

Zur Frage der Taxionomie, Nomenklatur und Ökologie von *Nesovitrea hammonis* (STRÖM) und *petronella* (L. PFEIFFER).

Von

HENRIK W. WALDÉN,
Naturhistorisches Museum, Göteborg, Schweden.

Mit 19 Abbildungen.

Inhalt.

I. Einführung	161
II. Die morphometrischen Relationen zwischen <i>N. hammonis</i> und <i>petronella</i>		162
III. Über gehäusemorphologische Unterschiede zwischen <i>N. hammonis</i> und <i>petronella</i>		170
Trennung der Arten in der praktischen Bestimmungsarbeit	...	176
IV. Über anatomische Merkmale und ihre Variation bei <i>N. hammonis</i> und <i>petronella</i>		176
Äußere Morphologie		177
Genitalorgane		177
Radula		181
Zusammenfassende taxionomische Gesichtspunkte		183
V. Zur Frage der Nomenklatur		185
VI. Ökologische Charakteristik		187
Autökologie		187
Synökologie		190
Summary		192
Schriften		194

I. Einführung.

In den letzteren Jahren ist die Stellung der beiden Arten *Nesovitrea hammonis* (STRÖM) und *petronella* (L. PFEIFFER) recht eingehend diskutiert worden. Namentlich hat FORCART (1960) geltend gemacht, daß sie Farbvarianten derselben Art darstellen, wogegen u. a. KLEMM (1959) ihre Stellung als selbständige Arten hervorhebt. RIEDEL (1957) betrachtet es als fraglich, ob *petronella* als Unterart oder nur Farbvarietät von *hammonis* aufgefaßt werden soll, findet aber den Formenkomplex zu wenig erforscht, um sich eine Aussage zu erlauben. Diese strittigen Auffassungen gehen sehr weit in der Fachliteratur zurück, was aber hier nicht wiederholt werden soll. Es dürfte genügen, auf den ausführlichen Literaturdurchgang KLEMM's hinzuweisen.

Abgesehen von der strittigen taxionomischen Auffassung meinte FORCART beweisen zu können, daß die nomenklatorischen Arten *N. hammonis* und *petronella* identisch sind. Da eine nomenklatorische Kontroverse dieser Art den Weg für ein Chaos hinsichtlich der Identität der primären Fundortsangaben ebnen kann, ist hier eine Klarlegung von außerordentlicher Bedeutung. Jeder mit den

Tatsachen vertraute Malakologe kennt die heutigen Schwierigkeiten, ein zuverlässiges Bild der Verbreitung solcher Arten wie *Viviparus viviparus* und *conectus*, bzw. *Succinea sarsi* (= *elegans* sensu QUICK) und *pfeifferi* (= *elegans* sensu FORCART), zu erwerben.

Wie KLEMM zeigt, hängt die strittige taxionomische Auffassung damit zusammen, daß die echte, als *Helix petronella* ursprünglich beschriebene Form auf dem europäischen Kontinent sehr selten und schwer zu erfassen ist und in manchen Fällen mit einer grünlich-farblosen Variante von *hammonis* verwechselt worden ist. Autoren, die glaubten, es mit *petronella* zu tun gehabt zu haben, sind geneigt, ihre Artberechtigung zu verneinen. In Wirklichkeit ist diese Form von *hammonis* mit der von MENKE (1830: 127) beschriebenen *Helix viridula* identisch und ist in manchen Gegenden verbreitet, wo *petronella* fehlt.

In Schweden sind die Verhältnisse anders. Hier ist die echte *petronella* im ganzen Lande verbreitet, und in den mittleren und nördlichen Provinzen stellt sie eine sehr häufige und charakteristische Schnecke dar. Bei erwachsenen Stücken kann man kaum im Zweifel sein, daß man es mit einer selbständigen Art zu tun hat, deutlich getrennt von *hammonis* f. *viridula*, mit welcher sie mitunter zusammen gefunden werden kann. Es ist bezeichnend, daß WESTERLUND und andere schwedische Malakologen die Selbständigkeit von *petronella* wiederholt hervorheben.

Eine endgültige Klärung des Fragenkomplexes von *hammonis* und *petronella* besitzt Interesse weit über das rein taxionomische hinaus. Ihre klimatischen Forderungen sind teilweise recht verschieden, weshalb sie einen bestimmten Wert als Klima-Indikatoren für die Quartärforschung besitzen. Da in Schweden, wegen des gemeinen Vorkommens der in Frage kommenden Formen, Bedingungen für das Zusammenbringen des für biometrische Zwecke erforderlichen individuenreichen Materials vorliegen, hat der Verfasser den vorliegenden Versuch zur Klärung des Fragenkomplexes als berechtigt betrachtet.

Die vorliegende Untersuchung wurde 1956 begonnen, mit der Absicht, eine feste taxionomische Unterlage für ökologische, tiergeographische usw. Arbeit zu erwerben. In den darauffolgenden Jahren erschienen eine Reihe von Arbeiten die zeigten, daß die Frage viel mehr strittig und kompliziert war, als anfangs angenommen, was eine beträchtliche Vertiefung der Untersuchung erforderte. Für die Durchführung der Untersuchung ist der Verfasser den folgenden Personen großen Dank schuldig: Dr. Å. ANDERSSON (Stockholm), Dr. E. BINDER (Genève), Dr. S. G. A. JAECKEL (Kiel), Amtsrat W. KLEMM (Wien), Dr. I. M. LICHAREV (Leningrad), Dr. NORMAN TEBBLE (London) und Dr. A. ZILCH (Frankfurt a. M.), die Material zur Verfügung gestellt haben; Dr. L. FORCART (Basel), Dr. B. HUBENDICK (Göteborg), Amtsrat W. KLEMM, Mag. B. LOHMANDER (Lund) und Dr. A. RIEDEL (Warszawa) für kritische Diskussionen, Frau I. LEVINSSON (Göteborg) für Durchsicht des deutschen Textes, Dr. A. E. ELLIS (Carshalton) für Durchsicht des englischsprachigen Summary und Frau H. REVAY (Göteborg) für die Ausführung des Hauptteiles der Tuschezeichnungen.

II. Die morphometrischen Relationen zwischen *N. hammonis* und *petronella*.

Der Auffassung, daß *hammonis* und *petronella* artgleich sind, liegen Vorstellungen zu Grunde, daß ihre entscheidenden Merkmale entweder keine statistische Signifikanz besitzen oder — wenn eine Signifikanz anerkannt wird — diese

entweder auf lokale Variationen oder ökologische Verhältnisse zurückführbar wäre. Um diesen Einwendungen zu begegnen ist es notwendig, mit einem streng sympatrischen Material, d. h. das an Fundorten, wo die Arten auf kleinstem Raum zusammenleben, gesammelt ist, zu arbeiten.

Der Verfasser hat eine Anzahl solcher Serien aus den Sammlungen des Göttinger Museums biometrisch untersucht, die den in Frage kommenden Auftreten-Kombinationen der betreffenden Formen entsprechen. Mitgerechnet das von Herrn W. KLEMM (s. u.) zur Verfügung gestellte Material, haben insgesamt 922 Exemplare den biometrischen Untersuchungen zu Grunde gelegen.

Bei der vorläufigen Prüfung des Materials zeigte es sich, daß die folgende Relation eine besonders gute Signifikanz ergab:

$$\frac{B_{\text{tot.}}}{B_{\text{part.}}}, \text{ in dem folgenden als } \beta \text{ bezeichnet, wobei:}$$

$B_{\text{tot.}}$ = Mündungsbreite

$B_{\text{part.}}$ = Abstand zwischen Außenrand und Ansatz des Mündungsrandes am vorletzten Umgang (vgl. Abb. 1).

Es ergab sich auch, daß bei jungen Exemplaren (Diam. maj. < 3 mm) zwischen *hammonis* und *petronella* ein mit abnehmender Größe rasch zunehmendes Übergreifen hinsichtlich der Relation β vorliegt (vgl. Abb. 2), weshalb jene für die morphometrische Analyse nicht geeignet sind. Diese ist also nur auf Exemplare über 3 mm begründet.

Schließlich soll eine besondere Schwierigkeit, die in einer Untersuchung dieser Art eingeschlossen ist, nicht vorenthalten werden. Namentlich jüngere Stücke — auch bis etwa über 3 mm — von *petronella* und der grünlich-glashellen Form von *hammonis* sind nicht immer einwandfrei zu unterscheiden. Merkmale wie Mündungsform und Farbton der Gehäuse (s. u.) geben gewöhnlich klare Hinweise, aber nicht immer. Bei der morphometrischen Analyse wurde diese Schwierigkeit umgangen, indem der Verfasser mit Ausgangspunkt von einem nach anderen Erwägungen sicher bestimmbar Material gearbeitet hat, wie unten näher erörtert wird. Von den dabei gewonnenen Erfahrungen können dann mehr kompliziertere Materialien aufgeklärt werden.

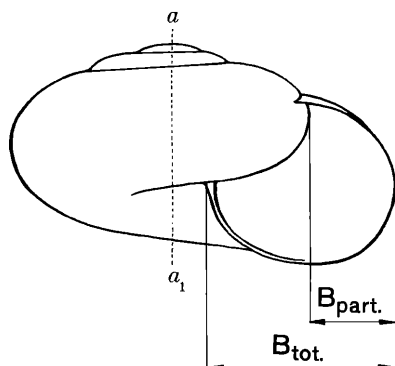
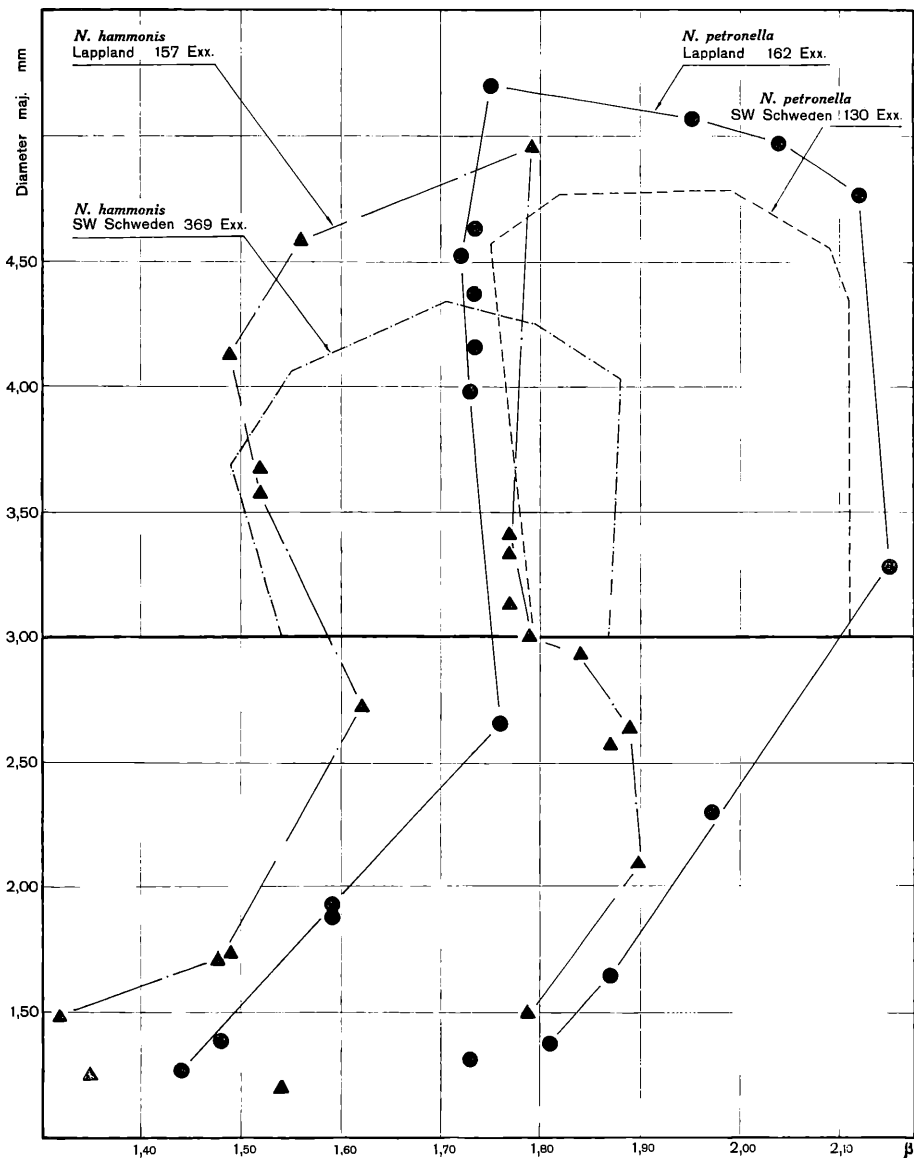


Abb. 1. Schema für die Maße $B_{\text{tot.}}$ und $B_{\text{part.}}$ bei der Mündung. $a - a_1$ = Achse.



Grenzwerte von β im Lapland-Material: \blacktriangle *hammonis*, \bullet *petronella*.

Abb. 2. Variationsgrenzen von β ($= B_{tot}/B_{part.}$) in Relation zum Diam. maj. Bei Größen über 3 mm zeigt die Variation von β ein mäßiges Übergreifen zwischen *hammonis* und *petronella*. Bei abnehmender Größe unter 3 mm wird das Übergreifen dagegen rasch größer (vgl. Tab. 2). Die morphometrische Prüfung ist deshalb auf Gehäuse von über 3 mm Diam. maj. begrenzt.

Die Berechnungen erfolgten nach der klassischen Analyse-Methode, durch Kalkulierung des Quotient t :

$$t = \frac{\bar{\beta}_1 - \bar{\beta}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$$

wobei:

$$m = \text{Standardfehler} = \frac{s_\beta}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{\sum (\beta - \bar{\beta})^2}{n(n-1)}}$$

wobei:

n = Anzahl untersuchter Exemplare einer Serie.

$\bar{\beta}$ = Arithmetisches Medium von β einer Serie.

s_β = Standard-Deviation von β einer Serie.

Bei den Berechnungen wurden die β -Werte in Klassen mit der Amplitude 0.08 eingeteilt.

Die dem Quotient t entsprechenden Wahrscheinlichkeitswerte (für Übereinstimmung) P wurden aus BONNIER & TEDIN (1940, Tabelle II) erhalten. Die statistisch bedeutungsvollen Werte sind in der Tabelle 2 zusammengestellt. Das Material von β -Werten, die den Berechnungen zugrunde liegen, sind in den Diagrammen in Abb. 3 zusammengefaßt.

1. Material aus Lappland, Lycksele Lappmark.

Von H. W. WALDÉN 1961-1963 an 12 verschiedenen Fundorten gesammelt. Dieses Material wurde ausgewählt, um eine grundlegende Auffassung zu erwerben, über teils welche Größenstufen für biometrische Untersuchungen geeignet sind, teils in welchem Grad eine signifikante Differenz hinsichtlich β zwischen *hammonis* und *petronella* vorkommt.

