

2. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien.

Von Zdenko Frankenberger, Prag.

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 21. Februar 1916.

Seit mehreren Jahren schon mit dem Studium der Clausilien beschäftigt, habe ich auch der Untersuchung der anatomischen Verhältnisse dieser Gattung meine Aufmerksamkeit zugewendet, um darin etwaige Stützen für die Systematik zu gewinnen. Bevor jedoch meine diesbezüglichen Studien aus dem Stadium der Vorbereitungen hervorgetreten sind, ist der XXI. Band der Roßmaeßler-Kobeltschen Ikonographie erschienen, in welchem Dr. A. J. Wagner dasselbe Thema recht ausführlich zu behandeln angefangen hat. Da es mir bei dieser Sachlage überflüssig erscheint, meine eignen anatomischen Befunde in extenso zu publizieren, will ich in der vorliegenden Abhandlung nur einige Fragmente über das in der Überschrift angedeutete Thema veröffentlichen. Im 1. Teil soll die anatomische Beschreibung einiger weniger bekannten Clausilienarten vorgelegt werden; dann folgt eine kurze Besprechung des Wagnerschen Systems der Clausilien. Darauf sollen einige Betrachtungen über die Reduktionserscheinungen im Schließapparate der Clausilien folgen, und anhangsweise beschreibe ich zwei systematische Neuigkeiten.

I. Anatomie einiger weniger bekannten Arten.

Obgleich ich gewiß über kein so reiches Material verfüge, wie Herr Dr. A. J. Wagner, so besitze ich doch einige Formen, die ihm bis jetzt betreffs ihrer anatomischen Verhältnisse unbekannt geblieben zu sein scheinen. Es sind dies hauptsächlich die kaukasischen Gruppen *Euxina* Bttg. und *Serrulina* Mss., von denen ich durch das Entgegenkommen meiner Freunde, † Ph. Dr. J. Veselý und Ph. C. J. Komárek, einige in Alkohol konservierte Stücke erhalten habe. Ich benütze diese Gelegenheit, meinen verbindlichsten Dank für das überlassene Material hier auszusprechen.

1) *Euxina* Bttg.

Von dieser Gruppe besitze ich 2 Arten: *Cl. (Euxina) derasa* Mss. und *Cl. (Euxina) duboisi* Ch. Ich lasse zuerst die Beschreibung ihrer

anatomischen Verhältnisse folgen, dann erst sollen einige Schlüsse daraus über die systematische Stellung der Gruppe gezogen werden.

Clausilia [Euxina] derasa Mss. von Bečo in Swanetien (Kaukasus), gesammelt am 10. VIII. 1913 von Ph. Dr. J. Veselý und Ph. C. J. Komárek.

Geschlechtsapparat (Fig. 1). Der mäßig dicke, stark gedrehte Ovoseminalduct geht in eine schlanke, lange Vagina über, in deren oberem Drittel das mäßig dicke, lange, schlauchförmige Receptaculum seminis entspringt. Dasselbe besitzt nahe an seinem Ursprung ein ganz kleines, mäßig geschlängelt, fadenförmiges Divertikel, das sich an den Ovoseminalduct etwa in der Höhe des Anfangs des Vas deferens anlehnt und mit ihm (dem Ovoseminalduct) verwachsen ist. Das Vas deferens ist sehr lang, fadenförmig. Es entspringt als ein etwas dickerer Schlauch ziemlich hoch, in einigen dichtgedrängten Schlingen wird es dann sehr dünn und zart, um dann wieder ziemlich unvermittelt in den langen, schlauchförmigen Penis überzugehen. Der letztere biegt in eine Schlinge um; an der Umbie-

Fig. 1.

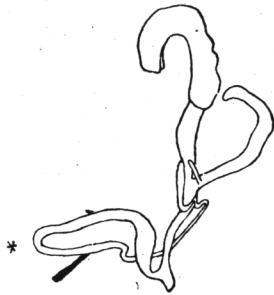
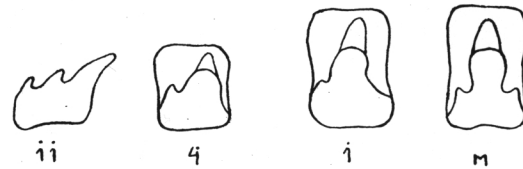


Fig. 2.

