

### III. Abhandlungen.

---

#### Zur Systematik der Clausiliiden, besonders der ostasiatischen.

Von

Paul Ehrmann.

Die Clausiliiden oder Schließmundschnecken haben an scharf geprägter Eigenart unter den Landschnecken nicht ihresgleichen. Morphologisch sind sie — weniger ihren anatomischen Verhältnissen, als ihrem Schalenbau nach — weitgehend spezialisiert. Der Gehäuseverschluß durch ein im letzten Umgang angebrachtes elastisches Klappenventil kommt unter Mollusken einzig bei ihnen vor. Bei einer Differenzierung, die etwa 1200 Arten unterscheiden läßt, darunter viele sehr veränderliche, bewahrt die Familie vollkommene Einheitlichkeit und Geschlossenheit, selbst in der äußeren Erscheinung. Nicht minder auffällig ist ihre weite, aber mehrfach diskontinierliche Verbreitung: ihre Beschränkung auf die Westpaläarktis, die orientalische Region und die andine Provinz der neotropischen, sowie einige merkwürdige Außenposten bei jedem dieser drei Areale; ferner die ungleiche Differenzierung in den einzelnen Gebieten und deren Teilen. Ziehen wir endlich in Betracht, daß die Clausilien mindestens seit der jüngeren Kreidezeit entwickelt sind und trotz vieler Wandlungen und Verschiebungen während der folgenden Perioden ihre Eigenart bis heute bewahrt haben, so wird klar, daß sich diese Tiergruppe in besonderem Maße als Gegenstand erdgeschichtlich-zoogeographischer Untersuchungen empfiehlt.

Wie sich die heutige Differenzierung und Verbreitung der Clausilien entwickelt hat, kann freilich erst beurteilt werden, wenn wir vergleichend morphologisch die Verwandtschaftsverhältnisse aller Arten und Gruppen, auch der fossilen, genügend kennen. Davon sind wir, namentlich in bezug auf die außerpaläarktischen Formen, noch weit entfernt. Die Systematik der Familie war in den fünfziger bis siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts von L. PFEIFFER, A. SCHMIDT, H. C. KÜSTER, W. v. VEST, O. BOETTGER und anderen auf Grund sorgfältiger Untersuchung des Verschlußapparates ausgebaut worden. Die wenigen anatomischen Feststellungen, die bis zur Jahrhundertwende vorlagen — es sei an AD. SCHMIDTS und

WIEGMANN'S verdienstliche Arbeiten erinnert — gewannen zunächst noch keinen Einfluß auf die Gestaltung des Systems. Die Schalenmerkmale schienen hier, mehr als in anderen Familien, für die Kennzeichnung der Arten und Artengruppen zu genügen. Und in der Tat hat der Verschlussapparat der Clausilien in höherem Maße als andere Schalencharaktere Anspruch darauf, als ein inneres Merkmal gewertet zu werden, das, ebenso wie viele anatomische Züge, dem umbildenden Einfluß äußerer Faktoren weitgehend entrückt ist. BOETTGER'S erstmalige Einteilung der asiatischen Clausilien (*Phaedusa*) von 1877 und 78<sup>1)</sup> erwies sich als so wohlbegründet, daß die spätere Erweiterung unserer Formenkenntnis, die Entdeckung von einigen Hunderten neuer Arten und Unterarten in China, Japan, Tonkin und Indonesien, das einmal gelegte Fundament kaum zu ändern, sondern nur weiterzubauen brauchte. Es zeigte sich ferner, schon nach den erwähnten älteren Untersuchungen SCHMIDT'S und WIEGMANN'S, vor allem aber nach den mustergültigen Sektionsbefunden von STEENBERG<sup>2)</sup>, daß die anatomische Differenzierung der Clausilien mit der im Verschlussapparat hervortretenden im wesentlichen Hand in Hand geht, teilweise sogar in überraschender Weise; daß in andern Fällen die beiderlei Funde zum mindesten einander nicht widersprechen. Das bestätigen m. E. auch die umfassenden anatomischen Untersuchungen A. J. WAGNER'S<sup>3)</sup>, obwohl dieser Forscher selbst teilweise eine andere Meinung vertritt.

Die Arbeiten WAGNER'S leiten im zweiten Jahrzehnt dieses Jahrhunderts einen neuen Aufschwung der morphologisch-systematischen Clausilienforschung ein, die gleichzeitig und später in Z. FRANKENBERGER, M. v. KIMAKOWICZ, P. HESSE, B. B. WOODWARD, W. A. LINDHOLM Kritiker und Förderer fand. WAGNER hat eine große Zahl Clausilien selbst anatomisch untersucht, des weiteren auch den handschriftlichen Nachlaß WIEGMANN'S benutzt; er hat daneben den Schalenbau der untersuchten Arten und ihrer wahrscheinlich nächsten Verwandten studiert; endlich ökologische und geographische Tatsachen ausgiebig in Betracht gezogen. Darauthin unternahm er die Aufstellung eines Systems, dem in erster Linie der Bau der Geschlechtsorgane und der Radula zugrunde liegt, das aber Schalenbau und geographische Verbreitung mit der anatomischen Kennzeichnung in

1) BOETTGER, O., Clausilienstudien. Cassel 1877. — Derselbe, Systematisches Verzeichnis der lebenden Arten der Landschnecken-Gattung *Clausilia* Drap. 17. u. 18. Ber. d. Offenbacher Ver. für Naturk. 1878.

2) STEENBERG, C. M., Anatomie des Clausilies danoises. Mindeskrift for Japetus Steenstrup. København 1914.

3) WAGNER, A., Die Familie der Clausiliiden. Rossm.-Kobelt, Iconographie N. F. 21. Bd. 1913.

WAGNER, A., Zur Anatomie und Systematik der Clausiliiden. Nachrbl. d. Deutsch. malak. Ges. April 1919 — (Archiv f. Molluskenkunde.) Jan. 1921,

WAGNER, A., Ergänzungen und Erläuterungen zur Systematik der Clausilien. Annales zool. Mus. Polonici Histor. Nat. T. I, S. 96—111. 1 Tf. 1922.

Einklang zu bringen sucht, soweit es möglich schien. Viele Artengruppen werden zu Gattungen erhoben, andere, die mit jenen bisher koordiniert standen, werden ihnen als Subgenera und Sektionen untergeordnet. Wenn auch manche dieser Beziehungen auf Grund des Schalenbaus bekannt waren, fanden sie doch erst jetzt systematische Festlegung. Neu war vor allem die Gruppierung der Gattungen zu einer Reihe von Unterfamilien. Ob hierbei nicht manche Differenzen im Bau der Genitalorgane zu hoch bewertet worden sind, müssen weitere Untersuchungen lehren. Im ganzen haben wir in WAGNERS System der Clausiliden einen großen, moderner Zielsetzung entsprechenden Fortschritt zu begrüßen. Am Ausbau und Umbau der neuen Grundlage sind WAGNER selbst und andere bereits tätig. Hier sollen zunächst einige allgemeine Bemerkungen angefügt werden.

Wir behaupteten oben, daß der Verschußapparat der Clausiliden bei seiner Lage im Schaleninnern der Einwirkung von Umweltfaktoren wenig unterworfen und demgemäß bei der Einteilung der Clausilien fast wie ein anatomisches Merkmal zu betrachten sei. Demgegenüber weist WAGNER in den Vorbemerkungen zu seinen Systemgruppen (Nachrichtsbl. 1919—20) wiederholt und nachdrücklich auf „die starke Veränderlichkeit des Verschußapparates“ hin, die „zunächst durch klimatische Einflüsse bedingt zu sein“ scheine; und er bezieht sich dabei auf die seit v. VEST bekannte und später vielfach bestätigte Tatsache, daß Clausilien feuchter Gebirgshöhen und mancher Küstengebiete ihren Verschußapparat mehr oder weniger zurückbilden, zuweilen fast völlig verkümmern lassen. Dementsprechend schätzt WAGNER die systematische Bedeutung dieser Schalencharaktere zugunsten der anatomischen Merkmale ganz wesentlich geringer ein, als das seither üblich war. Der Widerspruch der beiden Beurteilungen löst sich im wesentlichen, wenn wir scharf unterscheiden zwischen dem Grade der Ausbildung des Apparates, wie er sich etwa in der Vollkommenheit oder Dichte des Verschlusses zeigt, und der besonderen Eigenart seiner Gestaltung. Jener ist ohne allen Zweifel — wenigstens bei vielen Gruppen — unter dem Einfluß klimatischer Faktoren wandelbar, ein phänotypisches Merkmal. Der Formcharakter dagegen ist in hohem Grade beständig. Er kann durch Gradabstufungen, durch Reduktionen verwischt erscheinen, sein Wesen ist im ganzen beständig, ein genotypisches Merkmal. Als solches aber möchten wir dem Verschußapparat einen nicht sehr viel geringeren systematischen Wert beimessen als den anatomischen Merkmalen.

Bei einer systematischen Wertung der Verschußeinrichtungen kommen freilich nur diejenigen Züge in Betracht, die erfahrungsgemäß — sowohl individuell als nach Lokalrassen und Arten — am wenigsten zu Veränderungen neigen. Es sind zugleich diejenigen, die bei Rückbildungen sich am standhaftesten erweisen. Dahin gehören zunächst: die Unterlamelle (nach Ansatz, Schwingungsweise und inneren Auslauf), die Subcolumellarlamelle (nach

entsprechenden Umständen), das *Clausilium* in seiner Korrelation zu den beiden Lamellen. Ferner erweist sich als bedeutsam die Tiefenlage der Verschlußstelle, bzw. des Lunellars<sup>1)</sup>, das Bestehen oder Verschwinden eines durch Ober- und Spirallamelle und Prinzipalfalte gebildeten Pneumostomkanals und die damit zusammenhängende Lage des Clausiliums, endlich die allgemeine Bauart des Lunellars.

Die Grundlinien einer Einteilung der Clausiliiden müssen in der Tat, wie es ja durch WAGNER geschehen ist, aus den anatomischen Tatsachen gewonnen werden. Der Ausbau des Systems ist je weiter je mehr auf die Berücksichtigung des Gehäusebaues und in erster Linie des Verschlußapparates angewiesen. Aber auch die Geltung der größeren systematischen Kategorien muß nach Möglichkeit durch die konchologischen Befunde gestützt werden. Das ist nun zwar von WAGNER keineswegs versäumt worden: in vielen größeren und kleineren Gruppen seines Systems tritt, wie oben schon bemerkt, der Einklang zwischen dem Bau der Schale und dem der untersuchten inneren Teile klar hervor; aber allzu häufig verzichtet er auf genauere systematische Gliederung der aufgestellten Gattungen; da wo zwar anatomische Daten noch fehlen, dafür aber sorgfältige konchologische Untersuchungen vorliegen. Das gilt von einer Reihe paläarktischer, weit mehr aber noch von den südostasiatischen Gruppen. Die schönen Ergebnisse OSKAR BOETTGER'S und PILSBRY'S kommen da nicht zu ihrem Rechte. Hier sind nun ganz neuerlich einige systematische Arbeiten von A. S. KENNARD, B. B. WOODWARD<sup>2)</sup> und W. A. LINDHOLM<sup>3)</sup> ergänzend eingetreten. Auf Grund der Wagnerschen anatomisch begründeten Gliederung bauen diese Forscher das Clausiliiden-System unter kritischer Würdigung der konchologischen Tatsachen soweit aus, daß der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis nunmehr vollständiger zum Ausdruck kommt. Durch Erhebung weiterer Gattungsgruppen zu Subfamilien, Abgliederung und Benennung neuer Subgenera und Sektionen, durchgeführte Typenbestimmung und eine peinliche Revision der Nomenklatur und Synonymie, die viele Namenänderungen mit sich brachte, hat das

1) Als Lunellarium bezeichne ich die durch den Außenrand des Clausiliums bedingte Gruppe palatater Faltenbildungen, also — von unten nach oben: die Basalfalte, die Mondfalte oder die sie vertretenden echten Gaumenfalten, die obere Gaumenfalte, den vom Clausiliumrande berührten (höchsten) Teil der Prinzipalfalte, endlich die bei manchen Gruppen über dieser Stelle liegenden kurzen Suturalfalten. Es ist für die Besprechung des Verschlußapparates zweckmäßig, für diesen Faltenkomplex, der doch eine genetische Einheit bildet, einen kurzen Ausdruck zu gebrauchen.

2) KENNARD, A. S. a. WOODWARD, B. B., Note on the Nomenclature and Systematic Arrangement of the *Clausiliidae*. Proc. Malac. Soc. London, XV, p. 298 ff., Oct. 1923.

3) LINDHOLM, W. A., Revised List of the *Clausiliidae*. Proc. Malac. Soc. London, XVI, p. 53—79, April—June 1924. — Supplement: Ibid. p. 261—266, Nov. 1925.

System freilich eine Kompliziertheit erlangt, die den Nicht-Systematiker erschrecken mag. Und da diese Regelung naturgemäß Anlaß zu vielerlei kritischen Gegenäußerungen gibt, kann man sagen, daß sich die Clausiliiden-Systematik nach Jahrzehnten allzu stillen Fortschreitens heute in einem Stadium stürmischer Gärung befindet.

Auf eine Besprechung des neuen Systems im ganzen soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Wir wollen nur an einigen Beispielen die Notwendigkeit des genauen Zusammengehens der anatomischen mit der konchologischen Untersuchung beleuchten.

*Clausilia marginata* Rossm. aus Siebenbürgen und dem Banat stand im alten System in der Sektion *Clausiliastra* Pfr. (dann *Clausilia* Drap. genannt, später *Marpessa* Gray, neuesten Datums aber *Cochlodina* Fér.). Und in der Tat ist die Schnecke ihrem Schalenbau, besonders dem Verschlussapparat nach, unbedingt eine — sagen wir also: *Cochlodina*. Der einzige Umstand, der zu bedenken wäre, und den ich immerhin nicht gering achten möchte, ist, daß das Lunellar fast rechts lateral steht, während es sonst bei den *Cochlodina*-Arten kaum tiefer als dorsal gefunden wird. Nach WAGNERS System gehört *marginata* Rossm. mit einer Reihe balkanischer Arten in die Gattung *Neoserbica* Wgn. (jetzt *Macedonica* Bttg.) und damit nicht in die Subfamilie *Cochlodininae*, sondern unter die *Alopiinae*. Wenn das zurecht besteht, dann muß man bekennen, daß Schale und Schließapparat als systematisches Merkmal für nichts zu achten sind. Wie steht es nun mit der anatomischen Begründung? *Cl. marginata* Rossm. scheint von WAGNER nicht anatomisch untersucht zu sein; WIEGMANN, der sie sezirt hat<sup>1)</sup>, reiht sie, ohne freilich nähere Angaben zu machen, dem Genitalapparat nach, unter *Clausiliastra* ein, von der er 6 Arten geprüft hat. Die Radula hat nach WIEGMANN einen dreispitzigen Mittelzahn, wie *laminata* Mtg. und die meisten anderen *Cochlodinen*, die *Macedonica*-Arten zeigen aber nach WAGNER einen einspitzigen. Hiernach erscheint die Zugehörigkeit von *marginata* zu *Macedonica* reichlich zweifelhaft, um so mehr, als die Art mit ihrem Vorkommen nördlich der Donau auch geographisch aus dem Rahmen von *Macedonica* herausfällt. Hier können wir unbedenklich dem Konchologen die Entscheidung überlassen, und *Cl. marginata* den *Cochlodinen* wieder zuführen. Wenn man Abbildungen und Beschreibung der übrigen *Macedonica*-Arten betrachtet, so tauchen Zweifel auf, ob überhaupt diese Tiere anatomisch soweit von den *Cochlodininae* abweichen, daß sie einer anderen Unterfamilie zugehören müßten.