Als Ausgangspunkt wurden die Arten durch Prüfung der Gehäuse-Morphologie auseinandergelassen, im Anschluß an die von EHRMANN (1933: 84-85) gegebene Beschreibung. Bei nicht zu kleinen Stücken treten deutliche Verschiedenheiten u. a. in der Erhebung der Gewinde, Form und Lage der Mündung und in der Nabelregion hervor. Die bestimmten Merkmale sind in der Zusammenstellung auf S. 170 vorgelegt. Bei einer Prüfung nach diesen Merkmalen zeigte es sich nun, daß sämtliche Stücke, die ohne Zögern bestimmbar erschienen, namentlich die halberwachsenen bis adulten Stücke, bei *hammonis* braun und bei *petronella* farblos sind. Dies gilt übrigens nicht nur für dieses Material, sondern überhaupt für das sehr umfangreiche Material aus allen anderen untersuchten Lokalitäten in N-Schweden. Die Gehäuse-Farbe kann also in diesem Material als eine genetische Markierung der Artzugehörigkeit betrachtet werden und es scheint befugt anzunehmen, daß dies auch für die kleineren, durch ihre Gehäuseform nicht immer eindeutigen Exemplare gilt.

Wie schon erörtert, zeigte es sich durch dieses Material am geeignetsten, nur Exemplare von über 3 mm Diam. maj. der biometrischen Analyse zu Grunde zu legen. Wie sich die β -Werte bei verschiedenen Größenstufen verteilen, geht graphisch aus dem Diagramm Abb. 2, und ziffernmäßig aus Tabelle 1 hervor. Unter 3 mm liegt bei beiden Arten eine schnelle Verschiebung der Relation vor.

Für die Exemplare über 3 mm zeigte die Kalkulation zwischen den sympatrischen Serien von *hammonis* und *petronella*:

$$t = 18.2.$$

Dies entspricht bei $n_1 + n_2 = 200$ einer Wahrscheinlichkeit für eine signifikante Differenz, die in der Realität total ist. Da das Material geographisch und ökologisch den höchsten Forderungen auf sympatrisches Vorkommen entspricht, kann außer Diskussion gestellt werden, daß *hammonis* und *petronella* artlich getrennt sind.

Tabelle 1.

Übergreifungsfrequenz betr. Relation $\beta = B_{\text{tot.}}/B_{\text{part.}}$ zwischen *N. hammonis* und *petronella*.

Gegend	Gehäuse Diam. maj. mm	Übergreif. zone β	<i>hammonis</i>			<i>petronella</i>		
			An- zahl	Davon in Übergr. Zone		An- zahl	Davon in Übergr. Zone	
Nr.	%	Nr.		%				
Schweden, Lappland, Lycksele Lappmark	>3	1.72—1.79	100	15	15	100	20	20
Schweden, Lappland, Lycksele Lappmark	2<3	vgl. Fig. 2	30	23	77	24	20	83
Schweden, Lappland, Lycksele Lappmark	<2	vgl. Fig. 2	27	20	74	38	36	95
Schweden, zentrale Gegend von Westergötland	>3	1.75—1.85	100	31	31	100	17	17
Schweden, Gegend von Göteborg	>3	1.78—1.85	269	16	6	30	7	23
Alpen in Österreich und Italien	>3	1.80—1.83	78	7	9	26	3	12

2. Material aus dem zentralen Teil von Westergötland in S-Schweden.

Von H. LOHMÄNDER in den Gegenden von Skara, Skövde und Hjo an 7 verschiedenen Fundorten 1925 bzw. 1935 gesammelt. Hier kommen *viridula*-Formen von *hammonis* spärlich vor. Die Absicht mit der Untersuchung des vorliegenden Materials war, teils zu prüfen, ob eine Trennung der Arten auf allgemeinem Gehäuse-Habitus als durchführbar anerkannt werden kann, teils in welchem Grad die morphometrische Differenz und ihre statistische Signifikanz zwischen geographisch auffällig getrennten Beständen (Distanz zwischen den Fundorten in Lappland bzw. Westergötland ca. 900 km) konstant bleiben.

Die 7 betreffenden Lokalitäten wurden gewählt, weil sie, nach Gehäuse-Morphologie beurteilt, reinen Bestand von braunen *hammonis* zusammen mit

petronella hegen. Daß diese Beurteilung zutreffend ist wurde von der Verteilung der β -Werte (Diagramm Abb. 3:2) sowohl als von der statistischen Kalkulation bestätigt:

$$t = 19.3.$$

Der t -Wert sowohl als die Werte von β liegen denen des lappländischen Materials sehr nahe. Die Durchschnittswerte von β liegen jedoch in dem Westergötland-Material bei beiden Arten etwas höher.

Tabelle 2.

Zusammenfassung der Variation und der statistischen Charakteristika von $\beta = B_{\text{tot.}}/B_{\text{part.}}$ in den untersuchten Serien von *hammonis* und *petronella*. — Erklärung der Symbole S. 165.

Serie/Gegend/ Art		Amplitude von β	$\bar{\beta}$	s_{β}	m
1. Schweden, Lappland, Lycksele Lappmark					
<i>hammonis</i> f. <i>typica</i>	100	1.49—1.79	1.634	0.076	0.0076
<i>petronella</i>	100	1.72—2.15	1.885	0.102	0.0102
2. Schweden, zentrale Gegend von Westergötland					
<i>hammonis</i> f. <i>typica</i>	100	1.54—1.85	1.704	0.078	0.0078
<i>petronella</i>	100	1.75—2.11	1.939	0.093	0.0093
3. Schweden, Gegend von Göteborg (Erste Serie)					
<i>hammonis</i> f. <i>typica</i>	100	1.49—1.88	1.642	0.082	0.0082
<i>hammonis</i> f. <i>viridula</i>	100	1.50—1.82	1.636	0.071	0.0071
4. Schweden, Gegend von Göteborg (Zweite Serie)					
<i>hammonis</i> f. <i>typica</i>	47	1.60—1.82	1.702	0.058	0.0085
<i>hammonis</i> f. <i>viridula</i>	22	1.57—1.84	1.672	0.071	0.0151
<i>petronella</i>	30	1.78—2.08	1.928	0.069	0.0125
5. Alpen in Österreich und Italien					
<i>hammonis</i> (hauptsächlich f. <i>typica</i>)	78	1.52—1.83	1.696	0.069	0.0079
<i>petronella</i>	26	1.80—2.07	1.918	0.070	0.0137

3. Material aus der Gegend von Göteborg in S-Schweden. Erste Serie.

Dieses Material wurde 1921-22 von H. LOHMÄNDER gesammelt, und umfaßte sympatrische Serien aus braunen bzw. grünlich-farblosen *hammonis* von 4 Fundorten, wo anscheinend keine *petronella* vorkommen. Die f. *viridula* ist in der Gegend von Göteborg sehr gemein, mancherorts über die typische Form dominierend. Dazu ist sie sehr deutlich als Farbvariante von *hammonis* ausgeprägt, u. a. durch Kallus-Bildung bei der Mündung und Opazität in der Nabelregion (vgl. unten), weshalb die Trennung von *petronella* gewöhnlich keine Schwierigkeit darstellt. Dieses Material ist also ausgewählt, um eine deutliche Auffassung der Variation von *hammonis* f. *viridula* zu erwerben.

Wie aus der Tabelle 1 hervorgeht, zeigen die beiden Formen sehr gut übereinstimmende Charakteristika. Eine statistische Kalkulation ergab:

$$t = 0.55.$$

Bei dem Wert $n_1 + n_2 = 200$ entspricht dies einem Wahrscheinlichkeitswert $P = 0.6 > 0.5$, d. h. daß ein klarer Hinweis, daß die Serien aus panmiktischen Populationen herausgezogen sind, vorliegt.

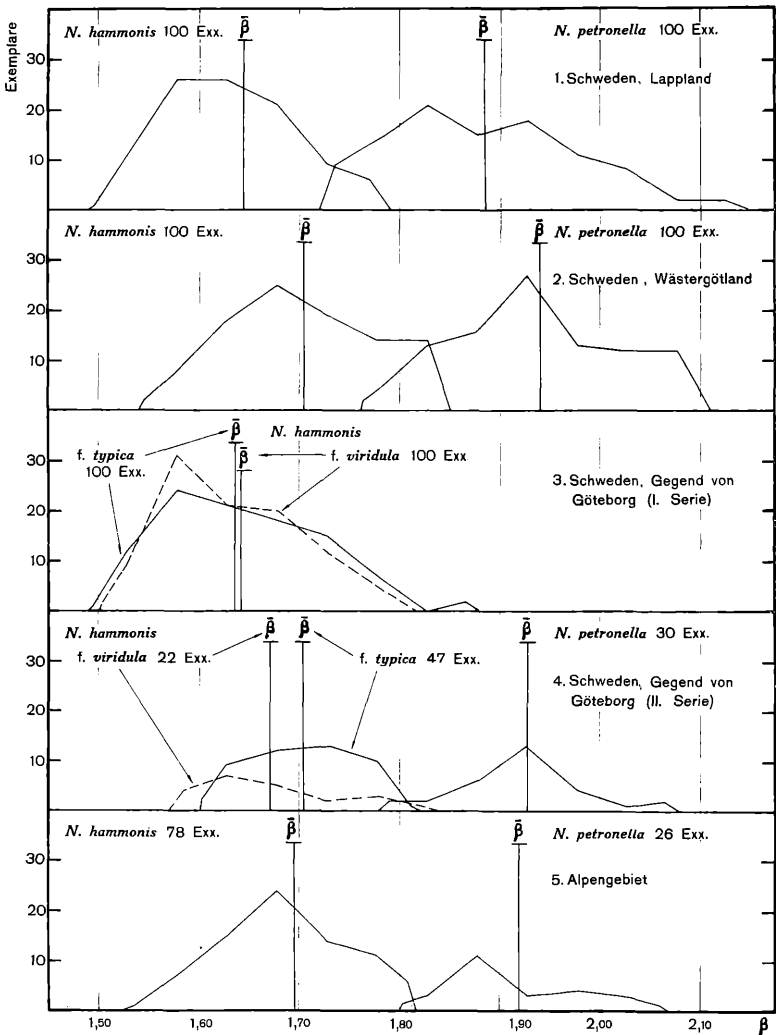


Abb. 3. Verteilung der Werte von β ($= B_{tot.}/B_{part.}$) in den untersuchten Serien von *hammonis* und *petronella*. $\bar{\beta}$ = Mittelwert von β .

Der enge genetische Zusammenhang zwischen den beiden Formen wird ferner dadurch unterstrichen, daß innerhalb der einzelnen Populationen die Mittelwerte für β für braune bzw. grünlich-farblose Exemplare nahe beieinander liegen, wogegen zwischen verschiedenen Populationen Differenzen vorliegen, die innerhalb des Materials jeder Form parallel laufen (vgl. Tabelle 4). Diese Tatsache wird im nächsten Abschnitt (S. 174) weiter diskutiert.

4. Material aus der Gegend von Göteborg. Zweite Serie.

Um die aus den vorhergehenden Analysen gezogenen Schlüsse zu prüfen, ist ein zweites Material aus der Gegend von Göteborg untersucht worden. In diesem Fall handelt es sich um Proben von beiden *hammonis*-Formen und von *petronella*, aus 5 Lokalitäten, wo alle drei sympatrisch zusammenleben. Das Material wurde von H. LOHMÄNDER 1922-1941 gesammelt.

Wie aus dem Diagramm Abb. 3:4 hervorgeht, zeigt das Material eine Verteilung, die mit den aus den vorhergehenden Serien erhaltenen Ergebnissen im Einklang steht. Die statistische Kalkulation des Materials gab folgende Resultate:

zwischen <i>petronella</i> und <i>hammonis</i> f. <i>typica</i> :	
$t = 15.3$	$P \geq 0$
zwischen <i>petronella</i> und <i>hammonis</i> f. <i>viridula</i> :	
$t = 13.0$	$P \geq 0$
zwischen <i>hammonis</i> f. <i>typica</i> und f. <i>viridula</i> :	
$t = 1.74$	$P < 0.1$

Die Signifikanz der Differenz zwischen *petronella* und den beiden *hammonis*-Formen entspricht auch hier dem höchsten Anspruch. In einem gewissen Gegensatz zu den vorhergehenden Ergebnissen scheint dagegen der hohe t -Wert und entsprechend niedrige P -Wert zwischen *hammonis* f. *typica* und f. *viridula* zu stehen. Dieses Verhältnis läßt sich jedoch daraus erklären, daß dieses Material wenig balanciert ist. Von einer Lokalität kann die eine Form zahlreich vorliegen, die andere dagegen nur in wenigen Exemplaren, weil das Material aus einer anderen Lokalität eine umgekehrte Verteilung zeigt. Dazu kommen Ungleichheiten in der Verteilung auf den verschiedenen Zuwachsstufen. Annähernd übereinstimmende Signifikanzverhältnisse sind a priori nur bei in solchen Hinsichten völlig homogenen Materialien zu erwarten.

5. Material aus dem Alpengebiet.

FORCART konnte im Material aus Norwegen und dem Alpengebiet keine konstanten Unterschiede zwischen dem was er als *hammonis* bzw. *petronella* betrachtete, herausfinden. Daß sehr deutliche und konstante Unterschiede zwischen den beiden Arten in verschiedenen Gegenden von Schweden vorhanden sind, dürfte hier mit jeder wünschbaren Klarheit demonstriert worden sein. Es ist nur zu bestätigen, daß diese Unterschiede ganz ähnlich in norwegischem Material hervortreten und dürfte kaum irgendeine biometrische Untersuchung erfordern. Es erschien jedoch wünschenswert, daß das Material aus einem geographisch gutgetrennten Gebiet biometrisch geprüft wurde, bevor die Ergebnisse verallgemeinert werden konnten.

Ein geeignetes Material aus dem Alpengebiet wurde von W. KLEMM zur Verfügung gestellt. Das Material wurde überwiegend von ihm selbst gesammelt, an Lokalitäten, wo die Arten nicht sympatrisch auftreten. Die *hammonis* sind mit einzelnen Ausnahmen von der f. typica.

Das Material zeigt eine mit den schwedischen Serien sehr nahe übereinstimmende Verteilung (vgl. Diagramm 3, Tabelle 2) und die statistische Kalkulation ergab:

$$t = 13.9 \qquad P \geq 0$$

Anscheinend sind die Verhältnisse in dem Alpenmaterial sehr ähnlich wie in dem schwedischen und es dürfte kaum mehr in Frage gestellt werden, daß die artliche Trennung zwischen *hammonis* und *petronella* eine generelle Gültigkeit besitzt.

III. Über gehäusemorphologische Unterschiede zwischen *N. hammonis* und *petronella*.

Die oben vorgelegte statistische Analyse einer bestimmten morphometrischen Relation hat unzweideutige Beweise für die artliche Trennung zwischen *hammonis* und *petronella* geliefert. Es ist befugt, dieses Ergebnis als generell gültig zu betrachten. Mit Ausgangspunkt von diesem grundlegenden Unterschied kann dann ein allgemeiner Vergleich der Gehäusemerkmale durchgeführt werden und dabei den unter gewissen Bedingungen vorliegenden praktischen Bestimmungsschwierigkeiten Aufmerksamkeit gewidmet werden. Dabei sei daran erinnert, daß die Unterschiede — von der Farbe abgesehen — erst bei zunehmendem Größenwachstum deutlich greifbar ausgebildet werden.

