

Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum	10	163 - 189	Wien 1997
--	----	-----------	-----------

Studien an *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805 (Stylommatophora: Clausiliidae)

CHRISTA FRANK

Schlüsselwörter: *Clausilia dubia*, Pleistozän, subspezifische Gliederung
Keywords: *Clausilia dubia*, Pleistocene, subspecific differentiation

Zusammenfassung

Das pleistozäne *Clausilia dubia*-Material aus Höhlenfundstellen und Freilandvorkommen Österreichs wird zum Anlaß genommen, die Frage nach der gegenwärtigen reichen subspezifischen Gliederung dieser Art erneut aufzugreifen. Für die Aufgliederung der Linien *dubia dubia* und *dubia speciosa* muß der letzte Kältehöhepunkt der Würmvereisung auslösend gewesen sein. Die Vorläufer von *Clausilia dubia dubia* und *Clausilia dubia speciosa* zeigen morphologische Parallelen zu den Formen ostösterreichischer Lößfaunen, aus denen auch *Clausilia dubia obsoleta* hervorgegangen sein muß. Wenn die Beziehungen der beiden ersteren zueinander auch sehr eng sind, sollten doch alle drei Linien als eine Einheit angesehen werden.

Summary

The abundant pleistocene material of *Clausilia dubia* from different cave and loess localities in Austria made it possible to study its present subspecific differentiation. Presumably the last pleniglacial period of the alpine Würmian glaciation induced the development of the two lines *Clausilia dubia dubia* and *Clausilia dubia speciosa*. The ancestor forms of *Clausilia dubia dubia* and *Clausilia dubia speciosa* show morphological similarities to these *dubia* specimens which occur in a lot of loess localities in Eastern Austria.

Very probably, also *Clausilia dubia obsoleta* developed from these loess populations. Nowadays it inhabits large parts of the formerly glaciated alpine regions, where it immigrated during the postglacial period. Although the two former seem to be much more related to each other than the latter to both, they all should be considered as a phylogenetic unit.

1. Einleitung

Das im Zuge des FWF-Projektes "Die pleistozänen Faunen Österreichs" (P-9320) bearbeitete Molluskenmaterial aus verschiedenen Fundstellen Ostösterreichs enthielt reichlich Mündungsbruchstücke, Apices und Umgangsfragmente, seltener ganze Individuen von *Clausilia dubia* DRAPARNAUD. Im Rahmen dieses Projektes konnte auch das bis dato archivierte Fundgut aus mittel-steirischen Höhlen (FWF-Projekt P-8246-Geo, Leitung: Univ.-Prof. Dr. W. Gräf, Graz) genau untersucht werden. Das dafür nötige Vergleichsmaterial aus rezenten Populationen der mittleren Steiermark wurde durch die Sammlung Frank (Wien) sowie durch neue Aufsammlungen im Portalbereich mehrerer dortiger Höhlen gewährleistet.

2. Allgemeines: Rezente und quartäre Vorkommen von *Clausilia dubia*

Clausilia dubia DRAPARNAUD ist gegenwärtig eine der häufigsten Clausilienarten Mitteleuropas. Ihr Areal erstreckt sich über West-, Mittel-, Nord-, Ost- und Südosteuropa ohne die Mittelmeerhalbinseln. Es reicht von den Pyrenäen über Süd- und Ostfrankreich, Belgien, die Niederlande nach Dänemark, die Britischen Inseln, über das südliche Norwegen und Schweden ins Baltikum; es umfaßt die Alpen, die Sudeten und den Karpatenbogen. Nach Süden stößt diese Art über die Karstländer bis Albanien vor. Inselhaft sind die Vorkommen im Ostbaltikum, in Südschweden und Nordengland; isoliert auch in Schleswig-Holstein, an der baltischen Südküste, in Südengland, Südnorwegen und Mittelfinnland; im Flachland bestehen heute Verbreitungslücken. Vor allem im Ostalpenraum und in den Karpaten ist die Veränderlichkeit groß. Sie ist petrophil und lebt meist an feuchten, schattigen Standorten, bis weit über 2.000 m (KLEMM 1960a, 1974: 338-352; LOZEK 1964: 269-270, Taf. XX: 10-11; KERNEY et al. 1983: 228-229, Karte 255; FECHTER u. FALKNER 1989: 162).

Zahlreiche Fundmeldungen liegen aus quartären kalt- und warmzeitlichen Ablagerungen vor, die etwa dem heutigen Verbreitungsbild entsprechen. Sie tritt aber auch in gemäßigten und kaltzeitlichen Faunen solcher Gebiete auf, wo sie heute fehlt. Stellenweise ist sie ein bezeichnendes Element von Lößfaunen (LOZEK 1964; BINDER 1977; FRANK 1990: 40-42, Taf. IV: 17).

Der bedeutende Clausilien-Kenner H. Nordsieck hat sich unter anderem mit der Frage auseinandergesetzt, welche Art als Vorläufer der rezenten *Clausilia dubia* in Frage kommen könnte: Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es *Clausilia produbia* NORDSIECK 1976, locus typicus: Kiesgrube Mary Kocher, Sessenheim bei Hagenau (Elsaß), stratum typicum: Süßwassermergel (Oberpliozän: „Unteres Villafranchium“). Aus der Beschreibung (NORDSIECK 1976: 78-79, Taf. 10, Fig. 6-7) ist ersichtlich, daß diese sich von *Clausilia dubia* vor allem durch die Skulptur (Endwindung geglättet) und die Lage der falschen unteren Gaumenfalte (höher als bei *Clausilia dubia*) unterscheidet. Der Autor weist darauf hin, daß Ähnlichkeit vor allem mit ostalpin-karpatischen *dubia*-Rassen, beispielsweise *Clausilia dubia speciosa* A. SCHM., besteht. Von besonderem Interesse ist auch die Feststellung, das *Clausilia produbia*, *Clausilia strauchiana* H. NORDSIECK 1972 (Oberpliozän, Frechen-Fortuna) und *Clausilia baudoni* MICHAUD 1862 (Oberpliozän, Hauterives), die als Ahnen- bzw. nächstehende Formen von *Clausilia dubia*, *Clausilia cruciata* (STUDER 1820) und *Clausilia bidentata* (STRÖM 1765) anzusehen sind, im Oberpliozän offenbar wie diese rezenten Arten nebeneinander vorgekommen, und daß sie conchologisch gut unterscheidbar sind. Dies würde bedeuten, daß eine Aufspaltung in diese drei Linien bereits vor dem Oberpliozän stattgefunden haben muß (NORDSIECK 1976). Bedeutende Faunenveränderungen brachte die Wende vom Pliozän zum Pleistozän - der Übergang vom Tertiär zum Quartär - mit sich. Die Plio-/Pleistozän-Grenze wird derzeit mit 1,64 Millionen Jahren vor heute angesetzt. Für die Clausilienfauna konnte H. NORDSIECK in vielen Einzelstudien darlegen, daß sich mit dieser zeitlichen Wende eine Clausilienfauna durchzusetzen begann, die weitgehende Übereinstimmung mit der heutigen zeigt: Zeitlich aufeinanderfolgende Gruppen der Clausiliinae (*Canalicia-Pseudidyla*-Gruppe bzw. *Macrogastra-Clausilia*-Gruppe) dürften einander ökologisch weitgehend ersetzt haben (NORDSIECK 1981).

3. Die rezenten *Clausilia dubia*-Bestände des Ostalpenraumes

Die beschriebenen ostalpinen Rassen von *Clausilia dubia* sind, obwohl Übergänge an Arealgrenzen bestehen, conchologisch und hinsichtlich ihrer Verbreitungsgebiete gut faßbar. Die wesentlichen Unterschiede betreffen die Ausbildung der Mündungsarmatur und der Oberflächenskulptur; außerdem sind metrische Daten, Schalenfärbung, Zahl der Umgänge, Tiefe der Naht, die Ausbildung von Nackenregion und Wangenbucht, die Form der Mündung und des Sinulus sowie der Clausiliumplatte wichtige Erkennungsmerkmale.

Es war das Verdienst von KLEMM, die *Clausilia dubia*-Bestände des Ostalpenraumes in übersichtlicher Form darzustellen und auf die Problematik hinzuweisen, die sich beim Versuch der richtigen Interpretation ihrer gegenwärtigen Verbreitungsbilder ergibt (1960a, 1974). Wesentliche Vorarbeiten wurden von

SCHMIDT (1856, 1868), für die mittelsteirischen Bestände vor allem von TSCHAPECK (1879, 1882, 1883, 1885, 1887) geleistet. MELL (1937: 201-203) bringt Beobachtungen hinsichtlich der ökologischen und morphologischen Unterschiede innerhalb der *Clausilia dubia*-Populationen des Kapuzinerberges, rechtes Salzachufer. Die in Kärnten lebenden Rassen wurden von EDLINGER et al. (1981) und EDLINGER u. MILDNER (1982) bearbeitet.

Die für die vorliegende Studie interessanten Populationen aus der Slowakei und aus dem Karpatengebiet untersuchten BRANCSIK (1888), LOZEK (1956) und HUDEC u. BRABANEC (1936). LISICKÝ (1978) beschreibt die Molluskenfauna des Schemnitzér Gebirges (Štavnické vrchy, Innere Karpaten, Zentralslowakei) und verweist auf die Veränderlichkeit der *Clausilia dubia*-Populationen, die „eine kritische Bewertung erfordern“ würde. Seine Serie zeigt 1-2 Fältchen auf dem Interlamellare, und die Unterlamelle ist ebenfalls unterschiedlich geformt. Nähere Kommentare sind leider nicht in der Arbeit enthalten. Die *Clausilia dubia* Siebenbürgens bearbeiteten BIELZ (1867), SAJÓ (1968) und GROSSU (1981, 1993).

Die ostalpinen Bestände werden von KLEMM (1960a) im großen und ganzen in vier „Einheiten“ zusammengefaßt. Da die zitierte Arbeit ausführliche Beschreibungen enthält, die durch die Monographie über die Verbreitung der rezenten beschalten Schnecken in Österreich (1974) ergänzt werden, sollen im Folgenden diese Ergebnisse in Form einer kurzen Übersicht mit einigen Kommentaren zusammengefaßt werden.

„Einheit I“: Mit Hauptverbreitung in dem von den Vereisungen nicht betroffenen Teil der östlichen Ostalpen.

