Arch. Moll. | 95 | (1/2) | 19—47 | Frankfurt am Main, 31. 3. 1966

Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, III.[1]) *Clausilia whateliana* und ihre Beziehungen zu den übrigen *Clausilia*-Arten, besonders zum Subgenus *Neostyriaca*.

Von

HARTMUT NORDSIECK,
Haan/Rheinland.

Mit 48 Abbildungen und 1 Verbreitungskarte.

I. Allgemeiner Teil.

Aus drei Gründen war eine ausführliche Behandlung dieser südalpinen *Clausilia*-Art (*whateliana, villae* und *exoptata* der Literatur) erforderlich: zum einen wegen der Formenfülle, die die Art in einem Gebiet begrenzten Umfangs ausbildet und sie morphologisch und zoogeographisch interessant macht, zum zweiten auf Grund der Tatsache, daß es sich um die am wenigsten bekannte Gruppe des Genus *Clausilia* handelt, zum dritten deswegen, weil diese Art in gehäusemorphologischer wie anatomischer Hinsicht eine Art Schlüsselstellung im Genus einnimmt, vorallem in Beziehung zu den *Neostyriaca*-Arten *corynodes* und *strobeli*. Außer wenigen, in verschiedenen Veröffentlichungen zerstreuten Notizen ist praktisch keine Literatur über die Art vorhanden. Als Ursache für die mangelhafte Kenntnis der Formenreihe ist vorallem Materialmangel anzunehmen, merkwürdig insofern, als die Wohngebiete der Art verkehrsmäßig gut erschlossen sind. Durch meine Aufsammlungen im gesamten Verbreitungsgebiet (1961-1963) konnte soviel Material zusammengetragen werden, daß eine monographische Bearbeitung möglich wurde. Zum eigenen Material wurde für letztere noch das des Senckenberg-Museums in Frankfurt und der Sammlung KLEMM, Wien, herangezogen.

Die ersten Gehäuse von *Clausilia whateliana* kamen in den ersten Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts in die Hände des österreichischen Conchyliologen MEGERLE VON MÜHLFELD, der sie unter dem Namen *villae* versandte. Dieser Name wurde im folgenden auch auf *Iphigena plicatula superflua* angewandt, so daß er von L. PFEIFFER (1848) als *plicatula* var. veröffentlicht wurde. Die erste Bearbeitung der Gruppe stammt von STROBEL (1850) und beschränkt sich auf den Bereich des Val Brembana: er unterschied die drei Arten *whateliana, brembina* und *gracilis*. Seine beiden Arten *whateliana* und *brembina* wurden von L. PFEIFFER (1853) unter dem Namen *whatelyana* vereinigt, wobei

[1]) Teil I (1963): Arch. Moll., **92** (3/4): 81-115; Teil II (1963): Arch. Moll., **92** (5/6): 169-203.

er *brembina* als „forma ventricosior" unterordnete. A. SCHMIDT (1857) faßte *villae* und *whateliana* (+ *brembina*) in einer Art zusammen; *brembina* setzte er gleich *villae*, wobei er STROBEL folgte, der ihm Originalexemplare der *brembina* aus dem Valsassina (Locus typicus von *villae* A. SCHMIDT: Comenser Alpen!) geschickt hatte. Der STROBEL'schen *gracilis*, die dieser mit *gracilis* ROSSMÄSSLER (= *corynodes*) verwechselt hatte, gab er den neuen Namen *exoptata*. Die beiden Formen (*villae* = *whateliana* und *exoptata*) blieben in den Sammlungen lange Zeit selten; *exoptata* galt als besondere Kostbarkeit. Ein weiterer Schritt zur Erforschung der Gruppe war erst die Südalpenreise KÄUFEL's: in seiner Arbeit (1928) stellte er die östlichste Rasse *umbrosa* vom Mte. Suello (Bereich des Lago d'Idro) auf; außerdem gab er mehrere neue Standorte im Bereich des Valle Seriana für *whateliana* und eine Form an, die er für *exoptata* hielt (neue Rasse *klemmi* dieser Arbeit).

Die Aufsammlungen für diese Arbeit ergaben, daß alle bisher bekannten Formen einer einzigen formenreichen Art angehören, die den ältesten Namen *whateliana* tragen muß. Dies konnte auf drei Wegen unabhängig voneinander nachgewiesen werden: a) gehäusemorphologisch, wobei der Übergangspopulation von *whateliana* zur *exoptata* im Bereich des Val Serina besondere Bedeutung zukommt, b) anatomisch durch Untersuchung des Genitalsystems aller Rassen, die Übereinstimmung in den wesentlichen Merkmalen ergab, c) zoogeographisch durch die Feststellung, daß alle diese Formen sich in verschiedenen Gebieten am gleichen Biotop vertreten (vikariieren).

Die taxionomisch bedeutsamen Merkmale des Gehäuses, mit denen eine Gliederung der Art in Rassen durchgeführt wurde, entsprechen den Merkmalen, die für die Unterscheidung der Arten des Genus *Clausilia* wichtig sind. Während dem Lunellar nicht die systematische Bedeutung zukommt wie in anderen Gruppen (z. B. bei *Delima*), sind Gehäusegröße und -gestalt, die Art der Rippenskulptur, die Ausbildung der Unterlamelle und des Clausiliumlappens besonders wichtig. Weitere bedeutsame Merkmale sind: Ausbildung der Gaumenschwiele mit den falschen Gaumenfalten sowie das Verhältnis von Ober- und Spirallamelle.

Eine Definition der *whateliana* und Abgrenzung gegen die übrigen *Clausilia*-Arten einschließlich der des Subgenus *Neostyriaca* läßt sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Gehäusespitze schlank ausgezogen, Gehäuse dadurch keulenförmig. Skulptur des Adultgewindes: enger oder weiter stehende Querrippen, bis zur letzten Windung gleichmäßig ausgebildet (etwa 30-65 Rippen auf dem vorletzten Umgang) oder, besonders auf den mittleren und unteren Windungen, mehr oder weniger rückgebildet (mehr oder weniger vollständige Glättung) und erst auf der letzten Hälfte der Endwindung wieder in voller Stärke erscheinend (geglättete Form der *whateliana, exoptata* und *klemmi*). Weiße Oberkante überzieht nur den nahtnahen Teil der Rippe (besonders bei enger gerippten Formen, deren Gehäuse dadurch das gestrichelte Aussehen erhält) oder den größeren Teil der Rippe (besonders bei weiter gerippten Formen). Längsstruktur wenig deutlich oder fehlend, wodurch die Zwischenräume zwischen den Rippen matt erscheinen. Nackengestalt: Aufwölbung der Endwindung deutlich, Wangeneindruck schwach, keine zweite Kielbildung. Mündung vorgezogen, Periomphalum breit, Subcolumellaris stark gebogen. Verschlußapparat wie Subgenus *Clausilia*

s. str. Ober- und Spirallamelle gewöhnlich verbunden, bei *exoptata* überwiegend getrennt. Interlamellar häufig, wenn auch oft nur schwach, gefältelt. Unterlamelle vom unteren Teil der Spindelkante breit bogig aufsteigend, in das Mündungslumen vorspringend und daher gut sichtbar, einfach endigend, nicht mit Doppelknötchen oder entsprechendem dreieckigen Feld, im einzelnen bei den verschiedenen Rassen verschieden gestaltet. Gaumenschwiele verschieden kräftig ausgebildet; bei kräftiger Ausbildung als breite Schwiele, oben eine kegelförmige obere falsche Gaumenfalte, unten eine faltenartige untere falsche Gaumenfalte bildend, letztere kaum über die Schwiele nach innen verlängert; bei schwacher Ausbildung die beide falsche Gaumenfalten verbindende Schwiele rückgebildet bis fehlend. Principalis bis linksdorsal ziehend, das Lunellar beträchtlich überragend. Lunellar rechtsdorsal, bei etwa senkrechtem Einblick in die Mündung sichtbar, z. T. reduziert; kurze obere Gaumenfalte, wenig gebogene, verschwommene Lunella, eine davon getrennte, mit der Subcolumellaris divergierende untere Gaumenfalte ausgebildet oder fehlend. Distales Ende des Clausiliumlappens mehr oder weniger rinnig zusammengebogen und auf der Innenseite verdickt, distale äußere Ecke nach außen vorgezogen und eine Spitze bildend (*brembina*-Gruppe) oder mehr am distalen Ende gelegen, Spitze mehr oder weniger abgestumpft *(whateliana, exoptata, umbrosa).*

Im Genus *Clausilia* nimmt *whateliana* die Stellung einer vermittelnden Art ein (vgl. Abb. 1). Nach Ausbildung des Faltensystems und Clausiliumlappens steht die Art in der Nähe der Gruppe *bidentata-cruciata-dubia-pumila-parvula,* die weite Verbreitung gemeinsam haben. Sie unterscheidet sich von diesen durch die ausgezogene Gehäusespitze und dadurch bedingte Gehäusegestalt (Ausnahme: *pumila*), die Nackengestalt, die Ausbildung der Unterlamelle, die stark gebogene Subcolumellaris (*parvula* kommt ihr nahe), die Ausbildung der Gaumenschwiele sowie der zugehörigen unteren falschen Gaumenfalte und das vorgerückte Lunellar, das bei etwa senkrechtem Einblick in die Mündung sichtbar wird.

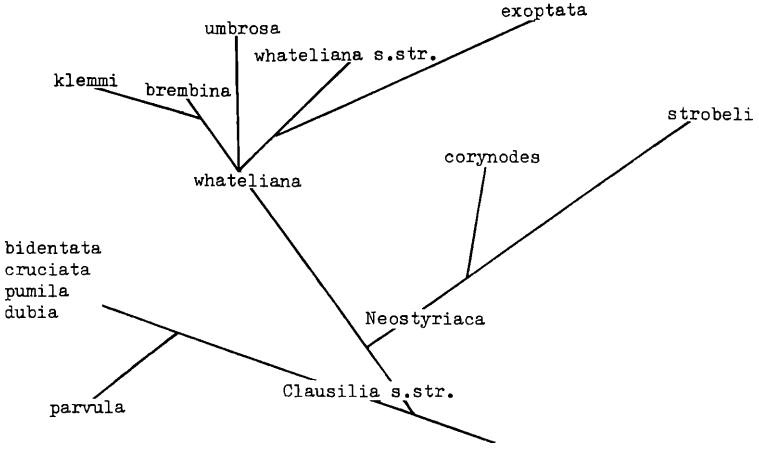


Abb. 1. Schema der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Clausilia whateliana* und ihren Rassen innerhalb des Genus *Clausilia.*

Die *whateliana* vermittelt zwischen den genannten Arten und den beiden Arten *corynodes* und *strobeli,* die wegen des *Graciliaria*-Typus ihres Verschlußapparates (vgl. Teil I dieser Arbeit) bisher als besondere Gattung *Neostyriaca* geführt wurden. Der Gruppe kann jedoch wegen der Ähnlichkeit der beiden Arten mit *Clausilia* sowohl in gehäusemorphologischer wie anatomischer Hinsicht kein Genusrang zugesprochen werden. Wieweit *Neostyriaca* als Subgenus (wie in dieser Arbeit geschehen) abzutrennen ist, hängt davon ab, wie man den *Graciliaria*-Typus des Verschlußapparates als taxionomisch bedeutsames Merkmal wertet. Nach dem Bau des Genitalsystems ist eine Abtrennung als Subgenus nur auf Grund eines einzigen Merkmals möglich (s. unten).