Im Anschluß an die vergleichende Zusammenstellung der Merkmale ist eine Serie von repräsentativen Gehäusen abgebildet worden (Abb. 4-9).

Vergleichende Übersicht der Schalenmorphologie von *N. hammonis* und *petronella*.

hammonis

Gehäuse relativ kleiner und flacher gedrückt.

Gewöhnlich recht festschalig.

Mündung nach außen auffallend erweitert.

Mündung flachelliptisch, mit der Hauptachse auffallend schräg nach außen gerichtet.

Columellarrand der Mündung schräg von der Unterseite des vorletzten Umgangs abfallend.

Ein breiter, weißlicher Belag (Kallus) innerhalb des Mündungsrandes kann vorkommen.

Der Nabel hat ein flaches Gepräge und erweitert sich oft stark exzentrisch bei dem Endabschnitt des letzten Umgangs.

Umgebung des Nabels gewöhnlich opak.

petronella

Gehäuse relativ größer und erhabener.

Weniger festschalig

Mündung mehr auffallend basalwärts erweitert, weniger nach außen.

Mündung mehr kreisrund, jedenfalls nur mäßig breiter als hoch, nicht auffallend schräg gerichtet.

Columellarrand der Mündung steil von der Unterseite des vorletzten Umgangs abfallend.

Kallusbildung nicht beobachtet.

Der Nabel hat ein engeres Gepräge und ist mehr regelmäßig spiralig.

Umgebung des Nabels nicht opak (bei frischen Stücken).

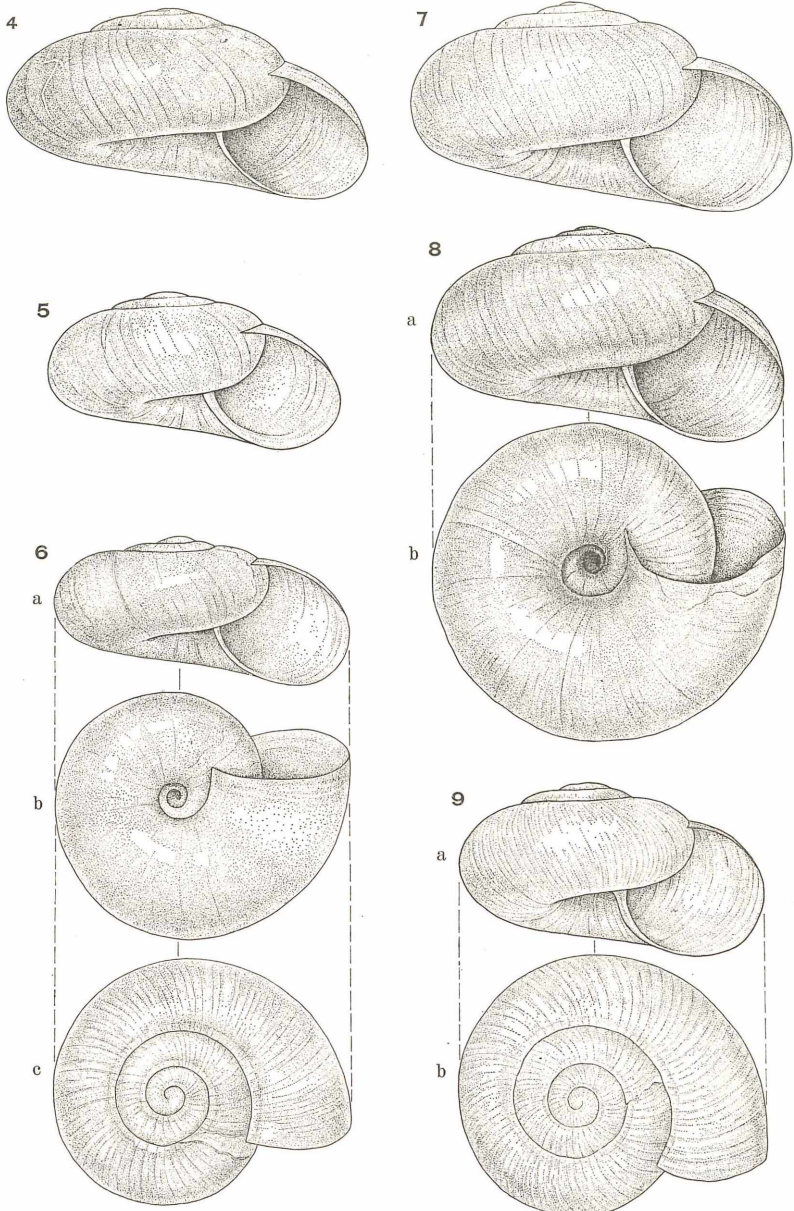


Abb. 4-9. Gehäuse von *Nesovitrea*-Arten aus Schweden; 10× (vgl. Tab. 3). — 4) *hammonis* f. *typica*: Lappland, Kirchspiel Tärna, Tjäter (ϕ maj. = 4·95 mm); — 5) *hammonis* f. *viridula*: Westergötland, Jonsered (ϕ maj. = 4·00 mm); — 6a-c) *hammonis* f. *typica*: Mölndal, Gunnebo (ϕ maj. = 4·06); — 7) *petronella*: Lappland, Kirchspiel Tärna, Tjäter (ϕ maj. = 5·20 mm); — 8a-b) *petronella*: Lappland, Kirchspiel Sorsele, w. Tjalasi (ϕ maj. = 4·77 mm); — 9a-b) *petronella*: Westergötland, Kirchspiel Angered, Gunnilse (ϕ maj. = 4·23 mm).

Dagegen konnte ich nicht gewisse von KLEMM (1959: 168) angegebene Unterschiede in der Streifung als zutreffend finden. Nach KLEMM soll bei *petronella* die Streifung viel weiter auseinanderstehen als bei *hammonis* wozu sie auch etwas verschiedenartig gerichtet sein soll. Eine gewisse lokale und individuelle Variation liegt vor, aber jedenfalls in dem mir zur Verfügung stehenden sehr großen skandinavischen Material verhalten sich die beiden Arten gleichartig.

Hinsichtlich der Farbe ist das Gehäuse von *hammonis* f. *viridula*, wie JAECKEL (1962: 129) bemerkt, gewöhnlich grüner als das von *petronella*. Diesen Unterschied, der aber bei praktischer Bestimmungsarbeit nicht immer zuverlässig ist, wird nachfolgend näher diskutiert.

Geographische Variation. Der Vergleich von Material aus verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes zeigte, daß beide Arten auffallend formbeständig sind. Dies geht auch aus dem hier vorgelegten Beispiele (Tabelle 3) hervor.

Tabelle 3.
Gehäusedimensionen von *N. hammonis* und *petronella*.

Art/Fundort	Gehäuse				Mündung			
	Diam. maj. mm	Diam. min. mm	Höhe mm	Zahl der Umgänge ¹⁰⁾	Breite B _{tot.} mm	Anteil außerh. vorl. Umg. B _{part.} mm	Höhe mm	Größte Nabelweite mm
<i>hammonis</i> f. <i>typica</i>								
Schweden, Lappland, par. Tärna, Tjäter 14. 8. 1962 ¹⁾	4·95	4·32	2·53	4·2	2·04	1·14	1·79	1·23
Schweden, Mölndal, Gunnabo 6. 10. 1922 ²⁾	4·06	3·48	1·95	3·5	1·83	1·18	1·60	0·82
Insel, Austur-Bardar- strandars., Reykhólar 22. 7. 1962	4·05	3·40	2·10	3·4	1·84	1·10	1·62	0·77
Österreich, Eugendorf 18. 3. 1948	4·18	3·56	2·12	3·7	1·85	1·12	1·53	0·83
Kamtschatka, Ust-Bol- scheretski R:n, Plotni- kov-Fluß 16. 8. 1960	3·67	2·97	2·01	3·3	1·69	0·98	1·54	0·63
<i>hammonis</i> f. <i>viridula</i>								
Schweden, Westergötland, Jonsered 26. 5. 1922 ³⁾	4·00	3·60	2·10	3·5	1·82	1·10	1·53	0·74
Deutschland, Pyrmont Juli 1827 ⁴⁾	3·65	3·15	1·95	3·4	1·63	0·93	1·48	0·62

Art/Fundort	Gehäuse				Mündung			
	Diam. maj. mm	Diam. min. mm	Höhe mm	Zahl der Umgänge ¹⁰⁾	Breite Btot. mm	Anteil außerh. vorl. Umg. Bpart. mm	Höhe mm	Größte Nabelweite mm
<i>petronella</i>								
Schweden, Lappland, par. Tärna, Tjäter 14. 8. 1962 ⁵⁾	5·20	4·48	2·85	4·0	2·23	1·27	1·75	1·19
Schweden, Lappland, par. Sorsele, W von Tjalasi 1. 8. 1963 ⁶⁾	4·77	4·30	2·95	4·1	2·10	0·99	1·92	0·97
Schweden, Westergötland, par. Angered, Gunnilse 16. 9. 1922 ⁷⁾	4·23	3·65	2·35	3·7	1·97	1·02	1·82	0·65
Österreich, Hochkönig, Arthurhaus 16. 7. 1939	4·69	4·15	2·60	4·1	2·13	1·13	1·77	0·75
Schweiz, „Summae Alpes Helvetiae“ ⁸⁾	4·50	3·90	2·55	3·7	1·96	1·02	1·93	0·77
Italien, S-Tirol, Bolzano, Sesta 1958	4·21	3·70	2·27	3·5	1·89	0·99	1·73	0·73
Sibirien, Jenissej, Lat 62° 50' 18. 9. 1879	4·47	3·94	2·40	3·8	1·92	1·05	1·75	0·79
Appendix:								
„ <i>Zonites jaccetanicus</i> “								
Spanien, „Environs de Barcelona“ ⁹⁾	4·84	4·30	2·48	4·4	2·13	0·89	1·65	0·82

1) Abb. 4. — 2) Abb. 6a-c. — 3) Abb. 5. — 4) Lectotypus von *Helix viridula* MENKE. — 5) Abb. 7. — 6) Abb. 8a-b. — 7) Abb. 9a-b. — 8) Lectotypus (abgebildet bei FORCART 1960: Abb. 1). — 9) Lectotypus. — 10) Die Umgänge sind gezählt nach EHRMANN (1933: Abb. 12).

Zu bemerken ist, daß beide Arten im hohen Norden größere Maximalmaße erreichen — ein auch von anderen Arten, z. B. den Columellen, bekanntes Verhältnis — das eher modifikative als genetische Ursachen haben dürfte. *N. petronella* erreicht in dem vorliegenden Lappland-Material 5·2 mm Diam. maj., nach JAECKEL (1962: 129) sogar 5·5 mm. In sowohl dem südschwedischen als auch dem alpinen Material liegen dagegen sämtliche Stücke unter 4·8 mm Diam. maj. Ausnahmsweise sind doch größere Exemplare in S-Schweden beobachtet worden, bis 5·2 mm. — In dem Material von *hammonis* sind die entsprechenden Maße: aus Lappland 4·95 mm, aus S-Schweden 4·34 mm und aus den Alpen

4-37 mm. Übrigens liegt bei beiden Arten eine geringfügige individuelle oder lokale Variation in der Wölbung der Gewinde, Lage der Mündung usw. vor. — Beispiele von der Variation der Gehäusedimensionen gehen aus Tabelle 3 hervor.

Hinsichtlich anderer Merkmale erscheint *petronella* aus verschiedenen Gegenden sehr einheitlich. Frische Gehäuse scheinen immer beinahe farblos und durchsichtig zu sein. Nach der Literatur (vgl. JAECKEL, 1962: 129) sollen ausnahmsweise braune Stücke vorkommen, aber dies erscheint problematisch. In den Fällen, wo keine Fehlbestimmungen vorliegen, dürfte es sich um sekundäre Verfärbungen handeln¹).

Auffallender ist die Variation bei *hammonis*, aber auch hier so unbedeutend, daß man kaum von Unterarten reden kann. Z. B. zeigte sich beim Vergleich mit Exemplaren aus Kamtschatka (vgl. LICHAREV, 1963, unter dem Namen *petronella*) eine fast totale Übereinstimmung mit in Schweden vorkommenden Typen (vgl. Tabelle 3). — Die vorherrschende braune Form ist in Skandinavien hornbraun bis gelbbraun, im Alpengebiet gewöhnlich deutlich rötlicher. Die farblos-grünliche f. *viridula* zeigt ein deutliches geographisches Muster, welches jedoch wegen Verwechslung mit *petronella* nur unvollständig bekannt ist. In Schweden ist sie besonders im SW-Teil häufig, lokal häufiger als die Hauptform, weil sie im nördlichen Teil ganz und im mittleren Teil beinahe ganz fehlt²). Auf den britischen Inseln kommt die f. *viridula* vorzugsweise auf Irland (TAYLOR 1914: 94) vor. Aus Island ist sie dagegen nicht bekannt. In dem von W. KLEMM zur Verfügung gestellten Material aus dem Alpengebiet spielte die f. *viridula* nur eine untergeordnete Rolle.

Der f. *viridula* kann nicht die Stellung einer geographischen Rasse anerkannt werden. Anscheinend ist sie von nur unbedeutenden Veränderungen des Genoms abhängig; dafür spricht die Tatsache, daß die anderen Gehäusemerkmale, hinsichtlich welcher die einzelnen Populationen gewöhnlich ihre bestimmten Sondergepräge besitzen, zwischen den bräunlichen und grünlich-farblosen Stücken parallel laufen. Als Beispiel können die Mittelwerte für die Relation β der vier Populationsproben der vorher variationsanalytisch behandelten Serie 4 (aus der Gegend von Göteborg) gegeben werden: Tabelle 4.

Der taxonomische Wert der f. *viridula* entspricht dem der Bändervariationen der Heliciden und ist also als „Morphe“ oder „Forma“ zu klassifizieren. Als solche zeigt sie auch eine gewisse Variation von rein weiß-farblos bis deutlich grün. TAYLOR (1914: 93) zählt für diese eine Reihe von „sub-variety names“ auf, aber wenn es sich um so geringe Unterschiede handelt, dürfte eine attributive Charakteristik vor einer solchen nomenklatorischen Aufsplitterung vorzu-

¹) Der Verfasser hat selbst eine Serie von braunen, aber habituell ganz typischen Stücken aus Schonen (von Dr. A. NILSSON gesammelt) gesehen. Sämtliche waren doch abgestorben und gaben einen deutlichen Eindruck, daß es sich um bei der Verwesung der Tiere entstandene sekundäre Verfärbung handelt. Die Angaben von braunen *petronella* können sich auch auf die sog. *Zonites jacceticus* BOURGUIGNAT beziehen. Von verschiedenen Autoren (WESTERLUND 1886, TRYON 1886, LICHAREV & RAMMELMEYER 1952) ist diese als eine Unterart von *petronella* betrachtet worden. Wie später (S. 184) erörtert wird, handelt es sich wahrscheinlich gar nicht um eine *Nesovitrea*-Art.