Clausilia dubia dubia DRAPARNAUD 1805 (inkl. der großen, kräftigen „var. *vindobonensis* A. SCHMIDT 1856“; „lamella infera et plica palatali infera pervalidis“; A. SCHMIDT 1856: 40): Vom nördlichen Niederösterreich am Ostalpenrand südwärts über Burgenland und Steiermark bis Kärnten, bis zu den westlichen Karnischen Alpen; mit Übergängen zu angrenzenden Rassen. 170-2.000 m. Bestände des Karpatengebietes, die der *Clausilia dubia dubia* nahestehen, sind im westlichen Teil vor allem *Clausilia dubia trencsinensis* BRANCSIK 1888, in Siebenbürgen vor allem *Clausilia dubia* „var. *transsilvanica* A. SCHMIDT 1856“ (nach NORDSIECK [1993: 39] ist dieser Name jedoch präokkupiert durch *Clausilia cana* var. *transsilvanica* A. SCHMIDT 1853 und sollte bis zu einer Revision der *dubia*-Populationen Transsilvaniens durch *Clausilia dubia gratiosa* SAJÓ 1968 ersetzt werden; die von SAJÓ [1968] unter diesem Namen beschriebene *dubia* ist weit gerippt, anscheinend kalkstet und nur sehr kleinräumig verbreitet). GROSSU (1981: 174) führt für die *Clausilia dubia dubia* Rumäniens eine „f. *magna* A. SCHMIDT“ (bis über 15 mm), und eine „f. *minor* A. SCHMIDT“ (bis 8 mm), in 1993: 321 zusätzlich eine „f. *albicostata* WESTERLUND“.

Clausilia dubia speciosa A. SCHMIDT 1956: Drei getrennte Areale: Das größte in der Steiermark, im mittleren Murtal und im Bergland westlich und östlich davon, sowie dem südwärts ins Kärntner Lavanttal vorgeschobenen Vorkommen; das Areal im niederösterreichischen Traisental (nordwärts etwa bis Lilienfeld), und das im Höllental zwischen Rax und Schneeberg (etwa von Schwarzau i. Gebirge bis Reichenau. 350-1.250 m. Besonders erwähnenswert sind die großwüchsigen Populationen, die TSCHAPECK (1883) als „var. *speciosa* A. SCHM. forma *magna*“ (Badlgraben und Badlgalerie bei Peggau) gesondert hervorhebt. Aus der „nächsten Umgebung“ der Ruine Peggau erwähnt TSCHAPECK (1883, 1885) auch eine „var. *speciosa* A. SCHM. mutatio *flavina* BOETTGER 1882 (= forma *albina* GREDLER 1878)“. In die Synonymie von *Clausilia dubia speciosa* wird „*Idyla gobanzi* (PARR.) L. PFEIFFER 1868“, Umgegend von Peggau, gestellt. Auf diese letztere nimmt TSCHAPECK (1885) ausführlich Bezug.

„Einheit II“: Sie umfaßt die *Clausilia dubia* mit dem ausgedehntesten Areal.

Clausilia dubia obsoleta A. SCHMIDT 1856: Mitteleuropäisch-alpin; sie ist in den Ostalpen als postglazialer Wiederbesiedler aufzufassen. Sie besiedelt die nördlichen Ostalpen und das Alpenvorland von Pielach und Erlaf bis Vorarlberg; die Täler des Alpen-Nordabfalles; sie stößt über die Niederen Tauern südwärts vor und reicht bis Osttirol. 220-2.260 m. Hier sind TSCHAPECK (1879, 1883 - mit einer „var. *obsoleta* A. SCHM. forma *minor*“ TSCHAPECK, südlich von „Windischgraz“) und MELL (1937) mit seinen „Formen“ des Kapuzinerberges zu nennen: eine streng bryophile, glänzend schwarze, scharf gerippte Form; eine kleine, starkschalige, bauchige oder keulige, grauweiß belegte Form am Grund der Bäume oder am Waldboden; eine sehr schlank zugespitzte, oft bläulichweiß bereifte Form an den Felsen der Nordseite, auch an Bäumen an helleren Stellen. NORDSIECK (1988: 145, Fußnote 16) sieht *dubia obsoleta* als die Nominatrasse an, im Gegensatz zu KLEMM (1960, 1974).

„Einheit III“: Sie umfaßt mittelgroße bis kleinwüchsige Populationen, die den Alpenostrand von der Hohen Wand bis Graz bzw. die Eisenerzer Alpen besiedeln und die nach Höhenlage gliederbar sind. Besonders bezeichnend ist ihre verflachende bis verschwindende Oberflächenskulptur.

Clausilia dubia huettneri KLEMM 1960: Dichte Verbreitung vom Triestingtal südwärts durch das Grazer Bergland, bis Kärnten, Osttirol; in den Eisenerzer Alpen. Mit Übergängen zu *Clausilia dubia schlechti*. 250-1.550 m.

Clausilia dubia schlechti A. SCHMIDT 1856: Vom Ötscher ostwärts bis zum Alpenrand, von Gutenstein (Piestingtal) bis zur Linie Hohe Veitsch-Semmering; 310-1.800 m (Optimum: 700-1.500 m).

Clausilia dubia gracilior CLESSIN 1887: Semmeringgebiet und davon südwärts, im Gebiet der Mürz und der Mur bis Graz; auf den Bergstöcken östlich der Mur und im Übelbachtal westlich der Mur. 250-1.700 m. Literatur bezüglich ihrer Einstufung in KLEMM (1960a: 94).

Clausilia dubia tettelbachiana ROSSMAESSLER 1838: Nur auf den Gipfeln der niederösterreichisch-steirischen Kalkalpen, sehr selten in tiefen Enklaven. 600 bis 2.000 m. Sie wurde als eigene Art, „*Clausilia Tettelbachiana* ROSSMAESSLER“ angesehen, so von A. SCHMIDT (1856: 35-37, Fig. 80-85, 192; 1868: 132); nach TSCHAPECK (1882: 25) nicht im Formenkreise „der echten *Clausilia dubia* Drap.“.

Clausilia dubia „var. *Schmidtiana* CLESSIN 1887“ (= *tettelbachianae affinis* im Sinne von SCHMIDT 1856: 40, 43 [„... eine steirische Form von kurzer bauchiger Gestalt, welche aber sonst, selbst hinsichtlich der Farbe und Strichelung, vom Typus nicht abweicht: Eine ganz gleiche Clausilie besitze ich von Sako im Banat.“]), die auch GROSSU (1981: 179; 1993: 321) mit „cf.“ für Rumänien (Baile Herculane) führt, stellte KLEMM (1960b: 33) in die Synonymie von *Clausilia dubia tettelbachiana*. In der Bearbeitung der ostalpinen *dubia*-Bestände bezeichnet er sie als die „extremste Höhenform aus dem Gebiete der *gracilior*, die jedoch an *tettelbachiana* nicht heranreicht und etwa einer niederösterreichischen *schlechtii* aus höheren Lagen gleicht ...; ... man kann sie ebensogut zu *gracilior* wie zu *tettelbachiana* ziehen; ...“ (KLEMM 1960a: 95). Da er sie aber nur vom Hochlantschgebiet (Bärenschützklamm, 1.100 m) kennt, stellt er sie zur letzteren.

„Einheit IV“: Besonders kräftig gerippte Populationen, deren Areale untereinander keine Verbindung haben, und die meist eng begrenzt sind.

Clausilia dubia otvinensis H. v. GALLENSTEIN 1895: Im Kärntner Glan-Gurk-Gebiet, südwärts bis zur Drau, westwärts bis St. Georgen am Längsee, nordwärts zum Gutschen bei Eberstein; mit Übergängen zur *Clausilia dubia dubia*. 520-900 m. - Siehe EDLINGER et al. (1981).

Clausilia dubia grimmeri L. PFEIFFER 1848: Kalkhold; kleines Areal im mittleren Murtal nördlich von Graz, ins westliche und östliche Bergland nur wenig übergreifend; ein weit südlich vorgeschobener Vorposten bei Eibiswald. Übergänge zu *Clausilia dubia dubia* bestehen. Auch sie wurde als eigene Art beschrieben und von A. SCHMIDT (1856: 53-54, Fig. 130-133, 213; 1868: 133-134) als solche geführt. Eine „cf. *grimmeri* L. PFR.“ wird von GROSSU (1981: 177-178; 1993: 321) für Transsilvanien geführt, die aber vermutlich nicht zu dieser gehört. 370-1.100 m.

Clausilia dubia floningiana TSCHAPECK 1886: Kleines Areal im Umkreis des Murknies bei Bruck a. d. Mur; vom Hinterberg bei Leoben bis zum Sulzkogel

bzw. von der Floningalpe bis Diemlach bei Kapfenberg. Bis jetzt wurden keine Übergänge zu *Clausilia dubia dubia* gefunden, doch wären solche zu *Clausilia dubia gracilior* im Bereich der Möglichkeit (Emberg bei Kapfenberg). Ein Nachweis dieser *dubia* vom Portal der Percohöhle in der Peggauer Wand (722 m, leg. B. Freitag 1992) erweitert dieses Areal nach Süden. Da dieses Vorkommen sowohl im *grimmeri*- als auch im *gracilior*-Areal liegt, muß verstärkt nach Übergängen gesucht werden. 500-1.100 m.

Clausilia dubia bucculenta KLEMM 1960: Eng begrenztes Areal im Bereich des Pittentales, östliches Niederösterreich; Übergänge zu *Clausilia dubia dubia*. 320-650 m.

Grob gerippt ist die von BRANCSIK (1888) aus den Gebirgen des mittleren Váh-Tales (Slowakei) beschriebene *Clausilia dubia carpathica* (calciphil). Durch besonders grobe, erhabene Rippung, dazwischen eine sehr deutliche Längs- und Querrillung, ist *Clausilia dubia ingenua* HUDEC u. BRABANEC (1963: 117-122, Abb. 1-3) ausgezeichnet. (Locus typicus: Felswände beim Ostrand des Travertinbruches, Südhang des Hügels Drevenik bei Spisské Podhradie, ebenfalls Slowakei; kalkstet?).