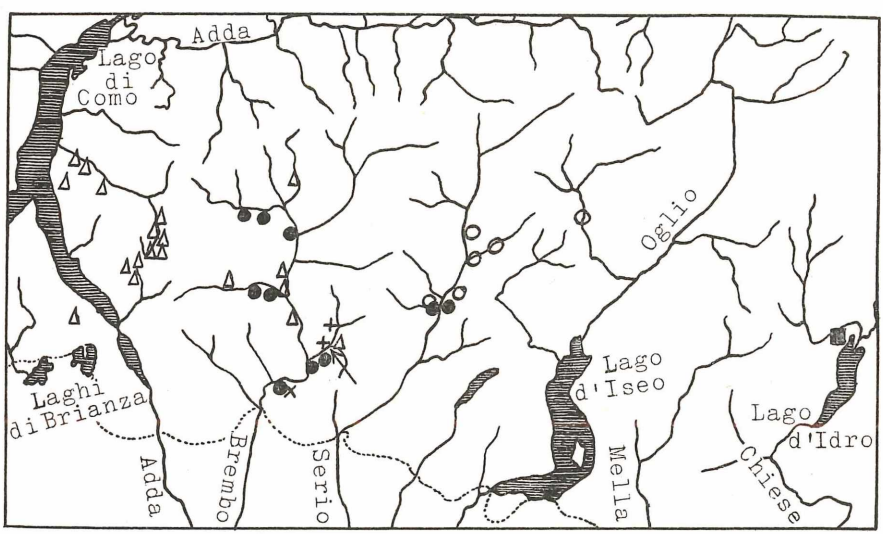
Mit beiden *Neostyriaca*-Arten verbindet *whateliana* die ausgezogene Gehäusespitze und dadurch bedingte Gestalt, die stark gebogene Subcolumellaris, die Gestalt der Unterlamelle und die rein alpine Verbreitung. Beide *Neostyriaca*-Arten unterscheiden sich von ihr durch den Verschlußapparat, der den *Graciliaria*-Typus aufweist: Spiralis reduziert *(corynodes)* oder fehlend *(strobeli)* bis auf den Rest im Bereich des Clausiliumlappens; neben diesem Rest zur Naht hin nebeneinander zwei Parallellamellen; Principalis ebenfalls stark verkürzt, nur der das Lunellar überragende Abschnitt vorhanden; über dem Rest eine *(corynodes)* oder zwei *(strobeli)* Suturales ausgebildet; Lunellar mehr oder weniger reduziert, Lunella, soweit angedeutet, im Bogen in die untere Gaumenfalte übergehend; Clausiliumlappen an dünnem, schräg ansitzenden Stiel, an der proximalen äußeren Ecke breit vorgezogen (reduzierte Spiralis und Principalis!), breit zungenförmig, kaum rinnig zusammengebogen, distale äußere Ecke schwach *(corynodes)* oder undeutlich *(strobeli).*

Die *strobeli* unterscheidet sich von *whateliana* außerdem durch die charakteristische Nackengestalt (fast doppelte Kielbildung durch starken Wangeneindruck) und die Ausbildung der Gaumenschwiele (schwach, untere falsche Gaumenfalte als kräftige Leiste über die Schwiele hinaus verlängert); die Unterlamelle von *strobeli* ist ohne Knick über die Spindelkante zum Mundsaum verlängert. Die *corynodes* hat dagegen besonders in der Nackengestalt und Gaumenschwiele Ähnlichkeit mit *whateliana*: z. T. kräftige Ausbildung der beide falsche Gaumenfalten verbindenden Schwiele, untere falsche Gaumenfalte nicht wesentlich über die Schwiele nach innen verlängert, im Gegensatz zu *whateliana* beide falsche Gaumenfalten wenig aus der Schwiele differenziert; die Unterlamelle von *corynodes* zeigt z. T. entsprechende Ausbildung wie bei der *brembina*-Gruppe, also vorn abgekantet, z. T. wie bei der *whateliana* oder *exoptata,* also ohne Knick endigend, im Gegensatz zu *strobeli* und vielen *whateliana*-Formen gewöhnlich auf der Spindelkante zurückbleibend, ohne Verlängerung zum Mundsaum. Weitere Merkmale der *corynodes,* die auf nähere Verwandtschaft dieser zu *whateliana* deuten, sind die z. T. noch durchgehende, mit der Oberlamelle verbundene, reduzierte Spiralis und die schwache distale Ecke des Clausiliumlappens.

Aus dem Gesagten über die Beziehungen der *whateliana* zu *Neostyriaca* ergibt sich, daß die *corynodes* mit dieser näher verwandt ist als *strobeli,* was durch Untersuchung des Genitalsystems bestätigt wurde. Ungenügende Kenntnis des *whateliana*-Formenkreises sowie Überbewertung des *Graciliaria*-Typus des Verschlußapparates als taxionomisch bedeutsames Merkmal verhinderten bisher, daß die *Neostyriaca*-Arten in das Genus *Clausilia* einbezogen wurden (be-

merkenswerte Ausnahme: FORCART 1959), obwohl die Ähnlichkeit von *whateliana* und *corynodes* durchaus bemerkt wurde. So verwechselte STROBEL (1850) *exoptata* mit *corynodes*. A. SCHMIDT (1857: 29) schrieb: *villae*, die „hinsichtlich des Kiels, der Nackengestalt, der in zwei Höcker auslaufenden Gaumenwulst sogar nach der sonst nicht mit ihr verwandten *Cl. gracilis* hinübergreift." Weiter (:30): „Mit dieser" hat sie „die lang, jedoch oben concav-ausgezogene Spitze und die keulenförmige Gestalt gemein. Natürlich kann aber von einer verwandtschaftlichen Beziehung zwischen ihr und *Cl. gracilis* nicht die Rede sein, da sie eine mit der obern Lamelle zusammenhängende Spirallamelle, eine sich bis in die Nähe der Gaumenwulst vorziehende ... obere Gaumenfalte und eine bestimmt ausgeprägte Mondfalte besitzt." KÄUFEL (1928: 100) erwähnt in der Beschreibung der *umbrosa* die „so sehr an *corynodes* erinnernde Gestalt". Die taxionomische Wertigkeit des *Graciliaria*-Typus konnte nicht bestimmt werden, solange die Ausbildung des Genitalsystems unberücksichtigt blieb. Die anatomische Untersuchung erst beweist eindeutig die Verwandtschaft von *whateliana* und *corynodes* (s. unten). Abbildungen von Endwindung und Mündung sowie des Clausiliumlappens der *Neostyriaca*-Arten im Vergleich mit *whateliana*: Abb. 15, 16, 23, 24.

Clausilia whateliana besitzt von allen Arten der Gattung *Clausilia* das bei weitem kleinste Verbreitungsgebiet (*strobeli* kommt ihr nahe) (vgl. Verbreitungskarte). Es umfaßt die südlichen Kalkalpen vom Comer See im W bis zum Lago d'Idro im O; im N wird es durch die Grenze des Kalkes, im S durch die oberitalienische Ebene begrenzt. Die Art ist kalkstet. Der Biotop ist auf über-



Verbreitungskarte etwa 1:800 000. ..... Grenze Gebirge-Ebene, △ *whateliana brembina*, ● *whateliana whateliana*, + *whateliana exoptata*, ○ *whateliana klemmi*, ■ *whateliana umbrosa*, × Sonderform der *brembina*-Gruppe, → Übergangspopulation *whateliana-exoptata*.

wiegend schattige, feuchte, N- bis NO- oder gar nicht exponierte Kalkfelsen beschränkt; sie lebt auch im Laub- bzw. Laub-Nadel-Mischwald, soweit er von Kalkfelsen durchsetzt ist; nur ausnahmsweise verläßt sie den Felsuntergrund, um am Grunde von Bäumen und Büschen zu siedeln, immer nur in nächster Nähe des Felsens. In diesem Verhalten gleicht sie ganz den Arten *corynodes* und *parvula*, jedoch nicht der *strobeli*, die ganz unabhängig von Felsuntergrund ist. Von den gleichfalls im Gebiet verbreiteten Arten finden sich fast immer mit *whateliana* zusammen: Arten, die ähnliche ökologische Ansprüche haben oder eine weitere oder engere Amplitude aufweisen, so die felsbewohnenden *Chilostoma cingulata*-Rassen (besonders *tigrina*), die stenzioiden *Delima itala*-Rassen, die *Chondrina*-Arten *multidentata, megacheilos, bergomensis, Cochlostoma porroi*, sowie die nicht an Fels gebundenen *Helicodonta angigyra, Argna ferrari, Pagodulina subdola, Acicula lineata* und *sublineata, Clausilia strobeli, Oxychilus mortilleti, Retinella hiulca, Cochlostoma septemspirale, Delima itala, Ciliella ciliata* und *Ena obscura*. Die *whateliana* erreicht nach dem vorliegenden Material an der Grigna Merid. 1200 m ü. M., nach ADAMI's Angaben (1876) am Nordabfall der Presolana 1800 m ü. M.

II. Systematischer Teil.

Die Gliederung der *whateliana* in Rassen geschieht mittels der gleichen taxionomisch bedeutsamen Merkmale, die für die Unterscheidung der Arten des Genus *Clausilia* wichtig sind und bereits oben genannt wurden. Die Art ist nach den vorliegenden Untersuchungen in fünf Rassen zu gliedern:

brembina (= *villae*) in den Kalkalpen um den Lago di Lecco und im Bereich des Val Brembana, der nicht von *whateliana* (oder *exoptata*) besiedelt wird,
whateliana in den Engtälern des Val Brembana und im unteren Valle Seriana,
exoptata im oberen Val Serina,
klemmi im oberen Valle Seriana und im Bereich der Presolana,
umbrosa im Val Caffaro westlich des Lago d'Idro.

Nach der Gestalt der Unterlamelle sowie des Clausiliumlappens läßt sich eine engere Verwandtschaft zwischen *brembina* und *klemmi* auf der einen, *whateliana* und *exoptata* auf der anderen Seite feststellen, während *umbrosa* eine Mittelstellung einnimmt:

a) Unterer Teil der Unterlamelle gerade, vor der Spindelkante geknickt und im stumpfen Winkel abgebogen, mit dünnem Arm zum Mundsaum verlaufend oder mit dem Knick endigend. Distaler Teil des Clausiliumlappens rinnenförmig, auf der Innenseite stärker schwielig verdickt, distale äußere Ecke am Ende des Außenrandes gelegen und vorgezogen, so daß sie einen etwa rechten Winkel bildet; Lappen dadurch von rhombischer Gestalt; *brembina* (= *villae*), *klemmi*.
b) Unterer Teil der Unterlamelle gebogen, auf der Spindelkante ohne deutlichen Knick endigend oder gestreckt zum Mundsaum verlängert. Distaler Teil des Clausiliumlappens nicht rinnenförmig, auf der Innenseite weniger schwielig verdickt, distale äußere Ecke spindelwärts bis zur Mitte gezogen, schwach vorgezogen und zugespitzt oder abgestumpft; Lappen dadurch von

zungenförmiger Gestalt; *whateliana, exoptata,* sowie nach Gestalt des Clausiliumlappens *umbrosa,* während sie nach Ausbildung der Unterlamelle eine Mittelstellung einnimmt.

Da die unter a) beschriebene Gestalt des Clausiliumlappens der der übrigen *Clausilia*-Arten nahesteht, kann sie als ursprüngliche Ausbildung, die unter b) beschriebene als abgeleitete angesehen werden. In Übereinstimmung mit Ergebnissen der Untersuchung des Genitalsystems (s. unten) ist daher anzunehmen, daß sich die zweite Gruppe phylogenetisch von einer der ersten nahestehenden Urform ableitet (vgl. Abb. 1).

Clausilia whateliana brembina STROBEL 1850.

Abb. 2-3, 8-9, 17-18.

1850 *Clausilia brembina* STROBEL, Giorn. Ist. Lomb. Sci. Lett., (2) **2**: 119.
1857 *Clausilia villae,* — A. SCHMIDT, Krit. Claus.: 29, T. 4 F. 61-64 [non L. PFEIFFER 1848].

Gehäuse größer, etwas bauchig, enger oder weitläufiger regelmäßig gerippt (etwa 30-50 Rippen auf dem vorletzten Umgang), bei engerer Rippung unter der Naht gestrichelt, bei weiterer die meisten Rippen auf dem größten Teil ihrer Breite mit weißer Oberkante. Ober- und Spirallamelle verbunden. Unterlamelle von der unter a) beschriebenen Gestalt, mit schwachem Ast zum Mundsaum verlaufend oder nach dem Knick endigend, manchmal unterer Teil der Unterlamelle mehr gerundet wie bei *whateliana.* Gaumenschwiele überwiegend kräftig, z. T. abgeschwächt bis zu der für *whateliana* typischen Ausbildung. Clausiliumlappen von der unter a) beschriebenen Gestalt.

Maße: H (9·5-)10·0-12·0(-14·5); D 2·3-2·8(-3·2).
Locus typicus restrictus: Mezzoldo, Val Brembana.

Die Rasse besiedelt die Kalkalpen um den Lago di Lecco, im W bis zu den Corni di Canzo, sowie das obere Val Brembana, soweit es nicht von *whateliana* besetzt ist, im S bis San Pellegrino, im O (nach bisherigen Aufsammlungen) bis östlich des Val Serina. Das Verhältnis der Wohngebiete der *brembina* zu denen der *whateliana* ist noch wenig geklärt: *whateliana* ist nach dem augenblicklichen Stand der Kenntnis auf die engen Täler des Val Brembana beschränkt, während *brembina* das übrige Gebiet besiedelt. Bei den vielfältigen Berührungsmöglichkeiten beider Rassen wären entweder Übergangsformen oder übergangsloses Zusammenleben beider Rassen zu erwarten. Zwar zeigen zahlreiche *brembina* in verschiedenen Merkmalen Anklänge an *whateliana,* doch wurden bisher vermittelnde Formen, deren Zuordnung schwierig wäre, nicht gefunden. Bei der *brembina* aus dem Bereich des Val Taleggio zeigen sich als Anklänge an die *whateliana* des betreffenden Gebietes: weitläufige Rippung (N 0919), Zurückbleiben der Unterlamelle auf der Spindelkante, nimmt ähnliche Gestalt wie bei *whateliana* an (N 0794, 0919, 0923), Reduktion der Gaumenschwiele auf die zwei falschen Gaumenfalten (N 0919, 0923). Alle drei Erscheinungen sind in abgeschwächter Form auch bei den übrigen *brembina*-Populationen zu beobachten. Zur Frage des Zusammenlebens beider Rassen an einem Standort ist zu erwähnen, daß sich unter zahlreichen *whateliana* vom Val Cassiglio (N 0928) und von S. Giovanni Bianco-Taleggio (N 0796) je eine *brembina* (N 3634 bzw.