²) JAECKEL (1961: 35; 1962: 129) gibt *hammonis* f. *viridula* aus Lappland an, aber bei Durchmusterung von JAECKEL's Originalmaterial zeigte es sich, daß es sich in Wirklichkeit um *petronella* handelte.

Tabelle 4.

Mittelwerte und statistische Charakteristika von $\beta = B_{\text{tot.}}/B_{\text{part.}}$ in gemischten Populationen von *N. hammonis* f. *typica* und f. *viridula* in der Gegend von Göteborg, Schweden. — Erklärung der Symbole S. 165.

Fundort	f. <i>typica</i>			f. <i>viridula</i>			Total $\bar{\beta}$		
	n	$\bar{\beta}$	s_{β}	m	n	$\bar{\beta}$		s_{β}	m
Göteborg, Rya Wald 18. 5. 1921	40	1.610	0.063	0.0099	40	1.626	0.070	0.0111	1.618
Angered, Gunnared 16. 9. 1922	21	1.645	0.078	0.0170	29	1.632	0.069	0.0131	1.638
Göteborg, nahe Lill- hagen 28. 5. 1922	17	1.647	0.094	0.0228	17	1.645	0.065	0.0157	1.646
Mölnädal, Gunnebo 6. 10. 1922	22	1.691	0.080	0.0170	14	1.666	0.082	0.0221	1.683

ziehen sein. Wie unten erörtert wird, ist das Tier von f. *viridula* deutlich pigmentiert — jedenfalls bei dem vom Verfasser beobachteten Stücke — weshalb es nicht als Albino-Form aufgefaßt werden kann.

Auch Übergänge zwischen der braunen Form und der f. *viridula* kommen vor, doch sind solche verhältnismäßig selten.

Die Kallusbildung unterliegt deutlichen lokalen Unterschieden. In den küstennahen Gegenden von SW-Schweden zeigen die erwachsenen Stücke einen sehr gut entwickelten Kallus, wogegen er in manchen anderen Gegenden schwach ausgebildet oder ganz fehlend ist. TAYLOR (1914: 88) sagt, bisweilen kann ein schwacher Kallus vorkommen, während EHRMANN (1933: 84) ihn nicht nennt.

TAYLOR (1914: 92) betrachtet *hammonis* als eine besonders betr. der Streifung recht variable Art. Abgesehen davon, daß innerhalb der Populationen eine gewisse individuelle Variation vorliegt, kann ich dies nicht bestätigen. Im allgemeinen zeigt die Schalenskulptur ein gleichartiges Gepräge im Material aus verschiedenen Gegenden. Ein näheres Studium von TAYLOR's Angaben zeigt, daß er teils geographische und individuelle Variation nicht streng auseinander hält, teils daß seine Aussagen auf taxionomisch unklaren Lokalformen bzw. auf von dem europäischen Formenkreis klar getrennten amerikanischen Formen beruht.

Zusammenfassend ist also zu sagen, daß die Variation auf niedrigem taxionomischem Niveau liegt und daß es kaum möglich ist, von einer distinkten geographischen Variation zu reden. Die oben erörterte enge Übereinstimmung zwischen so extrem entfernten Gebieten wie Schweden und Kamtschatka ist ausdrucksvoll. Die im großen und ganzen sehr schwache Variation dürfte sicher damit im Zusammenhang stehen, daß wir es mit passiv leicht verbreitbaren Arten zu tun haben, die auf die quartären Klimaschwankungen empfindlich und mit bedeutenden Arealverschiebungen reagieren, und folglich geringe Voraussetzungen für geographische Isolation und Rassenbildung besitzen.

Natürlich schließt dies nicht aus, daß ein weitergeführtes Studium von Material aus bestimmten Gegenden eine solche Variation ergeben könnte. Wie in so vielen anderen Fällen von früher beschriebenen „Varietäten“ bleibt die Arbeit, die solche Schlüsse erlauben könnte, noch übrig.

Trennung der Arten in der praktischen Bestimmungsarbeit.

In dem dem Verfasser vorliegenden umfangreichen Material ist die Artzugehörigkeit der größeren Exemplare immer eindeutig. Bei abnehmender Größe verwischen sich dagegen die Sondermerkmale. Durch gewisse praktische Hinweise ist es doch in der Realität möglich, auch die Jungformen ziemlich vollständig zu trennen.

1. Durch das Studium der erwachsenen Stücke wird man bald darüber klar, ob die grünlich-farblosen Formen in einer bestimmten Gegend *hammonis* f. *viridula* oder *petronella* bzw. beide repräsentieren.

2. Im letzten Fall, wo also wirkliche Bestimmungsschwierigkeiten vorliegen, mag man in der Regel Klarheit über das lokale ökologische Auftreten der beiden Arten schaffen. In den meisten Gebieten ist *petronella* die auffallend mehr stenotope Art. In N-Scandinavien gilt aber dies statt dessen für *hammonis*. Wenn man die ökologischen Verhältnisse berücksichtigt findet man, daß in den meisten Fällen nur in einer begrenzten Anzahl der Fundorte zweifelhafte Formen in Frage kommen.

3. Gehäuse mit einem auffallend grünen Stich scheinen durchweg *hammonis* f. *viridula* zuzuordnen zu sein. — NB: Gute Optik und Beleuchtung notwendig für sichere Beurteilung!

4. Messung der $B_{tot.}$ und $B_{part.}$ der Mündung und Berechnung der Relation β (vgl. Abb. 1). Wie aus der Tabelle 1 ersichtlich ist, gibt β für Exemplare über 3 mm in den meisten Fällen einen sicheren Hinweis der Artzugehörigkeit, für Exemplare unter 3 mm dagegen nur für die Minderzahl. — NB: Genaue Orientierung der Columellar-Achse erforderlich.

IV. Über anatomische Merkmale und ihre Variation bei *N. hammonis* und *petronella*.

Der anatomische Bauplan des Subgenus *Perpolita* ist von BAKER (1928: 14-17) nach amerikanischem Material beschrieben. Die europäischen Arten schließen sich eng an, wie von FORCART (1957) bestätigt wurde. Weitere Angaben werden auch von TAYLOR (1914) und RIEDEL (1957) gemacht. Das vorliegende Studium von *hammonis* und *petronella* hat, außer der speziellen Kenntnis dieser Arten, einige weiteren Ergebnisse zur Auffassung der *Perpolita*-Gruppe geliefert.

Material und Methoden. Die anatomischen Untersuchungen wurden an in Alkohol fixiertem Material durchgeführt, das teils vom Verfasser selbst gesammelt wurde, teils vom Naturhistoriska Riksmuseum (Stockholm) und Fachkollegen zur Verfügung gestellt wurde. Die äußere Morphologie wurde teilweise an lebenden Exemplaren beobachtet. Die innere Anatomie wurde teils durch Sezierung, teils auf Schnittserien, mit Azan-Mallory bzw. durch Heidenhans Haematoxylin-Methode gefärbt, studiert.

Von *hammonis* wurden 8 Exemplare sezirt und von diesen der Genitalapparat bei 6 auch auf Schnittserien studiert. Ferner wurden 9 Exemplare in toto geschnitten.

Von *petronella* wurden 9 Exemplare sezirt, und von diesen der Genitalapparat von 2 geschnitten.

Alle seziierten bzw. geschnittenen Exemplare stammen aus Schweden.

Die Radulae wurden durch eine Modifikation der von VERDCOURT (1946) beschriebenen Prozedur präpariert und mit Chrysoidin gefärbt.

a) Äußere Morphologie. Das Tier ist bei den beiden Arten sehr übereinstimmend. Die Pigmentierung hat einen grau-blauen Ton und zeigt die stärkste Konzentration am Kopf mit Tentakeln, Nacken und am niedersten Teil des Mantels, in einer Zone oberhalb des Mantelrandes. Die Stärke der Pigmentierung der Seiten des Fußes wechselt, ist gewöhnlich schwach. Auf der Sohle kontrastiert das lichtere Mittelfeld gegen die dunklen Seitenfelder, aber es kann auch vorkommen, daß die ganze Sohle ziemlich gleichartig licht getönt ist. Die Lungenwand ist schwach oder fast nicht pigmentiert, doch liegt eine Konzentration längs der Ausführungsgänge vor.

Hinsichtlich der Stärke der Pigmentation und ihrer Variation sind die beiden Arten nahe übereinstimmend. Doch erscheint *petronella* niemals so intensiv pigmentiert wie *hammonis* gelegentlich sein kann. Zwischen *hammonis* f. *typica* und f. *viridula* konnte kein Unterschied festgestellt werden. Die Gehäusefarbe ist also ganz unabhängig von der Pigmentierung des Tieres und kann folglich nicht als Albinismus aufgefaßt werden.

Die drei Mantellappen unterliegen bei beiden Arten einer gewissen Variation. Der rechte, unmittelbar ventro-caudal von dem Atemloch, ist jedoch immer grob und nur schwach abgesetzt. Die beiden anderen können dagegen von distinkt abgesetzten, blattähnlichen Bildungen bis recht unbedeutenden Wulsten variieren. Gewöhnlich ist der mittlere kräftiger als der linke, gelegentlich kann aber das Umgekehrte der Fall sein.

An Schnittmaterial von *hammonis* wurde die Verbreitung der äußeren Bewimperung festgestellt. Der Fuß, auf der Sohle und lateral bis zum Fußrande bewimpert, hat die stärksten entwickelten Cilien auf dem lateral-vertikalen Teil, unmittelbar unter dem Fußrande. In den Furchen zwischen dem Mittelfeld und den Seitenfeldern der Sohle fehlen Cilien. An der Randpartie des Mantels umfaßt die Bewimperung etwa die rechte Hälfte der Unterseite des Mantelrandes einschließlich der inneren Fläche des mittleren Mantellappens. Davon setzt die Bewimperung in der die Kloakenöffnung bildenden Kerbe fort, deren Außenrand sie lippenartig umgibt. Im übrigen ist der rechte Mantellappen unbewimpert. Innen setzt die Wimperbekleidung bis zur Mündung des Rectums und der Urethra fort, doch nur den dem Loch am nächsten liegenden Teil der Lungenhöhle umfassend.

b) Genitalorgane. Von *hammonis* wurden 6 und von *petronella* 7 Exemplare mit Hinsicht der topographischen Anatomie des Genitalapparates untersucht. Dazu kommt das Studium der Schnittserien. Beide Arten zeigen einen prinzipiell gleichartigen Bau des Genitalapparates, und da ferner in beiden eine übergreifende Variation vorliegt ist es nicht möglich, differentialdiagnostische Unterschiede festzustellen³⁾. Die Tabelle 5 und die Abb. 10-17 geben eine Auffassung der Variation.

³⁾ BABOR & NOVAK (1909) geben an, daß *petronella* mit Pfeil usw. versehen ist. Es dürfte überflüssig sein, gegen diese, wahrscheinlich auf fehlbestimmtes Material begründete Auffassung zu polemisieren.

Tabelle 5.

Größenvariation im Genitalsystem bei *N. hammonis* und *petronella*. (Vergleichende Angaben für *N. electrina* nach BAKER, 1928.)

	<i>hammonis</i>	<i>petronella</i>	<i>electrina</i>
Anzahl untersuchte Exemplare	6	7	1
Größenvariation des Gehäuses			
Diam. maj. mm	3·30—4·16	3·75—5·20	bis 5·15 ¹⁾
Penis mm	0·26—0·50	0·24—0·65	0·83
Receptaculum seminis (inkl. Truncus receptaculi) mm	1·0—1·9	1·6—2·6	2·5
Abstand zwischen Eiweißdrüse und Genitalöffnung mm	1·8—3·3	2·5—3·8	3·8
Follikel-Gruppen in der Zwitterdrüse	2—3 ²⁾	3—4	4 ³⁾

¹⁾ Nach PILSBRY (1946: 257).

²⁾ GERMAIN (1930: Fig. 133) bildet 4 Gruppen ab.

³⁾ Bei 2 seziierten Exemplaren beobachtet.

Wie aus der Tabelle und den Abbildungen hervorgeht, ist der Genitalapparat von *petronella* im Durchschnitt auffallend kräftiger gebaut als der von *hammonis*. Ferner hat *petronella* 3-4 Follikelgruppen in der Zwitterdrüse, während *hammonis* 2-3 hat. Die genitalanatomischen Verhältnisse bestätigen die biometrisch festgestellte artliche Trennung, obgleich distinkte anatomische Sondermerkmale fehlen.

Zum Vergleich sind auch die entsprechenden Maße des Genitalapparates der nearktischen Art *N. electrina* (GOULD) gegeben, nach der Figur von BAKER (1928: T. 3 F. 2). Besonders unterscheiden sich ihre Maße von denen der *hammonis*. Die Differenzen zwischen diesen Arten werden später diskutiert.

Eine besonders starke und übergreifende individuelle Variation zeigt der Penis. Die Verhältnisse liegen bei beiden Arten analog vor, und eine für beide gültige Charakterisierung kann deshalb gemacht werden⁴⁾. Man kann von euphallischen (Abb. 11, 12, 15, u. 16) und hemiphallischen (Abb. 10, 17) Typen sprechen, wobei doch der Übergang gleitend und der euphallische Typ der gemeinere ist. Vas deferens inseriert den Apex seitlich von unten und haftet auf einer kurzen Strecke an der Peniswand an. Ein kleines apikales Flagellum (Abb. 14 u. 17) der Größenordnung 35 μ kann vorliegen oder fehlen. Auch das Innere des Penis kann verschiedenartig gestaltet sein. Es ist immer gefaltet und das Epithel ist in dem apikalen Teil als einschichtiges, kubisch bis cylindrisches Flimmerepithel ausgebildet, weil im unteren Teil das Epithel von gewöhnlich niedrigeren Zellen ohne Cilien zusammengesetzt ist. Die Grenze zwischen dem

⁴⁾ Die Frage, in welcher Erstreckung die Variation funktionell bedingt sein kann, wird hier als außerhalb des taxionomischen Problems liegend angesehen. Die Ausbildung des Penis steht möglicherweise mit der Gametenproduktion im Zusammenhang, aber das vorliegende Material zeigt dies nicht eindeutig.

bewimperten und dem unbewimperten Teil ist unregelmäßig und kann in sehr verschiedenem Abstand von der Mündung des Penis liegen. Die Faltung des apikalen Teils wechselt sehr, von einigen groben Längsfalten bis zu einem verwickelten System von Taschen und unregelmäßigen Falten. Im unteren Teil ist die Faltung dagegen immer mehr oder weniger ausgeprägt lappig.