Außerhalb dieser „Einheiten“ stehend sind:

Clausilia dubia runensis TSCHAPECK 1883: Sie wurde nur im Bereich einer kräftig gerippten *Clausilia dubia*-Rasse festgestellt, und zwar dort, wo Übergänge zu *Clausilia dubia dubia* bestehen: In Kärnten im Bereich von *Clausilia dubia otvinensis* (siehe EDLINGER et al. 1981; EDLINGER u. MILDNER 1982 stellten bei histologischen Untersuchungen an Kärntner Individuen Sporocysten und Cercarien einer nicht identifizierten Trematodenart fest (eventueller Zusammenhang mit der Ausbildung des letzten Umganges?), in der Steiermark im Bereich von *Clausilia dubia grimmeri*, und in Niederösterreich im Bereich von *Clausilia dubia bucculenta*. Zusammenhänge fraglich. 300-1.500 m. - Siehe TSCHAPECK (1883: 31-32).

Eine der *Clausilia dubia runensis* analoge *dubia* tritt in den Westkarpaten im Bereich stark gerippter *dubia* - *dubia carpathica* und *dubia ingenua* auf. Sie wurde von BRANCSIK (1888) als „*Clausilia dubia carpathica costata*“ beschrieben; vgl. auch KLEMM (1974: 351).

Clausilia dubia moldanubica KLEMM 1960: Mitteleuropäisch. Im nördlichen Niederösterreich im Bereich des Böhmischemährischen Grundgebirges; südlich der Donau im Dunkelsteiner Wald und bei Aschach, Oberösterreich. 260 bis 1.250 m.

Clausilia dubia kaeufeli KLEMM 1960: Auf den Gipfeln der östlichen Nordalpen, nach Westen weiter reichend als *Clausilia dubia tettelbachiana*, von der sie sich stark unterscheidet; bis ins Höllengebirge (Oberösterreich). 1.600-2.200.

Clausilia dubia didyma M. v. GALLENSTEIN 1852: Östliche Karawanken, calciphil, ab 2.000 m; möglicherweise auch auf den Steiner und Julischen Alpengipfeln. Von EDLINGER et al. (1981: 256, Abb. 13-15) erstmalig abgebildet; zur Klassifizierung siehe KLEMM (1960a: 107).

Clausilia dubia alpicola CLESSIN 1878: Schlernplateau in Südtirol, ebenfalls eine Höhenrasse. Sie könnte in den westlichen Karnischen Alpen noch festgestellt werden. Die von TSCHAPECK (1883) als „*Clausilia dubia* DRAPARNAUD var. *alpicola* CLESSIN“ aus dem „Alpenthal von Aussee“ angegebene Clausilie gehört sicher nicht zu der von CLESSIN beschriebenen Rasse; auch nicht die „*Pirostoma dubia* DRAP. var. *alpicola* CLESSIN“ von TSCHAPECK (1887: 81 - „Au der Salza bei Mitterndorf. Salzathal. Unter der Lopernhütten am Lawinenstein. Kirchenberg Kumitz. Gössl. Ruine Pflindsberg.“). Vermutlich ist auch die „cf. *alpicola* (CLESSIN)“ von GROSSU (1981: 179; 1993: 321), Banat, etwas anderes.

4. Pleistozäne *Clausilia dubia*

4.1 Die *dubia*-Formen aus Lössen

Die aus zahlreichen Lößfundstellen Ostösterreichs vorliegenden *Clausilia dubia* (ganze Individuen, Apices, Mündungsbruchstücke) zeigen Veränderlichkeit hinsichtlich der Größe und Ausbildung der Mündungsarmatur: Häufig sind kleine, gedrungene Formen, deren Unterlamelle nur in einem leichten Knötchen entfernt vom Mundsaum endet. Daneben treten auch Individuen mit ausgeprägterem bis sogar kräftigem Knötchen auf. Die Rippung ist fein bis kräftiger und dicht, an den unteren Umgängen weitläufiger werdend; die Querstruktur ist meist erkennbar. Der Nackenkiel ist mäßig stark bis nur schwach ausgebildet, ebenso die Begleitfurche. Analogien bestehen teils mehr zu *Clausilia dubia dubia*, teils mehr zu *Clausilia dubia obsoleta*. Die extremen *dubia dubia*-Entwicklungen, die heute im weiteren Umkreis von Wien leben („*vindobonensis*“ A. SCHMIDT 1856) kommen anscheinend nicht im Löß vor.

Innerhalb der „Löß-*dubia*“-Populationen ist - zumindest in Niederösterreich - keine eindeutig abgrenzbare Rasse faßbar. Eine Benennung wäre daher nicht gerechtfertigt. Aus den *dubia*-Beständen der pleistozänen Lößgebiete dürfte einerseits die postglaziale Wiederbesiedlung des vergletschert gewesenen Alpengebietes eingeleitet worden sein: *Clausilia dubia obsoleta* ist aufgrund ihrer gegenwärtigen Verbreitung als postglazialer Ein- bzw. Rückwanderer im vergletschert gewesenen Teil der Alpen anzusehen. Andererseits hat *Clausilia dubia dubia*

heute ihre Hauptverbreitung im pleistozän unvergletscherten Bereich der östlichsten Ostalpen, ist also dort vermutlich autochthon aus den Lößpopulationen entstanden. Diese autochthone Entwicklung dürfte für die Differenzierung der meist großen (über 13 mm), kräftigen Schalen mit der ziemlich kräftigen Struktur und der stark entwickelten Mündungsarmatur verantwortlich sein. KLEMM (1960a: 86-87) schreibt, daß sich von dieser „typischen *dubia* schon die deutsche und skandinavische *dubia* durch etwas geringere Gestalt und reduzierte Mündungscharaktere“ unterscheiden, und daß „grundsätzlich zwischen der deutschen *dubia* und der alpinen *obsoleta* kein Unterschied mehr“ sei. Zwischen der *dubia dubia* des Wiener Bereiches und davon südwärts über Burgenland und Teile der Steiermark bis Kärnten und der westwärts anschließenden *dubia obsoleta* bestehen ebenfalls Übergangsreihen. Diese fließenden Übergänge und das reiche Lößmaterial geben Anlaß zu der Überlegung, *Clausilia dubia dubia*, *Clausilia dubia speciosa* und *Clausilia dubia obsoleta* (? möglicherweise auch *Clausilia dubia gracilior*) als phylogenetische Einheit anzusehen. Die Position der *Clausilia dubia moldanubica*-Bestände innerhalb der *dubia obsoleta*- und *dubia dubia*-Gebiete erscheint aus diesem Aspekt noch schwieriger, als dies KLEMM (1960a: 104; 1974: 352) angesprochen hat. Wie weit reicht sie in den Böhmerwald oder das Böhmisches-Mährische Grundgebirge, und wie sind ihre Beziehungen zu den pleistozänen *dubia* dieses Gebietes? Möglicherweise könnte aus dem Vergleich von Serien die von KLEMM diskutierte Frage, daß *moldanubica* auch zur *Clausilia bidentata* gestellt werden könnte, geklärt werden.

4.2 *Clausilia dubia* aus mittelsteirischen Höhlensedimenten

Von besonderem Interesse sind die *dubia*-Funde in Sedimenten mittelsteirischer Höhlen, da die *dubia*-Situation im Gebiet nördlich von Graz gegenwärtig ziemlich kompliziert ist, wie es aus der einleitenden Zusammenfassung ersichtlich ist.

Das Murtal von Leoben bis Peggau ist heute von *Clausilia dubia speciosa* besiedelt, die von den Malakologen des vorigen Jahrhunderts verschieden eingestuft worden ist. „*Idyla gobanzi* (PARR.) L. PFEIFFER 1868“ wurde von J. GOBANZ „an den felsigen Abhängen der Tanneben“ entdeckt und von TSCHAPECK (1885) mit der „var. *speciosa* A. SCHMIDT“ verglichen. Besonders große Individuen der *speciosa* wurden von TSCHAPECK (1883) als „forma magna“ hervorgehoben („an Felswänden und Schluchten, welche vom Berge Tanneben in westlicher Richtung gegen die Badelgalerie, nördlich aber gegen den Badelgraben abfallen“). 1885 spricht sich TSCHAPECK für eine „selbständige Varietät“ *Clausilia dubia* DRAP. var. *gobanzi* (entlang der felsigen Abhänge der Tanneben) neben *Clausilia dubia* DRAP. var. *speciosa* (Ruine Peggau) aus und streicht seine „forma magna“, da diese nur die großen *gobanzi* bezeichnen würde (s. oben). Bei Deutsch Feistritz, gegenüber der Badlgerie, bei Peggau bzw. in der Peggauer Wand lebt *Clausilia dubia grimmeri*, im Hochlantschgebiet (Mixnitz, Bärenschützklamm, etwa 600-

800 m) *Clausilia dubia gracilior*, in der Bärenschützklamm bei etwa 1.100 m *Clausilia dubia tettelbachiana*, am Nordfuß des Hochlantsch, bei Mixnitz und Fronleiten auch *Clausilia dubia huettneri*, und bei Deutsch Feistritz *Clausilia dubia runensis*. Übergänge bestehen zwischen *Clausilia dubia speciosa* und der in Teilen des Berglandes nordwestlich und nord-östlich von Graz lebenden *Clausilia dubia dubia*, zwischen *dubia grimmeri* zu *dubia speciosa* und *dubia huettneri*. *Clausilia dubia gracilior* soll als „Höhenform“ aus der steirischen *huettneri* vorwiegend im Gebiet östlich von Mur und Mürz hervorgegangen sein, analog wie *dubia schlechti* aus der *huettneri* im Rax-Schneeberg-Gebiet (KLEMM 1960a: 93).

Aus der mittleren Steiermark liegt reichliches rezentes Vergleichsmaterial an *Clausilia dubia* vor (FRANK 1975). Zusätzlich wurde noch rezentes Material von Höhlenportalen zum Vergleich herangezogen:

Tunnelhöhle (= Kugelsteinhöhle III, Kat.-Nr. 2784/2; leg. Frank 1992): *Clausilia dubia speciosa* (Übergangsform zu *Clausilia dubia dubia*); *Clausilia dubia gracilior*.

Tropfsteinhöhle (= Kugelsteinhöhle II, Kat.-Nr. 2784/3; leg. Frank 1992): *Clausilia dubia* (weitgehend der *dubia dubia* entsprechend, aber Übergänge zu *dubia speciosa*).

Lurhöhle (Kat.-Nr. 2836/1; leg. Frank 1992): *Clausilia dubia speciosa*, *Clausilia dubia gracilior*.

