 und 8 der Tab. 1) leben nur Vertreter dieser Gattung. In den Quellen 2-6 lebt *Horatia*, während sich die Exemplare von *Pseudamnicola* bis zu 50% in den gemischten Populationen dieser Gattungen befinden [in Tab. 1 mit (+) bezeich-

Abb. 3. *Horatia klecakiana*, Schale und Operculum.

net]. Ähnlich ist es auch in der Quelle Nelaj (unter 9). *Horatia* lebt auch noch in der Quelle Mali Rumin, weit von der Flußquelle, aber dem Fluß sehr nahe. In allen übrigen Quellen, die ich besucht habe, einschließlich auch der großen Vojskova-Quellen im Dorfe Hrvace (nicht Ervace, wie es die übrigen Autoren angeben) lebt nur *Pseudamnicola*. Im Gegensatz zu den früheren Autoren, fand ich darin keine einzige *Horatia*.

Meine Untersuchungen, die anatomischen wie konchologischen, bestätigen in manchem die Feststellungen von KUŠČER, BINDER und ANT, daß in den genannten Fundorten im Cetinatal dieselbe Art von *Horatia* lebt, die als Typus dieser Gattung zu betrachten ist: *H. klecakiana* BOURGUIGNAT 1887 (Abb. 3). Unter diesem Namen sind aber nur 8 von den 10 genannten Arten BOURGUIGNAT's unterzubringen: *klecakiana*, *obtusa*, *fontinalis*, *palustris*, *verlikana*, *obliqua*, *praeclara* und *letourneuxi*. *H. servaini* aus der Quelle der Bosna bei Sarajevo stellt eine besondere Art (aber nicht von *Horatia*) dar. Was *H. albanica* anbelangt, für die BOURGUIGNAT als ersten Fundort „une source près de Durazzo (Albanie)“ und als zweiten „la sorgente de la Cettina (Dalmatie)“ anführt, so handelt es sich hier meines Erachtens ebenfalls um eine besondere Art. Denn, obwohl ich nicht über Material aus Albanien verfüge, wäre die Vermutung, daß in solch einem entfernten Fundort dieselbe Art wie im Cetinatal lebt, recht unwahrscheinlich (bekanntlich ist die geographische Entfernung ein wichtiger Speciationsfaktor für die Süßwasserfauna).

Ich stimme völlig mit KUŠČ, BINDER und ANT überein, daß BOURGUIGNAT verschiedene Varianten, bzw. Variantengruppen derselben Art beschrieben hat und infolgedessen in derselben Quelle mehrere sympatrische „Arten“ zu finden vermeinte. Zwischen den verschiedenen Populationen bestehen natürlich Unterschiede, sie erreichen jedoch nie den Rang einer Art, auch kaum den einer Unterart.

Variations-statistische Untersuchungen.

In der Tabelle 2 wird die parallele Übersicht der Schalendimensionen von 7 Populationen aus 7 verschiedenen Fundorten, territorial isolierten Quellen, in denen ich *Horatia* fand, gegeben. Es sei erwähnt, daß die Zone von Vrlika bis Peruća überschwemmt wurde, so daß jetzt die Quellen in Ribarić, wie auch einige andere, unter dem Niveau eines künstlichen Sees liegen.

Aus der Tabelle 2 können wir folgern:

1. Ausgesondert sind drei Populationsgruppen: a) Milaševo vrelo, Batićin Vrijovac und Batićino vrelo; b) Batićin kotlić, Vukovića vrelo und Nelaj; c) Mali Rumin.

2. Nur unter den Populationen in der Gruppe (b) gab es keine Individuen mit Schalen, die höher als breit sind; bei der Population in Mali Rumin gab es solche ungefähr 50%.

3. Populationen aus derselben Gruppe sind auch in benachbarten Quellen zu finden, was eben beweist, daß sie geographisch einander abwechseln. Die Quellen Batićin kotlić und Vukovića vrelo — insbesondere aber die erste — sind denen aus der Gruppe (a) weit näher als der Nelaj-Quelle, die etwa 4 km entfernt ist. Mali Rumin ist von allen Quellen ungefähr 30 km entfernt.