Sehr übel ist es, wie oben schon angedeutet, den ostasiatischen Clausilien bei der neuen Systematisierung durch WAGNER ergangen (Arch. 1920, S. 6). Die beiläufig 500 Arten, die wir heute kennen,

<sup>1)</sup> WIEGMANN, FR., Anatomie von *Clausilia*. In: Beiträge z. Anatomie d. Landschnecken ds. Indisch. Archipels. — WEBER, Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Indien. III, S. 232—251. 1893.

waren konchologisch zwar noch nicht restlos, aber im ganzen so sorgfältig geordnet, daß jede Weiterarbeit, auch die anatomische, an die bisher gewonnene Einsicht anknüpfen konnte; um so mehr als die Erfahrungen an den paläarktischen Gruppen dazu ermutigen mußten. Freilich wäre eine Reform des Systems der orientalischen Clausilien auf anatomischer Grundlage ebensogut möglich, wie sie bei den paläarktischen mit Erfolg unternommen wurde. Dann hätte aber für die asiatischen Gruppen erst ein reiches anatomisches Material verfügbar sein müssen, wie es WAGNER für die europäischen teils vorfand, teils sich selbst erarbeitet hat. Indessen ist unsere Kenntnis des inneren Baues der außereuropäischen Clausilien beschämend gering. Soweit ich die Literatur überschaue, sind zur Zeit von jenen etwa 500 nur folgende 10 Arten anatomisch untersucht worden; *variegata* A. Ad., *japonica* Cr., *obesa* var. *gracilior* Marts., *platyauchen* Marts., *moluccensis* Marts. (nur Kiefer und Radula), *valida* Pf., *bilabrata* Smith, *mairei* Bav. et Dtzb., *swinhoi demonstrata* Wgn., *rudis* Bav. et Dtzb.<sup>1)</sup> WAGNER erörtert in seinen Arbeiten sogar nur vier von diesen Arten. Nichtsdestoweniger unternimmt er es (1920 und 1922), unter gewollter Nichtberücksichtigung der bisher bestehenden Einteilung, eine Gliederung auf anatomischer Basis zu entwickeln. Zunächst wird kurz erwähnt, daß die Bezeichnung *Phaedusa* H. et E. Adams der *shanghaiensis*-Gruppe verbleiben müsse, die noch nicht anatomisch untersucht sei; ob sie vorläufig als Gattung gelten soll, bleibt unerörtert. Sodann werden zwei neue Genera aufgestellt: *Aprosphyra* (mit den Subgenera *Aprosphyra* s. str., *Macrenoica* und *Polyptychephora*) und *Synprosphyra*. Man erfährt zunächst (1920) nicht, wieviele und welche anatomischen Befunde zu dieser sehr bestimmten Feststellung geführt haben. Die einleitenden Bemerkungen erwecken freilich den Anschein, daß Verfasser eine genügende Anzahl Arten daraufhin untersucht habe; so S. 8:

„Die Verhältnisse der Sexualorgane zeigen jedoch nur bei einem Teile der untersuchten Formen (*Aprosphyra*) der Gruppe *Phaedusa* autor. eine wesentliche Übereinstimmung mit jenen der Gruppe *Clausilia* Drap. und *Dilataria* Vest.,

<sup>1)</sup> *Cl yokohamensis* var. *reiniana* Kob., die man vielleicht vermissen wird, mußte trotz WIEGMANNNS wertvoller Arbeit „Anatomische Untersuchung der Claus. *Reiniana* Kob.“ (Jahrb. V, 1878, S. 202) aus der Reihe gestrichen werden. Nach WIEGMANNNS Angaben hatte die Schale des untersuchten Stückes eine Länge von 31, eine Breite von 8 mm und war ihm mit anderen, viel größeren Stücken durch MARTENS zugegangen. Nun dürften so kleine intakte Stücke von *yokohamensis* Cr. nicht vorkommen; die Gehäuse messen 36—48 mm. Etwaige Zweifel werden durch WIEGMANNNS gute Abbildung des Clausiliums behoben, die in keiner Weise zu dem langen und schmal zungenförmigen der japanischen Riesenclausilie, wohl aber nach Größe und Form sehr gut zu dem der *Phaedusa japonica* Cr. paßt. Auf diese Art sind somit WIEGMANNNS anatomische Angaben zu beziehen. Die Abbildung des Geschlechtsapparates (Tf. XIII, Fig. 3) stimmt denn auch gut zu der von JACOBI gegebenen der gleichen Art (Japan, beschalte Pulmonaten, 1898).

andere (*Synprosophyma*) unterscheiden sich auffallend und anscheinend konstant durch den vollkommenen Mangel eines Divertikels des Blasenstieles . . . Diese Formen ohne Divertikel des Blasenstiels besitzen aber auch konstant eine gut entwickelte Mondfalte.“

Und unter jeder der a. a. O. genannten neuen Gruppen ist eine kürzere oder längere Reihe von Arten aufgezählt (unter *Polyptychephora* 22), von denen man unbedingt annehmen muß, daß sie anatomisch untersucht seien (um so mehr, als bei einer Gruppe, unter *Synprosophyma*, erwähnt ist, daß sie nur „mit Rücksicht auf die Verhältnisse des Schließapparates“, dahin gehören dürften. WAGNER kommt 1922 auf den Gegenstand zurück (l. c. S. 99 ff), bringt da aber den anatomischen Befund nur von je einer Art der Gruppen *Macrenoica*, *Polyptychephora* und *Synprosophyma* zur Darstellung. So scheint es, daß doch keine weiteren untersucht sind. Denn es ist undenkbar, daß die früher unter jenen Gruppen aufgezählten Arten anatomisch so weit übereinstimmen, daß ihre Schilderung nicht lohnen würde. Ich muß wieder sagen: wenn das, was da beisammensteht, wirklich zusammengehört, dann sind die Merkmale des Verschlußapparates taxonomisch einfach für nichts zu achten. Solche Zusammengehörigkeit ist aber in hohem Grade unwahrscheinlich. Hierzu einige Bemerkungen im einzelnen.

Genus *Aprosophyma* Wgn. Die anatomische Kennzeichnung gründet sich im wesentlichen auf das Vorhandensein eines ziemlich langen Penis und eines kräftigen Blasenstieldivertikels; was sonst angeführt wird, wie das Verhalten des Epiphallus, die Länge des Vas deferens, ist schon bei den wenigen bisher untersuchten Arten verschieden. Von dem Versuch, das Gehäuse zu kennzeichnen, wäre nur der Hinweis auf das Fehlen einer geschlossenen Mondfalte zu erwähnen. Im übrigen ist die Beschreibung einerseits so allgemein gehalten, daß sie freilich auf eine sehr große Mannigfaltigkeit von Formen paßt, andererseits hebt sie Merkmale hervor, die nur für einen Teil der angeführten Arten zutreffen.

Subgenus *Aprosophyma* s. str. Von den hier ausgeführten sechs Arten sind *japonica* Cr., *valida* Pfr., *hilgendorfi* Marts. und *oostoma* Mlldff. wirklich nahe Verwandte, die beiden ersten auch auf Grund der Anatomie (vgl. A. JACOBI, Japanische beschalt. Pulmon., 1897). Ganz nahe verwandt — wohl nur Lokalform von *japonica* — ist *eurystoma* Marts., die bei W. in einem anderen Subgenus (*Polyptychephora*) auftritt. *A. brevior* Marts. steht wieder mit Recht in der *japonica*-Gruppe, ihre nächsten Verwandten aber fehlen teils, teils wie *hondana* Pils., *plagiopyx* Pils. und *jacobiana* Pils. findet man sie wieder bei *Polyptychephora*. Fremdartig nehmen sich in der *japonica*-Gruppe die von W. hierhergestellten Arten *yokohamensis* Cr. und *vasta* Bttg. aus. WAGNER könnte sich zwar auf WIEGMANN'S Untersuchung der Anatomie von *yokohamensis* berufen, aber dabei lag ja, wie ich oben zeigen konnte, ein Bestimmungsirrtum vor, und die von WIEGMANN untersuchte Art: *japonica* Cr. gehört wirklich in

WAGNERS Gruppe. Den wesentlichen Teilen des Verschlußapparates nach sind *yokohamensis* Cr., *vasta* Bttg. und einige ihnen ähnliche Arten (*Megalophaedusa* Bttg.) von der *japonica*-Gruppe (*Stereophaedusa* Bttg.) so stark verschieden, daß beide, auch wenn ihre anatomische Übereinstimmung erwiesen wäre — was nicht der Fall ist —, subgenerisch getrennt bleiben müßten.

Subgenus *Macrenoica* Wgn. Es sollen durchschnittlich kleine Arten sein, mit „längeren und zahlreicheren Gaumenfalten“. Als Typus, obwohl keiner genannt wird, muß *A. mairei* Bav. et Dtzb. gelten, die WAGNER 1922 als einzige Vertreterin des Subgenus anatomisch beschreibt. Auch in der unter *Macrenoica* angeführten Artenreihe finden wir ein buntes Durcheinander von Formen, die nicht einmal in dem von WAGNER einzig herangezogenen Schalenmerkmal einigermaßen übereinstimmen, geschweige denn in den Hauptteilen des Verschlußapparates. Da sind z. B. echte *Phaedusa* (*Euphaedusa*)-Arten, wie *porphyrea* Mildff. und *cumingiana* Pfr. angeführt, die wegbleiben mußten, da ja WAGNER die Gruppe *Phaedusa* anerkennt; dann *joës* Bens., die sogar eine Mondfalte hat, und die ich für eine *Hemiphaedusa* halte; *javana* Pfr., der Typus von BOETTIGERS Sektion *Pseudonenia*, die wieder bestimmt verschieden ist von den gleichfalls hier angeführten *Acrophaedusa*-Arten: *junghuhni* Phil. und *nubigena* Mildff. (nicht Bttg.!). Ob die letzteren mit den gleichfalls hier erwähnten Arten *cylindrica* Gray und *sykesi* Bav. et Dtzb. und mit *mairei* nähere Beziehungen haben, mag dahingestellt bleiben. Hier ist auch die konchologische Übersicht schwer zu gewinnen. Für *sykesi* schlage ich ein neues Subgenus vor<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> ***Leptacme*** n. sg.

Rechtsgewunden. Jugenschale sehr schlank zylindrisch, aus 9—10 Windungen gebildet, deren obere 3 kuppig aufgeblasen sind, deren unterste sich mehr oder weniger rasch erweitern zu der schlank spindelförmigen aus 6—6½ Umgg. bestehenden Schale des erwachsenen Tieres, das die oberen 8—9 Schalenwindungen regelmäßig abwirft. Spindel der Jugenschale spiralig geschwungen, unten abgestutzt (wie bei Achatinen) und mit feiner lamellenartiger Leiste besetzt. Letzter Umgang deutlich verjüngt, vorn nicht ansteigend, seine Basis gerundet; Nabelgegend kallös ausgefüllt. Mündung klein, schief birnförmig mit ziemlich großem, hochgezogenem, zurückweichendem Sinulus. Mundsaum verdoppelt, der innere oben angelegt, der äußere kräftig vorgebaut, sehr wenig erweitert, stumpf schwielig verdickt. Oberlamelle randständig, mit der Spiralis verbunden; Unterlamelle tief liegend, hinter der Spindelkante, von deren unterem Ende aus steil und gestreckt aufsteigend, auch innen nur wenig spiralig geschwungen, mäßig hoch, stumpf-randig, sanft abfallend und — ebenso wie die Spiralis — kaum bis zur Ventralseite verlängert; Subcolumellaris auch bei schiefem Einblick nicht sichtbar, innen über die Ventrallinie hinaus verlängert; Lunellar links-lateral; Prinzipalfalte innen lateroventral links beginnend, außen bis fast an den Mundsaum verlängert; Palatalfalten 3, mäßig lang, nach vorn unten geneigt, unter der dritten das Rudiment einer vierten; keine Basalfalte; vor der 1. Palatale — mit ihr verbunden oder nicht — eine breite, kallöse, falsche Gaumenfalte, die von vorn in der Mündung deutlich sichtbar ist. Clausilium: Stiel mäßig breit, allmählich in

Subgenus *Polyptychephora* Wgn. Die anatomischen Unterschiede der von WAGNER untersuchten *Clausilia swinhoei demonstrata* (l. c. 1922, S. 104) gegen *mairei* scheinen mir nicht ausreichend, um ihretwegen ein neues Subgenus aufzustellen, umso mehr als nicht genügend viele Arten anatomisch geprüft wurden und nötigenfalls ältere Namen zur Verfügung standen. Auch die Schalenkennzeichnung befriedigt nicht. Daß der Schließapparat tief liegt, gilt für die anderen Subgenera nicht weniger. Das Verhalten der Gaumenfalten, auf das W. immer großen Wert legt, zeigt bei den angeführten Arten zwar eine gewisse Übereinstimmung, dafür sind andere Merkmale, namentlich der Bau der Unterlamelle bei ihnen weitgehend verschieden. Seltsamerweise sind unter *Polyptychephora* — ob aus Versehen? — 3 Arten angeführt, die schon bei *Macrenoica* genannt waren; nehmen wir an: sie sollen hier stehen! Dann stammen die meisten *Polyptychephora*-Arten aus den bisherigen Sektionen *Formosana* nebst *Dextroformosana* (*formosensis* Ad., *swinhoei* Pfr., *coudeini* Bav. et Dtzb., *aciculata* Bav. et Dtzb., *antilopina* Heude und [?] *dextrogyra* Bav. et Dtzb.) und *Pseudononia* (*elisabethae* Mlldff., *coccygea* Grdl., *flicostata* Stol., *paviei* Morl., *backanensis* Bav. et Dtzb., *inanis* Bav. et Dtzb., *loxostoma* Bens. und *philippiana* Pfr. [*Oospira*]). Eine Anzahl japanischer Arten, die noch genannt sind, wie *kurozuenensis* Pils., *caryostoma* Mlldff rechnen BÖTTGER und PILSBRY zu *Hemiphaedusa*, obwohl sie abweichend von den andern Arten dieser Sektion keine geschlossene Lunelle haben. Hier liegt auch konchologisch eine Unsicherheit. Ich halte für möglich daß sich *Pseudononia* und *Formosana* durch Übergänge werden verbinden lassen. Es ist aber nicht ratsam, das zu tun, bevor man es anatomisch begründen kann.

Genus *Synprosphyma* Wagn. „Sexualorgane stets [!] ohne Divertikel des Blasenstiels.“ Die übrigen anatomischen Merkmale nicht auffällig von denen des vorigen Genus abweichend. Von den Schalenkennzeichen können als brauchbar gelten: Gehäuse dickwandig, mit ungleichmäßig zunehmenden Umgängen und dicker, stumpfer Spitze. Die von Wagner hier als einen ersten Formenkreis zusammengefaßten Arten: *rudis*, *suilla*, *fistulata*, *acrostoma*, *cervicalis* und *ba-beensis*, sämtlich von BAVAY und DAUTZENBERG aus Tonkin beschrieben, bilden wirklich eine gute natürliche Gruppe; sie zeigen außer den angegebenen Merkmalen alle einen Basalkiel an der Schale, eine bei

---

die Platte übergehend; diese lang und schmal, schwach rinnig, in der Längsrichtung stärker gebogen; Außenrand mit flügelartigem Lappen den Palatalen aufliegend; Spitzenteil etwas verjüngt, mit breitkuppig-löffelförmigem Ende.

Monotyp: *L. sykesi* Bav. et Dtzb.

Bei einem Stück der *L. sykesi major* sind von den 3 Palatalen die beiden oberen verbreitert und in je ein System von 4—5 kleinen transversalen Fältchen zerspalten, die von außen nach innen an Länge abnehmen — eine sonst von mir noch nicht beobachtete Art der Tendenz zur Lunellenbildung.

asiatischen Clausilien ungewöhnliche Erscheinung. In einer früher von mir vorgenommenen — Manuskript gebliebenen — Gruppierung der tonkinesischen Clausilien stehen dieselben Arten, als Formenkreis von *Hemiphaedusa* Bttg., beisammen, vermehrt um *auricoma* Bav. et Dtzb., *gastrum* Mlldff. und *gastrodes* Mlldff., die bei WAGNER fehlen, aber sicher hierher gehören. Ich würde freilich dem Schalenbaue nach keine Veranlassung sehen, diesen Formenkreis von *Hemiphaedusa* generisch zu trennen; wenn die Arten aber auch durch das angegebene anatomische Merkmal verbunden werden, dann besteht das Genus *Synprosphyra* durchaus zu Recht. Auch der zweite ihm zugezählte Formenkreis der von *porphyrostoma* Bav. et Dtzb. — neuerlich von LINDHOLM (l. c. S. 63 u. 72) zu einem eigenen Subgenus: *Selenophaedusa* erhoben — bildet eine natürliche Gemeinschaft; ich rechne zu den tonkinesischen Arten außer den von W. genannten (*porphyrostoma*, *thatkeana* und *callistoma* Bav. et Dtzb.) noch dahin: *ophthalmophana* Mab., *lypra* Mab., *chiemhaoensis* Sykes, *polydona* Mab., *billeti* Fischer und *callistomella* Bav. et Dtzb. Die Entscheidung, ob sie zum Genus *Synprosphyra* gehören, muß vom anatomischen Befund erwartet werden. WAGNER führt noch sechs japanische und chinesische Arten an, von denen er wegen der Verhältnisse ihres Verschlusapparates glaubt, daß sie gleichfalls zu *Synprosphyra* gehören. Dies ist aber teils unzutreffend, teils unwahrscheinlich. *Clausilia bilabrata* Smith ist durch A. JACOBI (l. c. S. 74) anatomisch bekannt; sie hat ein langes Blasenstiel-Divertikel, scheidet also schon darum aus. Auch nach dem Verschlusapparat weicht sie von den vorher erwähnten Arten ab; sie bildet mit mehreren andern japanischen Arten die gut begründete Gruppe *Tyrannophaedusa* Pils., die auf Japan beschränkt ist und südwärts nicht über die nördlichen Riukiu-Inseln hinausgeht. Bezüglich der dann genannten *Cl. platydera* Mrts. wissen wir, daß ihre nahe Verwandte, *Clausilia platyauchen* Mrts., nach WIEGMANN'S Untersuchung (l. c. S. 230) ein Blasenstiel-Divertikel hat und anatomisch fast gänzlich mit „*yokohamensis*“, d. i. mit *japonica* übereinstimmt, nach WAGNER also einer *Aprosphyra*. — *Claus. cecillei* Phil. hat eine kallöse Lunelle, die deutlich durch Verschmelzung von 4—5 kleinen Gaumentälchen entstanden ist. WAGNER hätte sie also in sein Subgenus *Polyptychephora* stellen sollen, dessen Name m. E. treilich in die Synonymie von *Formosana* Bttg. fällt, denn sowohl die unter *Polyptychephora* zuerst genannte Art: *formosensis* Ad., als auch die anatomisch allein beschriebene und von W. doch wohl als typisch betrachtete *swinhoei* Pfr., ferner *coudeni* Bav. et Dtzb. sind *Formosana*-Arten. — *Claus. nakadai* Pils. (recte: *Cl. degenerata nakadiana* Pils.) ist Vertreter einer Gruppe seltsam spezialisierter Inselformen (*Luchuphaedusa* Pils.), die nicht auf gut Glück herangezogen werden können. Und fast dasselbe gilt von *Cl. okinoerabuensis* Pils., einer *Nesiophaedusa* Pils. Mit demselben Rechte könnte man noch eine sehr große Zahl anderer, namentlich *Hemiphaedusa*-Arten, der Reihe einfügen.

Aus den vorstehenden Betrachtungen ergibt sich dies: Der Versuch WAGNERS, auf Grund reicher Ergebnisse anatomischer Untersuchungen das bisherige rein konchologische System der Clausiliiden zu vervollkommen, hat bei den paläarktischen Gruppen einen bedeutenden Fortschritt unserer Erkenntnis herbeigeführt. Bei den süd- und ostasiatischen Gruppen dagegen hat der entsprechende Versuch wegen der Unzulänglichkeit der anatomischen Grundlage und der unzureichenden Berücksichtigung der inneren Schalenmerkmale zunächst einen Mißerfolg gebracht. Der wäre zu vermeiden gewesen, wenn der Autor die brauchbare Basis des bisherigen Systems erst da verlassen hätte, wo reichliche neue morphologische Tatsachen mit ihr in Widerspruch traten. Wie die Dinge nun liegen, wird es Mühe machen, das vorliegende Durcheinander der Formen und Gruppen der *Phaedusinen* systematisch und nomenklatorisch zu entwirren. KENNARD und WOODWARD und LINDHOLM haben, wie bereits angedeutet, einen tapferen Anfang damit gemacht; aber der Wille, die einwandfreien Neuerungen WAGNERS dem bisherigen System einzufügen, und dabei den Schlingen und Fußangeln der Nomenklaturregeln zu entgehen, führt zu allerhand Mißhelligkeiten und Ungereimtheiten, die man natürlich viel weniger jenen Autoren, als der Unvollkommenheit unserer Kenntnis zuschreiben muß. Es mögen auch hierzu einige kritische Anmerkungen gestattet sein.