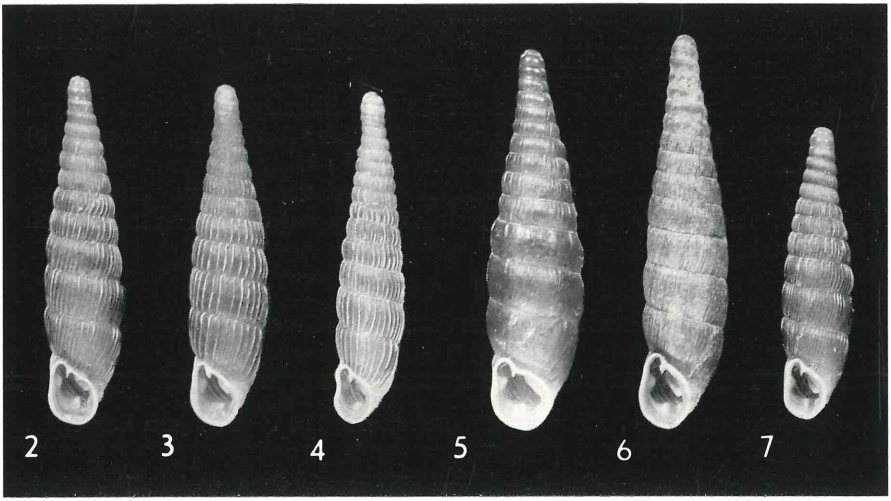


Abb. 2-3. *Clausilia whateliana brembina* STROBEL. — 2) Esino bei Varenna (SMF 168003a); 3) Val Brembana (SMF 68546a).

Abb. 4. *Clausilia whateliana whateliana* STROBEL. Valle Seriana: linkes Seitental zw. Pte. Nossa und Pte. del Costone (SMF 31704a).

Abb. 5. *Clausilia whateliana exoptata* A. SCHMIDT. Val Serina (SMF 168004a).

Abb. 6. *Clausilia whateliana klemmi* n. subsp. Val di Valzurio n. Clusone (Typus SMF 31705a).

Abb. 7. *Clausilia whateliana umbrosa* KÄUFEL. Val Caffaro bei Bagolino, Nordhang des Mte. Suello (Paratypus SMF 31700a).

(Abb. 2-7 phot. Senckenberg-Museum [E. HAUPT], vergr. 4:1).

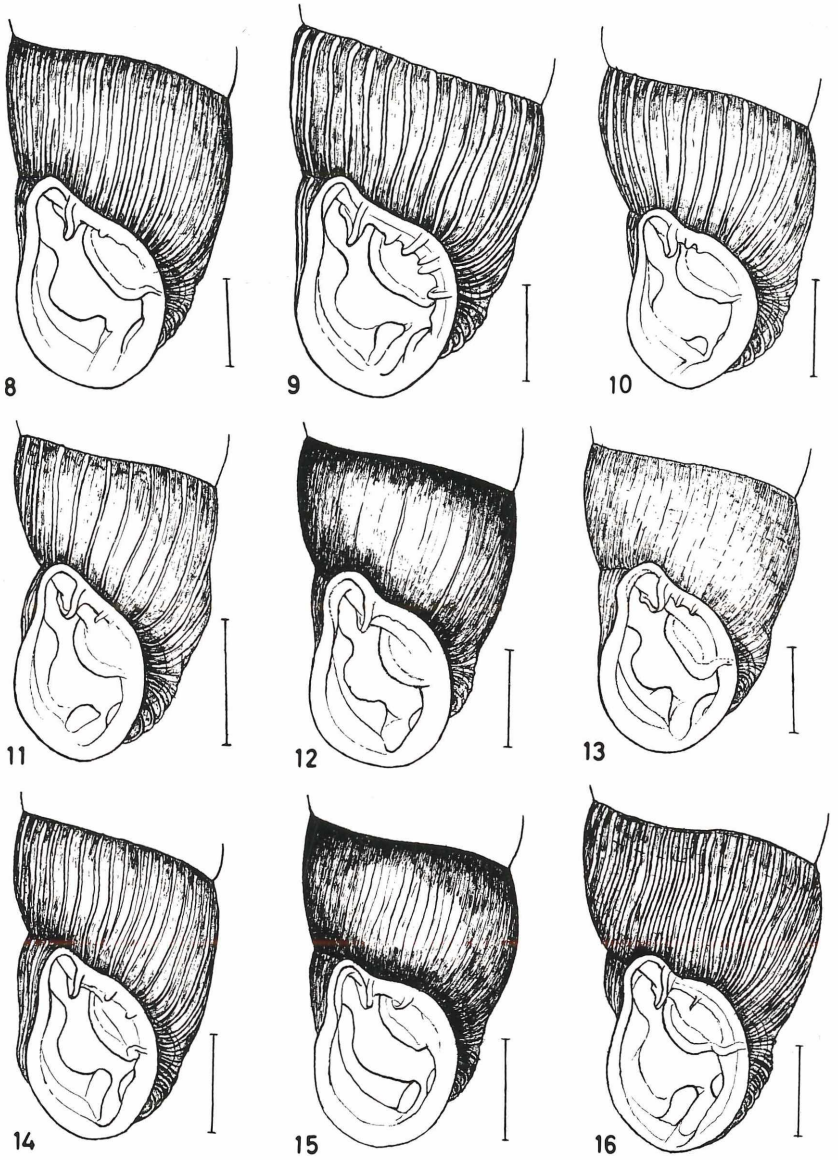
▶

Abb. 8-16. Gehäuse-Endwindung und Mündung von:

8) *whateliana brembina,* Colle di Balisio (N 0809);
9) *whateliana brembina,* S. Pellegrino-S. Giovanni Bianco (N 0794);
10) *whateliana whateliana,* S. Giovanni Bianco-Taleggio (N 0796, 0921);
11) *whateliana whateliana,* Fonte Bracca (N 0787);
12) *whateliana exoptata,* Serina-Bracca (N 0789);
13) *whateliana klemmi,* Pte. Selva (N 0606, 0790);
14) *whateliana umbrosa,* Val Caffaro b. Bagolino (Nordhang des Mte. Suello) (N 0705, 0785, 0935);
15) *corynodes,* St. Gilgen (N 0565);
16) *strobeli,* Pte. Selva (N 0791).

(Der Maßstab bedeutet 1 mm).

N 3724) fand. Da ein einzelnes Stück zum Beweis des Zusammenlebens beider Rassen ohne Übergänge nicht ausreicht, müssen weitere Felduntersuchungen zur Lösung der Frage unternommen werden. Für das Val Cassiglio gibt STROBEL (:120, *whateliana* ... „in Valcassiglio colla brembina") das Zusammenleben beider Rassen an. Bisher ist also eine strenge Scheidung beider Rassen sowohl morphologisch wie geographisch möglich.



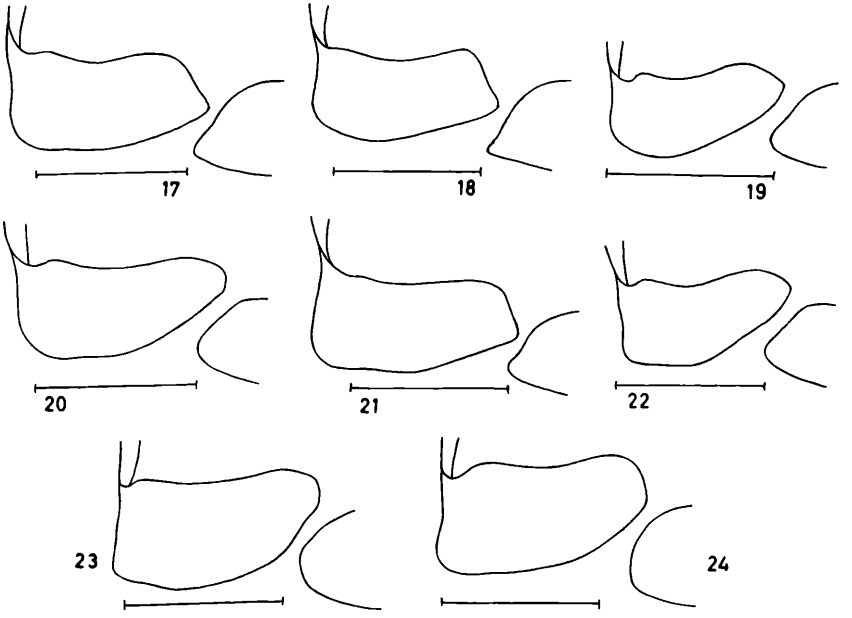


Abb. 17-24. Clausiliumlappen (Außenseite und distales Ende von der Innenseite) von:

17) *whateliana brembina,* Colle di Balisio (N 0809);
18) *whateliana brembina,* S. Pellegrino-S. Giovanni Bianco (N 0794);
19) *whateliana whateliana,* Sedrina (N 0604);
20) *whateliana exoptata,* Serina-Bracca (N 0789);
21) *whateliana klemmi,* Pte. Selva (N 0606);
22) *whateliana umbrosa,* Val Caffaro b. Bagolino (Nordhang des Mte. Suello) (N 0785);
23) *corynodes,* Küssaburg b. Waldshut (N 0563);
24) *strobeli,* Pte. Nossa (N 0609).

(Der Maßstab bedeutet 1 mm).

Clausilia whateliana whateliana Strobel 1850.

Abb. 4, 10-11, 19.

1850 *Clausilia whateliana* Strobel, Giorn. Ist. Lomb. Sci. Lett., (2) **2**: 120.
1852 *Clausilia whatelyana,* — Charpentier, J. de Conch., **3**: 391.

Gehäuse kleiner, schlank, enger oder weitläufiger gerippt (etwa 30-50 Rippen auf dem vorletzten Umgang), Rippung wie bei *brembina,* meist regelmäßig, z. T. Rippen auf den mittleren und unteren Umgängen rückgebildet, also unregelmäßig gerippt und geglättet. Ober- und Spirallamelle verbunden (wenige Ausnahmen). Unterlamelle von der unter b) beschriebenen Gestalt, meist auf der Spindelkante zurückbleibend, selten mehr wie bei *brembina* gestaltet. Gaumenschwiele auf die zwei falschen Gaumenfalten reduziert. Clausiliumlappen

von der unter b) beschriebenen Gestalt, distale äußere Ecke z. T. vorgezogen, z. T. weniger betont und abgestumpft.

Maße: H (8·5-)9·0--11·5; D 2·0-2·5.
Locus typicus restrictus: Sedrina, Val Brembana.

Die *whateliana* besiedelt die Engtäler im Bereich des Val Brembana (Val Cassiglio und Valtorta, Val Averara (STROBEL), Val Taleggio, unteres Val Serina, unterer enger Teil des Val Brembana) und einen Teil des unteren Valle Seriana (Bereich zwischen Pte. Nossa und Pte. del Costone nach KÄUFEL's Aufsammlungen). Während Übergangsformen zur *brembina*, die am ehesten im Bereich des Val Taleggio zu erwarten wären, bisher nicht aufgefunden wurden, fand sich im Val Serina im Berührungsgebiet von *whateliana* und *exoptata* eine Übergangspopulation zwischen beiden Rassen (N 0605, 0788, 0925), die die aus den oben beschriebenen Übereinstimmungen beider erschlossene Verwandtschaft bestätigen.

Der bisher bekannte Bestand dieser formenreichen Rasse läßt sich wie folgt gliedern: Die Form des Val Taleggio besitzt weitere, gleichmäßige Rippung (30-45 Rippen auf dem vorletzten Umgang, z. T. noch weniger), die des Val Cassiglio-Valtorta ebenso gleichmäßige, aber engere Rippung (35-50 Rippen auf dem vorletzten Umgang). Dagegen zeigen die Bestände aus dem Bereich des unteren Val Serina und unteren Val Brembana neben gleichmäßiger Rippung (30-50 Rippen auf dem vorletzten Umgang) reduzierte, damit ungleichmäßige Rippung und Glättung der mittleren und unteren Windungen bis auf wenige Rippen. Diese Form weist neben der Rückbildung der Rippen auch durch gleichmäßige Rundung der Unterlamelle, Verstärkung der Gaumenschwiele und Abstumpfung der distalen Ecke des Clausiliumlappens nähere Verwandtschaft mit *exoptata* auf, muß aber als eigenständige Form betrachtet werden, da sie in Gehäusegestalt, Verhalten von Ober- und Spirallamelle (keine Trennung) und Bau des Genitalsystems (s. unten) keine größere Ähnlichkeit mit *exoptata* hat. Als letzte Form ist die des unteren Valle Seriana zu nennen, die der des Val Taleggio ähnelt (30-45 Rippen auf dem vorletzten Umgang). Die nahe Verwandtschaft der *whateliana* mit *brembina* trotz fehlender Übergänge zeigt sich in der gleichartigen Rippung, der *brembina*-artigen Ausbildung der Unterlamelle bei manchen Exemplaren [besonders Val Taleggio (N 0796, 0921), unteres Val Brembana (N 0604, 0927), unteres Valle Seriana (N 0944)] und in der z. T. stärker vorgezogenen distalen Ecke des Clausiliumlappens.

Clausilia whateliana exoptata A. SCHMIDT 1857.

Abb. 5, 12, 20.