Tabelle 2:

POPULATION	N	SHALENHÖHE				SHALENBREITE				SHALENPROPORTIONEN (HÖHE/BREITE)				EXEMPLARE MIT SHALE HÖHER ALS BREIT %
		VARIATIONS BREITE (IN mm)	M	mm	σ	V	VARIATIONS BREITE (IN mm)	M	mm	σ	V	M	mm	
MILAŠEVO VRELO	76	44-56 (1,8-2,4)	49,74 ± 0,37	3,25	6,53	48-57 (2-2,8)	52,27 ± 0,25	2,20	4,20	95,11 ± 0,62	5,46	5,74	18,42	
BATIČIN VRIJOVAC	100	37-52 (1,6-2,2)	44,56 ± 0,30	3,03	6,79	43-55 (1,8-2,3)	48,28 ± 0,28	2,76	5,71	92,22 ± 0,65	6,49	7,37	12,00	
BATIČINO VRELO	100	37-51 (1,6-2,1)	44,42 ± 0,31	3,10	6,97	43-54 (1,8-2,3)	48,45 ± 0,22	2,22	4,58	92,01 ± 0,63	6,29	6,76	9,00	
T O T A L	276	37-56 (1,6-2,4)	45,94 ± 0,19	3,11	6,78	43-57 (1,8-2,8)	49,44 ± 0,15	2,41	4,88	92,94 ± 0,37	6,13	6,70	12,68	
BATIČIN KOTLIČ	94	31-42 (1,3-1,8)	35,84 ± 0,22	2,16	6,00	37-48 (1,6-2)	42,32 ± 0,19	1,90	4,48	84,65 ± 0,51	4,98	5,75	0,00	
VUKOVIČA VRELO	78	31-44 (1,3-1,8)	37,81 ± 0,33	2,91	7,69	41-52 (1,7-2,2)	45,88 ± 0,24	2,14	4,66	82,48 ± 0,60	5,31	6,36	0,00	
NELAJ	94	28-44 (1,2-1,8)	35,43 ± 0,36	3,51	9,90	35-50 (1,5-2,1)	42,68 ± 0,31	2,97	6,95	83,39 ± 0,62	6,04	7,20	0,00	
T O T A L	266	20-44 (1,2-1,8)	36,27 ± 0,18	2,85	7,87	37-52 (1,5-2,2)	43,49 ± 0,15	2,34	5,40	83,57 ± 0,33	5,45	6,44	0,00	
MALI RUMIN	61	40-64 (1,7-2,7)	52,50 ± 0,73	5,68	10,81	45-60 (1,9-2,5)	52,67 ± 0,41	3,23	6,13	100,35 ± 0,99	7,79	7,76	47,54	
T O T A L	61	40-64 (1,7-2,7)	52,50 ± 0,73	5,68	10,81	45-60 (1,9-2,5)	52,67 ± 0,41	3,23	6,13	100,35 ± 0,99	7,79	7,76	47,54	

4. Es hängt allein von der subjektiven Beurteilung einzelner Autoren ab, ob diese Populationsgruppen als Subspezies betrachtet werden. Sie könnten auf folgende Weise charakterisiert werden:

a) bei 57-50% Individuen in dieser Populationsgruppe variiert die Schalenlänge von 1,2-1,5 mm und bei den übrigen 42-50% zwischen 1,6-1,8 mm. Es war keine unter ihnen, deren Schale länger als breit wäre;

b) in der zweiten Gruppe variiert die Schalenlänge bei 36-60% Individuen von 1,6-1,8 mm und bei den restlichen 63-40% zwischen 1,9-2,4 mm;

c) diese Population charakterisiert, daß fast 50% (genau 47-54%) Individuen größere Schalenlänge als Breite aufweisen. Sie variiert aber besonders in der Schalenlänge. 8,04% der Individuen variieren von 1,7-1,8 mm, 65,73% von 1,9-2,4 mm und 26,23% von 2,4-2,7 mm.

Wie darauf ersichtlich, ist es durchaus möglich, für fast 50% Individuen aus jeder Population auf Grund der Schalendimension zu bestimmen, zu welcher Populationsgruppe sie gehören, was zweifelsohne einen hohen Speciationsgrad in der Richtung zur Aussonderung von besonderen Unterarten darstellt.