Wenn man überhaupt in der Familie der Clausiliiden Subfamilien anerkennen will, so geschieht es mit Recht, daß LINDHOLM nach WAGNERS Vorgange eine Subf. *Phaedusinae* gelten läßt, obwohl die darin vereinigten Formen weder anatomisch noch konchologisch befriedigend zu kennzeichnen sind. Insbesondere ist kein Merkmal des Verschlussapparates allen gemein, das nicht auch bei paläarktischen Gruppen vorkäme. Es ist nur ein vorherrschender Gesamthabitus und die geographische Zusammengehörigkeit, die ihre systematische Sonderung zunächst rechtfertigt. Die Aufstellung von Gattungen bereitet große Schwierigkeiten. Was wir an anatomischen Tatsachen kennen, weckt nur geringe Hoffnung auf gute Kriterien von dieser Seite her. Es besteht weitgehende Übereinstimmung im Bau der Genitalien. Nur das Blasenstiel-Divertikel weist größere Verschiedenheiten auf: bei einigen ist es sehr lang, bei andern mäßig lang, bei *Reinia* ist es nach WIEGMANN ein winziges Rudiment (vielleicht auch Oriment!) und bei *Ph. rudis* Bav et Dtz. und wahrscheinlich ihren nächsten Verwandten fehlt es ganz. Diese Unterschiede gehen nicht mit denen des Schalenbaues Hand in Hand. Man wird sich hüten müssen, sie zu überschätzen. Die konchologischen Tatsachen andererseits versagen zunächst insofern, als wir danach wohl eine beträchtliche Anzahl Gruppen niederen Ranges (Sektionen) bilden, diese aber noch nicht sicher zu Untergattungen und Gattungen zusammenschließen können. Ferner gibt es Formenkreise, die deutlich den Charakter von Übergangsgruppen tragen, und die dementsprechend der Unterbringung große Schwierigkeit bereiten. (So

kommt die *hickonis*-Gruppe von *Megalophaedusa* bedenklich nahe an die Sektion *Stereophaedusa* heran.)

LINDHOLM nimmt unter *Phaedusinae*, soweit es sich dabei um die süd- und ostasiatischen Clausiliiden handelt, drei Gattungen an: *Phaedusa* H. et A. Ad., *Synprosphyra* Wgn. und *Megalophaedusa* Bttg. (= *Aprosphyra* Wgn.).

Zunächst vermißt man hier das Genus *Reinia* Kob. KENNARD und WOODWARD, wie auch LINDHOLM, stellen es hinter *Laminifera* Bttg., unter die *Metabaleinae* (jetzt *Fusulinae*). Nun schließt aber WIEGMANN *Reinia* nach *Radula* und Genitalorganen den Phaedusen an. Daß *Reinia variegata* A. Ad. ein rudimentäres Blasenstiel-Divertikel hat, kann kein Grund sein, sie in die Verwandtschaft paläarktischer Gruppen zu stellen; denn diese anatomische Erscheinung wird bei den asiatischen Gruppen genau so vorkommen wie bei den europäischen. Nach ihrem konchologischen Bau und ihrer Verbreitung gehört sie ohne Zweifel zu den ostasiatischen Euphaedusen.

Aus der großen Masse der Phaedusen werden von den genannten Autoren auf Grund von WAGNERS Darlegungen die beiden Gruppen *Synprosphyra* und *Megalophaedusa* als Gattungen bezeichnet. Die erstere muß, wie oben schon erwähnt, zunächst anerkannt werden. *Megalophaedusa* Bttg. in der vorgeschlagenen Fassung zur Gattung zu erheben, kann man dagegen nicht empfehlen.

*Megalophaedusa* Bttg. wird von LINDHOLM so gruppiert:

Genus *Megalophaedusa* Bttg. Typus: *Cl. yokohamensis* Cr.

Subg. *Megalophaedusa* s. str.

a) *Stereophaedusa* Bttg. Typus: *Cl. valida* Pfr.

(Syn. *Aprosphyra* Wagn. s. str. part.)

b) *Megalophaedusa* s. str.

(Syn. *Aprosphyra* Wagn. s. str. part.)

Subg. *Pseudonenia* Bttg. Typus: *Cl. javana* Pfr.

(Syn. *Macrenoica* Wagn. Typus: *Cl. javana* Pfr.)

a) *Pseudenania* s. str.

b) *Cylindrophaedusa* Bttg. Typus: *Cl. cylindrica* Gray.

c) *Dextroformosana* Bttg. et Schm. Typus: *Cl. antilopina* Hde.

Subg. *Polyptychephora* Wagn. Typus: *Cl. elisabethae* Mildff.

KENNARD-WOODWARD und LINDHOLM gründen ihre Anordnung darauf, daß WAGNER aus anatomischen Gründen eine Gattung *Aprosphyra* aufgestellt hat, in deren typischer Sektion nur Arten der Böttgerschen Sektionen *Stereophaedusa* und *Megalophaedusa* angeführt werden, weswegen also der Name *Aprosphyra* entleerlich wird. Da nun aber unter WAGNERS *Aprosphyra* s. str. 4 *Stereophaedusen* stehen — eine davon, die typische, eröffnet die Reihe —, dagegen nur 2 *Megalophaedusen*; da ferner, wie ich oben zeigen konnte, der anatomische Bau, der doch für die Neuordnung in Betracht kommt, nur für *Stereophaedusa* bekannt ist, nicht aber für *Megalophaedusa*, so könnte die

anzunehmende Gattung nur *Stereophaedusa* Bttg., nicht *Megalophaedusa* heißen. *Megalophaedusa* (Typus: *yokohamensis* Cr.) müßte einstweilen als Sektion unter *Phaedusa* Ad. stehen, neben all den andern Sektionen, deren inneren Bau wir noch nicht kennen. Aber auch *Stereophaedusa* Bttg. möchte ich nicht als Gattung anerkannt sehen, denn sie ist anatomisch — außer von *Reinia* und *Synprosphyra* — keineswegs genügend abgegrenzt. So sind z. B. *bilabrata* Sm. und *platyauchen* Mrts. nach dem Genitalapparat nicht bedeutend von *Stereophaedusa japonica* und *Ster. valida* Ptr. verschieden. Nach ihrem Verschlußapparat gehören sie zu *Hemiphaedusa* Bttg., einer Sektion, die LINDHOLM mit Recht unter *Phaedusa* stehen läßt.

WAGNERS Subgenus *Macrenoica* war wegen des oben erörterten heterogenen Inhaltes schwierig unterzubringen. Die beiden englischen Autoren und LINDHOLM entscheiden sich dahin, daß sie dem Subgenus den Namen *Pseudonenia* Bttg. geben (*Macrenoica* wird Synonym), offenbar weil der Typus von BÖTTGERS Sektion, nämlich *Claus. javana* Pfr., in der von WAGNER angeführten Artenreihe, freilich als einzige *Pseudonenia*, enthalten ist. Dagegen läßt sich verschiedenes einwenden: WAGNER nennt zwar keinen Typus für sein Subgenus. Will man einen solchen aus der Reihe der angeführten Arten wählen, so muß es wohl *Cl. mairei* Bav. et Dtzb. sein; sie steht in der Reihe an erster Stelle und ist, wie es scheint, die einzige anatomisch untersuchte (WAGNER 1922). Ich begreife nicht, warum WAGNER nach dieser Art nicht noch die unzweifelhaft nächsten Verwandten aus Tonkin erwähnt: *semipolita* Bav. et Dtzb. und *mausonensis* Mlldff. Vielleicht gehört auch die — von W. erwähnte — *Cl. dextrogyra* Bav. et Dtzb. dazu. Ich würde kein Bedenken tragen, für diese 3 bzw. 4 Arten den Subgenusnamen *Macrenoica* aufrechtzuerhalten, wenn sie nicht mit größter Wahrscheinlichkeit der südchinesischen *Cl. gerlachi* Mlldff. anzuschließen wären, für die ihr Autor die „Subsektion“ *Rufospira* aufgestellt hat<sup>1)</sup>. *Macrenoica* wird also Synonym von *Rufospira*. *Pseudonenia* Bttg. bliebe natürlich für *javana* Pfr. und ihre engere und weitere Verwandtschaft. Nun äußert aber LINDHOLM selbst ein Bedenken zu seiner Auffassung von *Pseudonenia*: Typus von *Phaedusa* Ad. ist *Cl. corticina* v. d. Busch; wenn es richtig sei, daß nach BÖTTGER *javana* und *corticina* in denselben Formenkreis gehören, dann müsse *Pseudonenia* Bttg. Synonym von *Phaedusa* werden. Nun ist an der engen Zusammengehörigkeit der beiden Arten gar nicht zu zweifeln. Es rückt also, so unbequem die Änderung ist, die ganze bisherige Sektion *Pseudonenia* (im Böttgerschen Sinne) unter dem Namen *Phaedusa* Ad. in das Genus dieses Namens, wo sie ihrem Verschlußapparate nach, neben *Euphaedusa* Bttg., *Stereophaedusa* Bttg., *Paraphaedusa* Bttg. m. E. ihren richtigen Platz hat.

LINDHOLM ordnet in seiner Gruppierung (s. obige Übersicht)

<sup>1)</sup> MÖLLENDORFF, Jahrb. d. Deutsch. Mal. Ges. 10. Bd. 1883, S. 254.

um der Wagnerschen Anordnung gerecht zu werden, auch die Sektionen *Cylindrophaedusa* Bttg. und *Dextroformosana* Bttg. et Schm. dem Subgenus *Pseudonemia* (in seiner Fassung) unter *Cylindrophaedusa* ist als isolierte, auch geographisch abgerückte Form schwer zu beurteilen; sie ist schwerlich mit *Pseudonemia* Bttg. näher verwandt. Ich würde sie als Sektion etwa zwischen *Hemiphaedusa* und *Acrophaedusa* im Genus *Phaedusa* einreihen. *Dextroformosana*, als deren Typus übrigens nicht *Cl. antilopina* Heude, sondern *Cl. semprinii* Grdl. zu gelten hat, ist schwerlich etwas anderes als eine Gruppe rechtsgewundener *Formosana*-Arten. Auch BÖTTGER weiß kaum ein weiteres Kennzeichen anzugeben. (Proc. Mal. Soc. London I, S. 111, 1894.) Wenn die vorhin erwähnte *Cl. dextrogyra* Bav. et Dtzb. hierher gehören sollte — sie hat mit der kleinen *Dextroformosana moschina* Grdl. große Ähnlichkeit —, dann würden die rechtsgewundenen Formosanen auch durch die Neigung, ihre Körpergröße zu verringern, gekennzeichnet sein, und es wäre zu prüfen, ob sie Beziehungen zu *Rufospira* Mlldff. haben. Einstweilen mögen sie — ko- oder subordiniert — bei *Formosana* stehen.

Als drittes Subgenus im Genus *Megalophaedusa* (s. obige Übersicht) lassen sowohl die englischen Autoren als auch LINDHOLM *Polyptycephora* Wagn. bestehen. Merkwürdigerweise wählen sie als Typus *Cl. elisabethae* Mlldff. WAGNER nennt auch hier keinen Typus. Will man einen wählen, so kann das m. E. nur *formosensis* H. Ad. oder *swinhoi* Pfr. sein. Ich zweifle nicht, daß WAGNER die letztere wählen würde, da sie (allein?) ihm die anatomische Kennzeichnung seiner Gruppe erlaubte. Dann wird aber *Polyptycephora* Wgn. Synonym von *Formosana* Bttg., die ja *Cl. swinhoi* Pfr. als Typus hat. Auch wenn man *Cl. elisabethae* Mlldff. als Typus wählen wollte, könnte *Polyptycephora* Wgn. als Subgenus nicht bestehen bleiben; denn *elisabethae* Mlldff. und sechs weitere aufgezählte Arten gehören dem Gehäusebau nach zu *Pseudonemia* (jetzt also *Phaedusa* s. str.) und müssen dabei bleiben, so lange uns die Anatomie nicht eines besseren belehrt hat.

Schließlich noch einige Bemerkungen über das Genus *Phaedusa* Ad. bei KENNARD-WOODWARD und LINDHOLM. Wenn wir in LINDHOLMS Übersicht unter *Phaedusa* Ad.<sup>1)</sup> nicht weniger als 36 Sektionen scheinbar koordiniert aufgezählt finden, so kommt darin freilich drastisch genug unsere Unkenntnis der morphologisch-genetischen Beziehungen dieser Gruppen zum Ausdruck. Gleichwohl ist eine solche Anordnung als vorläufige Festlegung unseres Erkenntnisstandes methodisch ganz richtig. Eine Aufteilung jener Gruppen in Gattungen, Untergattungen und Sektionen kann erst erfolgen, wenn wir beträchtlich mehr Arten als heute anatomisch kennen, und die Verhältnisse des Schalenbaues einer erneuten sorgfältigen Analyse unterworfen worden sind. Immerhin kann man schon jetzt eine gewisse Gliede-

<sup>1)</sup> Proc. Mal. Soc. London, Vol. XVI, pp. 60—62 und 265. 1924.

rung in die Reihe bringen, indem man die einander in den wesentlichen Teilen ihres Verschlussapparates ähnlichen Sektionen gruppenweise zusammenschließt. Schon BOETTGER läßt in seiner Systematik der Phaedusen 1877 und 78 eine solche Gliederung durchblicken. PILSBRY hebt sie bei seiner Behandlung der japanischen Clausilien noch schärfer hervor<sup>1)</sup>, indem er von drei verschiedenen Stämmen spricht: einem euphaedusoiden, einem hemiphaedusoiden und einem zptychoiden.

### System der *Phaedusinae*.

Subf. *Phaedusinae*. A. Wagn. 1922.

Gen. *Reinia* Kob. 1876. (1.) Typ: *R. variegata* A. Ad.

— *Phaedusa* Ad. 1855. Typ: *Ph. corticina* v. d. Busch.

Subg. *Euphaedusa* Bttg. 1877. Typ: *Ph. shanghaiensis* Pfr.

— *Paraphaedusa* Bttg. 1899. Typ: *Ph. subpolita* Smith.

— *Phaedusa* s. str.

Sect. *Phaedusa* s. str. (2.)

(Syn. *Pseudononia* Bttg. 1877; *Macrenoica* A. Wagn. 1920 part.)

— *Oospira* Blanf. 1872. (2a.)

— *Stereophaedusa* Bttg. 1877. (3.) Typ: *Ph. valida* Pfr.

(Syn. *Aprosphyra* s. str. A. Wagn. 1920 part.; *Polyptychephora* A. Wagn. 1920 part.)

— *Hemiphaedusa* Bttg. 1877. Typ: *H. pluviatilis* Benson.

Subg. *Megalophaedusa* Bttg. 1877. Typ: *H. yokohamensis* Cr.

(Syn. *Aprosphyra* s. str. A. Wagn. 1920 part.)

— *Hemiphaedusa* s. str. (4.)

Sect. *Hemiphaedusa* s. str.

— *Tyrannophaedusa* Pils. 1901. Typ: *H. micado* Pils.

— *Excussispira* Lindh. 1925. Typ: *H. fargesiana* Hde.

— *Adversaria* Lindh. 1925. Typ: *H. inversa* Hde.

— *Foraminigera* Lindh. 1925. Typ: *H. fargesianella* Hde.

— *Sinigena* Lindh. 1925. Typ: *H. bisdelineata* Hde.

— *Notoptychia* n. sect. (5.) Typ: *H. gisota* Bav. et Dtzb.

— *Caspiophaedusa* Lindh. 1924. Typ: *H. perlucens* Bttg. (6.)

— *Luchuphaedusa* Pils. 1901. (7.) Typ: *Ph. callistochila* Pils.

Sect. *Luchuphaedusa* s. str.

— *Oophaedusa* Pils. 1905. (7a.) Typ: *Ph. ophidoon* Pils.

<sup>1)</sup> Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1901—1908.

- Subg. *Nesiophaedusa* Pils. 1905. Typ: *Ph. bernardii* Pfr.  
 — *Formosana* Bttg. 1877. Typ: *H. swinhoei* Pfr.  
 Sect. *Formosana* s. str.  
     (Syn. *Polyptycephora* A. Wagn. 1920 part.)  
 — *Dextroformosana* Schm. et Bttg. Typ: *H. semprini* Grdl. (8.)  
     (Syn. *Polyptycephora* A. Wagn. 1920 part.)  
 — *Cylindrophaedusa* Bttg. 1877. Typ: *H. cylindrica* Gray. (8a.)  
 — *Acrophaedusa* Bttg. 1877. Typ: *H. cornea* Phil.  
 — *Rufospira* Mlldff. 1883. Typ: *H. gerlachi* Mlldff.  
 — *Fuchsiana* Gredler 1887. Typ: *H. paradoxa* Grdl.  
 — ? *Bathyptychia* Lindh. 1925. Typ: *H. aplostoma* Hde. (9.)  
 — *Liparophaedusa* Lindh. 1924. Typ: *H. Frey* Bav. et Dtzb.  
 Sect. *Liparophaedusa* s. str. (9a.)  
 — *Siphonophaedusa* Lindh. 1924. (9b.) Typ: *H. gran-geri* Bav. et Dtzb.  
 — *Atractophaedusa* n. sect. (9c.) Typ: *H. rhopaloides* Mlldff.  
 — *Dautzenbergiella* Lindh. (9d.) Typ: *H. duella* Mabilie.  
 — *Lindholmiella* n. sg. (9d.) Typ: *H. aciculata* Bav. et Dtzb.  
 — *Leptacme* Ehrm. 1926. Typ: *H. sykesi* Bav. et Dtzb.
- Gen. *Synprosphyra* A. Wagn. 1920. (10.) Typ: *S. rudis* Bav. et Dtzb.
- *Zaptyx* Pilsbry 1901. (11.) Typ: *Z. hirasei* Pils.
- Subg. *Zaptychopsis* n. sg. (12.) Typ: *Cl. buschi* Kstr.  
 (= *Cl. hyperolia* Mrts.) (12.)  
 — *Zaptyx* s. str.  
 Sect. *Hemizaptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. pinto* Pils.  
 — *Heterozaptyx* Pils. 1906. Typ: *Z. munus* Pils.  
 — *Zaptyx* s. str.
- *Metazaptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. hachijoensis* Pils.  
 Sect. *Metazaptyx* s. str.  
 — *Parazaptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. thaumatopoma* Pils.  
 — *Stereozaptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. entospira* Pils.
- *Selenoptyx* Pils. 1908. Typ: *Z. noviluna* Pils.  
 Sect. *Selenoptyx* s. str.  
 — *Thaumatoptyx* Pils. 1908. Typ: *Z. bivincta* Pils.
- *Oligozaptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. hedleyi* Pils.  
 Sect. *Oligozaptyx* s. str.  
 — *Diceratoptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. cladoptyx* Pils.  
 — *Idiozaptyx* Pils. 1905. Typ: *Z. idioptyx* Pils.