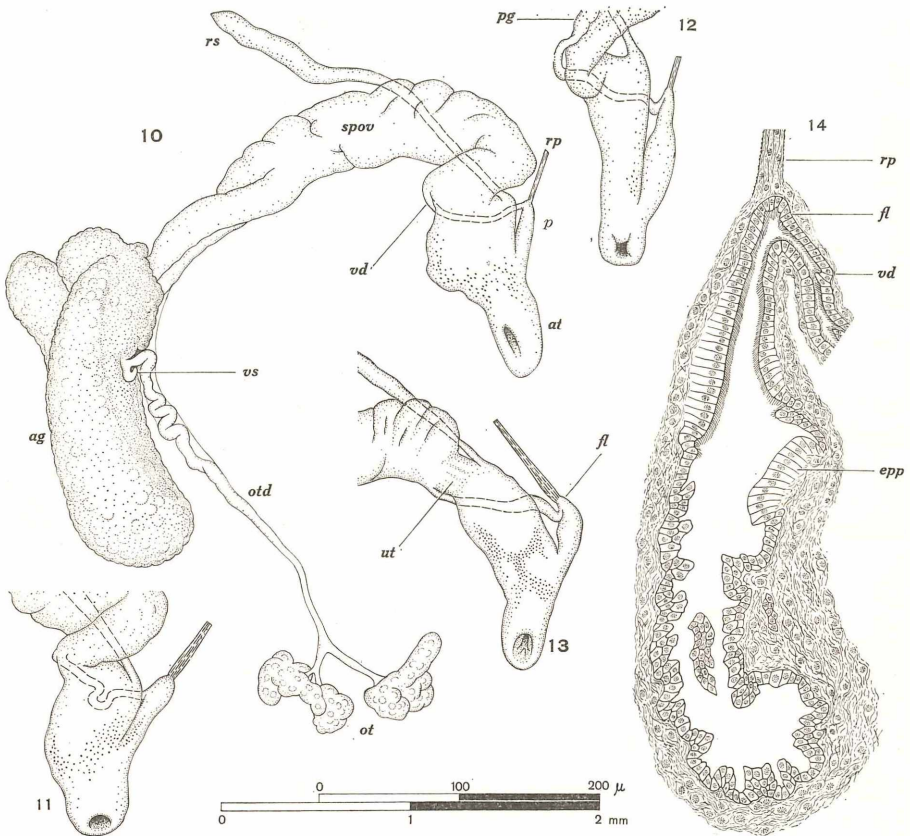


Abb. 10-14. Genitalanatomie von *N. hammonis* aus Schweden; Abb. 10-13 $\times 25$, Abb. 14 $\times 180$. — 10) Genitalsystem eines hemiphallischen Exemplars (Gehäuse ϕ maj. = 3.6 mm); Westerbotten, nahe der alten Kirche von Umeå. — 11) Genitalendwege eines Exemplars vom gleichen Fundort (ϕ maj. = 3.9 mm). Penis kräftiger entwickelt, keulenförmig. — 12) Genitalendwege eines euphallischen Exemplares (ϕ maj. = 4.2 mm); Lappland, Jäkkvik. — 13) Genitalendwege eines euphallischen Exemplares (ϕ maj. = 3.3 mm); Uppland, Svartsjölandet in Mälars-See, Korsudden. — 14) Schematisierter Längsschnitt durch den Penis eines euphallischen Exemplares (ϕ maj. = 3.9 mm); Lappland, Jäkkvik; Orientierung: Schnitt transversal durch das Tier, lateral links. — Abkürzungen: ag Eiweißdrüse, at Atrium genitale, epp Epithelpapille im Penis-Lumen, fl Penis-Flagellum, ot Zwitterdrüse, otd Zwittergang, p Penis, pg Prostata, rp Penis-Retractor, rs Receptaculum seminis, spov Spermoviduct, ut Uterus, vd Vas deferens, vs Vesicula seminalis.

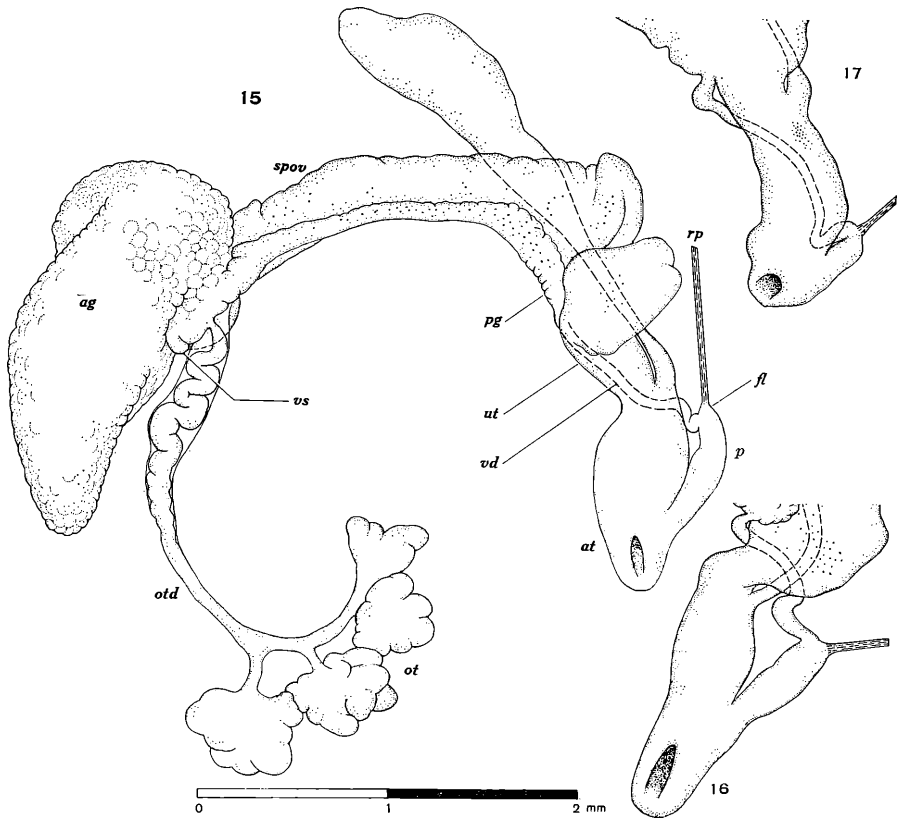


Abb. 15-17. Genitalanatomie von *N. petronella* aus Schweden; $\times 25$; Abkürzungen wie bei Abb. 10-14. — 15) Genitalsystem eines hemiphallischen Exemplares (Gehäuse Φ maj. = 4·8 mm); Norrbotten, Kirchspiel Älvsbyn, Rackberget. Penis mit kleinem Flagellum, das Receptaculum seminis von einer Spermienmasse ausgedehnt. — 16) Genitalendwege eines euphallischen Exemplares (Φ maj. = 5·2 mm); Westerbotten, Vännäs. — 17) Genitalendwege eines hemiphallischen Exemplares (Φ maj. = 4·6 mm); Fundort wie bei Abb. 16.

Bei den hier als hemiphallisch bezeichneten Exemplaren ist der Penis nur als ein einfacher, relativ weitleumiger Sack ausgebildet, mit der beschriebenen Differenzierung schwach ausgeprägt. Bei den euphallischen Exemplaren liegt jene Differenzierung voll ausgeprägt vor, aber auch die bedeutendste Variation. Mitunter kann man etwa bei dem Übergang zwischen dem bewimperten und dem unbewimperten Teil etwas mehr regelmäßig ausgebildete Epithelwarzen (Abb. 14) finden, die evtl. mit dem von BAKER (1928: 17) und FORCART (1957: 105) beschriebenen ovalen Körper identisch sind. Anscheinend kann es sich nicht um bei *hammonis* und *petronella* regelmäßig auftretende Bildungen handeln. FORCART (1928) nennt auch Strukturen, die vielleicht als drüsige bzw. kristal-

line zu deuten sind, aber ich konnte keine solchen in meinem Material feststellen. Dagegen ist die Vagina außerordentlich reich an Drüsenzellen.

Wenn auch die artliche Trennung zwischen *hammonis* und *petronella* durch die Verhältnisse der Genitalanatomie bestätigt wird, sind doch die Übereinstimmungen meist auffallend und unterstreichen, daß die Arten sehr eng verwandt sind.

c) Radula. Die Radulazähne von *hammonis* (Abb. 18) und *petronella* (Abb. 19) zeigen einen auch in Einzelheiten gleichartigen Bau. In der Tabelle 6 werden die Dimensionen und Zahlenverhältnisse der Radulae gegeben. Daraus geht hervor, daß die Zähne von *petronella* auf jeder Stufe kräftiger sind als bei *hammonis*, und im adulten Stadium beträchtlich größer sind. Dieser Unterschied wurde schon von SCHEPMAN (1882) hervorgehoben.

Bei beiden Arten lagen bei Exemplaren aus weitgetrennten Gebieten fast übereinstimmende Dimensionen und Zahlenverhältnisse vor. Dies steht in Übereinstimmung mit der auf der Gehäusemorphologie festgestellten Tatsache, daß *hammonis* und *petronella* geographisch wenig variabel sind⁵⁾.

BAKER (1928: 17-18) gibt für die nearktischen Arten folgende Radula-Formeln:

$$electrina: \quad 59 \times \left(\frac{22-24}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{22-24}{1} \right)$$

$$binneyana: \quad 65 \quad \left(\frac{21}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{21}{1} \right)$$

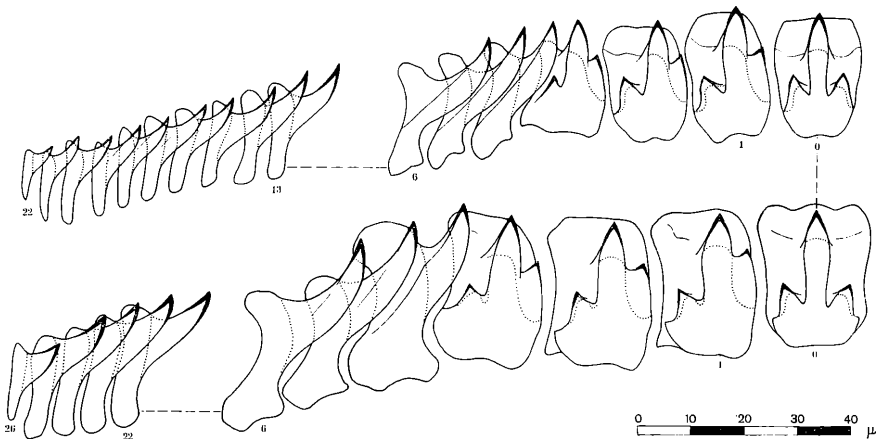


Abb. 18-19. Radulae $\times 700$ von zwei Exemplaren vom Fundort: Schweden, Uppland, Svartsjölandet in Mälar-See, Korsudden. — 18) *N. hammonis* (Gehäuse ϕ maj. 3.3 mm); — 19) *N. petronella* (Gehäuse ϕ maj. ca. 5 mm).

⁵⁾ In der Literatur gibt CLESSIN (1882: 159) und TAYLOR (1914: 89) ganz ähnliche Formeln (mit 25 Marginal-Zähnen) für *hammonis* an. Dagegen gibt CLESSIN für *petronella* eine beträchtlich höhere Zahl der Marginalzähne (34 auf jeder Seite; Material aus Österreich) an. Wenn nicht irgend eine Fehldeutung zugrunde liegt, dürfte es sich um eine lokale Variation handeln.

Tabelle 6.

Maß- und Zahlverhältnisse der Radula von *N. hammonis* und *petronella*.

Art/Fundort	Ge- häuse Diam. maj. mm	Radula Dimensionen mm	Zahn- länge ¹⁾ μ	Radula Formel
<i>N. hammonis</i>				
Schweden, Medelpad, par. Attmar, Bölomsklacken 20. 7. 1956	4·73	1·24×0·41	19·1	$65 \times \left(\frac{25}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{24}{1} \right)$
Schweden, Skåne, par. S. Sandby, Linnebjerg 24. 9. 1924	3·65	1·06×0·36	18·0	$59 \times \left(\frac{21}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{22}{1} \right)$
Kamtschatka, N von Kozyrewsk 8. 8. 1960	3·44	1·03×0·39	17·5	$59 \times \left(\frac{23}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{21}{1} \right)$
Österreich, Bernsdorf	3·40	0·97×0·35	16·7	$58 \times \left(\frac{20}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{19}{1} \right)$
Schweden, Uppland, Svartsjölandet, Korsudden 10. 10. 1954 ²⁾	3·30	0·89×0·34	17·8	$50 \times \left(\frac{20}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{20}{1} \right)$
Schweden, Medelpad, par. Attmar, Bölomsklacken 20. 7. 1956	1·90	0·60×0·21	12·0	$50 \times \left(\frac{14}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{15}{1} \right)$
<i>N. petronella</i>				
Schweden, Norr- botten, par. Älvs- byn, Rackberget 16. 8. 1931	5·20	1·47×0·59	25·0	$59 \times \left(\frac{24}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{26}{1} \right)$
Schweden, Uppland, Svartsjölandet, Korsudden 10. 10. 1954 ³⁾	c:a 5	1·47×0·52	25·2	$58 \times \left(\frac{24}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{24}{1} \right)$
Sibirien, Jenissej, Surgotskoj 18. 9. 1875	4·20	1·11×0·40	21·4	$52 \times \left(\frac{20}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{21}{1} \right)$

Art/Fundort	Ge- häuse Diam. maj. mm	Radula Dimensionen mm	Zahn- länge ¹⁾ μ	Radula Formel
Osterreich, Luggauer Bachtal	3·84	1·15×0·38	20·9	$55 \times \left(\frac{20}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{18}{1} \right)$
Schweden, Westman- land, Järnboås 17. 8. 1952	3·30	1·03×0·41	19·4	$53 \times \left(\frac{22}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{3} + \frac{22}{1} \right)$
Schweden, Hälsing- land, par. Rogsta, Svartudden 15. 7. 1956	1·90	0·63×0·23	12·8	$49 \times \left(\frac{14}{1} + \frac{3}{3} + \frac{1}{5} + \frac{3}{3} + \frac{15}{1} \right)^4$

¹⁾ Die Zahnlänge ist berechnet als Radula-Länge: Anzahl der Querreihen, also eigentlich der durchschnittliche longitudinale Raum der Zähne.

²⁾ Fig. 18.

³⁾ Fig. 19.

⁴⁾ Mittelzahn defekt.

Zusammenfassende taxionomische Gesichtspunkte. In der Anatomie liegen zwischen *hammonis* und *petronella* keine greifbaren strukturellen Differenzen oder Verschiebungen in den Größenrelationen zwischen Teilen der Organsysteme vor. Anscheinend sind die Arten sehr eng verwandt. Im allgemeinen ist *petronella* anatomisch gröber gebaut. Wie aus der schalenmorphometrischen Analyse hervorgeht sind die Arten doch distinkt differenziert, wozu sie in den verschiedenen Teilen ihrer Areale sehr formbeständig auftreten.