Werden die Individuen verschiedener Populationen parallel betrachtet, so wird leicht die Variabilität jedes einzelnen Merkmals der Schale und der Mündung auffallen (Abb. 4). Dies gilt besonders für die Schalenform (nämlich, ob die Spitze ± gewölbt oder sanft gerundet ist), für die Schalengröße und die Mündungsform (die Mündung variiert kontinuierlich der Größe nach, wie auch nach dem Vorhandensein einer hervortretenden Ecke auf der Oberseite und weiter über eine leichte Abrundung, bis zum völligen Fehlen dieser Ecke und größerer oder kleinerer Schrägheit des äußeren Mundrandes), und überhaupt für alle Merkmale, welche frühere Autoren, insbesondere aber BOURGUIGNAT, bei der Beschreibung verschiedener Arten verwendet haben.



Abb. 4. *Horatia klecakiana*, Variabilität der Schale — und der Mündungsform.

Es handelt sich da nämlich nur um verschiedene Varianten, gewissermaßen auch um verschiedene Populationen, und deshalb wäre da auch kein Anlaß zur Aufstellung mehrerer Arten, sondern eher zur Bestimmung besonderer Populationsgruppen von derselben Art (*Horatia klecakiana* BOURGUIGNAT 1887).

Diskussion über einige theoretische Fragen.

Nach MAYR (1942, 1963) ist die Art solch eine Organismengruppe, die reproduktiv von anderen Gruppen isoliert und meistens in Form von allopatrischen lokalen Populationen vorhanden ist. Eine Organismengruppe kann natürlich von einer anderen Gruppe geographisch (räumlich) isoliert sein, jedoch das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer reproduktiven Isolation zwischen ihnen bestimmt, ob diese Gruppen besondere Arten oder nur Teile derselben Art sind (also besondere Populationen oder Unterarten darstellen). Dies kann aber natürlich nur experimentell festgelegt werden.

Die meisten gegenwärtigen Biologen — MAYR (1942, 1963) und DOBŽEANSKI (1953) — insistieren besonders darauf, daß eine vorläufige territoriale Isola-

tion (geographische oder mikrogeographische) einzelner Populationen (Teile) derselben Art die unabkömmliche Bedingung evolutiver Divergenz und damit auch die Bedingung zur Entstehung neuer Arten aus einer alten Art darstellt. Aus dieser theoretischen Voraussetzung geht jedoch nicht die Möglichkeit des Koexistierens der nahverwandten Arten von unmittelbar gemeinsamer Abstammung (Superspecies nach MAYR, Artenkreis nach RENSCH) am gleichen Standort hervor, sondern vielmehr, daß die Arten von unmittelbar gemeinsamer Abstammung (Produkte des gleichen Speciationsprozesses) der Regel nach allopatrisch sein müssen. Diese theoretische Voraussetzung ist in der Praxis mehrmals bewiesen worden (hier seien auch meine Untersuchungsergebnisse für die Gastropoden des Ochrid-Sees, RADOMAN 1961, erwähnt). Die bis heute in der Literatur gegebenen Beispiele über die Möglichkeit einer sympatrischen Speciation entsprechen nach Anzahl wie auch nach Überzeugungskraft nicht den Beispielen allopatrischer Speciation.

Die Ansichten von KUŠČER, BINDER und ANT in den bereits genannten Arbeiten, wie auch der vorliegende Versuch, bestätigen nur die theoretischen Voraussetzungen über eine allopatrische (geographische, mikrogeographische) Speciation; in demselben Standort (hier Quelle) leben nicht mehrere naheverwandte Arten, sondern nur diese einzige Art.

Es ist richtig, daß in vielen Fällen die Experimente zur Bestimmung reproduktiver Isolation mit vielen Schwierigkeiten verknüpft sind, und daß sie deshalb selten ausgeführt werden. Das gilt auch für den Fall, der hier betrachtet wird. Dies erschwert aber nur die Bewertung des erreichten Divergenzgrades allopatrischer Populationen. Jedoch, daß in demselben Standort nicht mehrere Arten dieser Gattung vorhanden sind, folgert man aus dem kontinuierlichen Variieren aller Merkmale (es handelt sich also um die individuelle Variabilität im Rahmen derselben Population) und dabei besteht kein Hiatus, der die einzelnen Individuengruppen in demselben Standort voneinander trennen würde.