- Gen. *Pontophaedusa* Lindh. 1924. Typ: *P. funiculum* Mouss. (13.)  
 — *Serrulina* Mouss. 1873. (14.) Typ: *S. sieversi* Pfr.  
 Subg. *Serrulina* s. str.  
 — *Pravispira* Lindh. 1924. Typ: *S. semilamellata* Mouss.  
 — *Filosa* Bttg. 1877. Typ: *S. filosa* Mouss.  
 — *Phygas* A. Wagn. 1914. Typ: *S. collasi* Stur.  
 [Gen. *Garnieria* vgl. Anm. (15.)]

#### Anmerkungen.

1. *Reinia* Kob. Die Gattung wurde von WAGNER (1920) unter die *Metabaleinae*, von LINDHOLM (1924) in dieselbe Unterfamilie, die jetzt *Fusulinae* heißen muß, gestellt. Es ist aber nicht einzusehen, warum sie aus dem Verbande der ostasiatischen Clausiliiden ausscheiden soll, da sie ja, wie PILSBRY<sup>1)</sup> gezeigt hat, durch eine Reihe von Zwischenformen, wie *Clausilia eastlakeana* Mlldff., *echo* Pils., *nakadae* Pils., *euholostoma* Pilsbry u. a., mit den *Euphaedusa*-Arten eng verknüpft ist. Sie stellt sich durch den Mangel des Clausiliums bei noch vorhandener Nische — die sonst der Aufnahme des Clausiliums dient — als sichere Reduktionsform dar und steht ihren Verwandten viel näher als etwa die europäischen *Balea* Prid. den *Laciniaria*-Arten. Auch der anatomische Befund widerspricht dieser Annahme nicht<sup>2)</sup>.

2. *Phaedusa* Ad. ist als Sektion hier im Sinne von *Pseudonemia* Boettger 1877 genommen, nach der oben gegebenen Begründung. Es ist möglich, daß die formenreiche und weitverbreitete Gruppe bei genauerer Nachprüfung weiter gegliedert werden muß. Insbesondere dürften die westhinderindischen und nordindischen Formen (*insignis*- und *ferruginea*-Gruppe) von den indonesischen (*corticinavavana*-Gruppe) und den chinesisch-tonkinesischen (*chinensis*, *elizabethae* etc.) zu trennen sein.

Hier ist zu erwähnen, daß LINDHOLM (1924) eine neue Sektion *Calcariclavis* für *Cl. bocki* Syk. errichtet hat. Als einziges Merkmal wird das bei der genannten Art auf der Außenfläche des Clausiliums befindliche spitze Häkchen genannt, das zuerst von PILSBRY beschrieben und abgebildet wurde<sup>3)</sup>. Es handelt sich dabei allerdings um eine höchst seltsame Bildung, die, wie PILSBRY schon andeutet, in einem ganz ähnlichen Gebilde auf der Gaumenlamelle von *Polygyra uvulifera* Say und *P. auriculata* Say ihr einziges Analogon unter Landschnecken hat, und über deren Genese und etwaige Funktion wir zur Zeit noch gar nichts wissen. Ich finde nun dieses Calcar in genau derselben Art auch bei allen mir vorliegenden Formen der vielgestaltigen *Phaedusa paviei* Morlet aus Tonkin. Eine sorgfältige Vergleichung der beiden Arten zeigt mir aber überhaupt keinen erwähnenswerten Unter-

1) Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia LIII, 2; pp. 470—474; 1901. — Ibid. XL, 3; pp. 561—563; 1909.

2) WIEGMANN, in Weber, Zool. Ergebn. III, S. 250; 1893.

3) PILSBRY, Proc. Mal. Soc. London. VIII, p. 119. 1908.

schied, und so fällt der Name *bocki* Sykes 1895 in die Synonymie von *Phaedusa paviei* Morlet 1892. *Cl. bocki* Syk. war von Südost-Yunnan beschrieben; es ist nicht auffällig, daß die in Tonkin anscheinend weiter verbreitete *paviei* bis nach dem benachbarten Sü.osten von Yunnan reicht. Wollte man *Calcariclavis* als Sektion gelten lassen, so müßte sie also mit *paviei* Morlet als Typ in das Subgenus *Phaedusa* Ad. (= *Pseudonenia* Bttg.) gestellt werden. (LINDHOLM reiht sie, ohne auf verwandtschaftliche Beziehungen zu achten, den noch nicht geordneten „*Phaedusa*“-Sektionen an). Es ist nun sehr merkwürdig, daß jener Clausilium-Sporn, sowohl bei *paviei* Morlet als auch bei der als *bocki* Syk. bezeichneten Form, nicht allen Individuen zukommt. Entweder er ist vorhanden oder man sieht keine Spur davon; Übergänge habe ich nicht bemerkt. Von 25 Stücken, deren Clausilium ich untersuchte (von mehreren Fundorten), hatten ihn nur 8, und zwar stimmten die Stücke vom gleichen Fundorte im Besitz oder Nichtbesitz des Sporns meist überein, doch fand sich an zwei Orten auch individueller Wechsel. Das Merkmal ist also unbeständig; ich möchte ihm keinen höheren als den eines Artmerkmals zusprechen, um so mehr als *Phaedusa paviei* sonst in jeder Hinsicht eine echte *Phaedusa* (= *Pseudonenia* Bttg.) ist, die zu manchen Arten dieser Sektion sehr nahe Beziehungen hat. Ich habe deshalb *Calcariclavis* Ldh. nicht in das obige System aufgenommen.

2a. *Oospira*, 1872 von W. P. BLANFORD als neue Sektion mit dem Typus *philippiana* Pfr. aufgestellt, betrachte ich als eine Kontraktionsform, die von normalen Formen einer west-hinterindischen *Phaedusa*-Gruppe<sup>1)</sup> — etwa der der *penangensis* oder einer verwandten — abzuleiten wäre. Solche Kontraktionen, d. h. also Aufreibungen der letzten Gehäusewindungen unter Abstoßung der Jugendschale — erst nur ontogenetisch, dann auch phyletisch —, scheinen sich in der Entwicklung der Clausiliiden mehrmals abgespielt zu haben (vgl. Anm. 4). Arten wie *Phaedusa coccygea* Grdl. und die merkwürdige tonkinesische Inselform *Claus. rhopaloides* Mlldff. scheinen Übergangsphasen in diesem Prozeß allmählicher Formwandlungen darzustellen. MÖLLENDORFF wollte die letztgenannte Art sogar zu *Oospira* rechnen. Die Frage ihrer systematischen Stellung ist in Anmerkung 9c und 9d erörtert.

3. *Stereophaedusa* Bttg. Ich stelle diese Gruppe nach dem Bau ihres Verschlussapparates: der weit spiralig geschwungenen Unterlamelle, dem breiten Clausilium und dem unvollkommenen Lunellar, als Subgenus unter das Genus *Phaedusa* Ad., was mehr der Auffassung O. BOETTGER'S entspricht als derjenigen PILSBRY'S, der *Stereophaedusa* nicht zu den Euphaedusoiden stellt, sondern ihr eine Art Sonderstellung zwischen diesen und dem hemiphaedusoiden Stamme zuweist<sup>2)</sup>. Man muß in der Tat zugeben, daß die Abgrenzung von

<sup>1)</sup> Es werden im folgenden nur die Namen des obigen neuen Systems gebraucht.

<sup>2)</sup> PILSBRY, Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia LIII, 3; p. 647; Dec. 1901.

*Stereophaedusa* gegen das zum Genus *Hemiphaedusa* gehörige Subgenus *Megalophaedusa* durch eine Artengruppe erschwert wird, nämlich durch den Formenkreis der *Cl. hickonis* Bttg. Es gehören dazu *Cl. hickonis* (Kob.) Bttg., *subhickonis* Pils., *fultoni* Syk. und *ijimae* Ehrm. Man könnte diese Arten als *Stereophaedusae* mit abgeschwächten Merkmalen dieses Subgenus betrachten. BOETTGER rechnete *hickonis* zu *Hemiphaedusa*, *fultoni* zu *Megalophaedusa*, PILSBRY führt *hickonis* und *subhickonis* unter *Stereophaedusa*, *fultoni* unter *Megalophaedusa* an. Nach genauer Vergleichung ihres Verschlussapparates stellt sich mir die genannte Artenreihe<sup>1)</sup> als ein geschlossener Verwandtschaftskreis dar, der enge an *Megalophaedusa* Bttg., und zwar zunächst an *M. vasta* Bttg., anzuschließen ist. Die anatomische Untersuchung wäre zur Nachprüfung sehr erwünscht.

4. *Hemiphaedusa* Bttg. In der Gattung *H.* ist hier die Hauptmasse der asiatischen Clausiliiden zusammengefaßt. Die schon heute schärfer zu kennzeichnenden Gruppen sind als Subgenera herausgehoben. Dem Subgenus *Hemiphaedusa*, dem formenreichsten unter allen, sind vorläufig außer der typischen Sektion eine Reihe weiterer, neuerlich unterschiedener und benannter Gruppen als Sektionen zugeteilt worden, deren Zusammengehörigkeit freilich noch nicht einwandfrei erwiesen ist, die aber alle eine geschlossene Lunelle haben und wohl auch sonst in den Hauptzügen des Verschlussapparates annähernd übereinstimmen. Nur die typische Sektion, *Hemiphaedusa* sensu strictissimo, begreift in sich leider noch eine heterogene Gesellschaft von Formen, so vor allem — seit BOETTGER — außer denen die, wie die Gruppen der *pluviatilis* Bens., der *platyanthen* Mrts., der *awajiensis* Pils. u. a. m., eine geschlossene Mondfalte haben, auch solche, bei denen diese durch eine Palatalenreihe ersetzt wird, wie es bei den Gruppen der *validiuscula* Mrts., der *caryostoma* Mlldff. u. a. der Fall ist. Da aber noch eingehende Untersuchungen nötig sind, um sagen zu können, in welchem Verhältnis diese letzteren Gruppen einerseits zu den echten Hemiphaedusen, andererseits zu den anderen Untergattungen stehen, die wie *Formosana* u. a. eine zusammengesetzte Lunella zeigen, so habe ich eine Aufteilung der Sektion *Hemiphaedusa* vorläufig noch nicht unternommen.

#### 5. *Notoptychia* n. sect.

Gehäuse linksgewunden, nicht dekollierend, spindelförmig, schwach gestreift, glatt, glänzend. Nacken fein und regelmäßig gerippt. Umgänge 9—10, Naht mehr oder weniger kräftig papilliert; Basis des letzten Umganges gerundet; Mündung birnförmig oder ohrförmig mit wenig hochgezogenem Sinulus. Mundsaum gelöst, kräftig erweitert, verstärkt. Oberlamelle sehr kräftig, vorspringend, wenig schief, mit der Spirallamelle verbunden; diese innen mäßig hoch, bis lateral

<sup>1)</sup> Auch *Cl. ijimae* Ehrm. (Zool Anz. XXIII, Nr. 619; 1900), deren systematische Stellung ich zur Zeit ihrer Bekanntgabe unerörtert ließ, gehört als eine spezialisierte Art in die *hickonis*-Gruppe.

rechts verlängert; Unterlamelle tiefliegend, als eine kräftige nach vorn links konkave Platte in die Mündung herabhängend, vorn auf der Mitte der Spindelkante endigend, innen nach gestecktem Aufstieg dorsal rasch abfallend und als feine Falte bis lateral rechts verlängert. Subcolumellarlamelle bis auf den Mundsaum verlängert, dieser in ihrer Umgebung mehr oder weniger gefältelt. Prinzipalfalte dorsal, etwa von lateral links bis lateral rechts laufend. Lunella dorsal, gerade, etwas callös verbreitert, oben von einer kurzen ersten Gaumenfalte, unten von einem nur nach vorn verlängerten Basalfältchen begrenzt. Clausilium: Platte am Stielansatz ohne Ausbuchtung, lang und schmal, längs und quer kräftig gebogen, unten symmetrisch und scharf zugespitzt, Spitze schiffsschnabelartig nach vorn gewendet.

Typus: *Hemiphaedusa gisota* Bav. et Dtzb. Weitere Art: *H. falci-fera* Bav. et Dtzb., vielleicht auch die mir nicht näher bekannte *H. lavillei* Dtzb. et Fisch., sämtlich aus Tonkin.

Die Hauptmerkmale der neuen Sektion sind in der Diagnose durch Sperrdruck hervorgehoben.

6. *Caspiophaedusa* Lindholm. Die kaukasische *Cl. perlucens* Bttg. hat in Gehäusebau und Vaterland genug Eigenes, um als Typ einer besonderen Sektion gelten zu können, und doch ist ihr Gesamtcharakter so bestimmt der einer *Hemiphaedusa*, daß ich kein Bedenken trage, *Caspiophaedusa* in das Subgenus *Hemiphaedusa* zu stellen. Es ist bezeichnend für OSKAR BOETTGERS Scharfblick, daß er der *Cl. perlucens* schon bei der ersten Beschreibung den wahrscheinlich richtigen Platz im System angewiesen hat. Freilich liegt in dem Vorkommen einer *Hemiphaedusa* diesseits der großen Lücke, die das altweltliche Clausiliengebiet aufweist, ein zoogeographisches Problem, dessen Lösung durch den Hinweis auf einige analoge Schnecken-vorkommnisse, wie das der transkaukasischen *Cyclotus*-Arten, nur wenig erleichtert wird.

7. *Luchuphaedusa* Pils. Die Arten dieser Untergattung täuschen durch die weite spiralgige Schwingung ihrer Unterlamelle und die breite Platte des Clausiliums eine nähere Verwandtschaft mit *Stereophaedusa* vor, weichen aber durch die wulstige Verstärkung jener Lamelle und eine Reihe auffälliger Sonderbildungen im Äußeren wie im Verschlussapparat von dieser Gruppe wesentlich ab. Der Bau des Lunellars erinnert an *Hemiphaedusa*, und so wird man PILSBRY zustimmen können, der in *Luchuphaedusa* einen bei insularer Abgeschlossenheit stark spezialisierten Seitenzweig von *Hemiphaedusa* vermutet.

7a. *Oophaedusa* PILSBRY ist von *Luchuphaedusa* fast nur durch die gedrungene pupoide Gestalt verschieden. Sie ist in demselben Sinne eine Kontraktionsform von *Luchuphaedusa*, wie wir *Oospira* als eine solche von *Phaedusa* s. str. betrachteten (vgl. Anm. 2a). Die Gruppe ist deshalb in unserem System (als Sektion) dem Subgenus *Luchuphaedusa* untergeordnet.

8. *Dextroformosana* Boettger et Schmacker ist von *Formosana* Bttg. s. str. fast nur durch die Windungsrichtung verschieden; sie darf aber doch den Rang einer Sektion im Subg. *Formosana* beanspruchen, da sie eine Anzahl nah verwandter Arten umfaßt. Der Typ von *Dextroformosana* ist nicht, wie LINDHOLM angibt, *Cl. anti-lopina* Hde., sondern *Cl. semprinii* Grdl. (s. BOETTGER und SCHMACKER, Proc. Mal. Soc. London I, p. 111, 1894). Hier sei erwähnt, daß die von MÖLLENDORF 1883 aufgestellte Gruppe *Macrophaedusa* (Typ: *fortunei* Pfr.) nicht aufrecht zu erhalten ist. Auch BOETTGER erkennt sie, z. B. in der eben zitierten englischen Arbeit, nicht mehr an. Die Arten lassen sich ohne Schwierigkeit in *Hemiphaedusa* und *Formosana* unterbringen.

8a. *Cylindrophaedusa* Bttg. als Sektion unter Subg. *Pseudomenia* Bttg. (jetzt *Phaedusa* Ad.) zu stellen, wie es LINDHOLM tut (l. c. p. 62), kann, soweit Schalenmerkmale in Frage kommen, nicht gutgeheißen werden. Nach dem Verschlüßapparat gehört sie ohne Zweifel in die Reihe derjenigen hemiphaedusoiden Subgenera, bei denen das Lunellar aus mehreren Gaumentalten besteht, wie bei *Formosana*, *Rufospira*, *Acrophaedusa* etc. Ob *Cylindrophaedusa* den Rang eines besonderen Subgenus bewahren wird, ist etwas zweifelhaft.

9. *Bathyptychia* Lindholm soll nach dem Autor mit *Euphaedusa* Bttg. verwandt sein. Ich kenne leider den merkwürdigen Monotyp *aplostoma* Hde. nicht aus eigener Anschauung, möchte aber darauf hinweisen, daß wir sonst keine *euphaedusa*-ähnlichen Clausiliiden kennen, deren Lunellar ventral oder tiefer liegt und aus 4 Palatalen besteht. Ich habe daher *Bathyptychia* — mit Vorbehalt — unter die *rufospira*-ähnlichen *Hemiphaedusae* gestellt.