1850 *Clausilia gracilis* STROBEL, Giorn. Ist. Lomb. Sci. Lett., (2) **2**: 121 [non C. PFEIFFER 1821 nec ROSSMÄSSLER 1838].
1857 *Clausilia exoptata* A. SCHMIDT, Krit. Claus.: 62.

Gehäuse größer, etwas bauchig, auf den oberen Windungen weitläufig schwach gerippt bis geglättet, auf den mittleren und unteren schwach gestreift bis glatt, auf der letzten Hälfte der letzten Windung stärker gerippt. Ober- und Spirallamelle meist getrennt. Unterlamelle von der unter b) beschriebenen Gestalt, mit schwachem, kaum abgeknicktem Arm zum Mundsaum verlaufend oder auf der Spindelkante zurückbleibend, selten mehr wie bei *brembina* ge-

staltet. Gaumenschwiele überwiegend kräftig, z. T. abgeschwächt. Clausiliumlappen von der unter b) beschriebenen Gestalt, distale Ecke abgestumpft bis fehlend.

Maße: H 10·5-14·5; D 2·5-3·0.
Locus typicus restrictus: Val Serina.

Die Rasse ist auf das obere Val Serina beschränkt; die STROBEL'sche Angabe Val Parina ist noch nachzuprüfen. Die Trennung von Ober- und Spirallamelle, die auch bei anderen *whateliana*-Formen, jedoch sehr selten, vorkommt, ist nur bei einem Teil der gesammelten *exoptata* ausgebildet, bei anderen sind beide deutlich verbunden oder die Verbindungsstelle ist stark erniedrigt, ohne daß die Verbindung ganz aufgegeben wäre. Bei der Population Bracca Serina (N 0924) wurde ein Verhältnis getrennt: verbunden = 3:1, bei Serina-Bracca (N 0789), die sich außerdem durch Größe und stärkere Rippung der Apikalwindungen von voriger unterscheidet, ein Verhältnis $2^1/_4$:1, bei den *exoptata* der Übergangspopulation Bracca Serina (s. unten) dagegen eines von 5:7 festgestellt, so daß bei letzteren die Exemplare mit verbundenen Lamellen überwiegen (zur Feststellung des Verhältnisses je 60 Stück untersucht).

Die *exoptata* zeigt enge Verwandtschaft zur *whateliana* (Übereinstimmung im Bau der Unterlamelle und des Clausiliumlappens), geringere dagegen zur *brembina* und *klemmi*, obwohl sie besonders mit der letzteren äußerlich große Ähnlichkeit hat (Größe und Gestalt, Mangel der Rippung, Gaumenschwiele). Die Verwandtschaft mit *whateliana* wird durch die Übergangspopulation von Bracca Serina (N 0605, 0788, 0925) bewiesen, die April 1961 aufgefunden wurde.

Diese Übergangspopulation enthält zwei Bestandteile: kleinere, gerippte Exemplare mit geringem *exoptata*-Charakter, die der *whateliana* zugeordnet werden müssen, sowie größere *exoptata*, die sich von den eng benachbarten reinen *exoptata*-Populationen durch Überwiegen der Exemplare mit verbundenen Lamellen unterscheiden, dagegen nur wenige Übergangsstücke zwischen beiden, *exoptata* mit stärkerer Skulptur. Die *exoptata* stellen weit mehr als die Hälfte der Stückzahl. Es handelt sich also um eine inhomogene Übergangspopulation, die auf Zusammentreffen zweier verschiedener Formen schließen läßt. Die zu *whateliana* gestellten Stücke unterscheiden sich von denen des anschließenden unteren Val Serina durch Größe (H 9·5-12·0; D 2·2-2·7) und bauchige Gestalt sowie z. T. kräftigere Gaumenschwiele ähnlich *exoptata*. Sie stimmen mit ihnen in den durchweg verbundenen Lamellen und der Rippung überein, die regelmäßig oder unregelmäßig und geglättet ist. Die Ausbildung der Unterlamelle bei den gerippten Exemplaren der Population entspricht manchmal der bei *brembina*: in welchem Verhältnis die *brembina* des eng angrenzenden Gebietes (N 0926) zu den Übergangsformen von Bracca Serina steht, ist noch ungeklärt.

Clausilia whateliana klemmi n. subsp.

Abb. 6, 13, 21.

1928 *Iphigena exoptata*, — KÄUFEL, Arch. Moll., 60: 99 [non A. SCHMIDT 1857].

Gehäuse größer, etwas bauchig, auf den oberen Windungen eng fein gerippt, auf den mittleren und unteren Rippung zur feinen, regelmäßigen Rippenstreifung reduziert, nie ganz glatt, auf der letzten Hälfte der letzten Windung

stärker gerippt. Ober- und Spirallamelle immer verbunden. Unterlamelle von der unter a) beschriebenen Gestalt, meist mit dünnem Ast zum Mundsaum verlaufend, selten gestreckt, mit schwachem Knick. Gaumenschwiele überwiegend kräftig, z. T. abgeschwächt. Clausiliumlappen von der unter a) beschriebenen Gestalt.

Maße: H 10·2-13·3; D 2·3-3·0.
Locus typicus: Val di Valzurio b. Clusone, Valle Seriana (Holotypus: SMF 31705; Paratypen: K 35179).

ADAMI (1876) und KÄUFEL (1928) hielten diese Rasse für *exoptata,* mit der sie weit weniger verwandt ist als mit *brembina,* KLEMM (in litt.) bezeichnete sie als neue Rasse von *villae* (= *brembina*): sie soll daher seinen Namen tragen. Mit *brembina* stimmt sie in der Gestalt der Unterlamelle, des Clausiliumlappens und dem Bau des Genitalsystems (s. unten) überein, unterscheidet sich von ihr durch die bezeichnende Skulptur und den häufiger ausgebildeten Ast der Unterlamelle zum Mundsaum. Von *exoptata,* mit der sie äußerlich Ähnlichkeit hat, ist sie durch die feinere Rippung der Apikalwindungen, die feine und regelmäßige Rippenstreifung der übrigen Windungen, die immer verbundene Ober- und Spirallamelle, die Unterlamelle und den Clausiliumlappen vom *brembina*-Typus sowie den Bau des Genitalsystems (s. unten) eindeutig verschieden. Die beiden glatten Clausilien der *whateliana*-Gruppe sind daher offenbar durch Parallelevolution entstanden.

Die neue Rasse besiedelt den Bereich des oberen Valle Seriana von Pte. Nossa an nordwärts und die Umgebung der Presolana, wie aus den wenigen bekannten Fundorten geschlossen werden kann. ADAMI führt sie als *exoptata* von Malga di Polzone vom Nordabfall der Presolana (1800 m ü. M.) an. Als noch offen ist die Frage zu bezeichnen, in welcher Beziehung die Rasse zur *whateliana* aus dem Bereich des Valle Seriana zwischen Pte. Nossa und Pte. del Costone steht. KÄUFEL gibt sie von der linken Seite des Tals zwischen beiden Orten an (wenn auch nur in einem totgesammelten Exemplar: K 35166), wo er auch *whateliana* sammelte; es besteht daher die Möglichkeit, da beide Rassen in diesem Gebiet Mischpopulationen ohne Übergänge bilden (ebenso wie von *brembina* und *whateliana* anzunehmen, s. oben). Übergänge zwischen *brembina* und *klemmi* sind zu erwarten, aber bisher nicht aufgefunden worden.

In diesem Zusammenhang ist besondere Aufmerksamkeit einer Form der *brembina*-Gruppe (N 3723) zu schenken, die in Sedrina im unteren Teil des Val Brembana mit *whateliana* in Mischpopulation ohne Übergänge gefunden wurde und weder *brembina* noch *klemmi* zugeordnet werden kann (Maße: H 10·0-10·7; D 2·3-2·5). Die Form zeichnet sich durch feine, regelmäßige Rippung aus, die sie mit *klemmi* (wenigstens in den mittleren und oberen Windungen) gemeinsam hat und eine Zuordnung zu *brembina* unmöglich macht. Die feine Rippung erstreckt sich gleichmäßig über das ganze Gehäuse (mehr als 55 Rippen auf dem vorletzten Umgang): daher ist die Zuordnung zu *klemmi* ebenfalls unmöglich. Als weiteres wäre die Unterlamelle zu nennen,, die bei den wenigen (5) vorliegenden Stücken wenig über die Spindelkante verlängert ist. In den übrigen Merkmalen besteht Übereinstimmung mit *brembina* und *klemmi.* Eine Benennung dieser Form kommt vor der Beschaffung umfangreicheren Materials nicht in Frage.

Clausilia whateliana umbrosa (KÄUFEL 1928).
Abb. 7, 14, 22.

1928 *Iphigena whatelyana umbrosa* KÄUFEL, Arch. Moll., 60: 100, T. 2 F. 2b.

Gehäuse kleiner, weniger schlank als *whateliana*, regelmäßig eng gerippt (45-65 Rippen auf dem vorletzten Umgang). Ober- und Spirallamelle verbunden, selten getrennt. Unterlamelle im unteren Teil gebogen wie *whateliana* oder mit geradem Abschnitt und deutlichem Knick vor der Spindelkante wie *klemmi*, meist mit dünnem Ast zum Mundsaum verlängert wie diese. Gaumenschwiele überwiegend kräftig, seltener abgeschwächt wie bei *whateliana*. Clausiliumlappen von der unter b) beschriebenen Gestalt, distale Ecke mehr zugespitzt oder mehr abgestumpft wie bei *whateliana*.

Maße: H 8·5-11·5; D 2·2-2·7.
Locus typicus: Val Caffaro b. Bagolino von der Brücke abwärts (Nordhang des Mte. Suello) (Holotypus: K 35177; Paratypen: K 35173, SMF 31700).

Die *umbrosa* ist nur aus dem eng begrenzten Bereich des Val Caffaro unterhalb Bagolino bekannt; ob Verbindung mit den übrigen *whateliana*-Beständen, besonders *klemmi*, besteht und welcher Art diese ist, ist ganz unbekannt. Die Rasse zeigt Merkmale der *brembina*-Gruppe wie der *whateliana*: Mit ersterer hat sie die Gehäusegestalt sowie häufig die Ausbildung von Unterlamelle und Gaumenschwiele gemeinsam, mit letzterer die Gestalt des Clausiliumlappens und teilweise die Ausbildung der Unterlamelle. Die *umbrosa* nimmt also eine vermittelnde Stellung ein, die unter anderem eine Trennung von *brembina* und *whateliana* in zwei Arten nicht zuläßt. Ein Merkmal, das sie allein mit der westlich benachbarten *klemmi* teilt, ist der meist ausgebildete Verlängerungsast der Unterlamelle zum Mundsaum. Es ist nach dem Gesagten das beste, die *umbrosa* direkt von der Urform, aus der *brembina* und *whateliana* hervorgegangen ist, abzuleiten, so daß für die verwandtschaftlichen Beziehungen der *whateliana*-Rassen ein Schema entsteht, wie es in Abb. 1 dargestellt ist.

Material und Fundorte:

a) *brembina:*
Ballabio sup.-Colle di Balisio (N 0811), Grigna Merid. dicht hint. Ballabio (SMF 87514), Grigna Merid.: Ballabio-Rif., 1200 m ü. M. (SMF 87513), Colle di Balisio (N 0809, SMF 87511), Colle di Balisio-Maggio (SMF 87510), Barzio-Pte. d. Folla (SMF 87516), Pasturo-Colle di Balisio (N 0803), Pte. di Chiuso (N 0805), Lecco-Introbio: Engpaß (SMF 87515), Introbio (SMF 68544), Prato S. Pietro (N 0818), Valle Muggiasca hint. Parlasco (SMF 87517), Valle Muggiasca Taceno-Bellano (N 0806, SMF 87512), Esino (K 35176, 36979, SMF 68545), Esino, oberhb. des Ortes, 950 m ü. M. (SMF 87509), Corni di Canzo, 1100 m ü. M. (SMF 87518), S. Pellegrino-S. Giovanni Bianco (N 0794), S. Giovanni Bianco: Eingang des Val Taleggio (N 0919), S. Giovanni Bianco-Taleggio (N 3724, zus. mit N 0796), Sottochiesa-Olda (N 0923), S. Giovanni Bianco-Camerata Cornello (N 0799, 0931), Mezzoldo-Piazzatorre (N 0801), Cugno-Cassiglio (N 3634, zus. mit N 0928), Bracca di Costa Serina: Straße n. Rigosa (N 0926).

b) *whateliana:*
Sedrina (N 0604), Ambria: Eingang des Val Serina (N 0927), Fonte Bracca (N 0787), S. Giovanni Bianco-Taleggio (N 0796, 0921), Val Taleggio, klammartiger, von Straße durchzogener Teil (N 0798, 0922), Lenna (N 0930), Cugno-Cassiglio (N 0800, 0928),

Valtorta hint. Cassiglio (N 0929), Valle Seriana: linke Seite zw. Pte. Nossa und Pte. del Costone (K 35167), linkes Seitental zw. Pte. Nossa und Pte. del Costone (SMF 31704), linke Seite nördl. Pte. del Costone (K 35172, 35169, SMF 31697, N 0944), rechte Seite südl. Pte. Nossa (K 35168).

c) *exoptata:*
Bracca di Costa Serina (N 0924), Serina-Bracca (N 0789).
Übergangspopulation zur *whateliana*: Bracca di Costa Serina (N 0605, 0788, 0925).

d) *klemmi*:
Valle Seriana: linke Seite nördl. Pte. del Costone (K 35166), Pte. Selva (N 0606, 0790), Oltressenda: Eingang des Val di Valzurio (K 35178), Val di Valzurio (Holotypus: SMF 31705, Paratypen: K 35179, weiter SMF 87535/4), Ardesio (N 0792), Val Dezzo (SMF 87534). Sonderform der *brembina*-Gruppe: Sedrina (N 3723, zus. mit N 0604).