Demnach bekräftigen die Feststellungen der meisten Autoren die theoretischen Voraussetzungen der modernen Evolutionstheorie über die Entstehung der Arten. Meines Erachtens gilt das Prinzip für alle Arten, Gattungen und Fundorte, aber natürlich soll jeder einzelne Fall durch Erforschung bewiesen werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß in dieser Hinsicht bei Bestimmung mehrerer sympatrischer Arten derselben Gattung in demselben Standort in engem Raum auch andere Autoren, nicht nur BOURGUIGNAT, Fehler gemacht haben.

Allerdings ist es nicht möglich, die Regel aufzustellen „jede Quelle — eine besondere Art“, was auch dieses Beispiel aus dem Cetinal beweist, ebenso sehr muß aber auch der territorialen Isolation des Fundortes Rechnung getragen werden. Wie sehr man beim Vergleichen der Populationen aus zwei benachbarten oder nur wenig entfernten Quellen vorsichtig sein sollte bevor sie als besondere Arten erklärt werden, so sollte man auch nicht weniger vorsichtig sein zu erklären, daß die Süßwassergastropoden im Cetinal und jene bei Sarajevo und Dubrovnik oder gar diejenigen bei Drač zur gleichen Art gehörten. Es steht auch nicht im Einklang mit der Evolutionstheorie, wenn in einer kleinen Quelle vier oder fünf nahverwandte sympatrische Arten „gefunden“ werden (z. B. in Nelaj im Cetinal) und gleichzeitig „festgestellt wird“, daß in einer kleinen Quelle im Cetinal und in einer Quelle bei Drač (in Albanien), hunderte von Kilometer entfernt, dieselbe Art lebt (z. B. *Horatia obliqua*).

Schriften.

- ANT, H. (1962): Bemerkungen zum Genus *Horatia*. — Arch. Moll., 91: 71-76.
- BINDER, E. (1957): Note sur le genre *Horatia* BOURGUIGNAT. — J. de Conch., 97: 59-62. Paris.
- BOURGUIGNAT, J.-R. (1887): Etude sur les noms génériques des petites paludiniées à opercule spirescent suivie de la description du nouveau genre *Horatia*. — Paris.
- DOBZHANSKY, T. (1953): Genetics and the origin of species. — Columbia Univ. Press, New York.
- DOLLFUSS, G.-F. (1912): Recherches critiques sur quelques genres ou espèces d'*Hydrobia* vivants et fossiles. — J. de Conch., 54: 179-270. Paris.
- KUŠČER, L. (1936): Zur Kenntnis der Molluskenfauna von Südserbien und Montenegro (I). — Bull. Soc. sci. Skoplje, 17: 101-104.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin origin of species. — Columbia Univ. Press, New York.
- — — (1963): Animal species and Evolution. — Harvard Univ. Press.
- RADOMAN, P. (1955a): Morphologisch-systematische Untersuchungen der Ohrid Hydrobiiden. — Beograd (in serbisch).
- — — (1955b): Contribution à la connaissance de la faune malacologique des eaux littorales adjéscentes du lac d'Ohrid. — Arch. Sci. biol., Beograd, 7 (1/2).
- — — (1956): Nouvelles Hydrobiides du lac d'Ohrid (I). — Arch. Sci. biol., Beograd, 8 (1/2).
- — — (1961): Some Examples of alopatric speciation in waters of Ohrid basin. — Bull. Mus. Hist. nat., S. B., 17 Beograd.
- — — (1962): New Ohrid Hydrobiides (II). — Arch. Sci. biol., Beograd, 14 (1/2).
- — — (1964): New Ohrid Hydrobiides (III). — Arch. Sci. biol., Beograd, 15 (3/4).
- SCHÜTT, H. (1961): Das Genus *Horatia* BOURGUIGNAT. — Arch. Moll., 90: 69-77.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: [94](#)

Autor(en)/Author(s): Radoman P.

Artikel/Article: [Spéciation der Gattung Horatia im Flußtal der Cetina.
139-146](#)