9a. *Liparophaedusa* s. str. LINDHOLM begründet seine Sektion nur auf *Claus. freyi* Bav. et Dtzb. (1924, l. c. p. 71). Das mag bei allerengster Fassung des Gruppenbegriffs gelten; dann müßten wir aber für die nächsten Verwandten der *freyi* wieder eine neue Sektion bzw. Subsektion errichten. Das geht aber schließlich über den Zweck des Systems hinaus. Um die feinsten verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen darzustellen, bedienen wir uns besser nicht des Systems, sondern der Stammbaumtafel. Ich halte es hier einstweilen für richtiger, die Diagnose von *Liparophaedusa* ein wenig zu erweitern; dann können wir eine Reihe der stattlichsten Clausiliiden aus Tonkin in eine Sektion *Liparophaedusa* bringen (*auregani* Bav. et Dtzb., und varr., *ruminiformis* Mab.), die dann mit den beiden folgenden das Subgenus *Liparophaedusa* bildet. So erweitert und ergänzt würde die Diagnose der Sektion lauten:

Schale groß, sehr dick- und festschalig, erwachsen immer dekolliert, meist aus 5—6 $\frac{1}{2}$  Umgg. bestehend, gedrungen spindelförmig, fein und fast regelmäßig gestreift, Periostakum anscheinend nie erhalten. Mundsaum meistens doppelt, der erstgebildete oben anliegend und den Nabelritz schließend, der endgiltige oben gelöst, stark verdickt. Oberlamelle bei verdoppeltem Mundsaum nicht rand-

ständig, kräftig, mit der Spiralis verbunden. Unterlamelle mäßig tief liegend (bei *freyi* Bav. et Dtzb. sehr tief), steil oder sehr steil aufsteigend, dabei immer — wenigstens innen — deutlich spiralg geschwungen, ihr freier Rand wulstig verdickt; Subcolumellarlamelle verborgen oder schwach hervortretend. Prinzipalfalte lang, von ventral bis dorsolateral links laufend; alle Lamellen einwärts bis weit über die Ventrallinie verlängert<sup>1)</sup>. Lunellar ventrolateral. Palatalen: 3, die unterste oft sehr kurz und mit ihrem inneren basalwärts gebogenen Ende eine kurze Lunelle bildend. Clausilium: Platte etwa gestreckteiförmig, etwas windschief sattelartig gekrümmt, nach unten allmählich zu einer schmalen kuppigen Spitze verjüngt; Außenrand in ganzer Länge bogig erhoben und an die Gaumenwand angelegt; Spindelrand gestreckt, beim Übergang in den Stiel mit leichter Ausbuchtung<sup>2)</sup>.

**9b.** *Syphonophaedusa* Ldh. Die von LINDHOLM (1924, l. c. p. 71) gegebene Diagnose ist durch folgendes zu ergänzen: Spirallamelle innen bis etwas über die Ventrallinie verlängert, bis gegen das Ende hoch. Unterlamelle unten wulstig verdickt, fast abgestutzt, dann als eine niedrige und sehr dicke Leiste steil und gestreckt aufsteigend, dorsal ziemlich rasch abfallend, stumpfeckig einwärts gewendet und als dünne Lamelle so weit wie die Spiralis verlängert. Subcolumellarlamelle innen als schwaches Fältchen kurz einwärts gewendet. Innenende der Prinzipalfalte lateroventral. Lunellar supralateral rechts; Gaumenfalten 4, schief gestellt, oder noch eine punktförmige fünfte darunter; alle kallös verbunden, unter der letzten noch eine sehr kurze Lunelle, die an der benachbarten Subcolumellaris aufläuft. Clausilium: Platte lang und schmal, nur in der oberen Hälfte kräftig sattelförmig gebogen, in der unteren fast plan mit etwas erhobenem Außenrand und breit abgerundeter schwach löffelförmiger Spitze; Platte beim Übergang in den Stiel schwach ausgebuchtet.

**9c.** *Atractophaedusa* n. sect.

Gehäuse dickwandig, nach Abstoßung einer anscheinend schlanken Jugendschale sehr rasch zu kurzer, bauchiger Spindelform erweitert; meist  $5\frac{1}{2}$ —6 Umgänge erhalten; diese mäßig konvex, der letzte dorsal und seitlich abgeflacht, auffällig stark verjüngt, basal gerundet. Mündung klein, schief birnförmig, Sinulus groß, mäßig hochgezogen. Erstgebildeter Mundsaum schwach erweitert, oben anliegend, den Nabelritz vollkommen schließend; Mündung darauf mehr oder weniger, zuweilen sehr stark halsartig vorgebaut; Vorbau sehr dickwandig, endgültiger Mundrand stark erweitert, sehr stark verdickt. Oberlamelle kräftig, randständig, sehr schief, mit der Spirallamelle verbunden; diese wenig hoch, hinter den Clausilium mit einwärts gekipptem

<sup>1)</sup> Dies nur bei *freyi* noch nicht untersucht.

<sup>2)</sup> Beschreibung des Clausiliums nach dem Verhalten von *auregani* entworfen; das von *freyi* ist sehr ähnlich.

freien Rande. Unterlamelle tiefliegend, vorn unten kallös verbreitert, steil ansteigend und dabei schwach aber deutlich spiralg geschwungen (beim Einblick von unten sichtbar) und sich erhöhend, dorsolateral rasch abfallend und einwärts gewendet; als feiner Faden — neben der Spiralis — bis über die Ventrallinie verlängert. Subcolumellaris bald verborgen, bald hervortretend, doch nicht bis zum äußeren Mundsaum verlängert. Prinzipalfalte von lateral links bis fast zur Ventrallinie verlängert. Lunellar infralateral oder ventrolateral. Gaumenfalten 5 — 6, mehr oder weniger gebogen, die letzte mit ihrem Innenrande im Sinne einer Lunelle herabgezogen. Clausilium: Platte annähernd gleichmäßig sattelförmig<sup>1)</sup> gebogen, schmal, im oberen Drittel  $\varepsilon$  m breitesten, von da nach unten sanft verschmälert, Unterende schmal gerundet, etwas kuppig, nicht nach außen gewendet, Spindelrand der Platte beim Übergang in den schmalen Stiel kaum ausgebuchtet<sup>2)</sup>. Typ: *H. rhopaloides* Mlldff. aus Tonkin.

9d. *Dautzenbergiella* Lindh. Der von LINDHOLM gegebenen Diagnose sind folgende Bemerkungen anzufügen: Mundsaum verdoppelt, der erstgebildete oben angelötet und den Nabelritz schließend; Mündung dann vorgebaut; endgültiger Mundsaum erweitert, frei, verdickt stumpfständig. Spiral-, Unter- und Subcolumellarlamelle innen über die Ventrallinie, bis gegen lateral links verlängert; Plica principalis außerordentlich lang von dorsolateral links im vorletzten Umgange bis auf den Mundsaum reichend. Lunellar lateral, 2 mäßig lange, schief gestellte obere Gaumenfalten, eine dritte, noch mehr geneigte, sendet von ihrem inneren Ende ein kurzes Fältchen nach oben und ein längeres nach hinten unten, wodurch eine geknickte Lunelle entsteht. In der Verlängerung der beiden oberen Gaumenfalten zieht sich ein kallöser Damm gegen den Mundsaum hin, ohne diesen zu erreichen; doch sitzt in der Verlängerung der oberen von beiden auf dem Mundsaum ein mehr oder weniger kräftiges Fältchen (unter dem durch den Auslauf der Prinzipalfalte bedingten ähnlichen Fältchen). Clausilium: der breite Stiel geht ganz allmählich in die lange und schmale Platte über, die kräftig sattelartig gebogen ist und unten mit einer starken rückwärts gerichteten Kuppe endigt. Der untere Teil des Außenrandes der Platte ist zu einer flügelartigen Lamelle erhoben, die sich der Gaumenwand anlegt.

In diese Gruppe gehören außer dem Typus: *duella* Mab. noch die beiden Formen *apiostoma* Mlldff. und *lyteostoma* Mlldff. Nach Stücken meiner und der MÖLLENDORFFSchen Sammlung (Senckenbergisches Museum), die ich untersucht habe, liegt ein Irrtum MÖLLENDORFFS vor, wenn er die beiden genannten Formen als Subspecies zu *grangeri*

<sup>1)</sup> Also in der Längs- und Querrichtung in entgegengesetztem Sinne: die typische Gestaltung des Clausiliums.

<sup>2)</sup> Diagn. entworfen nach *Hem. rhopaloides* Mlldff., *Hem. rhop. microthyra* Mlldff., *Hem. rhop. leptospira* Mlldff., *Hem. kebauica* Mlldff.

Bav. et Dtzb. stellte (Nachrbl. Deutsch. malak. Ges. 33. Bd., 1901, S. 78 und 79); sie gehören unbedingt zu *duella* Bav. et Dtzb.

Die Sektionen unter 9a—9c gehören, wie es die obige Übersicht ausdrückt, enger zusammen. In den weiteren Verwandtschaftskreis von Subg. *Liparophaedusa* gehören m. E. die Subgenera *Dautzenbergiella* Lindh., *Leptacme* m. (s. Fußnote S. 25) und wahrscheinlich auch die eigenartige *Clausilia aciculata* Bav. et Dtzb. aus Tonkin, über deren systematische Stellung — wie über die der meisten Glieder der reichen Clausiliiden-Fauna Tonkins — noch kein Urteil vorliegt. Ich habe *Cl. aciculata* noch nicht auf den inneren Bau ihres Verschlussapparates geprüft<sup>1)</sup>, glaube aber, daß für sie ein eigenes Subgenus errichtet werden muß. Sie stimmt mit den *Liparophaedusae* in der tiefliegenden, wulstigen, steil ansteigenden, im Innern gleichwohl spiraligen lamella inferior, der verborgenen Subcolumellaris, der langen, fast bis an den Mundsaum reichenden plica principalis, den 3 lateralen schiefgestellten Palatalen, deren unterste den Ansatz zu einer Mondfalte trägt, überein; auch durch die vielgewundene schlanke Jugendschale, die sie aber im Gegensatz zu den Liparophaedusen nicht abwirft. Sie unterscheidet sich von diesen außerdem durch die dünne, durchscheinende, hornbraune Schale, den offenen Nabelritz, den einfachen, gelösten und ausgebreiteten, nicht wulstig verdickten Mundsaum und die randständige vorspringende Oberlamelle. Ich schlage vor *Cl. aciculata* zum Typus eines Subgenus *Lindholmiella* zu machen.

10. *Synprosophyma* A. Wgn. ist hier, wie oben bemerkt, als Gattung anerkannt, lediglich auf Grund von Wagners Feststellung, daß das Tier am Blasenstiel kein Divertikel hat. Nach dem Schalenbau würde man die Gruppe der *rudis* Bav. et Dtzb. ohne allen Zweifel zu *Hemiphaedusa* Btg. (im engsten Sinne) rechnen müssen. Und wenn sich herausstellen sollte, daß die Stammgruppe der chinesischen *Hemiphaedusae* gleichfalls jenen einfachen Bau des Genitalapparates hat, so fiel *Synprosophyma* in deren Synonymie.

LINDHOLM errichtet (l. c. p. 72) für die von WAGNER in sein Genus *Synprosophyma* gestellte Gruppe der tonkinesischen *Cl. porphyrostoma* Bav. et Dtzb. eine besondere Sektion: *Selenophaedusa*, die sich von der typischen Sektion nur durch die gerundete Gehäusebasis unterscheidet. Da aber keineswegs bewiesen ist, daß diese Artengruppe — es gehören wesentlich mehr dazu, als WAGNER 1920 anführt — zu *Synprosophyma* zu rechnen ist, und sie gewissen Formenkreisen echter chinesischer und japanischer Hemiphaedusen im Gehäusebau fast vollkommen entspricht, sehe ich keine Veranlassung, eine besondere Sektion für sie aufzustellen.

<sup>1)</sup> Clausiliiden-Gruppen, deren Diagnose sich nicht auf die inneren Partien des Verschlussapparates erstreckt, müssen als unzureichend gekennzeichnet gelten.

11. Genus *Zaptyx* Pils. Das von PILSBRY in verschiedenen Abhandlungen<sup>1)</sup> meisterhaft dargestellte „*Zaptychoid phylum*“ der japanischen Clausiliiden ist hier unter dem Namen *Zaptyx* als Genus aufgefaßt. Trotz weitgehender Differenzierung und Spezialisierung im einzelnen weisen diese Schnecken im Habitus, in der Geschlossenheit der Entwicklung ihres Verschlößapparates und in ihrer geographischen Beschränkung auf den Riu-Kiu-Inselbogen zwischen Kiushiu und Formosa eine so große Einheitlichkeit auf, daß diese Fassung berechtigt erscheint, obwohl noch keine anatomische Untersuchung hierher gehöriger Arten vorliegt. Die von mir vorgenommene Anordnung der Gruppen stützt sich auf eine sehr eingehende Nachprüfung von PILSBRY'S Befunden und wird sich im wesentlichen mit der Auffassung des amerikanischen Forschers decken. Auf eine Begründung im einzelnen soll hier nicht eingegangen werden.

12. *Zaptychopsis* n. subg.

Hier ist zunächst eine Synonymiefrage zu klären. E. v. MARTENS hat bei Aufstellung seiner *Clausilia hyperolia*<sup>2)</sup> nicht daran gedacht, sie mit *Cl. buschi* Küster zu vergleichen, einer Art, die freilich seit ihrer Aufstellung 1847, wie es scheint, von niemandem wieder untersucht und auch nicht wieder aufgefunden worden ist. Die Originalstücke sind s. Z. von SIEBOLDT aus Japan heimgebracht worden und sollen in CUMINGS Sammlung, also im Britischen Museum liegen. Nun hat sie aber SYKES<sup>3)</sup>, als er sie mit seiner *Cl. ignobilis* vergleichen wollte, in der englischen Sammlung vergeblich gesucht. So haben wir also zur Beurteilung nur KÜSTERS gute Darstellung in MARTINI-CHEMNITZ' Conchylienkabinett II (*Clausila*). Die dort gegebene Beschreibung (l. c. S. 24) paßt nun Wort für Wort auf *Cl. hyperolia* Mrts.; auch die Abbildung Taf. 2 Figg. 14—16 stimmt gut dazu. Die Diagnose entspricht freilich den heutigen Ansprüchen nicht ganz; sie läßt aber erkennen, daß die von KÜSTER dargestellte Schnecke nicht nur in Größe, Gestalt, Struktur, Farbe, Windungszahl, Mündungsform und Mundsaumbildung mit *hyperolia* Mrts. übereinstimmt, sondern auch in dem Verhalten der Lamellen, soweit sie äußerlich sichtbar sind; und in so entscheidenden Punkten, wie dem Bau der Lunelle und dem Mangel aller Palatalen, der sonst bei keiner japanischen *Clausilia* vorkommt. Wenn in dem deutschen Text steht, daß die Lunelle bis zur Naht reicht, so beruht das auf einer sehr nahe liegenden Täuschung: bei *hyperolia* reicht die Lunelle zunächst bis an die ganz rudimentäre Prinzipalfalte und erfährt dann bei manchen Formen eine Verlängerung durch eine über der Prinzipale angeschlossene und

<sup>1)</sup> PILSBRY in Proceedings Acad. Natural Sc. Philadelphia. Vol. LII, p. 672; 1901. — Vol. LIII, p. 423 u. 465; 1901. — Vol. LVI, p. 822; 1904. — Vol. LIX, p. 501; 1908. — Vol. LX, p. 575; 1909.

<sup>2)</sup> MARTENS, E. v., Übersicht über die von Hilgendorf u. Dönitz in Japan gesammelten Binnenmollusken. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr., Berlin, 17. Apr. 1877.

<sup>3)</sup> SYKES, in Proc. Mal. Soc. London I, p. 262. An der zitierten Stelle steht irrtümlich „*brevior* Küster“; es muß heißen: *buschi* Küster.

bis zur Naht ausgebreitete kallöse Suturalfalte. Hierdurch kann in der Tat eine scheinbar bis zur Naht reichende Mondfalte herauskommen. Bei Formen ohne Suturale kann überdies ein ähnlicher Eindruck dadurch hervorgerufen werden, daß die Platte des Clausiliums weit über die Höhe der rudimentären Prinzipalfalte, bis gegen die Naht hinaufreicht und an frischen Stücken wie eine Lunelle durchscheint. — Wir gehen also wohl nicht fehl, wenn wir die seit ihrer Entdeckung sehr häufig wiedergefundene *Cl. hyperolia* Mrts. mit *Cl. buschi* Küst. identifizieren; der letztere Name hat zu gelten.

BOETTGER stellt (1878) *Cl. buschi* in den Formenkreis von *platydera* Mrts. seiner Sektion *Hemiphaedusa*; PILSBRY folgt ihm darin <sup>1)</sup>, wenn auch mit Vorbehalt. *Cl. hyperolia* wird von BOETTGER, MÖLLENDORFF <sup>2)</sup> und PILSBRY zum Typ einer eigenen Gruppe von *Hemiphaedusa* gemacht. Im Subgenus oder in der Sektion *Hemiphaedusa* steht unsere Art aber durchaus isoliert, so daß man ihr ebensogut subgenerische oder generische Selbständigkeit zubilligen könnte. Genaue Untersuchung des Verschlusapparates von *Cl. buschi* Kstr. hat mich seit langem zu der Überzeugung geführt, daß die Art nahe Beziehungen zu den *Zaptychoiden* aufweist, und zwar die nächsten zu Subgenus und Sektion *Zaptyx* selbst.

In folgenden Merkmalen stimmt der Formenkreis der *Clausilia buschi* Kstr. mit Sekt. *Zaptyx* überein:

Der tief offene Nabelritz wird unten von einer leichten Kompression der sonst gerundeten Gehäusebasis begrenzt.

Der Mundsaum ist oben kurz gelöst, ringsum mäßig erweitert und verstärkt.

Die Oberlamelle ist randständig, flachbogig.

Die Spirallamelle ist schwach entwickelt oder rudimentär, nie mit der Oberlamelle verbunden.

Die Unterlamelle liegt tief und steigt fast vertikal als eine kaum gebogene kräftige Platte auf, die sich nur gegen ihr oberes Ende mit steilem Abfall kurz einwärts wendet, aber nicht fadenförmig verlängert.

Die Subcolumellarlamelle ist innen eine hohe, wenig gebogene, der Inferior fast parallele Platte, die oben an der Decke des Umganges schroff, ohne jeden Auslauf, abbricht; am unteren Ende der Nische läuft sie in scharfer spitzbogiger Kurve auf die Gaumenwand, die tiefe Nabelgrube umziehend, und endet auf dem Peristom, zuweilen in die Lippe eingesenkt.

Das Lunellar liegt dorsolateral.

Die Mondfalte ist gestreckt, schiefgestellt, nicht durch eine Basalfalte begrenzt, nur leicht einwärts gebogen.

<sup>1)</sup> PILSBRY, H., Catalogue of the *Clausiliidae* of the Japanese Empire. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. LIII, p. 650; 1901.

<sup>2)</sup> MÖLLENDORFF, O. v., Notes on Japanese Land- and Freshwater Mollusca. Journ. Asiat. Soc. Bengal. Vol. LIV, p. 66; 1885.

Eine oder zwei Suturfalten (meist kallös verschwommen) liegen über dem Oberende der Lunelle, etwas schräg einwärts.