Große Badlhöhle (Kat.-Nr. 2836/17; leg. Frank 1992 und leg. Fladerer 1992): *Clausilia dubia speciosa*.

Kleine Peggauerwandhöhle (Kat.-Nr. 2836/38; leg. Freitag 1992): *Clausilia dubia speciosa*.

Große Peggauerwandhöhle, höchstgelegener Eingang (Kat.-Nr. 2836/39; leg. Freitag 1992): *Clausilia dubia speciosa* (große Individuen).

Rittersaal (Kat.-Nr. 2836/40; leg. Freitag 1993): *Clausilia dubia speciosa*.

Weites Maul (Kat.-Nr. 2836/41; leg. Freitag 1992): *Clausilia dubia speciosa* (groß; 16-18,5 mm h; 3,5-4 mm b).

Delagohöhle (= Vorauerhöhle, Kat.-Nr. 2836/63; leg. Freitag 1992): *Clausilia dubia speciosa* (sehr große Individuen, > 18 mm h).

Percöhöhle (Kat.-Nr. 2836/164; leg. Freitag 1992): *Clausilia dubia speciosa* (groß), *Clausilia dubia flonjingiana* (zahlenmäßig gegenüber der *speciosa* dominant).

Repolusthöhle (Kat.-Nr. 2837/1; leg. Frank 1992): *Clausilia dubia speciosa*.

Clausilia dubia liegt aus Sedimenten der Tunnelhöhle, der Tropfsteinhöhle, der Großen Badlhöhle, der Kleinen Peggauerwandhöhle und des Rittersaales vor. Das Material wurde im Zuge der Grabungen des Projektes P-8246-Geo (Leitung: Univ.-Prof. Dr. W. Gräf, Graz) geborgen und dankenswerter Weise für die Untersuchungen des Projektes P-9320 (Leitung: Univ.-Prof. Dr. G. Rabeder, Wien) zur Verfügung gestellt.

Im folgenden werden die Grabungsergebnisse aus den betreffenden Höhlen mit den malakologischen Analysen dargestellt.

4.2.1 Tunnelhöhle (= Kugelsteinhöhle III, Kat.-Nr. 2784/2, Seehöhe 485 m)

Grabungen: 1988-1990; siehe FUCHS (1989), FLADERER u. FUCHS (1988, 1990), FLADERER (1991; 1993: 371-372).

Die oberste Schicht ist stark gestört, zum Teil von Altgrabungen („rezente Planierschicht“); darunter liegen neu- bis römerzeitliche, humusreiche, vermutlich umgelagerte Ablagerungen. Der obere eiszeitliche Schichtkomplex (5a-j, 13) umfaßt wenig verfestigte Sandschichten mit Löß, deren Alter auf etwa 25.000 bis 18.000 Jahre geschätzt wird. Die Vertebraten-Thanatocoenose, bestehend aus Vögeln und Säugern, spricht für glaziale Verhältnisse. Der mittlere Komplex (grünlich- bis gelbgraue, stärker verfestigte, sandige Schichten), aus dem keine Gastropoden vorliegen, wird mit einer zumindest lokal wärmeren und feuchteren Phase in Verbindung gebracht. Die Vertebratenreste des tiefsten Komplexes (gelb- bis rotbraune, lehmige Schichten) sind zeitlich und ökologisch nicht einzustufen; unter den Funden sind einige Reste von Höhlenbären- und Hasenknochen.

Rezent leben im Portalbereich *Clausilia dubia gracilior* und *Clausilia dubia speciosa*, mit Übergängen zu *Clausilia dubia dubia*.

Clausilia dubia liegt in verschiedener Ausbildung vor:

Weitgehend *Clausilia dubia gracilior* entsprechend: Schicht 1 (TU 1: 1 Ind.; TU 458: 1 Ind.), Schicht 2 (TU 31: 1 Ind.):

Kleinere, doch ansonsten in Richtung *Clausilia dubia speciosa* gehende Differenzierungen: Schicht 1 (TU 416: 2 Ind.; TU 458: 4 Ind., fast der rezenten *speciosa* entsprechend), Schicht 2 (TU 3: 2 Ind., bauchiger; TU 5: 3 Ind., bauchiger, mittelgroß; TU 6: 2 Ind., bauchiger, mittelgroß; TU 461: 1 Ind., schlank; TU 474: 1 Ind., bauchig; TU 475: 1 Ind., Rippung schwächer), Schicht 2/7 (TU 16: 1 Ind., bauchig, ziemlich fein gerippt, Doppelknötchen nicht besonders ausgeprägt), Schicht 5a+5b (TU 339: 1 Ind., bauchig, stark inkrustiert), Schicht 7 (TU 10: 1 Ind., mittelgroß, bauchig, Knötchen schwach, feine, dichte, nach unten weitläufiger werdende Rippung).

Eher kleine bis mittelgroße, bauchige bis keulige, den Lößformen bzw. der rezenten *obsoleta* zum Teil recht ähnliche Individuen mit ausgeprägtem bis obsoletem Knötchen, feiner und dichter Rippung, die nach unten weitläufiger und kräftiger wird und an den mittleren Umgängen mehr oder weniger verlöschen kann, treten in verschiedenen Fundkomplexen auf: Schicht 1 (TU 1: 7 Ind.), Schicht 2 (TU 2: 1 Ind.; TU 7: 1 Ind.; TU 89: 1 Ind., mehr in Richtung *Clausilia dubia dubia* tendierend; TU 460: 3 Ind.; TU 464: 2 Ind., Beziehungen zu *Clausilia dubia gracilior*?), Schicht 3 (TU 87: 2 Ind.), Schicht 3a (TU 139: 1 Ind.), Schicht 5 (TU 142: 2 Ind., den Lößformen sehr ähnlich), Schicht 7 (TU 60: 1 Ind.), Schicht 7g (TU 61: 1 Ind., Beziehungen zu *Clausilia dubia gracilior*?; TU 62: 1 Ind.), Schicht 7h/13 (TU 236: 1 Ind., in Richtung *Clausilia dubia dubia* ten-

dierend); Schicht 17 (TU 380: 1 Ind.), Schicht 24 (TU 385: 1 Ind., den Lößformen sehr ähnlich).

Die arten- und individuenreichsten Molluskenfaunen sind in den obersten beiden Schichten (1 und 2) enthalten. Sie sind den rezenten Verhältnissen im Portalbereich vergleichbar und entsprechen der jüngeren Vergangenheit, mit sub-rezenten Einlagerungen. Schicht 2 zeigt eine etwas stärkere Wärmebetonung. Die Fauna aus Schicht 3, 3a und 5 (auch 4) ist spärlich und im wesentlichen felsbetont. Zum Teil dürfte es sich hier um aus dem Portalbereich verlagerte Elemente handeln, zum Teil entsprechen die Molluskenreste offenbar dem oberen eiszeitlichen Schichtkomplex. Dafür spricht nicht nur die Morphologie der *Clausilia dubia* aus Schicht 5, sondern auch die hochglaziale Thanatocoenose von Schicht 5b (rekonstruierte Individuenzahlen): *Chondrina* sp. (2), *Vallonia costata* (1), *Vallonia tenuilabris* (2), *Succinella oblonga elongata* (11), *Trichia hispida* (1), *Chilostoma achates stiriae* (11), *Helix pomatia* (1). Aus 5a+b liegt neben *Clausilia dubia* (in Richtung *speciosa* gehend) ebenfalls *Succinella oblonga elongata* vor. Hier liegen vollglaziale, schwach feuchte Bedingungen - vegetationsarme Fels „steppe“ - vor. Dies wird auch durch die Morphologie der Fragmente von *Chilostoma achates* und von *Helix pomatia* unterstützt: Soweit rekonstruierbar, handelt es sich um starkschalige Individuen, die kleiner als die gegenwärtig im Gebiet lebenden sind. Daraus könnte man zusätzlich den Hinweis ablesen, daß hier eine zeitliche Parallele zu der Differenzierung der *Clausilia dubia* vorliegen könnte: Gegenwärtig hat sowohl *Clausilia dubia speciosa* als auch *Chilostoma achates stiriae* - beide großwüchsig - ein Verbreitungszentrum im mittleren Murtal oberhalb von Graz. In diesem Gebiet leben heute auch besonders große, kräftige Individuen von *Helix pomatia*.

Diese letztere Thanatocoenose ist ein „Höhlen-Analogen“ zu verschiedenen Löß „steppen“- bzw. -„tundren“-Komplexen von **Freilandfundstellen**. Vor allem ist auch auf eine „Lößschneckenfauna“ aus der Probe „Weinzödl“ (Deckschichte der Würmterrasse, des Grazer Feldes; FLÜGEL 1961, zit. ex. KOLMER 1968; FLÜGEL 1975) hinzuweisen, die aber schon gemäßigten Charakter als die aus der Höhle zeigt. Die glaziale Akzentuierung der vorliegenden Thanatocoenose ist noch ausgeprägter als in Kugelsteinhöhle II.

In Schicht 7 sind wärmere, feuchtere Verhältnisse gegeben; in den Schichten 20, 20/5, 24/13, 25 und 30 zeigt sich wiederum der glaziale Charakter (*Succinella oblonga elongata*, auch *Trichia hispida*; die starkschaligen Fragmente von *Helix pomatia* in Schicht 20); siehe FRANK (1992/93).

4.2.2 Tropfsteinhöhle (= Kugelsteinhöhle II, Kat.-Nr. 2784/3, Seehöhe 478 m)

Grabungen fanden 1986-1987 statt; siehe FUCHS (1989), FLADERER (1991; 1993: 370-371). Es sollen nur die Fundschichten erläutert werden, die *Clausilia dubia*-Material enthielten.

Schicht 5: Humus (historisch), ebenso Schicht 6 (Steinlage mit Lehmbindung); Schicht 8+15: Grabenfüllung (römerzeitlich) + brauner Sand mit Steinchen (? Römerzeit).

Schicht 17: Grauer Mittelsand, fossilarm; neben den Gastropoden auch Vogelreste, Spitzmaus und *Microtus* sp. Diese Schicht liegt im „Oberen Komplex“ („Komplex A“; lockere, sandige Schichten); die Vertebratenfauna zeigt trockenkaltes Klima.

Schicht 18: Grau- bis gelbbraune Sande, und Schicht 19: braune Sande („Mittlerer Komplex“, „Komplex B“), mit glazial geprägter Vertebraten-Thanatocoenose (Hochglazial bis frühes Spätglazial).