Die nearktische *electrina* wurde bisher als die der *hammonis* am nächsten stehende Art betrachtet, mitunter als conspezifisch. Im Lichte der vorliegenden Befunde erscheint diese Auffassung nicht einwandfrei. Der allgemeine Habitus des Gehäuses (vgl. PILSBRY 1946: 257 ff.) erinnert an den der *hammonis*, aber er wird beträchtlich größer (Diam. maj. bis 5·15 mm). Von beiden europäischen Arten unterscheidet sich *electrina* durch die auffallend dichtere Radialstreifung und einen enger aufgewundenen Protoconch. In der Genitalanatomie zeigen alle drei Arten eine weitgehende Übereinstimmung, aber bei *hammonis* und *petronella* inseriert das Vas deferens den Penis seitlich von unten, wozu ein kurzes Flagellum oft vorliegt. Bei *electrina* inseriert das Vas deferens den Penis fast apikal von oben, und ein Flagellum ist nicht beschrieben. Hinsichtlich der Zahl von Follikelgruppen der Zwitterdrüse stimmt *electrina* mehr mit *petronella* als mit *hammonis* überein.

Man kann also nicht sagen, daß *electrina* der *hammonis* oder *petronella* nähersteht, dagegen haben die letzteren gewisse Merkmale gemeinsam im Gegensatz zu *electrina*. Es scheint befugt, diese als ein wenig mehr von den paläarktischen Arten differenziert aufzufassen, als diese untereinander.

Nach BAKER (1930: 196-197) steht die in W-Nordamerika lebende *N. binneyana occidentalis* habituell *hammonis* noch näher als *electrina*. Auch hinsicht-

lich der Insertion des Vas deferens stimmt *binneyana occidentalis* mit *hammonis* (und *petronella*) überein, dagegen, wenn man den Bau des Penis berücksichtigt, liegen recht bedeutende Unterschiede zwischen *binneyana occidentalis* und den drei anderen Arten (vgl. BAKER 1928: T. 3 F. 5) vor. Bei *binneyana occidentalis* ist der Penis intern und extern am breitesten in dem untersten $\frac{1}{3}$, während die oberen $\frac{2}{3}$ ein verengtes Lumen haben.

Die Radula-Verhältnisse der nearktischen Arten sind zu wenig bekannt, um bestimmte Schlüsse zu erlauben.

Die paläarktischen Arten schließen also in gewissen Hinsichten *electrina*, in anderen Hinsichten *binneyana occidentalis* enger an, und intermediäre Formen sind nicht nachgewiesen. Auch die *hammonis*-Stücke aus Kamtschatka zeigten keine Konvergenz gegen irgendeine der amerikanischen Formen auf, sondern schließen an die europäische *hammonis* sehr eng an. Eine Zusammenführung zum holarktischen Formenkreise ist also kaum durchführbar. Diese Umstände sind noch mehr unterstrichen, wenn man die geographische Variation von *binneyana* berücksichtigt. Ihre in O-Nordamerika lebende Nominat-Rasse ist *petronella* habituell ähnlich, aber beträchtlich kleiner, wogegen die kleinere paläarktische Art *hammonis* als habituelles Gegenstück die größere nearktische Art *electrina* hat.

Die Verhältnisse sind also recht verwickelt, aber die Schlußfolgerung scheint meist naheliegend, daß die Differenzierung zwischen *hammonis* und *petronella* eine spätere Stufe repräsentiert als die grundlegende Trennung zwischen der nearktischen bzw. paläarktischen *Nesovitrea*-Gruppe. Das Beispiel der *Nesovitreen* zeigt auch, daß eine Gruppierung in vikariierende nearktische und paläarktische Arten eine kompliziertere Aufgabe ist als bisher angenommen. Um eine sichere Unterlage zu erhalten, dürfte auch das fossile Material berücksichtigt werden.

Im Anschluß an diese Untersuchung wurde auch der Typus von *Helix viridula* MENKE, aus dem Senckenberg Museum, zu meiner Verfügung gestellt. Es zeigte sich unmittelbar, daß es sich um eine typische, zu *hammonis* gehörende Form handelte. Auch von diesem Typus sind die Dimensionen in der Tabelle 3 gegeben.

Von verschiedenen Verfassern (z. B. WESTERLUND 1886, TRYON 1886, LICHAREV & RAMMELMEYER 1952) wird der von BOURGUIGNAT (1870) aus Spanien beschriebene *Zonites jaccetanicus* als Varietät von *N. petronella* aufgefaßt. Eine Prüfung des Typus (heute im Museum von Genève) hat ergeben, daß es sich um eine deutlich unterschiedene Art handelt. Die Gehäusemaße unterscheiden sich deutlich von denen von *petronella* (vgl. Tabelle 3). Wichtiger ist, daß die Naht auffallend mehr eingedrückt ist, das Gewinde regelmäßig konisch, die Umgänge enger aufgewunden und ein im allgemein mehr *Zonitellus*-ähnlicher Habitus. Die Relation β (= 2.40) liegt außerhalb der Variationsbreite der *Nesovitrea*-Arten. Dazu kommt, daß die Radialskulptur weniger regelmäßig ist, wogegen auf der Oberseite eine mehr auffallende, feine Spiralskulptur vorhanden ist, wodurch das Gehäuse einen seidenartigen Glanz erhält. Die Farbe ist licht horn gelb.

Überhaupt scheint es unwahrscheinlich, daß es sich um eine *Nesovitrea*-Art handelt, jedenfalls kann *Z. jaccetanicus* kaum an irgendeine der europäischen *Nesovitrea*-Arten angeschlossen werden. Die Frage ihrer taxonomischen Stellung muß offenbleiben, bis sie anatomisch geprüft werden kann. — Eine andere Sache ist, daß Angaben von *Z. jaccetanicus* aus verschiedenen anderen Gebirgsländern wahrscheinlich auf echte *N. petronella* begründet sind.

V. Zur Frage der Nomenklatur.

Der Name *Helix petronella* L. PFEIFFER steht auf der „Official List of Specific Names in Zoology“ (Opinion 336, No 390, 1955) und dessen taxonomischer Inhalt wurde von FORCART geklärt, der den betreffenden Lectotypus festlegte (FORCART 1960: Abb. 1). Dieser wurde durch freundliches Entgegenkommen von Dr. FORCART selbst dem Verfasser 1962 auf der Depositionsstelle, British Museum London, demonstriert. Seine Übereinstimmung mit der in Skandinavien sehr verbreiteten Art, *N. petronella* auctt., konnte einwandfrei festgestellt werden. Seine Maße sind in Tabelle 3 gegeben, woraus hervorgeht, daß die für *petronella* kennzeichnenden Merkmale sehr deutlich ausgeprägt sind. Hinsichtlich der Relation β (= 1.92) liegt der Lectotypus ganz außerhalb der Variation von *N. hammonis*.

Für die andere Art kommen 3 Namen in Frage, namentlich *Helix hammonis* STRÖM, *Helix viridula* MENKE und *Helix radiatula* ALDER. *H. viridula* ist, wie schon erörtert, durch einen Lectotypus festgelegt. Von *H. radiatula* ist Typenmaterial nicht bekannt, aber die Beschreibung ist ganz einwandfrei. Leider ist noch nicht geklärt, welcher dieser zwei Namen die Priorität besitzt. Beide wurden 1830 veröffentlicht, *H. viridula* MENKE (1830: 127) sicher nicht früher als im April, aber wahrscheinlich später; *H. radiatula* ALDER (1830: 38) nach Archivforschungen, die wir Curator A. M. TYNAN (Hancock Museum, Newcastle upon Tyne, England) verdanken, sehr wahrscheinlich im August.

Der älteste Name ist *Helix hammonis*, der 1765 von STRÖM veröffentlicht wurde. Dieser Name ist aber nicht allgemein angenommen worden. Namentlich in der britischen Literatur hat man ihn *H. radiatula* nachstehen lassen, wegen Kritik von TAYLOR (1914: 87) und KENNARD & WOODWARD (1920: 84), die geltend machten, daß die Originalbeschreibung nicht zutreffend sei. Für den Verfasser ist die Kritik unbefugt und mit besonderer Hinsicht darauf, daß, falls der Name *hammonis* abgelehnt wird, der ungeeignete Name *viridula* wahrscheinlich Priorität erhalten dürfte, sollen die Gründe einer Festlegung des Namens *hammonis* hier näher diskutiert werden.

Der Name *viridula* ist anscheinend ungeeignet, teils weil er bisher niemals als Artnamen für die betreffende Art gebraucht wurde, teils weil er sich auf eine Farben-Variante von untergeordneter Bedeutung einer normal horn-braunen Art bezieht, und in manchen Gegenden völlig fehlt.

Wenn man STRÖM's Beschreibung mit der unbestreitbaren Beschreibung ALDER's vergleicht, findet man, daß sie hinsichtlich einer Reihe von Merkmalen fast übereinstimmen, namentlich in der Charakteristik der Gehäuseform, Farbe des Gehäuses und des Tieres, Zahl der Umgänge, Breitenrelation zwischen dem letzten und den inneren Umgängen und der Ausbildung des Nabels. Nur bei ALDER sind die Radialsulptur und die ausgeflachte Naht hervorgehoben, wozu ein exaktes Größenmaß gegeben wird. Dagegen beschreibt nur STRÖM die Form der Mündung und den Kallus (der anscheinend bei den ALDER zugänglichen Stücken fehlte). Betreffs der Größe sagt STRÖM nur „liden“ = klein, aber durch Vergleich seiner Abbildung kann man eine Auffassung darüber erhalten. Es zeigt sich, daß die 18 Arten (von Insekten und Schnecken) von STRÖM in einem Maßstab abgebildet sind, der von Originalgröße bis etwa $1.4\times$ Vergrößerung

bei den kleineren Formen wechselt. Das Bild von *Helix hammonis* ist 5·5 mm groß, und gegen den gegebenen Hintergrund widerspricht dies kaum, daß STRÖM's Art mit *N. hammonis* auctt. identisch war.

Zusammenfassend kann also festgestellt werden, daß in STRÖM's Beschreibung kein Punkt mit *hammonis* auctt. unvereinbar ist, dagegen deuten gewisse Merkmale bestimmt auf jene Art. Da einige Verfasser aber die Identität von *hammonis* STRÖM in anderer Weise aufgefaßt haben, muß indessen geprüft werden, ob die Originalbeschreibung dafür Raum gibt. Da STRÖM ausschließlich in Norwegen lebende Arten behandelte, sind denkbare Alternativen nur unter den in diesem Lande vorkommenden Landschnecken zu suchen.

Ein solcher Vergleich zeigt, daß *Aegopinella pura* (ALDER) wegen der Farbe des Tieres (weißlich), *Zonitoides nitidus* (MÜLLER) wegen der Farbe des Gehäuses (dunkelbraun, ohne Kallus) und Windungszahl (4·5), *Discus ruderratus* (HARTMANN) wegen auffallender Rippung und Fehlen des Kallus und *Discus rotundatus* (MÜLLER) wegen der Windungszahl (6) u. a. Merkmalen ausgeschlossen sind. Die von BINNEY & BLAND (1869: 48) vorgeschlagene „*Hyalina fabricii*“ [= *Euconulus fulvus* (MÜLLER)] ist schon wegen ihrer völlig verschiedenen Gehäuseform ausgeschlossen. KENNARD & WOODWARD (1920), schließlich, denken sich die Möglichkeit von Jungstufen irgendeiner größeren Art, wovon *Aegopinella nitidula* (DRAPARNAUD) und *Oxychilus alliarius* (MILLER) die naheliegendsten sind. Diese legen aber keinen Kallus an, und haben bei der betreffenden Größe beträchtlich weniger als die für *hammonis* angegebenen 4 Umgänge. Übrigens, wenn STRÖM mit diesen Arten in Berührung gekommen wäre, sollte er die adulten Tiere bemerkt haben. Dies ist aber anscheinend nicht der Fall, da er keine größere Zonitiden-ähnliche Schnecke als seine *hammonis* nennt.

Es dürfte überflüssig sein, fernere, von *hammonis* auctt. noch mehr abweichende Arten zu diskutieren. Die Übersicht zeigt, daß die Originalbeschreibung nicht nur für die betreffende Art gut zutrifft, sondern auch auf keine andere Art zurückführbar ist. Unter diesen Umständen kann der Tatsache, daß verschiedene ältere Verfasser den Namen als Synonym für andere Arten (vgl. Übersicht bei KENNARD & WOODWARD 1920) betrachtet haben, kein Gewicht beigemessen werden. Es zeigt nur, daß entweder die betreffenden Verfasser STRÖM's Beschreibung nicht aufmerksam gelesen haben, oder daß die Beschreibungen der anderen Arten so allgemein gehalten waren, daß sie auch für *hammonis* zutrafen.

Die Auffassung, daß der Name *Helix hammonis* das älteste Synonym darstellt, muß also als sehr fest begründet betrachtet werden. In den meisten neueren Arbeiten von Handbuchcharakter (vgl. ADAM 1960, LICHAREV & RAMMELMEYER 1952, PILSBRY 1946 und JAECKEL, 1962) ist er auch als solcher akzeptiert. Die Nomenklaturfrage wird mehr eingehend in einer Application behandelt, die in naher Zukunft an die International Commission on Zoological Nomenclature gerichtet wird. In dieser wird die Aufführung von *Helix hammonis* in der Official List, zusammen mit der Validisierung der Typen von *H. hammonis*, *viridula* und *petronella* vorgeschlagen werden. Die Festlegung des Namens *hammonis* ist auch von dem Gesichtspunkt wünschenswert, da man in anderem Falle mit der Möglichkeit rechnen muß, daß der Name *viridula* Priorität erhalten könnte.

VI. Ökologische Charakteristik.

Um eine adequate Auffassung einer Art als biologische Einheit zu erhalten, soll sie nicht nur morphologisch erfaßt, sondern auch ihre Lebensweise berücksichtigt werden. Da die beiden europäischen *Nesovitrea*-Arten in so großer Erstreckung in der ökologischen und tiergeographischen Literatur entweder nicht auseinandergehalten, oder, im Falle der f. *viridula*, verwechselt worden sind, dürfte ein Versuch, ein klareres Bild zu geben, befugt sein. Da wir leider fast nichts über ihre Biologie im engeren Sinne wissen, wird die Darstellung zur Ökologie begrenzt.

a) Autökologie. Die vorliegenden ökologischen Beobachtungen und Ergebnisse beziehen sich auf das Auftreten von *hammonis* und *petronella* in Schweden und sind überwiegend auf eigene Feldstudien begründet. Sie geben ein Bild von den Arten unter teilweise optimalen Bedingungen, unter welchen z. B. *petronella* auf niedrigen Höhenlagen auftritt. Dies dürfte eine gewisse Perspektive über das teilweise exklusivere Auftreten der Arten in Kontinental-Europa geben.

In recht großen Teilen von Schweden leben die Arten in der Mehrzahl der Biotope zusammen. Doch zeigt *hammonis* das breitere ökologische Register. Wenn nur eine der Arten angetroffen wurde, handelte es sich fast immer um *hammonis*. Sie ist ausgeprägt euryök und kommt auch auf Extrem-Biotopen wie Hochmooren, trockenen Heiden, sehr nassen Sümpfen wie auch an salinen Ufern vor. Unter solchen Bedingungen fehlt dagegen *petronella* völlig. Im ganzen ist diese auch an die etwas schattigeren und feuchteren, aber nicht nassen Biotope gebunden. Von den für Mollusken günstigeren Biotopen ist es aber bemerkenswert, daß *hammonis* freilich in ausgesprochenen Kalkbiotopen gelegentlich nicht zu finden ist. Auch in warmen, etwa S-exponierten Lagen in Steingeröll, mit einer forderungsvollen Vegetation von *Ulmus*, Kräutern etc. und ähnlichen Biotopen, kann man sie vergebens suchen. Ihr individuenreichstes Vorkommen zeigt sie in mesotrophen Laub- und Mischwäldern.