Beim Clausilium ist die Platte lang und schmal, parallelseitig, schwachrinnig, der Länge nach nur oben stärker gekrümmt; ihr Unterende ist breit gerundet, innen kuppig verstärkt; der obere Außenrand der Platte reicht lappig vorspringend bis nahe an die Naht; der Spindelrand ist vor dem Übergang in den Stiel tief ausgebuchtet.

Diesen Übereinstimmungen der *buschi*-Gruppe mit *Zaptyx* stehen folgende Abweichungen gegenüber: die bedeutendere Größe: 17 bis 25 mm Länge, gegen höchstens 14 mm bei *Zaptyx*; die weitgehende, zuweilen vollkommene Zurückbildung der Prinzipalfalte, die bei *Zaptyx* selten weniger als einen halben Umgang durchläuft; der Mangel akzessorischer Lamellen (l. inserta, l. fulcrans, l. parallela), die bei den Sektionen *Zaptyx* und *Metazaptyx* vorhanden sind, bei anderen Sektionen dagegen teilweise oder auch vollständig fehlen.

Den zahlreichen Übereinstimmungen gegenüber, die sich insbesondere auf alle wesentlichen Teile des Verschlußapparates erstrecken, fallen die genannten Unterschiede wenig ins Gewicht. Und so sind wir wohl berechtigt, die *buschi*-Gruppe dem Genus *Zaptyx* zuzuordnen, innerhalb dessen sie ein besonderes Subgenus zu bilden hat:

*Zaptychopsis* n. subg. mit der aus obiger Vergleichung ersichtlichen Kennzeichnung.

Die Möglichkeit, daß es sich bei der Übereinstimmung von *Zaptychopsis* mit *Zaptyx* um eine Konvergenzerscheinung handle, ähnlich wie unter den europäischen Gruppen wohl zwischen *Papillifera* Vest. und *Armenica* Btg. oder *Idyla* Ad., ist freilich zur Zeit nicht auszuschließen. Die anatomische Nachprüfung wäre sehr erwünscht.

Auch die geographische Verbreitung der beiden Gruppen ruft bezüglich ihrer Zusammengehörigkeit einige Bedenken hervor. *Zaptychopsis* m. kennen wir bisher bloß aus dem mittleren Teile von Hondo: die meisten Fundorte liegen in Küstennähe, um die Buchten von Tokio, Sagami und Suruga; nur zwei oder drei etwas mehr nordwärts im Innern der Hauptinsel und einer, Kobe, weiter westwärts am östlichen japanischen Mittelmeer. *Zaptyx* (Sekt.) dagegen geht von Süd-Kiushiu bis Yaeyama, der südlichsten Riukiu-Gruppe. Die beiden Areale sind also durch den größten Teil von Kiushiu, ganz Shikoku und das westliche Hondo getrennt. Indessen finden wir auch sonst in der Verbreitung des *Zaptyx*-Gruppen mancherlei Lücken und Sprünge. Merkwürdig ist z. B., daß das Subgenus *Metazaptyx* mit mehreren Arten und Formen auf den Osumi-Inseln im S. von Kiushiu, mit 2 Formen auf den Miyako-Inseln, den südwestlichsten der Riukiu-Kette, und mit einer Art, in anderer Richtung weit abliegend, auf Hachijo (— Fatsidschio) vorkommt, einer Insel des weitausgreifenden Bonin-Bogens. Ob hier eine passive Verbreitung, etwa durch den Kuroshio, vorliegt, wie PILSBRY vermutet, mag dahingestellt bleiben. Hachijo liegt gegen 200 km von der Sagami-Küste entfernt, wo der Bonin-Bogen auf die Hauptinsel stößt. Hier liegt

aber das Verbreitungszentrum von *Zaptychopsis*. Einstweilen wird uns freilich hierdurch der Zusammenhang der beiden Gruppen nicht klarer. Vielleicht kommen wir mit der Vermutung, daß *Zaptychopsis* einerseits, die übrigen *Zaptyx*-Gruppen andererseits Deszendenten einer hemiphaedusoiden Stammgruppe sind, die ihre Heimat irgendwo im südlichen Teile der japanischen Hauptinsel hatte, heute aber erloschen ist.

13. *Pontophaedusa* Ldh. LINDHOLM hat festgestellt, daß *Cl. funiculum* Mouss. nicht, wie die *Serrulina*-Arten, in der Jugendschale besondere Spindellamellen ausbildet, die später resorbiert werden. Er trennt sie deshalb mit Recht von *Serrulina* ab und errichtet für sie eine neue Sektion, die er, wie im Namen angedeutet, unter sein vielumfassendes Genus *Phaedusa* stellt. Die Abtrennung von *Serrulina* rechtfertigt sich auch durch das Verhalten ihres Verschlußapparates, worüber in Ergänzung von LINDHOLMS Diagnose folgendes hervorzuheben ist: Unterlamelle tiefliegend und hoch spiralig geschwungen, innen über die Ventrallinie hinaus verlängert, das Ende der Spirallamelle noch etwas überragend, alles dies ähnlich wie bei *Serrulina semilamellata* Mouss. Subcolumellarlamelle außen weit heraustretend, innen aber, im Gegensatz zu der von *S. semilamellata*, nicht verlängert, sondern so kurz wie bei *S. serrulata* Mouss. Im Gegensatz zu beiden Serrulinen-Gruppen ist bei *Pontophaedusa* die Prinzipalfalte ziemlich kurz, laterodorsal, das Lunellar supralateral, aus einer stark gekrümmten Mondfalte mit einbezogener Basalfalte bestehend. Clausilium: Platte in der Länge stark, in der Quere nur schwach gekrümmt, nach unten zu verbreitert (im unteren Viertel am breitesten), gegen das Ende rasch zugespitzt; Spindelrand schnurförmig verdickt, gegen den Übergang in den breiten Stiel schwach eingebuchtet. Innenfläche der Platte ohne die bei *Serrulina* vorkommende schräg auf sitzende Lamelle.

*Pontophaedusa* steht bei LINDHOLM neben *Caspiophaedusa* in seinem Genus *Phaedusa*. Damit würde der Verwandtenkreis der ostasiatischen Clausiliiden nicht bloß bis ans Westufer des Caspisees, sondern bis ans Ostufer des Pontus ausgedehnt, was wohl zu bedenken wäre. Da nun *Pontophaedusa* von *Caspiophaedusa* stark abweicht und nicht, wie diese, unter den ostasiatischen Clausiliiden gut vergleichbare Verwandte hat, sondern durchaus isoliert erscheint (mit Beziehungen zu *Serrulina*), so stelle ich sie, bis anatomische Befunde vorliegen, als selbständige Gattung neben *Serrulina* ans Ende der *Phaedusinae*.

#### 14. *Serrulina* Mouss.

A. WAGNER hatte *Serrulina* anfangs (1913, l. c., S. 9) zu den *Baleinae* gestellt, FRANKENBERGER wollte sie 1916<sup>1)</sup> auf Grund einer nur teilweise vorgenommenen Untersuchung von *S. semilamellata* Mouss. zu den *Metabaleinae* WAGNERS rechnen; später (1920) ordnet sie WAGNER (l. c., S. 13) hinter *Phaedusae* ein, die er derzeit noch bei

<sup>1)</sup> FRANKENBERGER, Z., Zur Anatomie und Systematik der Clausilien. Zool. Anz. Bd. XLVII Nr. 8, 20. Juni 1916.

den *Clausiliinae* hatte, bis er 1922 (l. c., S. 98, recte 99) die Phaedusen zu einer Unterfamilie erhob. KENNARD und WOODWARD (1923, l. c., p. 305) lassen das Genus, wie die Phaedusen, noch bei den *Clausiliinae*, die von ihnen *Marpessinae* genannt werden, aber LINDHOLM (1924, l. c., p. 63) erkennt eine Subfam. *Phaedusinae* an und stellt an deren Ende das Genus *Serrulinae*.

Unsere Kenntnis dieser Gattung ist in jeder Hinsicht mangelhaft. Wenn wir von der wenig bekannten *S. signifera* Westerl. absehen, die ihr Autor als verwandt mit *Cl. funiculum* bezeichnet, die mir aber eher eine *Caspiophaedusa* zu sein scheint, so kennen wir eigentlich nur drei Arten: *S. serrulata* Pfr., *S. sieversi* Mouss. und *S. semilamellata* Mouss., von denen die beiden ersteren unzweifelhaft nah verwandt sind (Subg. *Serrulina* s. str.), während die letzte so viele Besonderheiten aufweist, daß sie unbedingt mindestens subgenerisch abgetrennt werden muß (Subg. *Pravispira* Lindh.). Umstritten ist die Stellung der überaus merkwürdigen *Cl. filosa* Mouss. BOETTGER stellte sie 1877 als Vertreterin einer besonderen Gruppe (*Filosa* Bttg.) zu *Serrulina* Mouss., 1889<sup>1)</sup> aber als Subsektion zu *Euxina* Bttg., worin ihm spätere Autoren folgen. KENNARD und WOODWARD (1923, l. c., p. 305) nehmen sie wieder in *Serrulina* auf, aber LINDHOLM (1924, l. c., p. 66) holt sie in sein Subgenus *Euxina* des Genus *Laciniaria* Hartm. zurück. Der Habitus von *Cl. filosa* Mouss. spricht entschieden für *Euxina*; der Bau des Verschlussapparates aber m. E. für *Serrulina*<sup>2)</sup>. Ich betrachte deshalb *Filosa* Bttg. mit Vorbehalt als ein Subgenus von *Serrulina*. Der anatomische Befund würde wahrscheinlich die Entscheidung ermöglichen. Ob die gleichfalls ganz isolierte *Clausilia collasi* Stur., eine Höhlenbewohnerin von Korfu, für die WAGNER die Gruppe *Phygas* aufgestellt hat, zu *Serrulina* gehört, müßten Untersuchungen der Jugendschale, wie auch LINDHOLM erwähnt, und der Anatomie entscheiden helfen. Ich kenne sie nicht aus eigener Anschauung; nach Abbildung und Beschreibung ist ihre Zugehörigkeit zu *Serrulina* höchst wahrscheinlich.

Das anatomische Zeugnis für die Stellung von *Serrulina* im System ist unzulänglich. Die Autoren stützen sich allein auf einige Angaben WIEGMANN<sup>3)</sup> über *S. serrulata* Mouss. und eine kurze auf

<sup>1)</sup> BOETTGER, O., Zehntes Verz. v. Mollusken der Kaukasusländer. Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1889, S. 31—32.

<sup>2)</sup> Das seltsame Clausilium hat, wenn ich es richtig deute, die bei *Serrulina* auf der Innenfläche der Platte aufgesetzte und in verschiedenem Grade ausgebildete Lamelle so stark entwickelt, daß sie die eigentliche Platte vortäuscht, während die wirklichen Plattenreste als zwei schiefgestellte Lamellen jener Pseudoplatte außen aufsitzen. Diese Deutung ergibt sich mir aus der korrelativen Gestalt der Unterlamelle: An ihre geschwungene Form schmiegen sich — beim Heraus-treten des Tieres — genau jene schiefen Lamellen, die der vermeintlichen Clausiliumplatte außen aufsitzen. Was sich aber der Innenfläche des Lamella inferior passend anlegt, ist nach meinen Beobachtungen immer die Außenfläche des Clausiliums.

<sup>3)</sup> WIEGMANN, 1893, l. c., S. 232 ff.

unzulängliches Material gestützte Beschreibung der *S. semilamellata* MOUSS. durch FRANKENBERGER<sup>1)</sup>; immer ist eine etwas genauere Beschreibung der Genitalorgane von *S. serrulata* übersehen worden, die SIMROTH<sup>2)</sup> schon 1892 veröffentlicht hat. Leider existiert noch keine Abbildung. Als festgestellt kann gelten: Eiweißdrüse und Ovispermatodukt kurz und gedrunken, Uterushals lang und dünn, Vagina kürzer, Receptaculum ein langer Schlauch, der nur in der distalen Hälfte etwas erweitert ist und kein Divertikel trägt; Vas deferens fein und lang, unvermittelt in den langen schlauchförmigen Penis übergehend, an der Verbindungsstelle ein zerteilter Retractor penis. Augenträger frei neben den Genitalien. — *Pravispira* Lindh. läßt nach den wenigen Notizen bei FRANKENBERGER keinen scharfen Unterschied von *Serrulina* s. str. erkennen. Der Penis soll zweimal umgebogen und dick schlauchförmig sein.

Aus diesen Angaben darf man vielleicht weniger eine bestimmte Beziehung von *Serrulina* zu asiatischen oder anderen Gruppen konstruieren, als daß man in ihr eine recht ursprüngliche Gattung erkennt. Sie gibt sich als eine solche ja auch konchologisch und geographisch zu erkennen: Es leben heute nur noch wenige, nämlich höchstens 5 Arten, die ihrem Schalenbau nach so weit differenziert sind, daß sie 4 Subgenera bilden, und die in den Spindellamellen ihrer Jugendschale<sup>3)</sup> ein altertümliches Merkmal haben, wie es unter Clausilliden nur noch die tertiäre Gattung *Triptychia* Sandb. aufweist. Verbreitungsgebiet der Gattung sind heute die Kaukasusländer, wo die 3 Arten der Subgenera *Serrulina* und *Pravispira* eine weite Verbreitung haben; sie scheinen aber auch die Nordküste Kleinasiens zu bewohnen: nach RETOWSKI<sup>4)</sup> geht *S. semilamellata* dort wenigstens bis Trebisond, *S. serrulata* sogar bis Samsun. Daran würde sich dann weiter im Westen, nach einer großen Lücke, das durch P. HESSE<sup>5)</sup> bekannt gewordene unerwartete Vorkommen der *S. serrulata* bei Philippopol, d. h. wohl im Rhodope-Gebirge, anschließen, ein Standort, der gewiß als ein Reliktenposten angesehen werden muß. Dies um so mehr, wenn wir hinzunehmen, daß noch weiter im Westen, in der Tiefe einer schwer zugänglichen Höhle der Insel Korfu in *S. collasi* noch ein ganz isolierter Vertreter der Gattung überlebt, in einem Gebiete also, das oberirdisch längst von jüngeren Gliedern der Familie bevölkert worden ist. Im Tertiär waren Vertreter von *Serrulina* durch Mitteleuropa weit verbreitet, wenigstens seit dem Untermiozän, ja, wenn die Gruppe *Disjunctaria* Btg. mit *Serrulina* Mss. verwandt ist, seit dem Eozän. Und sie scheinen sich bis zum Beginn des Quartärs

1) FRANKENBERGER, 1916, l. c., S. 225.

2) SIMROTH, H., in einer Arbeit von P. REIBISCH, Über die bei Gelegenheit einer Reise nach dem Kaukasus gesammelten Gehäuseschnecken. Diese Sitzgsber. 17. u. 18. Jahrg. 1892, S. 57.

3) Für die Subgenera *Filosa* Btg. u. *Phygas* A. Wagn. noch zu erweisen.

4) RETOWSKI, O., in Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1889, S. 262.

5) HESSE, P., Nachrbl. d. Deutsch. malak. Ges. 45. Jahrg. 1913, S. 70.

da gehalten zu haben, denn wir kennen durch SACCO<sup>1)</sup> die wohl-erhaltenen Reste einer *Serrulina* (*decemplicata* Sacco) aus dem Villafanchiano von *Fossano* in Piemont, also aus dem obersten Pliozän. Freilich bedürfen viele fossile Clausilien-Formen, namentlich des älteren Tertiärs, dringend einer kritischen Revision, denn die älteren Autoren waren hier — ebenso wie bei den Heliciden — allzu schnell bereit, auf Grund habitueller Ähnlichkeiten verwandtschaftliche Beziehungen europäischer Formen mit solchen entlegener Gebiete zu behaupten. Es kommt erschwerend hinzu, daß bei fossilen Clausilien der Bau des Verschlussapparates nur selten mit genügender Vollständigkeit ermittelt werden kann. — Immerhin dürfte die Annahme zu Recht bestehen, daß Vorfahren der heutigen Serrulinen und Phaedusinen während des Tertiärs in Mittel- und Südeuropa reich entwickelt waren, daß sie dann, wohl schon seit dem Oligozän, teils mit seltsamen Spezialisierungen ausstarben, teils — als minder einseitig entwickelte Formen — ostwärts vordrangen, wobei sie manchen Rückzugsposten hinterließen. Eine lebhafte Weiterbildung der Formen hat sich im reichgegliederten Kaukasien vollzogen und eine noch viel mächtigere — von uns historisch noch in keiner Weise zu durchschauen — im fernen Osten von Asien. Im Kaukasus aber wurden Serrulinen und Phaedusen in ihrem Bestande teils dezimiert, teils eingengt durch eine neue Welle von Formen, die noch heute in voller Mannigfaltigkeit das Gebiet bevölkern: jene Gruppen, die wir heute als *Baleinae* (jetzt *Clausiliinae*) und *Metabaleinae* (jetzt *Fusulinae*) vorläufig zusammenfassen.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß wir bei genauer Kenntnis des Baues von *Serrulina* dazu kommen werden, sie als besondere Unterfamilie *Serrulininae* von den *Phaedusinae* abtrennen zu müssen.

### 15. *Garnieria* Bgt.

Das Genus *Garnieria* und die anderen asiatischen Formen, die man seither darin zusammenfaßte, sind in unseren bisherigen Erörterungen beiseite gelassen worden, da sie nichts mit den Phaedusinen zu tun haben und eine ausführliche Besprechung verlangen, die wir an anderer Stelle vorzubringen gedenken. Hier sollen nur einige vorläufige Bemerkungen angefügt werden.

Zunächst muß festgestellt werden, daß *Garnieria* Bgt. ein monotypisches Genus ist. Der Name darf nur für *Clausilia mouhoti* Pfr. gebraucht werden. Schon BOURGUIGNAT, der den Gattungsnamen gab<sup>2)</sup>, dann BOETTGER, MÖLLENDORFF und fast alle Autoren, die sich mit der Gattung beschäftigt haben, rechneten dazu, durch eine gewisse habituelle Ähnlichkeit getäuscht, alle jene meist großen südostasiatischen Clausilien, deren Mündungsbau dem der südamerikanischen *Nenia*-Arten entspricht. Nun hat aber *Cl. mouhoti* keineswegs einen

<sup>1)</sup> SACCO, F., Fauna malac. delle Alluvioni plioc. del Piemonte. 1885; tav. II, fig. 7.