Aus dem „Komplex C“ mit den Schichten 20-25 liegen drei Radiocarbonaten (Höhlenbärenknochen, Schicht 22) vor: HAN 16894: 17.900±18.670/-14.000 BP; HAN 16895: 15.000±865 BP; VRI-1256: 24.200±900 BP. Es wird vermutet, daß die Schichten 22-25 heterochrone Anteile enthalten, die deutlich älter sind - vgl. FLADERER (1993: 371, zusammenfassende Diskussion).

Gegenwärtig leben im Portalbereich der Höhle Populationen von *Clausilia dubia*, die Übergangsformen zwischen *dubia speciosa* und *dubia dubia* sind. Das *dubia*-Material aus den Fundschichten ist unterschiedlich differenziert: Weitgehend den rezenten *dubia speciosa* entsprechende, doch kleinere Individuen liegen aus Schicht 5+6 (TH 227/1: 15 Ind.), Schicht 5e (TH 248: 1 Ind.), Schicht 6 (TH 272/1: 1 Ind.), Schicht 8+15 (TH 299/2: 5 Ind.) und Schicht 15 (TH 302/1: 4 Ind.) vor. Die übrigen sind klein, plump-keulenförmig, hellbraun oder hell kastanienbraun, mit sehr feiner und dichter oder kräftiger Rippung und unterschiedlich kräftiger Mündungsarmatur: Schicht 5 (TH 253/1: 1 Ind., Beziehungen zu *Clausilia dubia gracillior*?; TH 269: 13 Ind.), Schicht 16+17 (TH 66/1: 1 Ind.), Schicht 17+18 (TH 226/1-3: 3 Ind.), Schicht 17+19 (TH 214a/1: 1 Ind.), Schicht 18 (TH 230/1: 3 Ind.), Schicht 18+19 (TH 223/2-3: 1 Ind.).

Die Fundschichten 5, 5e, 5+6 und 6 enthielten die arten- und individuenreichsten Gastropodengesellschaften, die Analogien zu den gegenwärtigen Verhältnissen im Portalbereich zeigen. Eine deutliche Verarmung und Tendenz in Richtung „genügsame Faunenkomponenten“ ist in Schicht 16, 16+17, 17+18; 17+19, 18, 18+19 und 19 gegeben und zwar am deutlichsten in Schicht 19: Hier ist durch *Succinella oblonga elongata* (TH 231/1), außerdem eine Parallele zu Lößfaunen ersichtlich; siehe FRANK (1990). Konform damit ist die Ausbildung der *Clausilia dubia*, die in manchem noch an die Löß-*dubia*-Typen erinnert.

4.2.3 Große Badlhöhle (Kat.-Nr. 2836/17, Seehöhe 495 m - Unterer Eingang)

Die Proben stammen aus der sogenannten „Kleinsäugerschicht“ (grauer, sandiger Lehm), Unterer Eingang. Sie ergaben eine artenreiche Thanatocoenose (dominant: *Microtus arvalis-agrestis*), außerdem Vogelreste (Moor- und Alpenschneehuhn, Birkhahn, Alpenbraunelle) und Fischreste. Der hohe Anteil waldliebender Arten ließ auf Spätglazial (ein dem Präboreal naher Zeitabschnitt

schließen (FLADERER 1993: 373; FUCHS 1984). Aus dem darunter gelagerten hellbraunen Lehm mit Bruchschutt, in welchem der Höhlenbär (*Ursus spelaeus*) dominante Faunenkomponente war, liegt ein Radiocarbon-Datum (Höhlenbärenknochen) vor: VRI-1259: älter als 34.000 BP. - Die Grabung fand 1984 statt.

Die etwa 30 Arten umfassende Molluskenfauna wurde bereits bearbeitet (FRANK 1992a, 1993a): Die Waldbewohner s. str. waren mit 4,5 % der Individuen an der Gesamtf fauna beteiligt, die der felsigen Waldstandorte zu 12,5 %. Im Individuenspektrum beherrschend war die Gruppe „Offene, nicht xerotherme Felsstandorte“ (*Chilostoma achates*, 71 %). Aus dem Vergleich mit den rezenten Gegebenheiten (KLEMM 1954, 1974; FRANK 1975) ergab sich ein weitgehend offener, stark felsbetonter Lebensraum mit einzelnen Bäumen und Gebüschgruppen, sowie ein Nebeneinander feuchter, mäßig feuchter und trockener Kleinlebensräume. Auffallend ist vor allem die Präsenz von *Succinella oblonga* mit 1,1 % der Individuen; sie lebt gegenwärtig nicht im Bereich des Höhlenportales. Heute sind hier die Waldelemente beherrschend. Besonders hervorhebenswert und bis jetzt ohne Parallele in einer anderen österreichischen Höhle sind Fragmente und 2 juvenile Exemplare einer *Congeria* sp. (kleinere Art, adult wahrscheinlich etwa 2 cm), siehe FRANK (1993a; ? Beziehungen zu *Congeria kusceri* BOLE 1962, l. t.: Höhle Zira, Strujici am SW-Rand des Popovo polje, Hercegovina; in Höhlen und Karstquellenauswürfen der Hercegovina und Dalmatiens). Auch die Molluskenfauna spricht für Spätglazial bis Frühholozän.

Clausilia dubia war durch 1 weitgehend unversehrtes Individuum, Mündungsbruchstücke (44), Apices (65) und Umgangsfragmente (30) repräsentiert. Die Formen sind klein bis mittelgroß (um 10 mm lang) und unterschieden sich von den rezenten *dubia speciosa* der Höhlenumgebung vor allem durch die viel geringere Größe, die Oberflächenskulptur (die ersten etwa 2,5 Umgänge sind glatt, die folgenden sehr fein gerippt bis rippenstreifig, wobei die Skulptur auf den mittleren Umgängen mehr oder weniger verlöschend ist; der letzte Umgang ist zur Mündung hin weitläufiger gerippt; eine Querskulptur ist nur andeutungsweise erkennbar) und die Unterlamelle, die in flachem Bogen zum Mundsaum verläuft und entfernt von diesem in einer leichten Verdrehung endet. Analogien zu den Löß-*dubia*-Typen bestehen auch noch hier.

4.2.4 Kleine Peggauerwandhöhle (Kat.-Nr. 2836/38, Seehöhe 511 m)

Die Grabungen fanden 1992 statt. Eine Sondage im mittleren Höhlenbereich ergab eine einfache Schichtfolge (nach FLADERER u. FUCHS 1992): Unter rezent verlagertem Material (Schicht 1) folgen eine sehr dünne Lage grauen Lockermaterials mit Bruchschutt (2), darunter eine holozäne Sinterschicht (3; älter als 3.000 Jahre), darunter die pleistozänen, fossilreichen Schichten (4-7). Im südwestlichen Bereich sind noch rot- und hellbraune, fettige Lehmschichten (8-10) vorhanden. Die archäologischen Funde lassen annehmen, daß die Höhle während der letzten 3.000 Jahre wiederholt vom Menschen besucht worden ist. Die palä-

ontologischen Funde zeigen generell eine Dominanz des Höhlenbären. Häufig sind Rotfuchs und Baummartener. Aus der gesamten Thanatocoenose schließen die Autoren auf einen „gemäßigt kontinental-trockenen Zeitabschnitt der letzten Vereisungsperiode im mittleren Würm (um die 30.000 bis 40.000 Jahre vor heute)“; FLADERER u. FUCHS (1992: 20).

Clausilia cf. dubia (2 Umgangsfragmente) aus „Schicht 1-6“ war die einzig nachweisbare Gastropodenart. Eine nähere Interpretation ist leider anhand der Umgangsfragmente nicht möglich. Die *dubia* der Umgebung ist *dubia speciosa*.

4.2.5 Rittersaal (Kat.-Nr. 2836/40, Seehöhe 505 m)

Die Grabungen fanden ebenfalls 1992 statt. Der Schnitt wurde im Eingangsbereich gelegt und zeigte eine ungestörte Sedimentabfolge, die einen größeren Zeitabschnitt umfassen muß: Der Rittersaal stellt genetisch einen Teil der Großen Peggauerwandhöhle dar, von der zwei Radiocarbonaten (Höhlenbärenknochen) vorliegen: Schicht 16: VRI 1310: 22600±4.500/-2.900 BP, und Schicht 18: VRI 1311: 31.800±5.600/-3.300 BP; siehe FLADERER (1993: 372). Die Stratigraphie wird von FLADERER u. FUCHS (1992: 25-30) beschrieben: Unter rezenten Überlagerungen folgen humusreiche Lagen mit Bruchschutt, darunter der obere pleistozäne Schichtkomplex (4-6) und der untere pleistozäne Schichtkomplex (7). Auch hier ließ sich eine wiederholte Nutzung durch den Menschen für einen Zeitraum von etwa 5.000 Jahren nachweisen. Archäologisch bemerkenswert ist die große kupferzeitliche Grube (3g).

In den rezenten Einheiten ließen sich paläontologisch fast ausschließlich Höhlenbärenknochen darstellen. Die Thanatocoenose des oberen pleistozänen Komplexes, der teilweise Störungen durch Tierbauten aufwies (4), „zeigt eine zunehmende Kontinentalität des Klimas am Ende des Mittelwürm in Richtung Hochglazial an“ (1992: 33). Der untere Komplex wird als „deutlich älter“ geschätzt.

Clausilia dubia liegt aus den Schichten 2, 2a, 2b/3, 3b, 3g/„3+4“/4/5/6, und „4+5+6+7“ vor. Es ist durchgehend *Clausilia dubia speciosa*, wie dies auch gegenwärtig im Portalbereich der Fall ist. Die Individuen sind allerdings etwas kleiner als die heutigen. Die Gesamtfauen ließen durchgehend Felsbetonung annehmen; eine deutlichere Waldbetonung ist in der Fauna aus 3g ersichtlich. Diese war auch die artenreichste (14 Arten) und zeigte die relativ günstigsten klimatischen Verhältnisse. Die Fauna aus Schicht 4 (10 Arten) ist ähnlich. Alles in allem zeigen die Gastropoden-Thanatocoenosen Gebüsche und einzelne Bäume, ansonsten eher Vegetationsarmut, d. h. krautige Vegetation dürfte weitgehend gefehlt haben. Die Klimaverhältnisse sind als gemäßigt anzunehmen. Ab Schicht 5 zeigen die Gastropoden kühle bis kalte, eher trockene Gegebenheiten. Durch die angesprochenen Tierbauten sind hier Verlagerungen von Substrat nicht auszuschließen. Die Kollektivbezeichnung der Probe (4+5+6+7) weist ebenfalls auf eine Vermischung hin.