Gegen das südliche Schweden wird *petronella* auffallend spärlicher und in den küstennahen Gegenden von S-Schweden, sowie auch in der äußeren Zone der Stockholmer Schären fehlt sie fast vollständig. In den peripheren Teilen der Verbreitung kommt *petronella* in älteren, schattigen, ziemlich vegetationsreichen und gern feuchten Laub- und Mischwäldern vor, und besonders, wenn eine solche Vegetation in Gebirgsschluchten und Steingeröll lokalisiert ist. Nicht überraschend zeigt sie in den peripheren Gegenden eine gewisse Vorliebe für Nordschluchten, zusammen mit u. a. *Discus ruderatus*. Dagegen findet man sie nur selten in Sumpfwäldern, Bachtälern (Biotope, die für das Gebiet des gemeinen Vorkommens der Art typisch sind) und überhaupt nassen Standorten. *N. petronella* hat auch gewisse Forderungen an relativ ursprüngliche, ungestörte Verhältnisse, was wohl mit Schwierigkeiten von Neubesiedlungen nach lokalen Ausrottungen der spärlichen Populationen im Zusammenhang steht. Wo die Forderungen an Ursprünglichkeit hinreichend entgegenkommend sind, kann sie auch unter trophisch weniger günstigen Bedingungen auftreten. Die südschwedischen Populationen von *petronella* sind gewöhnlich auffallend individuenärmer als die von *hammonis*.

Gegen Norden, wie auch in dem Hochgebirge tritt dagegen *hammonis* zurück, während *petronella* in gesteigerter Frequenz und Individuenreichtum vor-

kommt. Wie auf dem Kontinent (vgl. KLEMM 1959:168, JAECKEL 1962: 129-130) steigt auch in Skandinavien *petronella* höher als *hammonis*, wie aus der nebenstehenden Tabelle 7 hervorgeht. Sichere Funde von *hammonis* oberhalb der Waldgrenze liegen nicht vor (vgl. S. 189, Note 2), während *petronella* auf günstigeren Stellen in der Regio alpina, wie auf Wiesen, Dryas-Heiden und unter Gebüsch, vorkommt.

Unterhalb der Waldgrenze, aber noch auf recht hohen Lagen in der Birkenregion, ist *petronella* eine ziemlich euryöke Art, während *hammonis* vorzugsweise in trophisch etwas günstigeren Biotopen vorkommt. In den *Empetrum*- und *Vaccinium*-reichen Heide-Birkenwäldern findet man fast immer nur *petronella*. Dagegen ist *hammonis* regelmäßig in den Sumpfbiotopen, und in den oligotrophen, offenen Mooren kommt nur diese vor. Gegen diesen Hintergrund ist es recht bemerkenswert, daß in N-Schweden *petronella* recht regelmäßig als Uferart auftritt, namentlich in der oberen, relativ vegetationsreichen Zone, wo sich dagegen *hammonis* nur selten einstellt. In S-Schweden meidet dagegen *petronella* fast diesen Biotop, wogegen *hammonis* hier regelmäßig vorkommt.

Die Abhängigkeit der Arten von den edaphischen Verhältnissen kommt in den pH-Relationen zum Ausdruck. In der Tabelle 8 sind die Amplituden hinsichtlich pH in verschiedenen Gegenden zusammengefaßt. Die Werte beziehen sich auf die oberflächliche Förna-Schicht⁶⁾ und sind vom Verfasser durch kolorimetrische Methode festgestellt. Die Anzahl der pH-untersuchten Lokalitäten, die den Ergebnissen zugrunde liegt, bzw. auf wie vielen von diesen jede Art angetroffen worden ist, geht aus der Tabelle 8 hervor.

Die Tabelle veranschaulicht die gegen Süden sich steigernde edaphische Empfindlichkeit von *petronella*, während *hammonis* in dieser Hinsicht im ganzen Lande mehr einheitlich auftritt. Die höhere pH-Grenze für *hammonis* in N-Schweden bezieht sich auf einen sehr nassen Standort, wo *petronella* anscheinend aus hydrographischen Gründen fehlte. Die extrem sauren Werte wurden auch nahe der vertikalen Verbreitungsgrenze beider Arten festgestellt, weshalb man also hier nicht von einer gesteigerten Aciditäts-Empfindlichkeit sprechen kann.

Die Arten zeigen also begrenzte aber deutliche regionale Verschiebungen in ihrem ökologischen Auftreten. Diese Verschiebungen gelten sowohl für das Verhältnis zu Feuchtigkeit, Exposition und edaphischen Bedingungen und laufen zwischen verschiedenen Biotop-Typen nicht parallel. Als Folgewirkung der mehr ausgeprägten Stenotopie und markant herabgesetzten Frequenz gegen Süden bei *petronella* wird die Wiederbesiedlung von Lokalitäten, wo die Art durch — wesentlich — menschliche Eingriffe ausgegangen ist, erschwert, was als eine gewisse Abhängigkeit von ursprünglichen Bedingungen zum Ausdruck kommt.

⁶⁾ Für die lockere, oberflächliche Schicht, in welcher sich der Hauptteil der Landschnecken aufhält, wird hier der altnordische Provincialismus Förna gebraucht. Dieses Wort ist in der internationalen pädologischen Literatur eingebürgert, und von u. a. BALOGH (1958) und KÜHNELT (1950) gebraucht. Die sachmäßige Abgrenzung wechselt etwas zwischen verschiedenen Verfassern. In der vorliegenden Darstellung wird als Förna bezeichnet: die lockere Schicht von partiell abgebauten Pflanzenteilen etc., die die stärker umgewandelte und homogenisierte Schicht von Mulm, Torf, Roh-Humus u. dgl. auflagert.

Tabelle 7.

Die vertikalen Grenzen von *N. hammonis* und *petronella* in N-Skandinavien.

Gebiet	<i>hammonis</i> m	<i>petronella</i> m
Norwegen, Finnmarken (c:a 69°N) ¹⁾	niedriger als <i>petronella</i>	550
Schweden, Torne Lappmark (c:a 68°N) ²⁾	700	800
Schweden, Lule Lappmark (c:a 67°N)	<700	>800
Schweden, Lycksele Lappmark (c:a 66°N)	690	840

¹⁾ Nach OEKLAND (1925: 74).

²⁾ Modifiziert nach JAECKEL (1961). JAECKEL (1961: 35) gibt an, daß bei Abisko in Torne Lappmark *N. hammonis* in den meisten Populationen von der f. *viridula* vertreten ist. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen anderer Forscher und beruht anscheinend auf Fehlbestimmungen von morphologisch etwas konvergenten Stücken von *petronella*. Der Verfasser hatte 1961 die Gelegenheit das Originalmaterial von JAECKEL durchzusehen und konnte keine f. *viridula*, sondern nur *petronella* finden. Aus den von JAECKEL (: 30-31) angegebenen Fundorten Låktavagge und Tornehamn in der alpinen Region lag keine *hammonis* vor, nur *petronella*. Das vertikale Auftreten von *hammonis* wird dadurch mehr begrenzt als JAECKEL annimmt.

Tabelle 8.

pH-Amplitude von *N. hammonis* und *petronella* in verschiedenen Teilen von Schweden.

Gebiet	Anzahl unter- suchter Loka- litäten	<i>hammonis</i>		<i>petronella</i>	
		Fund- orte	pH	Fund- orte	pH
N-Schweden, Lule und Lycksele Lappmark	76	55	4.5—8.0	66	4.5—7.2
M-Schweden, Ångermanland	92	91	4.0—8.3	81	4.0—8.3
S-Schweden, SW-Teil von Westergötland	127	127	4.0—7.5	48	4.9—7.5

Die f. *viridula* zeigt in Schweden fast eine identische Ökologie wie die Hauptform von *hammonis*. Die von JAECKEL (1962: 129) angegebene Vorliebe für weniger günstige Plätze ist jedenfalls für N-Europa nicht zutreffend. Das einzige, das möglicherweise auf einen kleinen Unterschied in den ökologischen Forderungen deutet, ist, daß die f. *viridula* nicht auf Hochmooren angetroffen worden ist. Die Signifikanz dieser Feststellung ist jedoch nicht stark, da das Fundmaterial von Hochmooren sehr beschränkt ist. Unter allen Umständen deutet es nicht auf eine Vorliebe für weniger günstige Be-

dingungen, sondern auf den Gegensatz, daß die f. *viridula* dafür etwas mehr empfindlich ist. In Gegenden, wo beide Formen häufig sind, kann bald die eine und bald die andere in gleichartigen Biotopen dominieren.

b) Synökologie. Wie schon bemerkt, zeigen in Schweden die beiden Arten, mit bestimmten regionalen Ausnahmen, ein breites ökologisches Register. Sie werden also in sehr verschiedenen Molluskengesellschaften angetroffen. Eine synökologische Charakterisierung ihres Auftretens wird deshalb am einfachsten durch Beispiele die ökologisch und/oder geographisch an der Grenze des Vorkommens liegen, gemacht, oder negativ durch demonstrieren, wo die Arten nicht mehr auftreten. In der Tabelle 9 werden die Molluskengesellschaften in einer Reihe in jenen Hinsichten typischen Biotopen dargestellt. Sämtliche Beispiele sind aus Schweden.

Tabelle 9.

Art/Fundort	Abundanz ¹⁾						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Cochlicopa lubrica</i> (MÜLLER)	—	2	2	—	2	3	—
<i>C. lubricella</i> (PORRO)	—	—	—	—	—	2	3
<i>Columella aspera</i> WALDÉN	—	—	—	—	—	3	—
<i>C. edentula</i> (DRAPARNAUD)	—	3	2	2	3	—	—
<i>C. columella</i> (MARTENS)	—	—	—	—	3	—	—
<i>Truncatellina cylindrica</i> (FÉRUSSAC)	—	—	—	—	—	—	2
<i>Vertigo pusilla</i> MÜLLER	—	—	—	—	—	2	—
<i>V. lilljeborgi</i> (WESTERLUND)	—	—	2	—	2	—	—
<i>V. pygmaea</i> (DRAPARNAUD)	—	—	—	—	—	—	3
<i>V. substriata</i> (JEFFREYS)	—	—	2	—	2	3	—
<i>V. alpestris</i> ALDER	—	3	—	—	—	—	—
<i>V. ronnebyensis</i> (WESTERLUND)	—	3	—	1	—	—	—
<i>V. arctica</i> (WALLENBERG)	1	3	1	—	2	—	—
<i>Chondrina clienta</i> (WESTERLUND)	—	—	—	—	—	—	2
<i>Pupilla muscorum</i> (L.)	—	—	—	—	—	—	2
<i>Vallonia pulchella</i> (MÜLLER)	—	—	—	—	—	—	2
<i>Zoogenetes harpa</i> (SAY)	1	2	1	2	—	—	—
<i>Punctum pygmaeum</i> (DRAPARNAUD)	3	3	3	3	2	2	2
<i>Discus ruderratus</i> (HARTMANN)	—	3	1	2	—	—	—
<i>Vitrina pellucida</i> (MÜLLER)	2	3	2	3	—	—	2
<i>Euconulus fulvus</i> f. <i>fulvus</i> (MÜLLER)	3	4	3	3	2	3	—
<i>E. fulvus</i> f. <i>alderi</i> (GRAY)	—	—	1	—	—	—	—
<i>Vitrea crystallina</i> (MÜLLER)	—	—	—	—	—	2	—
<i>Nesovitrea hammonis</i> (STRÖM)	—	—	2	—	1	3 ²⁾	—
<i>N. petronella</i> (PFEIFFER)	2	3	2	2	—	2	—
<i>Oxychilus alliaris</i> (MILLER)	—	—	—	—	—	1	—
<i>Arianta arbustorum</i> (L.)	—	—	1	—	—	2	—
<i>Arion subfuscus</i> (DRAPARNAUD)	—	2	2	1	—	—	—
<i>Deroceras laeve</i> (MÜLLER)	—	—	1	—	—	—	—

¹⁾ Die Ziffern bedeuten, daß die Arten in einer Siebprobe von etwa 15 dm³ Ursprungsvolum in den unten angegebenen Individuenzahlen gefunden wurden. 1 = 1 Exempl. 2 = 2-9 Exempl. 3 = 10-99 Exempl. 4 = 100-999 Exempl. (vgl. WALDÉN 1965: 98).

²⁾ Auch f. *viridula*.

Fundortbeschreibungen.

I. Lappland, Lule Lappmark, Umgebung von Laidaure, N von Aktsek. Ein kleiner krattartiger Bestand in einer blockreichen Niederung gegen S auf über 800 m, oberhalb der Waldgrenze. Felsenunterlage: saure Vulkaniten. Weiden (hauptsächlich *Salix phyllifolia* und *lanata*) mit etwas *Juniperus communis*, *Betula tortuosa* und *nana* eingemischt. Auf nicht zu stark beschatteten Stellen üppige Untervegetation von *Geranium silvaticum* und Gras; auch *Trollius europaeus*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Oxyria digyna*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus* und *uliginosum*, lokal dominantes *Empetrum hermaphroditum*. Sehr reiches Fallaub; pH in diesem 4-5. — Leg: H. W. WALDÉN 26. 7. 1959.

Typischer Biotop von *petronella* in der alpinen Region.

II. Lappland, Lule Lappmark, Umgebung von Peraure, Tjatsevaggetjåtkko. Lichter wiesenartiger Laubwald in Talus gegen N. Sauer, granitig-schiefriger Felsengrund. Hauptsächlich *Betula tortuosa*, *Sorbus aucuparia* und *Salix lanata*. Reiche Vegetation von Gras, *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus saxatilis*, *Geranium silvaticum*, *Aconitum septentrionale*, *Trollius europaeus*, *Dryopteris spinulosa* usw. moosreich, überwiegend *Hylocomium splendens*. Niveau zwischen 660-560 m; im unteren Teil auch *Populus tremula*, in der Feldschicht überwiegend *Vaccinium myrtillus* und *Dryopteris linneana*. pH in der Förnaschicht < 6. — Leg: H. W. WALDÉN 18. 7. 1964.

Typischer Biotop in der obersten Waldregion, wo nur *petronella* zu finden ist.

III. Lappland, Lycksele Lappmark, par. Sorsele, Laivatjåtkko. Wiesenartiger Birkenwald (*Betula tortuosa*) am Südhang auf 690 m Niveau auf kalkhaltigen Amphiboliten und Glimmerschiefern. Ziemlich reichlich mit Weiden (hauptsächlich *Salix glauca*, *lapponum* und *lanata*), etwas *Juniperus communis*. Reiche Gras- und Kräutervegetation mit u. a. *Deschampsia caespitosa*, *Nardus stricta*, *Geranium silvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale* und *Trollius europaeus*. Auf trockenen Stellen hauptsächlich *Vaccinium myrtillus* und *Deschampsia flexuosa*, in nasserem, moorigen Zügen besonders *Nardus stricta*, *Cirsium heterophyllum*, *Potentilla erecta*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum*, *Caltha palustris* und Braunmoose. pH in der Förnaschicht c:a 7. — Leg: H. W. WALDÉN 3. 8. 1963.