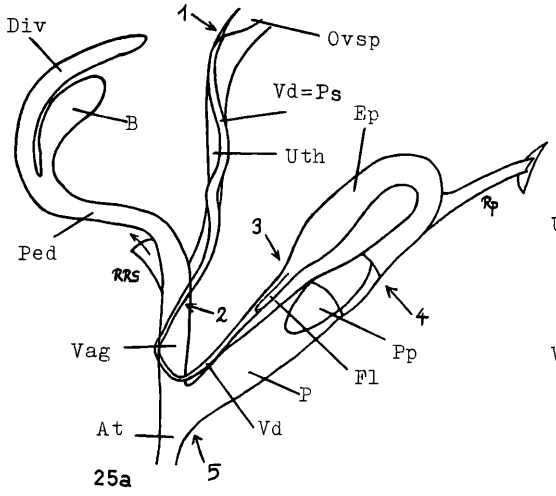
e) *umbrosa:*
Val Caffaro b. Bagolino (Nordhang des Mte. Suello) (Holotypus: K 35177, Paratypen: K 35173, SMF 31700/6, weiter SMF 31702, SMF 183064/4, N 0705, 0785, 0935).

III. Das Genitalsystem und seine taxionomisch bedeutsamen Merkmale.

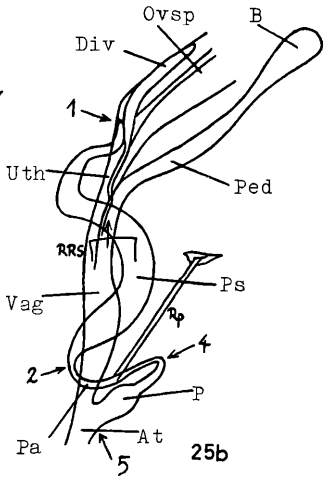
A. Allgemeines.

Vorweg ist für diesen Abschnitt zu sagen, daß die folgende Darstellung bei dem benutzten begrenzten Material (Angabe der untersuchten Exemplare am Ende dieses Teils der Arbeit) nicht den Anspruch erhebt, mehr als ein Entwurf für folgende Arbeiten in dieser Serie zu sein. Die Beschreibung des Genitalsystems von *Clausilia* soll zuerst um einige Punkte ergänzt werden (im Anschluß an Teil I dieser Arbeitenserie: 84-89, 101, 107-108).

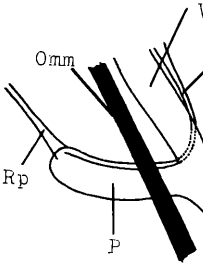
Nach neuerlichem Vergleich der Formen der abgeleiteten Unterfamilie Clausiliinae mit den Cochlodininae (vgl. Abb. 25a-b) muß die Darstellung, die in Teil I zur Homologie der Gangabschnitte der männlichen Endwege gegeben wurde, verbessert werden. In Teil I wurde der Pseudoepiphallus der Clausiliinae mit dem Vas deferens der anderen Unterfamilien gleichgesetzt, der mehr oder weniger deutlich abgesetzte Abschnitt proximal des Pseudoepiphallus bis zum Übergang in den Penis Epiphallus genannt. Die Homologisierung kann in dieser Form jedoch nicht aufrecht erhalten werden. Der Pseudoepiphallus ist nur mit dem verdickten distalen Abschnitt des Vas deferens zu homologisieren, stellt also nur einen Teil des Vas deferens dar. Der proximal anschließende Abschnitt bis zum Penis (Epiphallus des Teil I) enthält demnach neben dem Epiphallus der Cochlodininae den proximalen Abschnitt des Vas deferens und darf daher nicht als Epiphallus bezeichnet werden. Er soll, da er eine Einheit darstellt und im Verlauf der Entwicklung immer besser begrenzt wird (so von *Macrogastra* zu *Iphigena* s. str. und von *Clausilia* s. str. zu *Neostyriaca*), Parepiphallus heißen. Wieweit er dem Vas deferens, wieweit dem Epiphallus entspricht, ist unsicher; dem Epiphallus entspricht jedenfalls der Bereich, der den Retractor penis trägt. Schwierig ist auch die Begrenzung des dem Pseudoepiphallus homologen Abschnitts des Vas deferens bei den Cochlodininae: er reicht proximal etwa bis in Höhe des distalen Vaginaabschnitts proximal der Gabelung in Pedun-



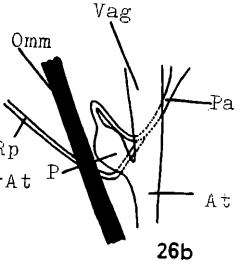
25a



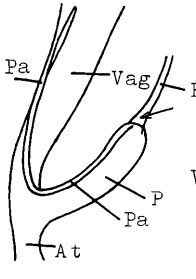
25b



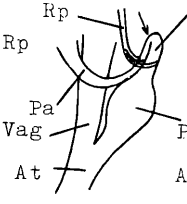
26a



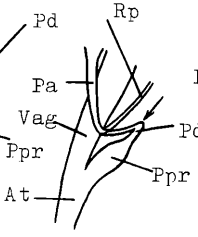
26b



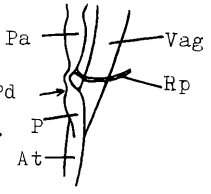
27a



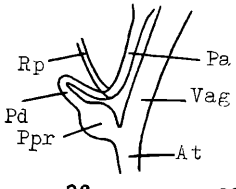
27b



27c

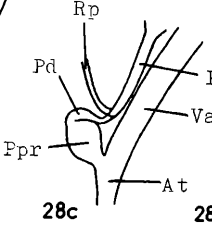


27d



28a

28b



28c

28d

culus und freien Ovidukt. Weiterhin ist unsicher, ob der Penis der Clausiliinae einfach dem der Cochlodininae in seiner Ganzheit entspricht. Die Reduktion der männlichen Endwege bei den Clausiliinae wird also (statt Teil I: 85, 101) besser folgendermaßen beschrieben: Verdickung des distalen Abschnitts des Vas deferens zum Pseudoepiphallus (vor allem durch Verstärkung der Muscularis), Rückbildung des proximalen Abschnitts des Vas deferens und des Epiphallus zum einheitlichen Parepiphallus und Rückbildung des Penis und Retractor penis. In diesem Zusammenhang soll der Begriff Epiphallusschleife des Teil I durch Schleife der männlichen Endwege ersetzt werden, da die durch die Penisligamente zusammengehaltene Schleife Teile des Vas deferens, den Epiphallus und Teile des Penis enthält (vgl. Abb. 25a-b).

Im Zusammenhang mit der Homologie der drei Abschnitte Pseudoepiphallus, Parepiphallus und Penis ist ihre Begrenzung und damit Definition noch einmal zu erörtern. Da die in Teil I (:88) angegebenen Begrenzungen nicht immer ohne weiteres durchzuführen sind, ist folgendes zu ergänzen: Der Pseudoepiphallus ist durch Verstärkung der Muscularis, besonders die überwiegende Ringmuskulatur, gekennzeichnet. Seine Abgrenzung gegen den Parepiphallus ist bei vielen Formen der Clausiliinae schwierig, z. T. gar nicht möglich, da es sich ja um eine Grenzlinie innerhalb eines ursprünglich einheitlichen Organs (des Vas deferens) handelt. Dies gilt vorallem für die ursprünglicheren Formen, wie *Ruthenica, Fusulus, Julica,* aber auch für manche *Clausilia*-Formen, bei denen der Pseudoepiphallus in diesem Bereich ähnlichen Umfang wie der Parepiphallus hat (z. B. *dubia,* Formen der *whateliana* s. unten). Augenfällig wird die Grenzlinie bei anderen Formen, bei denen sich an dieser Stelle der Umfang der männlichen Endwege auf kurze Strecke deutlich ändert (so bei den *Neostyriaca*-Arten, aber auch Formen der *whateliana* s. unten). Der Ansatz der Penisligamente ist nur bedingt brauchbar, da sie in diesem Bereich z. T. gleitend in die Muscularis der männlichen Endwege übergehen. Die Abgrenzung des Penis gegen den Parepiphallus macht ebenfalls Schwierigkeiten, da eine Erweiterung des Ganglumens nicht immer ohne weiteres sichtbar wird.

◀

Abkürzungserklärungen für die folgenden Abbildungen siehe Teil I: 115. Hinzu kommt: Omm Ommatophorenretraktor, Pa Parepiphallus, Ps Pseudoepiphallus. (Der Maßstab bedeutet immer 1 mm).

Abb. 25a-b. Vergleichsschema der männlichen Endwege von a) Cochlodininae und b) Clausiliinae. — Zahlen mit Pfeilen begrenzen homologe Abschnitte der männlichen Endwege: zwischen 1 und 2 Pseudoepiphallus bzw. der diesem entsprechende Abschnitt des Vas deferens bei den Cochlodininae, 1 und 3 Vas deferens, 2 und 4 Parepiphallus bzw. entsprechender Abschnitt bei Cochlodininae, 3 und 4 Epiphallus, 4 und 5 Penis.

Abb. 26a-b. Schemata: Lage des Ommatophorenretraktors und Retractor penis bei a) *Fusulus* und b) *Clausilia.*

Abb. 27a-d. Schemata: Parepiphallus und Penis des Genus *Clausilia.* — a) *Fusulus,* b) *Clausilia:* Gruppe mit gut entwickeltem Penis, c) *Clausilia whateliana,* d) *Clausilia strobeli.*

Abb. 28a-d. Schemata: Parepiphallus und Penis von *Clausilia whateliana* in (a, c) kontrahiertem und (b, d) gestrecktem Zustand; a, b bei längerer Schleife, c, d bei kürzerer Schleife.

Zur Darstellung des Genitalsystems von *Clausilia* (Teil I: 107-108) ist folgendes hinzuzufügen: Pseudoepiphallus schlanker oder dicker, mit bindegewebig-muskulösen Fasern an freiem Ovidukt und Vagina befestigt, durch die Ansatzstelle des RRS in einen distalen und proximalen Abschnitt zerfallend, im distalen Teil je nach dessen Länge und Kontraktionszustand des Tieres schleifenartig gebogen. Parepiphallus meist dünner als der Pseudoepiphallus, die Insertionsstelle des Retractor penis tragend. Penis (vgl. Abb. 27a-d) wie bei anderen Clausiliinae durch seine granuläre Wandstruktur gekennzeichnet, die durch die charakteristischen subepithelialen Drüsenzellen des Penis (Peniszellen) bedingt wird. Bei manchen Arten *(parvula, whateliana, corynodes, strobeli)* erscheint der Penis mehr oder weniger reduziert, wodurch die Abgrenzung gegen den Parepiphallus schwierig oder unmöglich wird, da sich bei den drei letztgenannten Arten eine deutliche granuläre Struktur auf den kugeligen proximalen Penisabschnitt beschränkt. Retractor penis inseriert entweder einfach am Parepiphallus oder (bei den Arten mit großem Penis, vgl. Abb. 27a-d) gabelt sich und entsendet einen (dünneren) Arm zum distalen Penisabschnitt. VRT vereinigt sich mit dem Nervenfaserstrang vom Grunde des Ommatophorenretraktors und zieht zum Retraktor des kleinen Fühlers und zum linken Zerebralganglion. RLS ist mit Vagina und Atrium muskulös verknüpft und entsendet häufig Fasern an die männlichen Endwege im Bereich der Penisligamente. Vom linken Pedalganglion verlaufen außer mehreren Nerven nahe den Ausführgängen zur Leibeswand bindegewebige Fasern zur Vagina, die außerdem durch eine Reihe von Fasern mit der Leibeswand und den Pallialnerven verbunden ist. Die letztere ist vor der Gabelung in freien Ovidukt und Pedunculus mehr oder weniger keulig angeschwollen, weiter proximalwärts verjüngt.

Bei *Clausilia* (wie bei *Iphigena*) verläuft der Ommatophorenretraktor rechts neben den Ausführgängen, im Gegensatz zu *Ruthenica, Fusulus* und *Julica* (diese als Subgenus von *Iphigena* aufgestellte Gruppe ist unter anderem deswegen als selbständiges Genus anzusehen!), bei denen er zwischen den Ausführgängen liegt (vgl. Abb. 26a-b). Die Tatsache, daß der Retractor penis bei der erstgenannten Gruppe unter dem Ommatophorenretraktor hindurch zum Diaphragma zieht, damit die ehemalige Lage der Schleife der männlichen Endwege anzeigt, beweist eindeutig, daß diese Gruppe abgeleitet ist. Daher sind *Clausilia* und *Iphigena* als fortgeschrittene Gruppe der ursprünglichen Reihe *Ruthenica, Fusulus, Julica* gegenüberzustellen.