Die Molluskenthanatocoenosen aus den unteren Bereichen dürften ins ausklingende Spätglazial bis Postglazial zu stellen sein. Die der oberen Schichten sind vermutlich jünger: Nicht nur *Clausilia dubia speciosa* ist schon differenziert, sondern auch *Cochlodina laminata major* und *Chilostoma achates stiriae* sind ausgeprägt vorhanden und anhand der Bruchstücke rekonstruierbar.

5. Diskussion

Die Befunde, die bis jetzt aus den mittelsteirischen Höhlen vorliegen, erhärten die obig angesprochene Annahme, daß *Clausilia dubia dubia*, *Clausilia dubia speciosa* und *Clausilia dubia obsoleta* als phylogenetische Einheit gesehen werden sollten. Dabei sind die Beziehungen von *dubia dubia* und *dubia speciosa* als sehr eng anzusehen, wie dies KLEMM (1960a, 1974) ohne die Kenntnis des fossilen Materiales bereits getan hat.

Das Material aus der Tunnelhöhe und aus der Tropfsteinhöhle zeigt besonders deutlich, wie die Differenzierung in Richtung der heute im Gebiet lebenden *dubia speciosa* erfolgt sein dürfte:

Clausilia dubia - von FRANK (1992/93) vorläufig als „ssp.“ bezeichnet, liegt besonders bemerkenswert in den Fundnummern TH 66/1 (Schicht 16+17), TU 142 (Schicht 5), TU 380 (Schicht 17) und TU 385 (Schicht 24) vor, auch in TH 253/1 (Schicht 5), TU 60 (Schicht 7), TU 62 (Schicht 7g), TU 139 (Schicht 3a) und TU 464 (Schicht 2). Da aber deutliche Übergangsstadien vorliegen, wird von einer subspezifischen Benennung abgesehen, ebenso wie bei den Löß-*dubia*-Stadien. Zu eben diesen Löß-*dubia* bestehen auffallende Parallelen, sowohl in morphologischer als auch in coenologischer Hinsicht. Der obere eiszeitliche Komplex der Tunnelhöhle, der auf 25.000 bis 18.000 Jahre geschätzt wird, enthält Molluskenthanatocoenosen, die auf vollglaziale, feuchte Klimaverhältnisse hindeuten. Dazu korrespondiert der Vertebratenbefund. Im tiefsten Komplex wiederholt sich die klimatologische Aussage; dazwischen lassen sich klimatisch günstigere Verhältnisse ablesen. Im oberen Schichtkomplex in der Tropfsteinhöhle (16-19, vor allem in 19) ist Faunenverarmung gegeben; die Vertebraten sprechen für trockenkaltes Klima.

Obwohl das mittlere Murtal außerhalb des geschlossenen alpinen Vergletscherungsbereiches liegt, wird man einen **Kältehöhepunkt** mit seinen Folgeerscheinungen für die auseinanderlaufenden Entwicklungslinien innerhalb einer ursprünglichen *dubia*-„Einheit“ verantwortlich machen müssen:

Die Differenzierung der *dubia* in den jüngeren bis jüngsten Ablagerungen entspricht schon weitgehend der gegenwärtigen *dubia speciosa*.

Das Alter des oberen pleistozänen Schichtkomplexes in der Tunnelhöhle wird mit etwa 25.000 bis 18.000 Jahren geschätzt, klimatologisch unterstützt durch die Vertebraten-Thanatocoenose.

Aus dem unteren Schichtkomplex der Tropfsteinhöhle liegen 3 Radiocarbonaten vor, die auf einen hochglazialen Anteil (25.000-18.000 Jahre) verweisen - neben heterochronen, verlagerten Elementen. Das Evolutionsniveau der Höhlenbären ist hoch und vergleichbar mit dem der Nixloch-Bären, die mit ^{14}C (VRI-1030) = 18.310 ± 580 BP datiert sind (RABEDER 1992: 133-141), FLADERER (1993: 371).

Die glazial geprägten Molluskenthanatocoenosen enthalten *dubia*-Typen, die vielfach Analogien zu den Löß-*dubia* zeigen.

Die *dubia* aus der Großen Badlhöhle - „Kleinsäugerschicht“, die als Spätglazial eingestuft wird, zeigt ebenfalls noch diesen letzteren entsprechende Züge.

Das Material aus dem Rittersaal ist durchgehend *dubia speciosa* zuzuordnen, die aber nicht die Maße der heutigen erreicht. FLADERER u. FUCHS (1992) weisen auf teilweise Störungen der Schichten durch Tierbauten hin. Das Molluskentmaterial aus den tieferen Schichten stammt aus kollektiv bezeichneten Proben - 3+4, 5/6, 4+5+6+7 - sodaß sie nur kollektiv mit „ausklingendes Spät- bis Postglazial“ eingestuft werden können. Die repräsentativen Faunen (3g, 4) sind vermutlich jünger.

Alles in allem spricht dafür, daß die letzte Vollkaltzeit der Auslöser für die Trennung der Linien *dubia dubia* und *dubia speciosa*, gewesen sein muß, obwohl ihre Verbreitungsgebiete im unvergletschert gebliebenen östlichen Ostalpenraum liegen. Da ihre Vorläufer starke Analogien zu den *dubia*-Formen ober- und niederösterreichischer Lößfaunen zeigen, ist eine weitere Folgerung naheliegend: *Clausilia dubia obsoleta*, mittelgroß mit in der Regel schwach entwickelter Mündungsarmatur, besiedelt gegenwärtig nicht nur das ehemals vergletscherte Alpengebiet, sondern hat arealmäßig die größte Ausdehnung aller *dubia*. Ihre Vorläufer und Ausgangspopulationen für postglaziale Besiedlungswellen müssen daher ebenfalls aus den Löß-*dubia*-Populationen hervorgegangen sein. Trotz der heute getrennten Entwicklungslinien sollten diese drei *dubia*-Zweige daher als Einheit angesehen werden.

Vergleichbare Entwicklungstendenzen haben sich auch in Molluskenthanatocoenosen aus der Gamsulzenhöhle bei Spital am Phyrn erkennen lassen (Differenzierungen innerhalb *Orcula gularis-tolminensis* bzw. *Neostyriaca corynodes corynodes-corynodes conclusa*, vgl. FRANK 1995).

Daß die *dubia*-Differenzierung im randalpinen Bereich noch im Gange ist, zeigt die gegenwärtige Situation. Das Studium der alten Autoren: SCHMIDT (1856), TSCHAPECK (1879: 10-11; 1883: 27-28; 1885: 9-13) zeigt, daß die Problematik innerhalb dieser Gruppe von ihnen bereits erkannt worden ist. TSCHAPECK (1885) beschreibt beispielsweise ausführlich, daß seine „*Clausilia gobanzi*“ und seine „var. *speciosa* A. Schm.“ „... nie vereinigt oder vermengt“ im Peggauer Raum leben würden, und daß sie auch morphologisch unterscheidbar wären. Auch MELL (1937) beobachtete räumlich getrennte, morphologisch verschiedene *dubia*-Populationen auf dem Kapuzinerberg (= *obsoleta*-Bereich). Für *Clausilia*

dubia speciosa und *Clausilia dubia obsoleta* gibt es somit konkrete Hinweise auf rezente ökologische Reaktionsformen, die innerhalb ihres Arealen existieren. Solche sind beispielsweise auch bei *Balea biplicata* (MONTAGU 1803) an trocken-warmen Standorten bekannt. Es erhebt sich die Frage, wie weit und über welche Zeiträume sich solche Reaktionsformen weiter differenzieren.

Ein genaues Studium der heutigen Arealbilder der subspezifischen *dubia*-Einheiten macht deutlich, daß die Gliederung am Alpenostrand und -südostrand am differenziertesten ist. Die lockere Struktur der Gebirge und die sich nach Osten und Südosten öffnenden Flußtäler müssen die durch glaziale Phänomene verursachten Wanderbewegungen von Populationen - Ab- und Rückwanderung - begünstigt haben.

Sicherlich von Bedeutung ist auch der Reichtum an Höhlen im Bergland nördlich von Graz: Der Portalbereich von mittelsteirischen Höhlen zeigt auch gegenwärtig reiches Molluskenleben (FRANK in Vorbereitung), sodaß die Annahme naheliegend ist, daß die Eingänge von Höhlen ebenfalls geeignete Refugialbiotope während ungünstiger klimatischer Verhältnisse gewesen sein müssen.

Beispielsweise ergab die coenologische Aufnahme im Portalbereich der Tablerhöhle, etwa 1.100 m (Dürre Wand, Niederösterreich), daß dort eine bei weitem arten- und individuenreichere, gut gegliederte Sozietät lebt, als an anderen Standorten der Dürren Wand (FRANK 1992b: 586-589, 613-614). Ähnliches zeigte eine andere Studie (FRANK 1993b) für das Portal der Köhlerwandhöhle, 591 m (südlich von Lehenrotte, Niederösterreich). Die mittelholozäne Gastropodenfauna aus den Höhlensedimenten zeigte zudem, daß ein Teil der Arten zumindest temporär troglobiont - vermutlich im Eingangsbereich - gewesen sein muß. Infolge dieser Lebensweise auftretende Isolationsphänomene könnten als Faktor in der *dubia*-Differenzierung im Bereich zwischen Hoher Wand und Graz eine wichtige Rolle gespielt haben.

Warum es im randalpinen Bereich einerseits zur Ausbildung der kleinen bis mittelgroßen, schlanken *dubia* mit der verlöschenden Oberflächenskulptur (nach Höhenlage gegliedert), andererseits der kräftig gerippten *dubia* (kleinräumige, zerrissene Areale) gekommen ist, erscheint vorläufig unklar.

Ebenso unklar ist die Differenzierung der *dubia moldanubica* im Arealbereich von *dubia obsoleta* und *dubia dubia*.

Eine von den Entwicklungen im randalpinen Bereich unabhängige Linie scheint die offenbar autochthon-inneralpin entstandene *Clausilia dubia kaeufeli* darzustellen, deren Genese in engem Zusammenhang mit der von *Cylindrus obtusus* (DRAPARNAUD 1805) (Helicidae) stehen dürfte: Ihre gegenwärtigen Verbreitungsbilder sprechen für alte, präglaziale Elemente (vgl. auch KLEMM 1960a: 105-107).