<sup>2)</sup> BOURGUIGNAT, J. R., Histoire des Clausilies des France vivantes et fossiles. II. Ann. Sc. Nat. T. II, Art. 4, p. 2; 1877.

solchen Mündungsbau und dazu so viele stark ausgeprägte Besonderheiten in der Bildung des Verschlußapparates, daß sie zunächst den Monotyp einer Gattung bilden muß. Der Verschlußapparat ist bisher nie ausreichend beschrieben worden, am besten, wenn auch nicht vollständig, von BOURGUIGNAT (l. c.).

Man findet folgende Einrichtung: Letzter Umgang mit einem stumpfen Basalkiel, der von einer mehr oder weniger tiefen zum Mundsaum laufenden Furche begrenzt wird. Mündung schief birnförmig, breit, mit kleinem, nicht hochgezogenem Sinulus. Oberlamelle knapp randständig, kurz, hoch, auffällig nach außen gewendet mit breiter Basis, dicht hinter dem Mundsaum rasch abfallend, fast eingeebnet, darauf aber als flacher Damm einwärts verlängert und zu einer schmalen kräftigen Lamelle entwickelt (*lamella superior interna*); neben dieser, nach der Außenwand zu, läuft eine niedrige aber kräftige Spirallamelle, die innen mit der superior interna konvergiert und schließlich in spitzem Winkel sich mit ihr vereinigt; der Vereinigungspunkt, dorsolateral rechts gelegen, ist zugleich Gipfel- und Endpunkt beider Lamellen. Unterlamelle hoch gelegen, nach der Oberlamelle zu flach umgelegt, fast ihrem Boden angelegt, in der Mündung mit 2—3 Fältchen oder Knötchen oder mit einer dreieckigen Platte auslaufend, ohne den äußeren Mundsaum zu erreichen, innen die lam. sup. interna fast überwölbend, darauf zu einer einfachen aufrechten Lamelle reduziert und als solche einwärts bis zur Ventralseite verlängert. Subcolumellarlamelle in der Mitte der rechten Mündungsseite hervortretend, nicht bis auf den Mundsaum verlängert, innen mäßig hoch, schon dorsal mit schwachem Auslauf an der Spindel endigend. Prinzipalfalte dorsal, einen halben Umgang lang. Lunellar lateral oder dorsolateral, Mondfalte sanft gebogen, steil gestellt, von der Prinzipalfalte innen fast nicht überragt; echte Gaumenfalten fehlen. Clausilium: Platte lang und breit; in ihrer ganzen Länge scharf dachförmig zusammengefaltet und dadurch schmal erscheinend, als Ganzes im Sinne der Mondfalte regelmäßig gebogen. Beim Hervortreten des Tieres aus dem Gehäuse legt sich die Clausilium-Platte reitend auf die umgelegte Platte der Unterlamelle, deren freien Band weit überragend; nur der innere Dachschenkel legt sich in die Nische.

A. WAGNER stellt *Garnieria* unter die höchstentwickelten Clausiliiden; die *Alopiinae*, KENNARD und WOODWARD und LINDHOLM folgen ihm darin. Ich wage — allein aus dem Schalenbau — bei dieser stark spezialisierten und isolierten Form kein Urteil über verwandtschaftliche Beziehungen. Aus geographischen Gründen würde ich die Gattung vorläufig bei den *Phaedusinae* unterbringen, wenn man nicht, was mir aber richtiger erscheint, eine Subfamilie *Garnieriinae* errichten will.

Für die aus dem Genus *Garnieria* nun auszuscheidenden *nenia*-ähnlichen Clausiliiden der hinterindischen Halbinsel und Chinas brauchen wir, vorausgesetzt, daß diese Formen zusammengehören,

einen neuen Namen. Ihre Zusammengehörigkeit kann als sicher gelten; sie gründet sich zunächst auf die Eigenart der Mündungspartie der Schale, wie sie in ganz derselben Weise bei *Nenia* H. et A. Adams und *Laminifera* Bttg. vorkommt. Merkwürdigerweise ist dieser Mündungsbau und die halsartige Bildung des letzten Umgangs gegen die Mündung zwar meist als etwas Besonderes angesehen, aber weder von den älteren Autoren, v. VEST, v. MÖLLENDORFF, BOETTGER, BOURGUIGNAT u. a. noch von den neueren wie A. WAGNER, W. POLINSKI, zutreffend dargestellt worden. An dieser Stelle sei nur dies hervorgehoben: Wenn bei anderen Clausiliiden der letzte Umgang mit der Mündung losgelöst und vorgebaut ist, so sieht man, wie die Oberkante des Unterganges, die die Naht bildete, am frei hervorragenden Teile mehr oder weniger scharf dachförmig vorspringt; selbst in so extremen Fällen wie bei *Medora (Cristataria) porrecta* (Friv.) Rssm. oder *M. (Cr.) cylindrelliformis* Bgt., oder *Olympia olympica* Friv., die ein nenien-artiges Verhalten vortäuschen können. Bei den *Nenia*- und den ihnen formverwandten asiatischen Arten dagegen löst sich der letzte Teil der Schlußwindung, genau genommen, überhaupt nicht vom Schalenkörper los: seine Oberkante bewahrt vielmehr die Verbindung mit diesem und bildet auch weiterhin eine Naht, die nun steil abwärts, an der gleichen Zuwachszone der gegenüberliegenden Umgangsseite entlang, herabläuft. Nun bleibt aber diese, die Spindel-seite des letzten Umgangs, zunächst früher im Wachstum zurück, bildet sogar vorläufig eine feine, oben angelegte Mundsaumerweiterung die aber von jener herabsteigenden Naht überschritten wird. Dadurch entsteht zunächst eine dreieckige Lücke, die aber von jenem vorläufigen Mundsaum der Spindel-seite aus schließlich durch nachholenden Anbau ausgefüllt wird, ehe der endgültige ringsum erweiterte Mundsaum entsteht. Jene kleine dreieckige Ausfüllplatte zwischen Nahtrand, vorläufigem Spindelmundsaum und endgültigem Mundsaum ist das von BOETTGER<sup>1)</sup> bei *Laminifera* erwähnte „oft sehr deutliche, dreieckige, den Nabel schließende Feldchen“, auf das er die Bezeichnung *Laminifera* gründete. (Daß es den Nabel schließen soll, beruht auf einer irrtümlichen Deutung.) Ich möchte, um für die eben genauer, wenn auch nicht erschöpfend beschriebene Schalenbildung, die freilich durch Abbildungen zu erläutern wäre, eine kurze Bezeichnung zu haben, den Namen *Apostrophie* vorschlagen<sup>2)</sup>. Die *Apostrophie* haben zunächst jene asiatischen *Nenio*iden unter sich gemein: Sie stimmen darin aber genau so gut mit den südamerikanischen *Nenien* überein, und ich sehe, solange uns anatomische Befunde nicht anders zu urteilen zwingen, keinen Grund, die Asiaten von den

1) Clausilienstudien 1877, S. 101.

2) Der früher handschriftlich von mir gebrauchte Name *Apostrophia* als Genusname für alle Clausiliiden, die *Apostrophie* zeigen, hat keine Geltung, da andere Namen verfügbar sind. Er ist nur einmal, nämlich durch H. SIMROTH in seinem Werke „Die Pendulationstheorie“, Leipzig 1907, S. 89 veröffentlicht worden.

Südamerikanern systematisch scharf zu trennen. Geographische Gründe, zahlreiche homologe Verbreitungstypen in andern Tiergruppen, sprechen eher dafür als dagegen. Ich schlage also vor, die südostasiatischen Formen in die Familie *Neniinae* zu stellen. Und zwar als selbständige Gattung, obgleich es kaum möglich ist, einen durchgreifenden Unterschied im Schalenbau zu ermitteln. Ich nenne sie

*Indonesia* n. g. mit folgender Kennzeichnung:

Clausiliiden von *nenia*-ähnlichem Gehäusebau, mit echter Apophrie. Unterlamelle der Oberlamelle mehr oder weniger genähert, manchmal mit ihr vereinigt; alle Lamellen im Innern der Schale gegen die Spindel zusammengedrängt — wie bei *Nenia*. Mondfalte nie mit der Subcolumellarlamelle zusammenlaufend. Clausilium: Platte lang und schmal, parallelsseitig, schwach sattelartig gebogen, unten mehr oder weniger zugespitzt, Spitze etwas gedreht und in die Lücke zwischen Lunelle und Subcolumellare eingelegt. Heimat: Hinterindien und Süd-China. Typ: *Indonesia masoni* Theob.

Eine Gruppe tonkinesischer *Indonesia*-Arten — *I. orientalis* Mab., *I. giardi* H. Fisch. und *I. messengeri* Bav. et Dtzb. — zeichnen sich durch das unter Clausiliiden einzig dastehende Verhalten aus, daß die Unterlamelle mit der Oberlamelle zu einer hochgeschwungenen Falte verschmelzen. Sie müssen eine eigene Sektion ausmachen.

*Symptychia* n. sect.

Gehäuse groß, spindelförmig, nicht dekollierend, letzter Umgang mit Neigung zur Bildung eines dorsalen stumpfen Nackenkammes und einer diesen rechts begleitenden seichten Furche. Oberlamelle sehr kräftig, randständig, Unterlamelle mit der Oberlamelle vereinigt, als hohe einheitliche Falte spirallig einwärts ziehend; ihr innerer Teil über den Stiel des Clausiliums herabgebogen; ihr inneres Ende lateroventral links; Vorderende der Unterlamelle nahe dem Mundsaum oft als isoliertes falten- oder buckelartiges Rudiment erhalten. Spirallamelle schwach, nur linkslateral an der konkaven Außenseite der Oberlamelle vorn auslaufend. Subcolumellarlamelle bei vertikalem Einblick in die Mündung nicht immer sichtbar. Lunellar lateral bis laterodorsal; Mondfalte zuweilen mit einem nach außen gerichteten Basalfälchen verbunden. Clausilium sehr schmal, unten schlank kuppig zugespitzt.

Eine andere, der vorigen nah verwandte Gruppe gleichfalls tonkinesischer *Indonesia*-Arten ist die der *I. dorri* Bav. et Dtzb. Es gehören dazu *I. dorri* Bav. et Dtzb. und ihre Varietäten, *I. bavayi* Lindh. (= *dorri* var. *cristata* Bav. et Dtzb.), *I. goliath* Rolle und vielleicht *I. demangei* Bav. et Dtzb., die ich noch nicht selbst untersucht habe. Die Arten unterscheiden sich von denen der Sektion *Symptychia* m. nur dadurch, daß die lamella inferior der lamella superiori-spiralis wohl bis zu enger Berührung genähert, aber noch nicht mit ihr verschmolzen ist, — anders ausgedrückt: daß der freie Rand der Oberlamelle noch wie sonst in den der von links seitlich herankommenden

Spirallamelle, noch nicht in den der von rechts herantretenden Unterlamelle übergeht.

Bei der Benennung dieser Gruppe ist zu bedenken, daß LINDHOLM eine der dazugehörigen Arten zum Monotyp einer besonderen Sektion *Tropidauchenia* erhoben hat<sup>1)</sup>. BAVAY und DAUTZENBERG hatten eine Form ihrer nach Größe, Gestalt, Farbe und Skulptur veränderlichen *Claus. dorri* als var. *cristata* beschrieben. Sie unterscheidet sich von der typischen Form dadurch, daß der Mündungsteil der Schale mehr halsartig vorgezogen, und die Dorsalwand des letzten Umganges zu einem stumpfen aber kräftigen Kiel aufgefaltet ist, der eine runzelrippige Skulptur aufweist<sup>2)</sup>. Ich stimme LINDHOLM darin bei, daß diese Form als selbständige Art zu betrachten ist — sie erhält den Namen *bavayi* Lindh. — kann aber nicht zugeben, daß auf ihre Eigenart eine besondere Gruppe begründet werden muß. Wenn man eine Reihe von Gehäusen dieser Schnecken genau durchmustert, findet man, daß auch bei Formen der typischen *dorri*, ebenso bei verwandten Arten, wie *orientalis* Mab., die mehr oder weniger deutliche Neigung zur Bildung eines Nackenkiels und einer rechtsseitigen Furche besteht, und daß auch die Länge des Halses variiert. Es handelt sich also um graduell verschiedene Merkmale. In ihrem Verschlußapparate stimmt *I. bavayi* vollkommen mit *dorri* Bav. et Dtzb. und *goliath* Rolle überein. Ich schlage darum vor, den Namen *Tropidauchenia* Lindh. auf die ganze *dorri*-Gruppe, aber nur auf diese, zu übertragen. Zur Kennzeichnung von *Tropidauchenia* würden folgende Angaben genügen:

Von *Symptychia* dadurch verschieden, daß die Unterlamelle mit der Oberlamelle nicht zu einer Falte verschmilzt, sondern mit ihr nur in engste Berührung tritt. Dorsaler Nackenkamm zuweilen stark ausgeprägt. Typ: *I. bavayi* Lindh.

Die asiatischen *Neniinae* wären also wie folgt anzuordnen:

Genus *Indonesia* n.; Typ: *I. masoni* Theob.

(Syn.: *Garnieria* Bgt. 1877 part.)

Subg. *Indonesia* s. str.

— *Symptychia* n.; Typ: *I. orientalis* Mab.

Sect. *Tropidauchenia* Lindh. 1824 (dilat.). Typ:

*I. bavayi* Ldh.

— *Symptychia* s. str.

Die von mir als Apostrophie bezeichnete Schalenbildung der *Neniinae*, ebenso auch die wesentlichen Merkmale von deren Verschlußapparat, wie die Zusammendrängung der Lamellen um die Spindel, finden wir nun aber in derselben Weise auch bei dem Genus *Laminifera* Bttg. Damit erhebt sich die Frage, ob auch *Laminifera* zu den *Neniinae* zu rechnen wäre. Konchologisch besteht meines Erachtens kein Bedenken dagegen, es sei denn, daß man die bei den

<sup>1)</sup> LINDHOLM, 1924, l. c., p. 57 u. p. 70.

<sup>2)</sup> Die drei Merkmale stehen offenbar in Korrelation.

beiden rezenten *Laminifera*-Arten weit hervortretende Subcolumellarlamelle und die Fältelung des rechten Mundsaumes oder gar die geringere Größe und den mehr „europäischen“ Habitus dieser Arten schärfer betonen wollte. Die Kleinheit und schlanke Form ist den *Laminifera*-Arten freilich schon seit dem Oligozän eigen; die erstgenannten Merkmale dagegen haben im Laufe des Tertiärs gewechselt, und im Eozän des Pariser Beckens finden wir auch Formen, die den späteren typischen Habitus der Gattung noch nicht fixiert haben, wie *Lam. houdasi* Cossm., die mit ihrer gedrungenen Spindelform bei wenig Windungen an manche *Nenia*-Arten erinnert.

Ein entscheidendes Wort wäre von anatomischen Befunden zu erwarten. Leider sind wir dabei ausschließlich auf die wenigen, aber darum um so wertvolleren Aufzeichnungen angewiesen, die der Meister in der Zootomie der Schnecken, F. WIEGMANN, hinterlassen hat, und die durch A. WAGNER<sup>1)</sup> und neuerdings durch PAUL HESSE<sup>2)</sup> veröffentlicht worden sind. Es liegen Sektionsbefunde von *Laminifera pauli* Mab. und *Nenia tridens* (Chemn.) vor. Da zeigen sich denn, wie nicht anders zu erwarten, beachtliche Unterschiede: Das Vas deferens, bei *Laminifera* sehr lang und dünn, ist bei *Nenia tridens* ziemlich kurz, aber gleichfalls dünn, das winzige Flagellum, das jene am Penis hat, fehlt bei dieser; der Receptaculumstiel, bei der europäischen Art hoch am weiblichen Geschlechtswege ansitzend und mit schwachem Divertikel versehen, mündet bei der amerikanischen tief unten, nicht weit oberhalb des Penis ein und hat ein langes, kräftiges Divertikel; kleinere Abweichungen beziehen sich auf den Penisretraktor und gewisse Formverhältnisse der Teile. Leider ist es eben nur eine *Nenia*-Art, die wir zur Vergleichung heranziehen können. Es ist anzunehmen, daß die vielgestaltige Gattung auch anatomisch nicht völlig konform ist. Vorläufig muß man zugeben: aus der Anatomie der Genitalorgane ergibt sich nicht gerade eine Bestätigung der Annahme, daß *Laminifera* zu den *Neniinae* gehört. Andererseits widersprechen die mitgeteilten Befunde einer solchen Annahme durchaus nicht. Ich finde vielmehr, daß die anatomischen Unterschiede von *Laminifera* und *Nenia* keineswegs größer sind, als diejenigen, die wir unter Gattungen anderer Subfamilien, wie etwa der *Baleinae* (jetzt *Clausiliinae*) oder *Phaedusinae* vorfinden. Wenn also andere Tatsachen als die anatomischen, nämlich die konchologischen und die paläontologisch-erdgeschichtlichen, eine Einreihung von *Laminifera* in die *Neniinae* empfehlen, so werden wir diese vornehmen dürfen, ohne uns einer willkürlichen Verschiebung schuldig zu machen.

Zur konchologischen Begründung der Annahme möchte ich nochmals auf die Bedeutung der oben beschriebenen *Apostrophie* hin-

<sup>1)</sup> WAGNER, A., *Clausiliidae* in Rossm.-Kob. Iconogr. N. F., Bd. 21, 1913; S. 7, Tf. 576, F. 33.

<sup>2)</sup> HESSE, P., On the Anatomy of some *Clausiliidae*. Proc. Mal. Soc. London XVI, 1925, p. 154.

weisen. Sie ist ein höchst eigenartiges, ganz scharf umschriebenes Merkmal. Es ist entweder vorhanden oder nicht vorhanden; Übergänge oder Vorstufen dazu kennen wir nicht, weder bei rezenten noch bei fossilen Formen. Wohl kann es in seinen Begleiterscheinungen mehr oder weniger auffallend hervortreten, aber es ist, wo es vorkommt, immer ganz ausgebildet. Es gibt kein Schalenmerkmal von höherem taxonomischen Wert bei Clausiliiden. In einer Bestimmungstabelle der Familie würde ich es als ersten Differenzpunkt verwenden.