Die Stellung der *whateliana* im Genus *Clausilia* ist nach Vergleich mit den übrigen untersuchten Arten folgende: Da die Entwicklung im Genus (vgl. Abb. 27a-d) eine Tendenz zur Reduktion des Penis anzeigt, darf angenommen wer-

---

▶

Genitalsystem von:

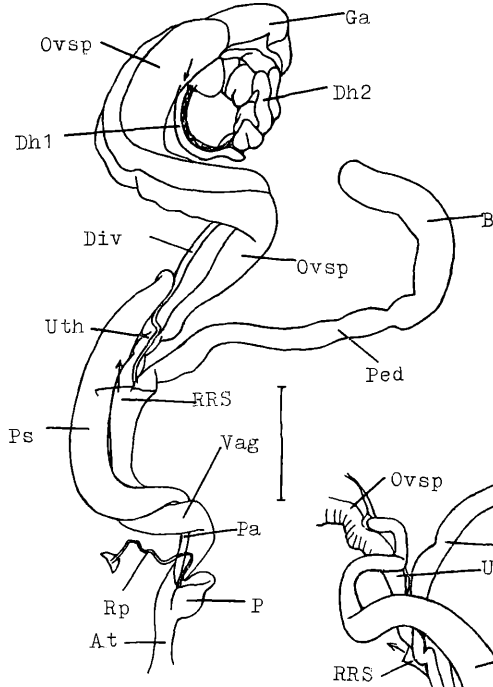
Abb. 29. *whateliana brembina,* Colle di Balisio (Präp. 102).

Abb. 30. *whateliana brembina,* S. Giovanni Bianco, Eingang des Val Taleggio (Präp. 145).

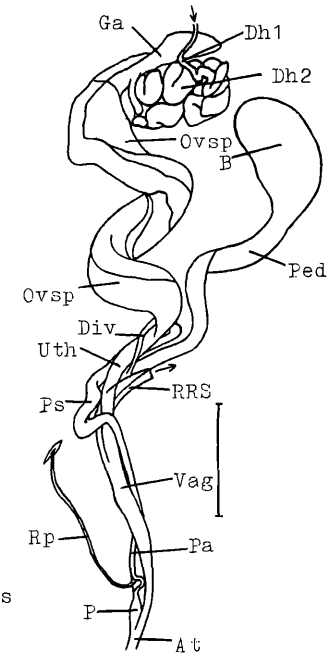
Abb. 31. *whateliana klemmi,* Ardesio (Präp. 142).

Abb. 32. *whateliana whateliana,* Fonte Bracca (Präp. 100).

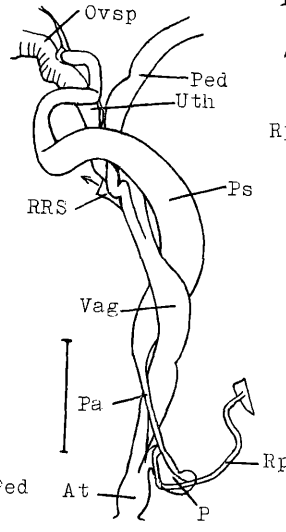
Abb. 33a-b. *whateliana whateliana,* S. Giovanni Bianco-Taleggio (Präp. 146).



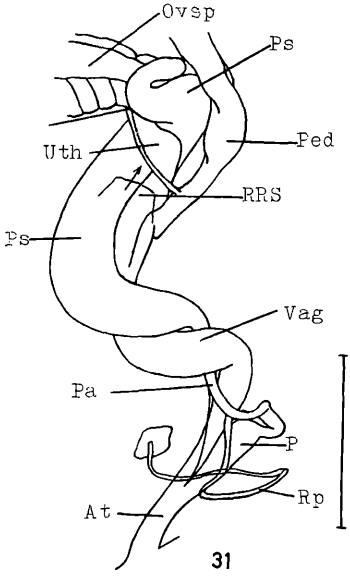
29



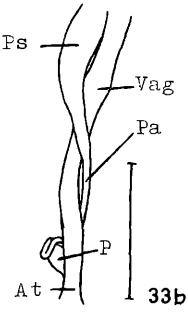
32



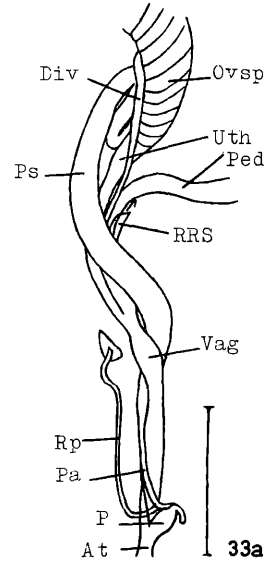
30



31



33b



33a

den, daß die Formen mit gut ausgebildetem Penis den ursprünglichen, die mit reduziertem den abgeleiteten Typ darstellen. Die Gruppe mit gut ausgebildetem Penis *bidentata-cruciata-pumila-dubia* bildet eine verwandtschaftliche Einheit: überwiegend großer Penis (vgl. Abb. 27b), dessen distaler dünner Abschnitt deutlich granuläre Struktur zeigt (besonders am distalen Ende), kurzer proximaler Parepiphallus (Abschnitt des Parepiphallus proximal des Retraktoransatzes), so daß der Retractor penis wenig distal des distalen Penisendes inseriert; dieser zeigt häufig doppelte Insertion, die von einer Spaltung der einheitlichen Insertion sowohl an Parepiphallus wie an distalem Penisabschnitt abzuleiten ist, wie sie bei *Fusulus* und *Julica* zu beobachten ist (vgl. Abb. 27a-b).

Die Gruppe mit reduziertem Penis (vgl. Abb. 27c-d, 38-48) enthält *parvula* sowie die Arten *whateliana, corynodes* und *strobeli.* Die granuläre Struktur des Penis ist bei der letztgenannten Gruppe nur auf dessen proximalem kugeligen Abschnitt deutlich, während der distale Penisabschnitt vom Parepiphallus nur durch Erweiterung des Ganglumens abgetrennt ist. Diese letztere wird jedoch bei manchen Formen undeutlich oder fehlt, so daß ein distaler Penisabschnitt nicht mehr abzugrenzen ist. Bei *parvula* (Abb. 48) ist der proximale Parepiphallusabschnitt außerordentlich lang, ebenso das dem distalen Penisabschnitt homologe Stück der männlichen Endwege, so daß eine besonders große Schleife gebildet wird. Bei *whateliana* (vgl. Abb. 28a-d), *corynodes* und *strobeli* ist die Schleife weit kleiner bis rückgebildet. so daß sie bei Streckung der männlichen

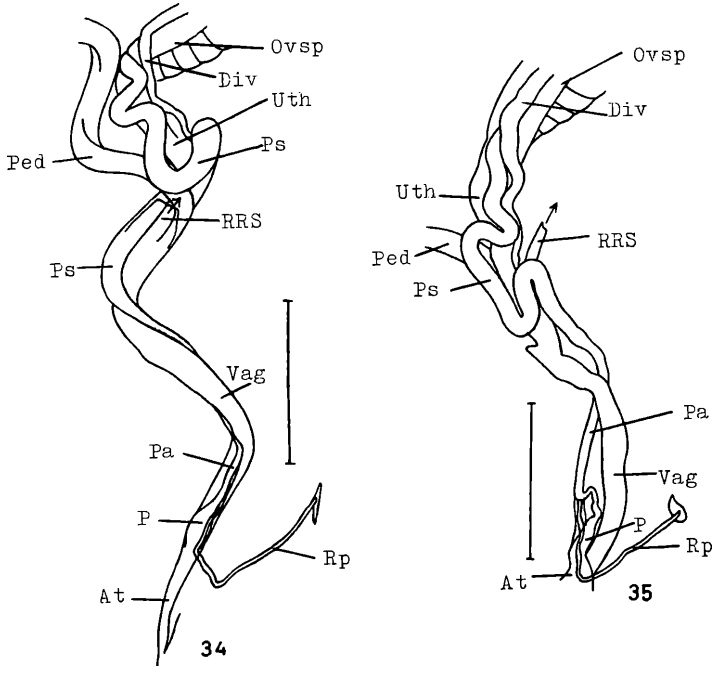


Abb. 34-35. Genitalsystem von *whateliana whateliana,* 34) Cugno-Cassiglio (Präp. 38); 35) Fonte Bracca (Präp. 100).

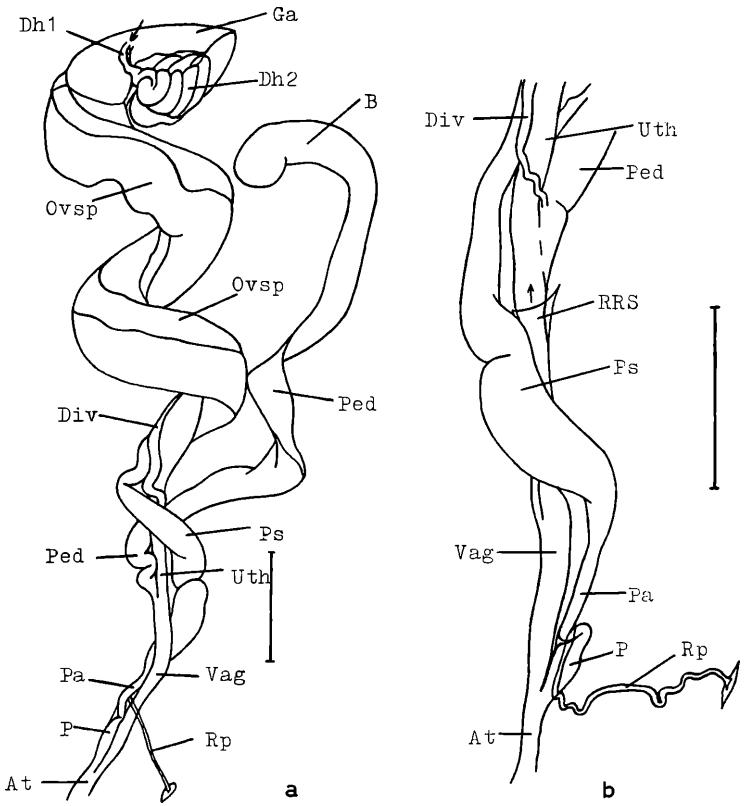


Abb. 36a-b. Genitalsystem von *whateliana exoptata*, Bracca di Costa Serina (Präp. 143).

Endwege auseinandergezogen wird (vgl. Abb. 28b, d); die Gruppe zeigt also verschiedene Länge von proximalem Parepiphallus- bzw. distalem Penisabschnitt.

Bei den *Neostyriaca*-Arten (Abb. 46, 47) ist im Gegensatz zu *whateliana* der kurze distale Parepiphallusabschnitt keulig angeschwollen, bei *corynodes* nur im distalen Teil, während bei *strobeli* der gesamte Abschnitt verdickt ist. Dies ist das einzige Merkmal, das *corynodes* von allen untersuchten *whateliana*-Formen unterscheidet. Die *strobeli* dagegen zeigt eine stärkere Reduktion der Schleife als die *whateliana*-Formen (und *corynodes*), also in dieser Hinsicht das Extrem der Gruppe, daneben eine deutliche Reduktion des Retractor penis. Die keulige Verdickung des distalen Parepiphallusabschnitts ist das einzige Merkmal des Genitalsystems, das eine Abtrennung der beiden Arten im Subgenus *Neostyriaca* zuläßt. Die geringen Unterschiede im Bau des Genitalsystems beider im Vergleich mit den *Clausilia*-Arten, besonders der *whateliana*, beweisen die Zugehörigkeit von *Neostyriaca* als Subgenus zu *Clausilia* und verbieten eine generische Abtrennung, wie sie bisher meist vorgenommen wurde (s. oben).

B. Spezielles.

Die Beschreibung der *whateliana* in Teil I dieser Serie (:110) gilt (besonders was den Pseudoepiphallus anbetrifft) nur für die *brembina*-Gruppe und allenfalls für die *whateliana* des Val Taleggio und *exoptata*, dagegen nicht für die übrigen *whateliana* und für *umbrosa*, von denen kein ausreichendes Material vorlag. Als wesentliche Merkmale der *whateliana* (vgl. Abb. 29-45) gegenüber den übrigen Arten von *Clausilia* ergeben sich: Penis verhältnismäßig klein, nur der kugelige proximale Abschnitt mit deutlicher granulärer Struktur. Männliche Endwege je nach Länge des proximalen Parepiphallusabschnitts und distalen Penisabschnitts mit Neigung zur Schleifenbildung (vgl. Abb. 28a-d). Distaler Parepiphallusabschnitt verhältnismäßig lang und dünn, nie keulig verdickt (Gegensatz zu *Neostyriaca*). Pseudoepiphallus verschieden dick, distaler und proximaler Abschnitt verschieden lang. Aus dieser Beschreibung ergeben sich als wesentliche artcharakteristische Merkmale der verhältnismäßig kleine Penis und der dünne, nicht verdickte distale Parepiphallusabschnitt.