Den Differenzierungsvorgängen innerhalb der *Clausilia dubia* vergleichbare Entwicklungsrichtungen sind auch bei anderen Arten des zur Diskussion stehenden Gebietes manifestiert: Die Ausbildungen von *Chilostoma achates* (ROSSMAESSLER 1835) (Helicidae) und *Petasina filicina* (L. PFEIFFER 1841)

(Hygromiidae) aus den Sedimenten der Kugelsteinhöhlen entsprechen bereits weitgehend den heute im mittleren Murtal lebenden Differenzierungen *Chilostoma achates stiriæ* (FORCART 1933) und *Petasina filicina* STYRIACA (POLINSKI 1929). Im Rittersaal und in der Großen Badlhöhle liegt ebenfalls schon *Chilostoma achates stiriæ* vor, im ersteren außerdem die *major* (A. SCHMIDT 1868)-Form der *Cochlodina laminata* (MONTAGU 1803) (Clausiliidae).

Der letzte alpine Vereisungshöhepunkt und die damit verbundenen Wanderbewegungen, Durchmischungen bzw. Isolationen von Populationen muß verschiedene Differenzierungsrichtungen innerhalb des randalpinen Bereichs zur Folge gehabt haben. Daher sollte die Untersuchung pleistozäner Sedimente aus Fundstellen dieses Gebietes - bevorzugt aus Höhlen - vordergründiges Ziel weiterer Fragestellungen sein. Die Zusammenhänge können aber erst durch umfangreiche vergleichende Analysen rezenter und pleistozäner Faunen sichtbar gemacht werden.

Dank

Mein Dank gebührt dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Wien), der das Projekt P-9320, „Plio- und pleistozäne Faunen Österreichs“ finanziert hat, weiters Herrn Univ.-Prof. Dr. W. Gräf (Graz) für das meinen Studien zugänglich gemachte Molluskenmaterial, Frau Dipl.-Graph. H. Grillitsch für die Anfertigung der Fotografien und Herrn Mag. F. C. Stadler für die Übertragung des Manuskriptes auf Diskette (beide Zool. Inst. Univ. Wien).

6. Literatur

- BIELZ, E. A. 1867. Fauna der Land- und Süßwassermollusken Siebenbürgens. - 2. Aufl. Hermannstadt, VIII+216 pp.
- BINDER, H. 1977. Bemerkenswerte Molluskenfaunen aus dem Pliozän und Pleistozän von Niederösterreich. - Beitr. Paläont. Österr., 3: 1-49, 14 Taf.; Wien.
- BRANCSIK, K. 1888. Die Formen der *Clausilia dubia* DRP. im Trencsiner Comitatus und deren Verbreitung. - Jahresh. naturw. Ver. Trencsiner Komitat, Trencsin, 10: 45-55.
- EDLINGER, K. u. MILDNER, P. 1982. Trematodenbefall bei *Clausilia dubia runensis* TSCHAPECK 1883 aus Kärnten. - Carinthia II, 172/92: 319-324; Klagenfurt.
- EDLINGER, K., MILDNER, P. u. TROYER, J. 1981. Monographie der in Kärnten lebenden *Clausilia dubia*-Rassen. - Carinthia II, 171/91: 251-266; Klagenfurt.
- FECHTER, R. u. FALKNER, G. 1988. Weichtiere. - Die farbigen Naturführer, hrsg. v. G. STEINBACH, Mosaik-Verl., München, 287 pp.
- FLADERER, F. 1991. 5 Jahre Höhlengrabungen am Kugelstein. Erste Radiokarbonaten. - Archäol. Österr., 2(1): 40-41; Wien.
- FLADERER, F. 1993. Neue Daten aus jung- und mittelpleistozänen Höhlensedimenten im Raum Pegau-Deutschfeistritz, Steiermark. - Fundber. Österr., 31: 369-374; Bundesdenkmalamt Wien, Tagungsbericht.
- FLADERER, F. u. FUCHS, G. 1988. Tunnelhöhle 2784/2. Grabungsbericht 1988. - Landesmus. Joanneum, Abt. Vor- u. Frühgeschichte, in Zusammenarb. m. d. Abt. Geol. u. Paläont., Graz; 10 pp., 5 Abb.
- FLADERER, F. u. FUCHS, G. 1990. Sicherungsgrabung in der Tunnelhöhle (= Kugelsteinhöhle 3), Kat. Nr. 2784/2. - Landesmus. Joanneum, Graz; 17 pp.

- FLADERER, F. u. FUCHS, G. 1992. Peggauer Wand. Sicherungsgrabungen 1992 in der Kleinen Peggauerwandhöhle (Kat. Nr. 2836/38) und im Rittersaal (Kat. Nr. 2836/40). - Höhlenschutzprogramm d. Steiermärk. Landesregierung; ARGIS Archäologie und Geodaten Service, Graz; 36 pp.
- FLÜGEL, H. 1975. Die Geologie des Grazer Berglandes. - 2. Aufl., Mitt. Abt. Geol. Paläontol. Bergbau Landesmus. Joanneum, SH 1: 154-157; Graz.
- FRANK, C. 1975. Zur Biologie und Ökologie mittelsteirischer Landmollusken. - Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm., **105**: 225-263; Graz.
- FRANK, C. 1990. Pleistozäne und holozäne Molluskenfaunen aus Stillfried an der March: Ein Beitrag zur Ausgrabungsgeschichte von Stillfried und des Buhuberges nördlich von Stillfried. - Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmus., **7**: 7-272; Wien.
- FRANK, C. 1992a. Höhlensedimente im Grazer Bergland: Mollusca aus der Großen Badlhöhle (Peggau-Deutschfeistritz, Stmk.). - Unpubl. Manuskript, 24 pp.; Wien.
- FRANK, C. 1992b. Malakologisches aus dem Ostalpenraum. - Linzer biol. Beitr., **24/2**: 383-662; Linz.
- FRANK, C. 1993a. Mollusca aus der Großen Badlhöhle bei Peggau (Steiermark). - Die Höhle, **44(2)**: 6-22; Wien.
- FRANK, C. 1993b. Mollusca (Gastropoda) aus der Köhlerwandhöhle (Niederösterreich). - Unpubl. Manuskript, 21 pp.; Wien.
- FRANK, C. 1992/93. Höhlensedimente im Grazer Bergland: Mollusca (Gastropoda: Stylommatophora) aus der Tropfsteinhöhle und aus der Tunnelhöhle im Kugelstein, Mittelsteiermark. - Unpubl. Manuskript, 45 pp.; Wien.
- FRANK, C. 1995. Mollusca (Gastropoda) aus der Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. Vergleichende Untersuchung rezenter und ehemaliger Faunenverhältnisse. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss., **9**: 53-59; Wien.
- FUCHS, G. 1984. Große Badlhöhle. - Unveröff. Grabungsbericht, 2 pp., 1 Abb.; Abt. f. Vor- u. Frühgeschichte Landesmus. Joanneum Graz.
- FUCHS, G. 1989. Höhlenfundplätze im Raum Peggau-Deutschfeistritz, Steiermark, Österreich. Tropfsteinhöhle, Kat. Nr. 1784/3, Grabungen 1986-87. - BAR Internat. Series **510**: 199-204, 2 Karten.
- GROSSU, A. V. 1981. Gastropoda Romaniae 3. Clausiliacea, Achatinaacea. - Universitatea din Bucuresti 1981, 269 pp; Bukarest.
- GROSSU, A. V. 1993. The catalogue of the molluscs from Romania (A historical, systematical, ecological and zoogeographical study). - Trav. Mus. Hist. Nat. „Grigore Antipa“, **33**: 291-366; Bukarest.
- HUDEC, V. u. BRABENEC, J. 1963. *Clausilia dubia ingenua* n. subsp. aus den Westkarpaten. - Arch. Moll., **92(3-4)**: 117-122; Frankfurt/Main.
- KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D. u. JUNGBLUTH, J. H. 1983. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. - Parey, Hamburg u. Berlin, 384 pp.
- KLEMM, W. 1954. Klassen Gastropoda und Bivalvia. - In: H. FRANZ, Die Nordostalpen im Spiegel ihrer Landtierwelt, I. - Innsbruck, 210-280.
- KLEMM, W. 1960a. *Clausilia dubia* DRAPARNAUD und ihre Formen in Österreich. - Arch. Moll., **89(1/3)**: 81-109; Frankfurt/Main.
- KLEMM, W. 1960b. Catalogus Faunae Austriae. VIIa. Mollusca. - Springer, Wien, 59 pp.
- KLEMM, W. 1974. Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse-Schnecken in Österreich. - Denkschr. Österr. Akad. Wiss., **117**: 503 pp.; Springer, Wien/New York.
- KOLMER, H. 1968. Über Lösssedimente des Murtales. - Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, **98**: 11-15; Graz.
- LISICKÝ, M. 1978. Weichtiere des Gebirges Štiavnické vrchy. - Acta F. R. N. Univ. Comen., Zoologia, **24**: 1-24; Bratislava.
- LOZEK, V. 1956. [Malakologische Neuigkeiten aus der Tschechoslowakei III.] - Casop. Národ. mus., odd. přírod. **125(2)**: 142-151; Prag.
- LOZEK, V. 1964. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. - Rozpravy ústředního ústavu geologického, **31**: 374 pp., 32 Taf.; Prag.