Eine günstige Lokalität auf hohem Niveau, wo beide *Nesovitreia*-Arten vorkommen. Dieses Lokal repräsentiert die vertikale Grenze für *hammonis*.

IV Lappland, Lule Lappmark, 19 km NO von Kvikkjokk, an der W-Seite des Berges Nammates auf ziemlich sauren, schiefrigen Bergarten. Fichtenwald mit Einmischung von Birken (*Betula pubescens*), Kiefern, Weiden usw. in der Schlucht gegen S. Reiche Bodenvegetation von *Vaccinium myrtillus* und *vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Dryopteris linneana*, verschiedene Kräuter, lokal *Geranium silvaticum*, *Aconitum septentrionale* und *Trollius europaeus*. Moosreich, u. a. *Rhytidadelphus triquetrus*. pH in der Förnaschicht 5-5. — Leg: H. W. WALDÉN 28. 7. 1959.

In diesem für die obere Nadelwaldregion typischen Biotop konnte *hammonis* nicht nachgewiesen werden.

V. Lappland, Torne Lappmark, an der SW-Seite des Berges Snoritjåtkko, N von Torne Tråsk. Am Rande eines stark kalkbeeinflussten Moores, in flacher Neigung gegen SW. Überwiegend *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, Einmischung von *Filipendula ulmaria*, *Equisetum palustre*, *Scirpus caespitosus*, *Pinguicula vulgaris* u. a. Seggen- und Kräuterarten. Verstreut Birken und Grauerlen. pH-Werte in der Förnaschicht von > 7 bis < 8 notiert. — Leg: H. W. WALDÉN 30. 7. 1957

Ein Beispiel eines Biotops in der oberen Waldregion, wo nur *hammonis* angetroffen wurde.

VI. Westergötland, par. Angered, NO von Agnesberg. Wald in ziemlich steiler Bergschlucht (Gneis) gegen N, mit Absätzen und groben Blöcken. Oberst Kiefernwald, darunter *Sorbus aucuparia*; auch zerstreut *Populus tremula*, *Quercus* sp., *Corylus avellana*, *Acer platanoides*, lokal auf einem blockreichen Absatz *Tilia cordata*. Hauptsächlich

lich Gras, Moose und *Polypodium vulgare*, unten, in mulmiger Schlucht, *Anemone nemorosa*, *Oxalis acetocella* u. a. Kräuter, Gras. Gneis-Untergrund. — Leg: H. LOHMANDER 19. 5. 1922.

Ein typischer Biotop für *petronella* in der küstennahen Gegend von SW-Schweden, wo die Art sehr selten ist.

VII. Öland, par. Vättinge, Mörbylilla Alvar. Verkarstete Kalksteinebene mit xerothermer Vegetation. In den Karstspalten *Prunus spinosa*, *Polygonatum officinale*, *Cynanchum vincetoxicum* etc., Moose. Auf den Kalkfelsen neben den Spalten Gruppen von *Juniperus communis*, unter welchen Moose, *Filipendula hexapetala*, *Potentilla reptans*, *Sedum acre* und *album*, *Taraxacum* sp. usw. wachsen. Förna-Anhäufungen hauptsächlich in den Karstspalten. — Leg: H. LOHMANDER 13. 10. 1937.

Ein Beispiel eines Kalkbiotops von extremem Typ, wo keine der *Nesovitrea*-Arten Lebensbedingungen findet.

Es dürfte überflüssig sein, die durch die gegebenen Beispiele hervortretenden Verhältnisse näher zu diskutieren. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß, wie in ihrer Taxionomie, *hammonis* und *petronella* auch in ökologischer Hinsicht nahe Beziehungen zeigen, aber gleichzeitig auch deutliche Differenzen. Unter optimalen Bedingungen treten sie fast gleichartig auf, wogegen unter extremen Verhältnissen ihre Ökologie recht verschieden scheint. Die in dem skandinavischen Raum hervortretenden Differenzen spiegeln die tiergeographischen und ausbreitungshistorischen Unterschiede zwischen *hammonis* und *petronella* wieder, soweit diese heute beurteilbar sind. Es liegt in der Natur der Sache, daß unsere Auffassung über diese Verhältnisse noch unsicher sein muß, weil sie in großer Erstreckung auf taxionomisch unzuverlässige Angaben gegründet ist. In manchen Fällen ist man auf Vermutungen angewiesen, was sich unter dem einen oder anderem Namen verbirgt. Es ist die Hoffnung des Verfassers, daß die vorliegende Arbeit eine Grundlage für das vertiefte Studium der Ökologie, Biologie, Tiergeographie usw. der Arten bietet.

Summary.

On the taxonomy, nomenclature and ecology of *Nesovitrea hammonis* (STRÖM) and *N. petronella* (L. PFEIFFER).

The taxonomic relation between *N. hammonis* and *petronella* has long been controversial. Recently KLEMM (1959) has argued that they are specifically distinct, while FORCART (1960) and RIEDEL (1957) have regarded them as probably colour varieties of one species. The present paper is an attempt to demonstrate that they are specifically distinct and to clarify the nomenclature and elucidate their ecology.

1. A series of samples of the two presumptive species from localities where they were collected under topographically and ecologically sympatric conditions was subjected to biometric analysis. A preliminary test showed that the relation $\beta = B_{\text{tot.}}/B_{\text{part.}}$ (see Fig. 1) was suitable for this analysis, and that this had to be based on specimens exceeding 3 mm in major diameter (see Fig. 2).

2. In material from Lappland, N. Sweden, specimens above a certain size proved easily separable on morphological characters given by EHRMANN (1933), and it appeared that specimens assigned to *hammonis* were always brownish, while those assigned to *petronella* always had hyaline, almost colourless shells.

Consequently the shell colour could always be regarded as a genetical indication of the two species. Statistical analysis of the β values confirmed that this assumption was justified. The value of $t = 18.2$ corresponds to an absolute significance of the difference between *hammonis* and *petronella* in the material from Lapland. The range of variation of β in this material, plotted against major diameter of shell, is demonstrated in Fig. 2.

3. The analysis of corresponding sympatric samples from Westergötland in S. Sweden and from the vicinity of Gothenburg gave $t = 19.3$ and 15.3 respectively, both values corresponding to an almost absolute significance for the difference between *hammonis* and *petronella*.

4. In S. Sweden the light greenish hyaline f. *viridula* of *hammonis* is common and often confused with *petronella*. Statistical analysis of sympatric samples of the typical form of *hammonis* and f. *viridula* gave $t = 0.55$; $P = 0.5 < 0.6$, which confirms their close relationship, whereas *petronella* and *hammonis* f. *viridula* proved statistically highly different ($t = 13.0$).

5. Finally, non-sympatric material from the Alps was examined. Again an extremely high significance for the difference between *hammonis* and *petronella* was demonstrated ($t = 13.9$). The survey definitely confirms their specific distinctness, and the difference constantly proved highly significant in widely separated parts of the range. The biometrical data from the different series of samples are abstracted in Table 1, showing the overlap frequency with regard to the variation of the quotient between *hammonis* and *petronella*, and Table 2, which shows the variation and statistical characteristics of β . The distribution of the values of β in the different series of samples are represented diagrammatically (Fig. 3).

6. A detailed comparison is made of the shell characters of *hammonis* and *petronella*. The dimensions of shells from widely separated parts of the range are given (Table 3), which show that both species are conchologically very constant.

7. The forma *viridula* is of very low taxonomic rank, comparable to the band forms of *Cepaea* spp. The otherwise close morphological conformity between *hammonis* f. *typica* and f. *viridula* is demonstrated by the striking parallelism in the values of β between the two forms in mixed populations (Table 4).

8. A practical device for the discrimination of dubious specimens is given.

9. The external morphology of the animal, the genital anatomy and the radula have been studied. Differences between the two species are pointed out and the infraspecific variation is considered. No clear-cut structural differences exist, though *petronella* is generally more stoutly built than *hammonis* (see Tables 5 & 6, and Figs. 10-19). In both species the penis varies greatly in size and internal structure, which justifies distinguishing between euphallic and hemiphallic specimen. No trace of crystalline structures or glandular cells in the penis could be made out in serial sections.

10. In comparison with the Nearctic species of *Nesovitrea* there are distinct morphological differences, and it does not seem possible to group these together with the Palaearctic ones into super-species. In the author's opinion, *hammonis* and *petronella* are more closely related to each other than to any of the Nearctic species.

11. „*Zonites*“ *jaccetanicus* BOURGUIGNAT (1870) is briefly considered. Some authors have regarded it as a subspecies of *N. petronella*, but it is evident that it has nothing to do with this species: judging from the shell morphology it does not even belong to the genus *Nesovitrea*.

12. The nomenclature is discussed and reasons are given for the validity of the prior synonym *Helix hammonis* STRÖM, 1765. For *Helix viridula* MENKE, 1830, type material exists, which makes the conspecificity to *N. hammonis* evident. The Lectotype of *Helix petronella* L. PFEIFFER, 1853, is clearly conspecific with *N. petronella* auctt. Further information and bibliographical references will be given in application submitted to the International Commission on Zoological Nomenclature.

13. The ecology of *hammonis* and *petronella* in Scandinavia, where both species live under optimal conditions, is surveyed. They are ecologically rather similar, occur in a wide diversity of habitats, but also show distinct differences. These are most striking in the borderland cases and in the present account chief attention is directed to these and to the regional variation in ecology. The vertical limits of the two species in the N. Scandinavian mountains are given in Table 7, and the pH-ranges in different parts of Sweden in Table 8. — In Table 9 the gastropod communities in different habitats, which are significant with regard to presence or absence of *hammonis* and *petronella*, are represented.

Schriften.

- ADAM, W. (1960): Mollusques terrestres et dulcicoles. Fauna de Belgique. Bruxelles.
- ALDER, J. (1830): A catalogue of the land and freshwater testaceous Mollusca, found in the vicinity of Newcastle upon Tyne, with remarks. — Trans. nat. Hist. Soc. Northumb., 1: 25-41. Newcastle.
- BABOR, J. & NOVAK, J. (1909): Verzeichnis der posttertiären Fauna der böhmischen Weichtiere. — Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges., 41: 118-128. Frankfurt a. M.
- BAKER, H. B. (1928): Minute American Zonitidae. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 80: 1-44. Philadelphia.
- — — (1930): The North American Retinellae. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 82: 193-219. Philadelphia.
- BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest.
- BINNEY, W. G. & BLAND, T. (1869): Land and freshwater shells of North America. — Smiths. Misc. Coll., 193. Washington.
- BONNIER, G. & TEDIN, N. (1940): Biologisk Variationsanalys. Stockholm.
- BOURGUIGNAT, M. J. R. (1870): Mollusques nouveaux, ligiteux ou peu connus. — Rev. Mag. Zool., (2) 22 (3): 87-97. Paris.
- CLESSIN, S. (1882): Bemerkungen über die Zungenbewaffnung der Hyalinen. — Malak. Bl., (N.F.) 5: 155-163. Kassel.
- EHRMANN, P. (1933): Mollusca. Die Tierwelt Mitteleuropas, 2 (1). Leipzig.
- FORCART, L. (1957): Taxionomische Revision paläarktischer Zonitinae, I. — Arch. Moll., 86 (4/6): 101-136. Frankfurt a. M.
- — — (1960): Ist *Nesovitrea* (*Perpolita*) *petronella* (PFEIFFER) synonym mit *Nesovitrea* (*Perpolita*) *hammonis* (STRÖM)? — Arch. Moll., 89 (4/6): 219-221. Frankfurt a. M.

- GERMAIN, L. (1930): Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France 21. Paris.
- JAECKEL, S. G. A. (1961): Zur Molluskenfauna des nördlichen Schwedisch-Lappland. — Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst., 32: 21-46. Kiel.
- — — (1962): Ergänzungen und Berichtigungen zum rezenten und quartären Vorkommen der mitteleuropäischen Mollusken. In: Ergänzungsband zu „Die Tierwelt Mitteleuropas“ 2 (1). Leipzig.
- KENNARD, A. S. & WOODWARD, B. B. (1920): Nomenclatorial notes relating to British Non-Marine Mollusca. — Proc. malac. Soc. London, 14 (2/3): 77-90. Hertford.
- KLEMM, W. (1959): Ist *Nesovitrea (Perpolita) petronella* (L. PFEIFFER) eine Art? — Arch. Moll., 88 (4/6): 167-170. Frankfurt a. M.
- KÜHNELT, W. (1950): Bodenbiologie. Wien.
- LICHAREV, I. M. (1963): On the fauna of the terrestrial mollusks in the Kamchatkan region. — Trudy Kamchatsk. Kompl. Exp. 65-81. Moskwa—Leningrad.
- LICHAREV, I. M. & RAMMELMEYER, E. S. (1952): Nazemnyje Molljuski Fauny SSSR. — Acad. Scient. SSSR. 43. Leningrad.
- MENKE, C. T. (1830): Synopsis methodica Molluscorum Generum omnium et Specierum earum etc. Pyramonti.
- OEKLAND, F. (1925): Die Verbreitung der Landgastropoden Norwegens. — Skr. norske vidensk. Akad. I. Mat. Naturv. Kl. 8. Oslo.
- PFEIFFER, L. (1853): Monographia Heliceorum viventium, 3. Leipzig.
- PILSBRY, H. A. (1946): Land Mollusca of North America (north of Mexico). — Monogr. Acad. nat. Sci. Philad., 3 (2, 1). Philadelphia.
- RIEDEL, A. (1957): Revision der Zonitiden Polens (Gastropoda). — Ann. Zool. 16 (23): 361-464. Warszawa.
- SCHEPMAN, M. W. (1882): Die Zungen der Hyalinen. — Jb. dtsh. malak. Ges., 9: 236-243. Frankfurt a. M.
- STRÖM, H. (1765): Beskrivelse over Norske Insecter. — Trondheim. Selsk. Skr., 3. Kopenhagen.
- TAYLOR, J. W. (1914): Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles: Zonitidae, Endodontidae, Helicidae. Leeds.
- TRYON, G. W. (1886): Manual of Conchology, (2) 2. Philadelphia.
- VERDCOURT, B. (1946): An introduction to the study of Radulae. — The Microscope, 6 (2). St. Albans.
- WALDÉN, H. W. (1965): Terrestrial faunistic studies in Sweden. — Proc. first europ. malac. Congress: 95-109. London.
- WESTERLUND, C. A. (1886): Fauna der in der paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. I. Lund.

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): Walden Henrik W.

Artikel/Article: [Zur Frage der Taxionomie, Nomenklatur und Ökologie von *Nesovitrea hammonis* \(Ström\) und *petronella* \(L. Pfeiffer\). 161-195](#)