Die fünf Rassen, die im ersten Teil dieser Arbeit nach Gehäusemerkmalen angenommen wurden, also *brembina, whateliana, exoptata, umbrosa, klemmi,* lassen sich nach der Ausbildung des Genitalsystems in folgende Gruppen ordnen: die Rassen *brembina* und *klemmi* zur *brembina*-Gruppe, während die übrigen drei gesondert behandelt werden müssen. Die taxionomisch bedeutsamen Merkmale des Genitalsystems sind auf die männlichen Endwege, also Pseudoepiphallus, Parepiphallus und Penis, beschränkt, da die Unterschiede im Bau der weiblichen Endwege, die auch vorhanden sind, nicht deutlich genug hervortreten, um sie in Worte fassen zu können.

Die beiden Rassen der *brembina*-Gruppe (Abb. 29-31, 38a-c, 39a-b, sowie Teil I Abb. 26a-c, die das Genitalsystem der *klemmi* von Pte. Selva darstellt) stimmen untereinander weitgehend überein. Für sie gilt: Bursa groß, wenig deutlich vom Pedunculus abgesetzt. Pseudoepiphallus vom distalen Ende nach proximal stark verdickt, zum Parepiphallus auf kurze Strecke stark verschmälert, so daß der letztere gut abgegrenzt ist; proximaler Abschnitt des Pseudoepiphallus verhältnismäßig lang. Schleifenteil (proximaler Parepiphallus- und distaler Penisabschnitt) verhältnismäßig lang, im einzelnen sehr unterschiedlich, Schleife wird immer gebildet (vgl. Abb. 28a-d). Penis verhältnismäßig groß.

Die *whateliana* (Abb. 32-35, 40-42) zeigt als charakteristische Merkmale eine Verkürzung des proximalen Pseudoepiphallusabschnitts bei gleichzeitiger Verlängerung des distalen Parepiphallusteils, eine entsprechende Schleife wie *brembina,* die nur im stark gestreckten Zustand aufgelöst wird (vgl. Abb. 28a-d), und verhältnismäßig kleinen Penis. Die untersuchten Bestände der Rasse sind in zwei Formen zu trennen, die gesondert besprochen werden müssen.

Die *whateliana* des Val Taleggio (Abb. 33a-b, 40a-b) zeigt im Bau der männlichen Endwege große Ähnlichkeit mit der *brembina*-Gruppe: Pseudoepiphallus schlanker, sonst entsprechend gebaut (langer proximaler Abschnitt, dickste Stelle nicht oberhalb des RRS-Ansatzes), am proximalen Ende jedoch auf längere Strecke allmählich verschmälert, so daß der Übergang zum Parepiphallus nicht so markant ist wie bei *brembina.* Bursa klein, deutlich vom dünnen Pedunculus abgesetzt. Diese *whateliana*-Form ist also als Übergangsform von *brembina* zu den übrigen *whateliana* aufzufassen.

Die *whateliana* des Val Cassiglio und Val Serina (Abb. 32, 34, 35, 41, 42a-b) hat folgende Eigenschaften: Pseudoepiphallus vom distalen Ende nach proximal weniger verdickt als bei beiden vorigen, also schlank, proximaler Abschnitt verkürzt, entsprechender Abschnitt vom distalen Parepiphallus übernommen, dieser also verlängert, dickste Stelle des Pseudoepiphallus oberhalb des RRS-Ansatzes, gegen den Parepiphallus allmählich verschmälert, so daß der Übergang zu diesem wenig deutlich, z. T. eine Abgrenzung unmöglich ist. Unterschiede zwischen der *whateliana* des Val Cassiglio und der des Val Serina sind folgende, nicht immer deutliche: *whateliana* des Val Serina besitzt meist eine große, deutlich vom dünnen Pedunculus abgesetzte Bursa, während die des Val Cassiglio in dieser Hinsicht mit *brembina* übereinstimmt. Pseudoepiphallus der des Val Cassiglio z. T. stärker verdickt als der bei *whateliana* des Val Serina.

Die Ausbildung des Genitalsystems bei den drei untersuchten *whateliana*-Formen gibt den Hinweis, daß *whateliana* als abgeleitete Rasse anzusehen ist, da man zwanglos eine Übergangsreihe von der *brembina*-Gruppe über die *whateliana* des Val Taleggio zu den beiden anderen Formen bilden kann. Kenn-

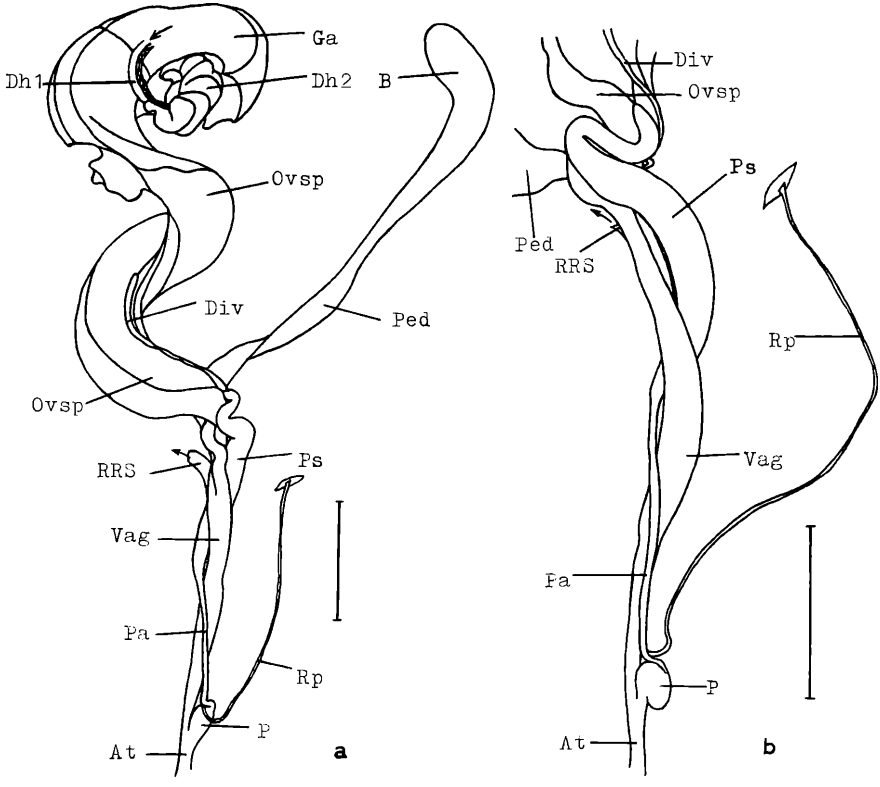


Abb. 37a-b. Genitalsystem von *whateliana umbrosa*, Val Caffaro b. Bagolino (Nordhang des Mte. Suello) (Präp. 144).

zeichnend für diese Entwicklung ist die Reduktion des Pseudoepiphallus, die sich durch abnehmende Verdickung und von proximal fortschreitende Verkürzung anzeigt: Während bei der *whateliana* des Val Taleggio der Pseudoepiphallus gegenüber *brembina* im proximalen Teil nur auf größerer Strecke verschmälert ist, ist dieser Teil bei den beiden anderen so dünn geworden, daß er dem Parepiphallus zugerechnet werden muß. Gleichzeitig wird die Begrenzung selbst immer undeutlicher, da der Pseudoepiphallus immer schlanker wird. Es handelt sich um eine rückläufige Entwicklung dieses Organs, da es auf umgekehrtem Wege aus dem dünnerem Vas deferens der Vorfahren der Clausiliinae entstanden ist.

Die *exoptata* (Abb. 36a-b, 43a-c) zeigt folgende Ausbildung: Bursa ähnlich wie *brembina*. Pseudoepiphallus verhältnismäßig schlanker als bei dieser, proximaler Abschnitt kürzer, deutlich vom Parepiphallus abgesetzt. Parepiphallus kürzer und meist dicker als bei *brembina*, Schleife mehr oder weniger rückgebildet, bei geringerer Streckung aufgelöst (vgl. Abb. 28a-d). Penis kleiner als bei *brembina*; Parepiphallus, Penis und Retractor penis z. T. reduziert, so daß eine Verkürzung der Endwege fast wie bei *strobeli* zu beobachten ist.

Besonderes Interesse erfordern die Übergangsformen von *whateliana* zur *exoptata* im Val Serina (Bracca di Costa Serina: Präp. 35, Abb. 44a-b). Die Ausbildung des Genitalsystems entspricht weitgehend der bei *exoptata*, mit folgenden Abweichungen: Pseudoepiphallus in beiden Abschnitten, besonders im distalen, länger, Übergang zum Parepiphallus weniger deutlich. Parepiphallus meist wie bei *exoptata*, z. T. länger mit deutlicher Schleifenbildung. Penis zeigt keine Reduktionserscheinungen. Bemerkenswert die geringe Ähnlichkeit mit *whateliana* des Val Serina, auch bei den untersuchten gerippten Exemplaren der Population.

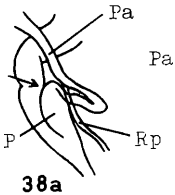
Die *umbrosa* (Abb. 37a-b, 45a-b) ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Bursa wie *brembina* und *exoptata*. Pseudoepiphallus schlanker als bei *brembina*, proximaler Abschnitt kürzer, zum Parepiphallus deutlich verschmälert, Übergang zu diesem weniger deutlich als bei *brembina*. Distaler Parepiphallusabschnitt lang, Schleifenteil dagegen kurz, so daß die Schleife bei stärkerer Streckung aufgelöst wird (vgl. Abb. 28a-d). Unterschied zu *exoptata* besonders im langen distalen Parepiphallusabschnitt. Verkürzung des proximalen Pseudo-

---

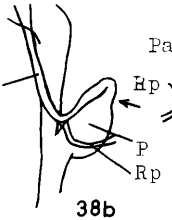
▶

Abb. 38-48. Parepiphallus und Penis von:

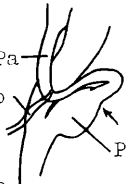
38a-c) *whateliana brembina*, S. Pellegrino-S. Giovanni Bianco (Präp. 69);
39a-b) *whateliana klemmi*, Ardesio (Präp. 142);
40a-b) *whateliana whateliana*, S. Giovanni Bianco-Taleggio (a = Präp. 146, b = Präp. 92).
41) *whateliana whateliana*, Cugno-Cassiglio (Präp. 38);
42a-b) *whateliana whateliana*, Fonte Bracca (Präp. 100);
43a-c) *whateliana exoptata*, Bracca di Costa Serina (Präp. 143);
44a-b) *whateliana whateliana* × *exoptata*, Bracca di Costa Serina (Präp. 35);
45a-b) *whateliana umbrosa*, Val Caffaro b. Bagolino (Nordhang des Mte. Suello) (Präp. 144).
46a-b) *corynodes*, Wengen, Berner Oberland (Präp. 93);
47a-b) *strobeli*, S. Giovanni Bianco, Eingang des Val Taleggio (Präp. 41);
48) *parvula*, Neandertal b. Düsseldorf (Präp. 110).



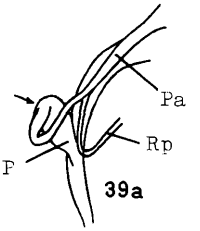
38a



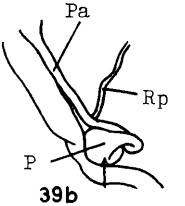
38b



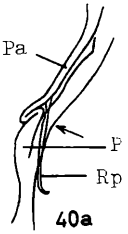
38c



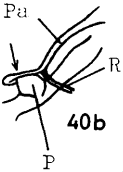
39a



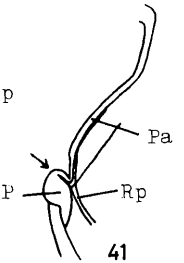
39b



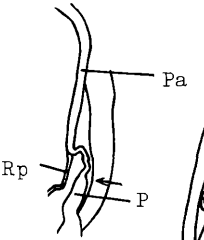
40a



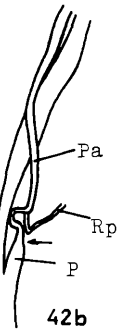
40b



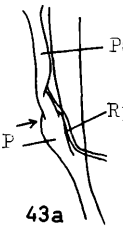
41



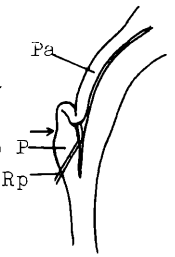
42a



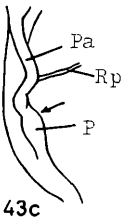
42b



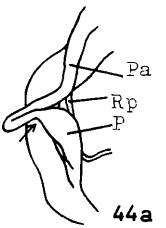
43a



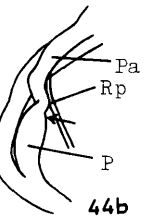
43b



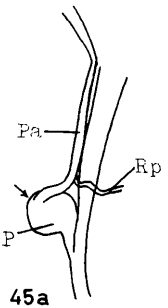
43c



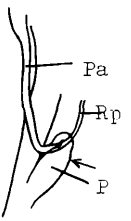
44a



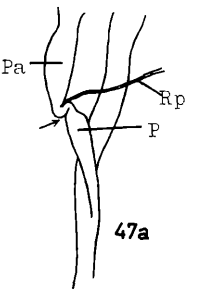
44b



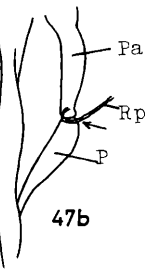
45a



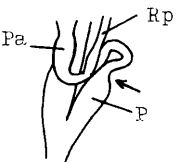
45b



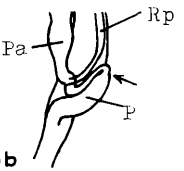
47a



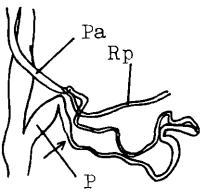
47b



46a



46b



48

epiphallusabschnitts unter gleichzeitiger Verlängerung des distalen Parepiphallusteils erinnert an die Verhältnisse bei *whateliana.*

In Anschluß an die Rassen der *whateliana* sollen die beiden *Neostyriaca*-Arten kurz besprochen werden:

Die *corynodes* (Teil I Abb. 27a-d, sowie Abb. 46a-b dieser Arbeit) zeigt folgende Eigenschaften: Bursa groß, vom dünnen Pedunculus abgesetzt. Pseudoepiphallus verhältnismäßig schlank, vom distalen Ende nach proximal wenig verdickt, dickste Stelle nicht oberhalb des RRS-Ansatzes, distaler wie proximaler Abschnitt verhältnismäßig lang. Distaler Parepiphallusabschnitt distal keulig verdickt, Parepiphallus länger als bei *strobeli.*

Dagegen gilt für *strobeli* (Teil I Abb. 28a-d, sowie Abb. 47a-b dieser Arbeit): Bursa klein, vom besonders proximal dicken Pedunculus undeutlich abgesetzt. Pseudoepiphallus etwa wie bei *brembina.* Parepiphallus sehr kurz, distaler Teil als Ganzes verdickt, Schleifenteil bildet angedeutete Schleife. Retractor penis z. T. reduziert.