- MELL, C. 1937. Die Molluskenfauna des Kapuzinerberges in Salzburg nebst weiteren Fundortsangaben Salzburger Weichtiere. - Z. B. Ges. Wien, **1937**: 177-270.
- NORDSIECK, H. 1974. Fossile Clausilien, II. Clausilien aus dem O-Pliozän des Elsaß. - Arch. Moll., **104**: 29-39; Frankfurt/Main.
- NORDSIECK, H. 1976. Fossile Clausilien, III. Clausilien aus dem O-Pliozän des Elsaß, II (mit Bemerkungen zur systematischen Stellung von *Triptychia*). - Arch. Moll., **107**(1/3): 73-82, Taf. 10, 10a; Frankfurt/Main.
- NORDSIECK, H. 1981. Fossile Clausilien, VI. Die posteoziänen tertiären Clausilien Mittel- und West-Europas. - Arch. Moll., **111**(1/3): 97-114; Frankfurt/Main.
- NORDSIECK, H. 1988. Revision der Gattung *Clausilia* DRAPARNAUD, besonders der Arten in SW-Europa (Das *Clausilia rugosa* Problem) (Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae). - Arch. Moll., **119**(4/6): 133-179; Frankfurt/Main (ersch. 1990).
- NORDSIECK, H. 1993. Beiträge zur Nomenklatur der europäischen Binnenmollusken, I. Kritische Anmerkungen und Berichtigungen zur Nomenklatur von Arttaxa der Clausiliidae. - *Heldia*, **2**(1/2): 33-42; München.
- RABEDER, G. 1992. Das Evolutionsniveau des Höhlenbären aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (OÖ). - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss., **8**: 133-141; Wien.
- SAJO, I. E. 1968. *Clausilia dubia gratiosa* n. subsp. - Arch. Moll., **98**: 55-56; Frankfurt/Main.
- SCHMIDT, A. 1856. Die kritischen Gruppen der Europäischen Clausilien. I. - VI+63 pp., 11 Taf.; Leipzig (ersch. 1857).
- SCHMIDT, A. 1868. System der europäischen Clausilien und ihrer nächsten Verwandten. - Th. Fischer Verl., Cassel, 176 pp.:
- TSCHAPECK, H. 1879. Styriaca. - Nachrichtenbl. dtsh. malakozool. Ges., **11**: 8-11; Frankfurt/Main.
- TSCHAPECK, H. 1882. Zur steirischen Clausilien-Fauna. - Nachrichtenbl. dtsh. malakozool. Ges., **14**: 20-25; Frankfurt/Main.
- TSCHAPECK, H. 1883. Formen der *Clausilia dubia* Draparnaud in Steiermark. - Nachrichtenbl. dtsh. malakozool. Ges., **15**: 26-32; Frankfurt/Main.
- TSCHAPECK, H. 1885. Von der Tanneben bei Peggau in Steiermark. - Nachrichtenbl. dtsh. malakozool. Ges., **17**: 7-22; Frankfurt/Main.
- TSCHAPECK, H. 1887. Vom Grimming bis Alt-Aussee. - Nachrichtenbl. dtsh. malakozool. Ges., **19**(5/6): 65-82; Frankfurt/Main.

Legende zu Tafel I:

Rezente *dubia*; Gruppe *dubia dubia-dubia speciosa-dubia obsoleta*:

Fig. 1: *Clausilia dubia dubia* DRAPARNAUD 1805 (Ru. Liechtenstein, 1953, Slg. Frank).

Fig. 2: *Clausilia dubia dubia* DRAPARNAUD 1805 (mittelholozäne Fauna aus einem Felsschluff im Bereich der Höldrichsmühle, 1995, leg. Parrag, Slg. Frank).

Fig. 3: *Clausilia dubia*, Übergangsform zu *speciosa* (Hemmaberg, 1993, Slg. Frank).

Fig. 4: *Clausilia dubia speciosa* A. SCHMIDT 1856 (Delagohöhle, Portalbereich, leg. Freitag 1992, Slg. Frank).

Fig. 5: *Clausilia dubia speciosa* A. SCHMIDT 1856 (Weites Maul, Portalbereich, leg. Freitag 1992, Slg. Frank, 2 Individuen).

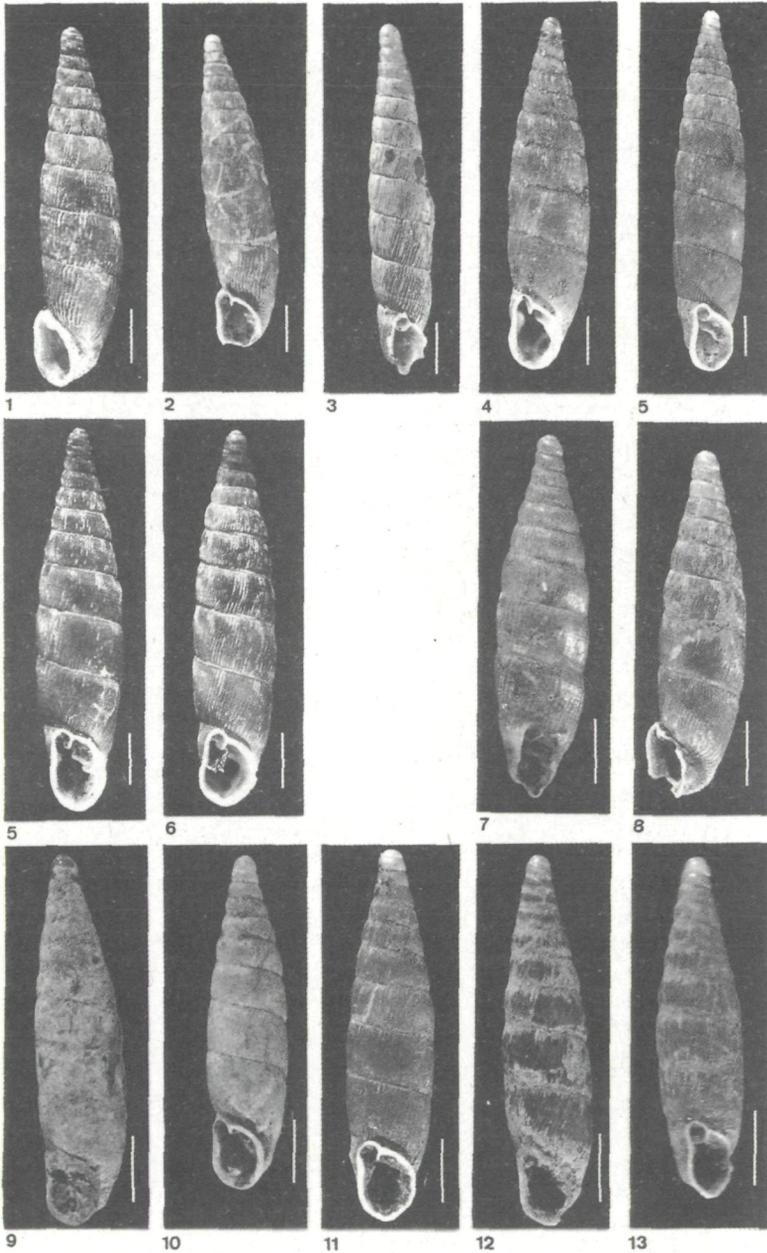
Fig. 6: *Clausilia dubia obsoleta* A. SCHMIDT 1856 (Weißenburg, 1953, Slg. Frank).

Pleistozäne *dubia*; Differenzierungsrichtung *speciosa*:

Fig. 7-10: Tunnelhöhle; 7, 8: Schicht 2 (TU 474 und TU 475), 9: Schicht 5a+b (TU 339), 10: Schicht 7 (TU 10).

Fig. 11-13: Tropfsteinhöhle; 11: Schicht 6 (TH 272/1), 12: Schicht 8+15 (TH 299/2), 13: Schicht 15 (TH 302/1).

Tafel I



Legende zu Tafel II:

Lößform:

Fig. 14: Grabung Stillfried a. d. March (Hügelfeld, Verfärbung 6, Quadrant BO, 250-280 cm unter seiner NW-Ecke; Nr. 8798, 3.9.1982, Slg. Frank).

Mit deutlichen Analogien zu den Lößformen:

Fig. 15: Tunnelhöhle, Schicht 7 (TU 60).

Fig. 16: Tunnelhöhle, Schicht 17 (TU 380).

Fig. 17: Tropfsteinhöhle, Schicht 17+19 (TH 214a/1).

Fig. 18: Große Badhöhle, Kleinsäugerschicht (BA 15).

Etwas schwächere Akzentuierung; ? Beziehungen zu *Clausilia dubia gracilior*:

Fig. 19: Tunnelhöhle, Schicht 2 (TU 464).

Fig. 20: Tunnelhöhle, Schicht 7g (TU 61).

Fig. 21: Tropfsteinhöhle, Schicht 5 (TH 253/1).

Rezente Gruppe kleiner bis mittelgroßer, schlanker *dubia* mit verlöschender Oberflächenskulptur:

Fig. 22: *Clausilia dubia huettneri* KLEMM 1960 (Steinwandklamm, 1950, Slg. Frank).

Fig. 23: *Clausilia dubia schlechti* A. SCHMIDT 1856 (Klamm am Semmering, 1953, Slg. Frank).

Fig. 24: *Clausilia dubia gracilior* CLESSIN 1887 (Gösting, 1970, Slg. Frank).

Fig. 25: *Clausilia dubia tettelbachiana* ROSSMAESSLER 1838 (Schneeberg, Ochsenboden, 1952, Slg. Frank).

Tafel II



14



15



16



17



18



19



20



21



22



23



24



25

Legende zu Tafel III:

Rezente *dubia* mit kräftiger Rippung:

Fig. 26: *Clausilia dubia grimmeri* L. PFEIFFER 1848 (Peggau, 1974, Slg. Frank).

Fig. 27: *Clausilia dubia floningiana* TSCHAPECK 1886 (Percohöhle, Portalbereich, leg. Freitag 1992, Slg. Frank).

Rezente *dubia*, außerhalb dieser Gruppen stehend:

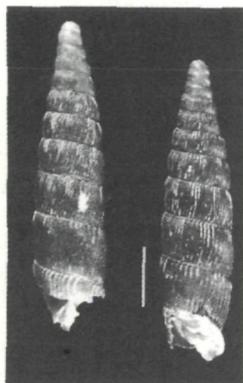
Fig. 28: *Clausilia dubia runensis* TSCHAPECK 1883 (Stift Rein, 1970, Slg. Frank).

Fig. 29: *Clausilia dubia moldanubica* KLEMM 1960 (Schönbühel, 1984, Slg. Frank).

Fig. 30, 31: *Clausilia bidentata* (STROM 1765) (Rouge Cloître, Auderghem/Belgien, leg. Waiengnier 1977, Slg. Frank).

Meßbalken: 2 mm; Fotos: H. Grillitsch (Wien)

Tafel III



26



27



28



29



30



31

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Wissenschaftliche Mitteilungen Niederösterreichisches Landesmuseum](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Frank [Fellner] Christa

Artikel/Article: [Studien an *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805 \(*Stylommatophora: Clausiliidae*\). \(N.F. 417\) 163-189](#)