Wenn wir *Nenia*, *Indonesia* und *Laminifera* in verschiedene Unterfamilien verweisen und damit bekunden wollten, daß sie keine verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander hätten, so wären wir zu der Annahme gezwungen, daß die Apostrophie einfach eine Konvergenzerscheinung sei, wie es zahlreiche andere Bildungen im Schalenbau der Clausiliiden, etwa die Kielung der Gehäusebasis, die Kontraktion des Gewindes, die Zurückbildung des Clausiliums u. a. m. tatsächlich sind. Bei diesen letzteren Erscheinungen können wir aber häufig genug durch vergleichend morphologische und paläontologische Untersuchung ihre Entstehung an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten fast lückenlos verfolgen. Nicht so bei der Apostrophie. Wenn wir einer so stark und einheitlich differenzierten Landschneckenfamilie, wie es die Clausiliiden sind, einen monophyletischen Ursprung zusprechen, und es besteht wohl kein Argument dagegen, so dürfte auch die durch das markanteste Schalenmerkmal ausgezeichnete Gruppe nur einmal entstanden sein. Ich bin mir dessen bewußt, daß diese Annahmen der besten Stütze, die sie haben müßten, ermangeln: der paläontologischen Zeugnisse. Wenn heute Wirbeltiere, wie etwa die Tapire, so diskontinuierlich verbreitet sind wie *Nenia* und *Indonesia*, so zeigen uns die fossilen Reste in Europa, Asien und Nordamerika wie die heutige Diskontinuität zustande kam. Wir würden aber auch ohne die Versteinerungsurkunde schwerlich einen diphyletischen Ursprung der Tapire annehmen, sondern aus andern, allgemein-biologischen, vergleichend morphologischen und geographisch-erdgeschichtlichen Anzeichen die vermutete Einheitlichkeit wahrscheinlich zu machen suchen. Annähernd in dieser Lage sind wir bei den Neniinen.

Die Clausiliiden mögen in irgendeiner spät mesozoischen Periode — relativ sprunghaft, wie manche andere stark spezialisierte Gruppe — entstanden sein. Wir kennen ihr Schöpfungszentrum nicht, aber bereits im Eozän lebten in Westeuropa Clausiliiden mit und solche ohne Apostrophie, wohlgesondert nebeneinander. Ja, noch im gleichen Zeitabschnitt und weiter im Oligozän muß eine gewaltige Differenzierung und eine Ausbreitung vieler Gruppen erfolgt sein, vor allem ostwärts, nach dem Kaukasusgebiete, wie wir bei Besprechung von *Serrulina* schon angaben, aber auch weiterhin über das Gebiet zwischen Kaspisee und West-Himalaya, wo heute keine Clausilien leben, hinweg, nach Ost- und Südost-Asien. Hier erfolgte unter dem Einfluß günstigen Klimas und reichster Gliederung des Landes einerseits eine überaus reiche Neubildung von Formen, andererseits blieben

nicht wenige altertümliche erhalten. Der großen Verbreitungslücke in Vorderasien entspricht freilich eine bedenkliche Lücke in unserer Kenntnis. Es ist zu hoffen, daß sie sich teilweise schließen wird, wenn es gelingt, binnenländische Tertiärablagerungen Vorderasiens zu durchforschen. Aber auch schon heute besteht kein Zweifel über einen einstigen Zusammenhang der beiden Verbreitungsareale, wenn wir bedenken, daß im Kaukasus, also am Ostpfeiler des westlichen Gebietes, neben andern echt asiatischen Tierformen auch einige Clausiliiden leben, die wir mit guten Gründen als nahe Verwandte der ostasiatischen Phaedusinen betrachten (*Caspiophaedusa* Lindh., *Pontophaedusa* Lindh., *Serrulininae*).

Welche von den ostasiatischen Gruppen als altertümliche zu bezeichnen sind, kann zuverlässig nur aus der Zusammenarbeit von konchologischen und anatomischen Untersuchungen erkannt werden. Man muß, wie es A. WAGNER (1922, l. c., S. 100) getan hat, den Phaedusinen überhaupt einen primitiveren Charakter, den europäischen Gruppen gegenüber, zusprechen. Im einzelnen sind, wie WAGNER annimmt, die *Synprosphyra*-Arten als altertümliche Glieder jener Fauna zu betrachten. Und meines Erachtens gilt das vor allem auch von den *Indonenien*, die unter die Phaedusinen eingestreut, aber ohne alle verwandtschaftliche Beziehung zu ihnen, leben.

Die *Laminifera*-Arten hatten in Europa während des Mittel- und Ober-Oligozän ihre Blütezeit, wenn sie auch — so scheint es nach der Spärlichkeit der Funde — selten in Menge aufgetreten sind. Im Unter-Miozän kamen sie noch in Nord-Böhmen, in der Rhön und am Mainzer Becken (*L. minutissima* Fisch.) vor. Von da an haben sie sich nach Südwesten zurückgezogen. Im Jung-Pliozän lebten noch zwei Arten am Fuße der Westalpen in Piemont (*L. villafranchiana* Sacco und *L. (Polloneria) pliocenica* Sacco). Seit dem Quartär endlich sind sie auf die Pyrenäen zurückgewichen, wo sich zwei Arten — *Lam. pauli* Mab. und *Lam. (Bofilliella) subarcuata* Bofill<sup>1)</sup> — als letzte Überlebende ihres alten Geschlechts, bis heute erhalten haben. Sie stehen unter den westeuropäischen *Clausiliinae* und *Cochlodinininae* genau so fremdartig und isoliert, wie ihre alten Stammesgenossen, die *Indonenien*, zwischen den *Phaedusinae* im fernen Osten.

Der südwestwärts gerichtete Rückzug von *Laminifera* während des Tertiärs weist aber, genau so wie die Verbreitung der Raublungenschnecken-Gattung *Poiretia* und der Pneuonopomengattung *Tudorella*, über den heutigen Atlantik hinweg nach Westindien und Südamerika, das heißt: in das Gebiet der Gattung *Nenia*. Ich enthalte mich jeglicher paleogeographischer Kombinationen über die Art, wie jenes entlegene Gebiet von den Vorfahren der heutigen *Nenia*-Arten erreicht werden konnte. Ein befriedigendes geologisches Urteil fehlt uns heute noch. So viel steht nach unserer heutigen Kenntnis fest: von Nordchina her, wo die Phaedusen mit wenigen Formen

<sup>1)</sup> Siehe Nachtrag A., S. 56.

ausklingen und Indonien nicht mehr auftreten; über Nordostasien, Nord- und Mittelamerika, wo Clausilien vollkommen fehlen und anscheinend immer gefehlt haben, kann Südamerika seine Clausiliiden nicht erhalten haben. Das tropische Afrika hat sie ebensowenig liefern können. So kommt als Ursprungsgebiet der Neniinen nur Europa in Betracht. Ein weiter Komplex offener Fragen bleibt dabei bestehen: Warum im Fröhertiär, wo doch die Ausbreitung nach Westen erfolgt sein muß, nur Clausiliiden mit Apostrophie nach Südamerika gelangten und nicht auch typische, die doch schon zur jüngsten Kreidezeit in Westeuropa lebten; — wie ferner die Gattung in Südamerika nur das andine Gebiet besiedelte und dort zu großer Mannigfaltigkeit sich entwickelte; — warum die makaronesischen Inseln, die doch als ein Rückzugsgebiet von Schnecken des europäischen Tertiärs gelten, gerade keine Neniinen, wohl aber eine typische Clausiliidengattung (*Boettgeria*) beherbergen und andere mehr.

Ist somit auch die Begründung nicht lückenlos, so halte ich es doch auf Grund der mitgeteilten Tatsachen und Erwägungen für richtig, die Gattungen *Indonenia*, *Laminifera* und *Nenia* in der Unterfamilie *Neniinae* zu vereinigen.

---

## Nachtrag.

### A. *Bofilliella* n. subg.

Für *Laminifera subarcuata* Bof. muß ein eigenes Subgenus aufgestellt werden; ich nenne es nach dem Entdecker der Art: *Bofilliella* n. subg.

Gehäuse dekollierend, mit 5—6 bleibenden, sehr flach gewölbten Umgängen, fast zylindrisch, nach rechts ausgebogen (wie *Serrulina semilamellata* Mouss.), dünnwandig, fein gerippt, letzter Umgang basalwärts sehr wenig verjüngt, gegen die Mündung sehr tief und steil herabgezogen (wie bei manchen tertiären Arten), wodurch die über der Mündung gelegene „Lamina“ zu einem schmalen spitzwinkligen Dreieck ausgezogen wird; eine rechts über der Mündung beginnende flache Basalfurche grenzt eine breite stumpfe Columellarwulst ab, die unten in eine dem Unterrande der Mündung parallele flache Nackenwulst übergeht. Mündung ohne den Sinulus kreisrund; Sinulus groß, oben breit gerundet, etwas zurückgezogen. Mundsaum außer an der Spindeloseite kaum erweitert, nur kurz umgeschlagen und verstärkt. Oberlamelle sehr kräftig, vertikal randständig, etwas vorspringend, innen mit der Spirallamelle verbunden; Unterlamelle am Mundsaum mit einem unmittelbar neben der Oberlamelle liegenden kräftigen Fältchen auslaufend, auch innen der Spirallamelle äußerst genähert, wie diese dünn und auswärts geneigt und mit ihr parallel, in weiter Spirale ansteigend, dorsal neben der hier abfallenden Spiralis erhöht, dann steil abfallend; Subcolumellarlamelle ebenfalls weit spiralg

geschwungen, innen den beiden anderen Lamellen parallel, außen mit einem kräftigen Fältchen auf der Mitte des rechten Mundsaumes endigend; zwischen den Endfältchen von Unter- und Subcolumellarlamelle noch mindestens zwei weitere kraftige Peristomfältchen. Prinzipalfalte kurz, nur lateral links, vorn bis in den Sinulus verlängert, einwärts mit der Naht divergierend und dorsal fast im Sinne einer Mondfalte herabgezogen; Mondfalte nicht vorhanden, von Palatalen nur eine lateral gelegene Basalfalte. Clausilium: Platte bei Einblick von unten in die Mündung vollständig sichtbar, kurz eiförmig, sehr breit, sattelförmig gebogen. Palatalrand unten breit und stumpf lappenförmig vorgezogen und an die Gaumenwand angelegt.

*Bofilliella* m. ist durch die im Sperrdruck angegebenen Merkmale von Subg. *Neniatlanta* Bgt. bestimmt verschieden.

### B. *Streptodera* Lindh.

In der oben (S. 32) gegebenen Übersicht der *Phaedusinae* ist irrtümlich die monotypische Gruppe der *Clausilia trachelostropha* Mildff. weggelassen worden, für die LINDHOLM (Proc. Mal. Soc. London XVI 1925, p. 265) den Sektionsnamen *Streptodera* aufgestellt hat. MÖLLENDORFF<sup>1)</sup> hatte die Art ohne Bedenken zu *Garnieria* (im alten Sinne) gestellt. LINDHOLM weist (1925, l. c., p. 265) zum ersten Male darauf hin, daß sie nicht in diese Verwandtschaft gehöre, sondern ein hoch spezialisierter *enphaedusa*-artiger Typ sei. Ich selbst habe die Art lange Zeit für eine seltsam abweichende *Indonemia* gehalten. Sie ist die einzige mir bekannte Clausiliide, bei der man im Zweifel sein könnte, ob sie eine Apostrophie der Mündungspartie habe oder nicht. Erst sehr genaue Untersuchung der kritischen Gehäusestelle zeigt, daß der vorgezogene Teil des letzten Umganges doch eine schwache nach innen umgekippte Firstkante aufweist, daß kein vorläufiger Mundsaum gebildet und damit keine scharf abgegrenzte dreieckige „Lamina“ hinter dem Mundsaum gebildet wird, wie bei allen Neniinen. Es liegt nur eine Pseudapostrophie vor, die aber schwerer zu erkennen ist als bei den oben genannten *Cristataria*-Arten, bei *Olympia* und *Boettgeria*. LINDHOLM hat also recht mit seiner Beurteilung der Art, wenn auch seine Begründung, die nicht auf den Mündungsbau Bezug nimmt, nicht ausreicht. („Differs from *Garnieria* by its small size (c. 11 mm), dextrorsity; and its geographical range.“) Sollte man aber dem äußeren Baue nach noch schwanken, so würde die Betrachtung des inneren Schalenbaues jeden Zweifel darüber ausschließen, daß *Claus. trachelostropha* keine *Indonemia* ist. Der innere Bau des Verschlussapparates ist — wie gewöhnlich — früher nicht untersucht worden. Ich gebe darum hier das Wesentliche davon an, wodurch LINDHOLMS Diagnose zu ergänzen wäre.

<sup>1)</sup> MÖLLENDORFF, O. v., Materialien z. Fauna v. China. Jahrb. Deutsch. malak. Ges. XIII, 1886, S. 207.

Oberlamelle sehr stark, mäßig schief, randständig, mit konkaver Außenfläche, durch eine leichte Einsattelung mit der Spirallamelle verbunden; diese (ganz im Gegensatz zu der der Neniinae) zu einer hohen dünnen Platte entwickelt, die dorsal und lateral links die Unterlamelle überragt und sich weiter einwärts verlängert als diese. Unterlamelle tiefliegend, ohne Ausläufer zum Mundsaum, beim Einblick von schräg unten in die Mündung als eine hochsitzende aber der Oberlamelle mäßig genäherte, kräftige Platte sichtbar, die steil herabhängt und etwas zur Ober-Spirallamelle hinüberneigt; innen sanft spiralig ansteigend und ganz allmählich sich erniedrigend und bis wenig über die linke Laterallinie verlängert. Subcolumellarlamelle innen eine ziemlich kurze und hohe geblähte Platte, deren unterer Auslauf bei Einblick von rechts unten in der Mündung sichtbar ist, deren innerer Teil sich gestreckt und spitzwinklig von der geraden Spindelsäule abwendet und auf die Decke des Umganges läuft, wo sie zuletzt einen kurzen Ausläufer einwärts schickt. Alle Lamellen sind nicht, wie bei den Neniinen, gegen die Spindel zusammengedrängt, sondern wie bei den Phaesusinen auf der Decke des Umganges verteilt. Prinzipalfalte dorsal, knapp einen halben Umgang einnehmend; Lunellar laterodorsal, durch eine kurze obere und eine zuweilen kräftigere untere Gaumenfalte gebildet, die durch eine matte kallöse Mondfalte verbunden sind. Clausilium: Platte etwas länger als der Stiel, schmal gestreckt elliptisch, regelmäßig sattelartig gebogen, nur der Palatalrand mehr erhoben, beide Enden sanft zugespitzt, das untere etwas kuppig, Spindelrand vor dem Stiel nicht eingebuchtet.

Über die systematische Stellung dieser kleinen Clausiliide wage ich kein Urteil abzugeben. LINDHOLM möchte sie mit den euphaedusoiden Gruppen verbinden. Es dürfte aber schwer fallen, irgend eine engere Beziehung hervorzuheben. Sie ist unbedingt eine der isoliertesten Arten, ebenso sehr, nur in anderer Richtung, wie *Garnieria mouhoti* Pfr. Vielleicht ist es auch eine der altertümlichsten.

Da *Streptodera* m. E. keine näheren Beziehungen zu *Phaedusa* als zu *Hemiphaedusa* hat, reihe ich sie in unserer Tabelle zwischen diese beiden als selbständige Gattung ein.

### C. Unterfamilien der Clausiliiden.

Um eine rasche Übersicht der in den letzten Jahren aufgestellten Unterfamilien der Clausiliiden und der von den verschiedenen Autoren angewandten Benennungen zu ermöglichen, ist umstehende Tabelle angeführt.

C. Unterfamilien der *Clausiliidae*.

A. Wagner 1919—20	A. Wagner 1922	Kennard and Woodward 1923	W. Wenz <sup>1)</sup> 1923	W. Lindholm 1924	W. Lindholm 1925	P. Ehrmann 1927
<i>Alopiinae</i>	<i>Alopiinae</i>	<i>Alopiinae</i>		<i>Alopiinae</i>	<i>Alopiinae</i>	<i>Alopiinae</i>
						<i>Garnieriinae</i>
<i>Clausiliinae</i>	<i>Clausiliinae</i>	<i>Marpessinae</i>	<i>Marpessinae</i>	<i>Marpessinae</i>	<i>Cochlodininae</i>	<i>Cochlodininae</i>
	<i>Phaedusinae</i>	( <i>Marp.</i> )	( <i>Marp.</i> ) <sup>2)</sup>	<i>Phaedusinae</i>	<i>Phaedusinae</i>	<i>Phaedusinae</i>
	<i>Priobaleinae</i>	( <i>Marp.</i> )		<i>Mentissoideinae</i>	<i>Mentissoideinae</i>	<i>Mentissoideinae</i>
<i>Baleinae</i>	<i>Baleinae</i>	<i>Clausiliinae</i>	<i>Clausiliinae</i>	<i>Clausiliinae</i>	<i>Clausiliinae</i>	<i>Clausiliinae</i>
<i>Metabaleinae</i>	<i>Metabaleinae</i>	<i>Metabaleinae</i>	<i>Laminiferinae</i>	<i>Fusulinae</i>	<i>Fusulinae</i>	<i>Fusulinae</i>
			<i>Neniinae</i>	<i>Neniinae</i>	<i>Neniinae</i>	<i>Neniinae</i>
			† <i>Triptychiinae</i> <sup>3)</sup>		† <i>Triptychiinae</i>	† <i>Triptychiinae</i>

<sup>1)</sup> W. WENZ, Gastropoda extramarina tertiaria III. 5. VI. 1923. In Fossilium Catalogus I: Animalia. Pars 20.—. Clausiliidae: S. 757—831. — Darin sind nur die im Tertiär vertretenen Unterfamilien angeführt.

<sup>2)</sup> Die bei WENZ l. c. unter *Marpessinae* angeführten Gattungen sind, mit Ausnahme von *Marpessa* Gray (jetzt *Cochlodina* Fér.) und *Charpentieria* Stab. unter *Phaedusinae* zu stellen.

<sup>3)</sup> Die mit † bezeichnete Unterfamilie ist nur aus dem Tertiär bekannt.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig](#)

Jahr/Year: 1922-1925

Band/Volume: [49-52](#)

Autor(en)/Author(s): Ehrmann Paul

Artikel/Article: [III. Abhandlungen. Zur Systematik der Clausiliiden, besonders der ostasiatischen 18-59](#)