Unterschiede zwischen beiden Arten bestehen also in der Gestalt der Bursa copulatrix, Ausbildung des Pseudoepiphallus und besonders des Parepiphallus, wobei *strobeli* gegenüber *corynodes* abgeleitet erscheint. Beiden gemeinsam und der wesentliche Unterschied gegen *whateliana* ist der verdickte distale Parepiphallusabschnitt. Die *corynodes* zeigt in der Ausbildung des Pseudoepiphallus Ähnlichkeit mit der Übergangsform *whateliana* zur *exoptata* des Val Serina, in der Gestalt der Bursa copulatrix mit der *whateliana* des Val Serina. Die *strobeli* besitzt einen Pseudoepiphallus, der weitgehend dem der *brembina* entspricht. Wieweit es sich dabei um nähere Verwandtschaft oder bloße Parallelentwicklung handelt, ist offen; die Ausbildung des Parepiphallus bei den *Neostyriaca*-Arten spricht auf jeden Fall für eine Entstehung beider Arten aus gemeinsamer Wurzel.

Anatomisch untersuchtes Material von *Clausilia whateliana*:

a) *brembina:*
Colle di Balisio, 22. IX. 1962 (Präp. 102: 4), Pasturo-Balisio, 21. IX. 1962 (Präp. 34: 3), S. Pellegrino-S. Giovanni Bianco, 19. IX. 1962 (Präp. 69: 5), S. Giovanni Bianco: Eingang des Val Taleggio, 22. IX. 1963 (Präp. 145: 3), Mezzoldo-Piazzatorre, 20. IX. 1962 (Präp. 40: 1).

b) *klemmi:*
Pte. Selva, 18. IX. 1962 (Präp. 101: 4), Ardesio, 18. IX. 1962 (Präp. 142: 5).

c) *whateliana:*
Fonte Bracca, 17 IX. 1962 (Präp. 100: 7), S. Giovanni Bianco-Taleggio, 19. IX. 1962 (Präp. 92: 5), 22. IX. 1963 (Präp. 146: 2), Cugno-Cassiglio, 20. IX. 1962 (Präp. 38: 5).

d) *exoptata:*
Bracca di Costa Serina, 22. IX. 1963 (Präp. 143: 5): Serina-Bracca, 17. IX. 1962 (Präp. 79: 4). Übergangspopulation zur *whateliana*: Bracca di Costa Serina, 17. IX. 1962 (Präp. 35: 7).

e) *umbrosa:*
Val Caffaro b. Bagolino (Nordhang des Mte. Suello), 15. IX. 1962 (Präp. 104: 1), 25. IX. 1963 (Präp. 144: 6).

Zusammenfassung.

Die südalpine *Clausilia*-Art *Clausilia whateliana* ist in fünf Rassen zu gliedern, die gut unterschieden sind, so daß bisher (bis auf eine Ausnahme) keine Übergangsformen gefunden wurden: vom W des Verbreitungsgebietes nach O *brembina, whateliana, exoptata, klemmi* und *umbrosa.* Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Rassen sind folgendermaßen zu beschreiben (vgl. Abb. 1): Die *brembina* und *klemmi* sind gehäusemorphologisch und nach dem Bau des Genitalsystems nahe verwandt und können zur *brembina*-Gruppe zusammengefaßt werden. Die *whateliana* ist nach dem Bau des Gehäuses und besonders nach dem des Genitalsystems als von einer der *brembina* nahestehenden Urform abgeleitet zu betrachten: die Untersuchung des Genitalsystems ergibt eine Übergangsreihe von *brembina* über die *whateliana* des Val Taleggio zu den übrigen *whateliana,* so daß Übergangsformen von *brembina* zur *whateliana* am ehesten im Bereich des Val Taleggio zu erwarten wären. Die *exoptata* zeigt im Gehäusebau und in manchen Merkmalen des Genitalsystems Ähnlichkeit mit *whateliana,* in anderen Eigenschaften erscheint sie stark abgeleitet. Ihre nahe Verwandtschaft zur *whateliana* wird durch die Übergangsformen zu dieser bewiesen, die beim Zusammentreffen beider Rassen im mittleren Val Serina auftreten. Die aufgefundene Übergangspopulation ist inhomogen, was für ein Zusammentreffen beider nach weitgehender Differenzierung spricht. Die äußere Ähnlichkeit der *exoptata* mit der ebenfalls geglätteten *klemmi* ist scheinbar und entspricht keiner näheren Verwandtschaft, da irgendwelche gemeinsamen Merkmale über die allen *whateliana*-Formen eigenen hinaus weder im Gehäusebau noch im Bau des Genitalsystems festgestellt werden konnten. Daraus folgt der Schluß, daß die beiden geglätteten Rassen der *whateliana* durch Parallelevolution entstanden sind. Die *umbrosa* nimmt im Gehäusebau wie in manchen Merkmalen des Genitalsystems eine Mittelstellung zwischen der *brembina*-Gruppe und *whateliana* bzw. *exoptata* ein, während sie in anderen Eigenständigkeit beweist. Sie ist demnach direkt von einer *brembina* wie *whateliana* nahestehenden Urform abzuleiten; gleichzeitig macht diese Rasse eine Trennung beider Gruppen in zwei Arten unmöglich.

Die Verbreitung der Rassen und ihre Beziehungen im Raum stützen die auf morphologischem Wege gewonnenen Resultate. Die *brembina,* die den W ihres Verbreitungsgebietes allein beherrscht, tritt im O (Bereich des Val Brembana) an vielen Stellen mit der *whateliana* in Berührung und bildet dort wahrscheinlich Mischpopulationen mit ihr (genauere Nachweise fehlen noch), während im Gehäusebau vermittelnde Formen bis jetzt nicht aufgefunden wurden. Ebenso dürfte sich *klemmi,* die sich im O an *brembina* anschließt, zu *whateliana* verhalten (ebenfalls keine eindeutigen Beweise vorliegend). Eine zwischen *brembina* und *klemmi* in etwa vermittelnde Form der *brembina*-Gruppe wurde im unteren Val Brembana mit *whateliana* in Mischpopulation aufgefunden. Die *whateliana* und *exoptata* bilden beim Zusammentreffen im Val Serina die bereits genannten Übergangsformen. Dagegen ist die *umbrosa* räumlich von allen übrigen *whateliana*-Rassen isoliert.

Im Zusammenhang mit der Verbreitung der Rassen ist im Bereich des Val Brembana die bemerkenswerte Parallele zu den im gleichen Gebiet an ähnlichen

Standorten lebenden *Delima* itala-Formen zu erwähnen. Beide den Urformen nahestehende Rassen, *whateliana brembina* und die normale *Delima itala,* sind im Bereich des Talsystems weit verbreitet, während die abgeleiteten Rassen, *whateliana whateliana* und die stenzioiden Rassen der *itala, variscoi* bzw. *balsamoi,* besondere Standorte in den Engtälern des Gebietes besiedeln. Beide in entsprechendem Verhältnis zueinander stehende Rassen der entsprechenden Gruppe bilden Mischpopulationen ohne Übergänge, was bei *whateliana* noch eines genaueren Nachweises bedarf. Beide lassen sich nach dem Bau ihres Genitalsystems, das sich bei beiden im Verlauf der Phylogenese als morphologisch konservativer erweist als der Gehäusebau, in eine Entwicklungsreihe von der Ausangsform zur abgeleiteten Form einordnen, die bei beiden in der Form des Val Taleggio die der Ausgangsform am nächsten stehende Form aufweist, während sich bei beiden die Bestände des Val Cassiglio-Valtorta und besonders die des Val Serina als stärker abgeleitet zeigen. Diese räumliche Parallele der Phylogenese läßt sich nur aus gleicher Geschichte beider Formenkreise im Raum des Val Brembana verstehen, wobei den eiszeitlichen Isolierungsvorgängen in diesem Gebiet die größte Bedeutung zuzumessen ist, da es sich um junge Entwicklungsvorgänge handelt. In diesem Zusammenhang ist überhaupt auf die Bedeutung des Bereiches von Val Brembana und Valle Seriana als eines der größeren Endemiezentren der Südalpen hinzuweisen, die ihre Ursache in der mangelnden eiszeitlichen Vergletscherung des Gebietes haben dürfte. Sollte sich die *umbrosa* im äußersten O des Verbreitungsgebietes als gänzlich isoliert von den übrigen *whateliana*-Formen erweisen, was ihre Mittlerstellung und ihre Eigenheiten erklären würde, so könnte man den *whateliana*-Bestand als durch den großen Oglioglettscher in zwei Teile geteilt betrachten, wobei im W eine lebhafte Formendifferenzierung zu beobachten ist, während im O *umbrosa* als Rest des Urbestandes übriggeblieben wäre. Diesen Vorstellungen fehlen jedoch so lange feste Grundlagen, bis weitere Felduntersuchungen mehr Klarheit gebracht haben.

Des weiteren werden in dieser Arbeit die Beziehungen von *Clausilia whateliana* zu den übrigen *Clausilia*-Arten, besonders zu denen des Subgenus *Neostyriaca* (*corynodes* und *strobeli*), sowohl nach dem Bau des Gehäuses wie nach dem des Genitalsystems erörtert. Für die vergleichende Betrachtung des Genitalsystems erwies sich eine erneute genaue Untersuchung der männlichen Endwege der Unterfamilie Clausiliinae, besonders im Vergleich mit den Cochlodininae, als erforderlich, wobei der Begriff des Parepiphallus neu eingeführt wurde. Die Beschreibung der Endwege von *Clausilia* des Teil I wurde erweitert und die Stellung der Gattung innerhalb der Clausiliinae untersucht, wobei sich *Clausilia* gegenüber der ursprünglichen Gruppe *Ruthenica, Fusulus, Julica* als abgeleitet erwies (Beweis aus Verlauf des Retractor penis). Die vergleichende Untersuchung der Arten des Genus *Clausilia* inclusive der Gruppe *Neostyriaca* ergab, daß eine Abtrennung der letzteren von *Clausilia* als selbständige Gattung wegen der Ähnlichkeit der beiden Arten mit den übrigen Arten des Genus *Clausilia,* besonders *whateliana,* sowohl nach dem Gehäusebau wie besonders nach dem des Genitalsystems nicht möglich ist; dagegen ist eine Abtrennung als Subgenus besonders nach dem Bau des Verschlußapparates und nach einem wichtigen Merkmal des Genitalsystems berechtigt.

Schriften.

ADAMI, G. B. (1876): Molluschi terrestri e fluviatili viventi nella Valle dell'Oglio ossia nelle valli Camonica, di Scalve e di Borlezza, spettanti alle Provincie di Brescia e Bergamo. — Atti Soc. venetatrent. Sci. nat., **5**: 7-90. Padova.

FORCART, L. (1959): Die systematische Stellung von *Clausilia strobeli*. Verh. naturf. Ges. Basel, **69**: 167-168. Basel.

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

PFEIFFER, L. (1848-1877): Monographia Heliceorum viventium. 1-8. Leipzig.

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

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

STROBEL, P. (1850, 1851): Note malacologiche d'una gita in Valbrembana nel Bergamasco. — Giorn. Ist. Lomb. Sci. Lett., (2) **1**: 519-527; (2) **2**: 59-70, 114-127, 250-266. Milano.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: 95

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

Artikel/Article: Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, III.1) Clausilia whateliana und ihre Beziehungen zu den übrigen Clausilia-Arten, besonders zum Subgenus Neostyriaca. 19-47