Fig. 1. *Clausilia [Euxina] derasa* Mss. Genitalien. Vergr. 3×.Fig. 2. *Cl. [Euxina] derasa* Mss. Zähne der Radula. Reichert, Oc 4, Obj. 8.

gungsstelle (in der Fig. 1 mit * bezeichnet) ist er nach vorwärts (aus der Zeichnungsebene hervor) etwas umgebogen (was mir in der Zeichnung darzustellen nicht gelungen ist). Vor der Einmündung in das kurze Atrium genitale ist er spindelförmig verdickt. Der Rückziehmuskel setzt sich etwa in der Hälfte des ersten Schenkels an. Der linke Augenretractor liegt frei neben Penis und Vagina.

Radula (Fig. 2) entspricht dem Typus $\frac{M}{3} + \frac{6S}{2} + \frac{13R}{3-x}$, doch sind die Nebenzähne bei den Mittel- und den Lateralzähnen nur schwach entwickelt.

Clausilia [Euxina] duboisi Ch. von Cageri in Swanetien (Kaukasus), gesammelt am 20. VII. 1913 von Ph. Dr. J. Veselý und Ph. C. J. Komárek.

Geschlechtsapparat (Fig. 3). Die kurz zungenförmige, kleine Eiweißdrüse sitzt dem kurzen, mäßig gedrehten Ovoseminalduct auf.

Derselbe geht in eine lange, schlauchförmige Vagina über, die sich gegen das Atrium genitale hin stark verjüngt. Etwa im oberen Drittel derselben nimmt das dicke, plumpe und lange Receptaculum seminis seinen Ursprung, dessen kurzes, freies Divertikel gleich am Anfang von ihm entspringt. Das ziemlich lange, fadenförmige Vas deferens geht nach einer kurzen, wenig ausgeprägten Verdickung mittels einer Schlinge, an deren Gipfel sich der Musculus retractor inseriert, in den keulen- oder fast birnförmigen Penis über, der, an seinem unteren Ende sehr dünn werdend, scharf umbiegt

Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 3. *Cl. [Euxina] duboisi* Ch. Genitalien. Vergr. 3×.

Fig. 4. *Cl. [Euxina] duboisi* Ch. Zähne der Radula. Reichert, Oc. 4, Obj. 8. (ebenso wie die Vagina) und dann erst in das Atrium genitale einmündet. Der linke Augenretractor liegt frei neben Penis und Vagina.

Radula (Fig. 4) entspricht der Formel $\frac{M}{3} + \frac{7S}{2} + \frac{10R}{3-x}$, die Marginalzähne verhältnismäßig größer als bei der vorigen Art.

Was läßt sich nun aus diesen anatomischen Verhältnissen für die systematische Stellung der Gruppe eruieren?

Wenn wir uns nach der Historie ihrer systematischen Schätzung umschauen, so sehen wir, daß die hierher gehörigen Arten verschiedenerorts eingereiht wurden. So hat sie Charpentier (1852) in seine 12., 13. und 14. Sektion eingeteilt, worin ihm auch die Gebrüder Adams (1855) folgten, indem sie die Arten teils in ihr Subgenus *Alinda*, teils in *Ebia* (= *Laciniaria* Htm.), teils in *Mentissa* eingereiht haben. A. Schmidt (1868) hat die Arten teils in sein 5., teils auch schon in das 6. Feld gestellt, jedoch ihre nahe Verwandtschaft schon erkannt und mehrmals (im Text sowie in der Übersicht des Systems) angedeutet. Aber erst O. Boettger (1877) hat hier den entscheidenden Strich geführt und die Arten in das neue Subgenus *Euxina* zusammengefaßt, was wohl den allgemeinen Beifall aller Malakozoologen gefunden hat. Er sagt: »Diese den Ländern des Schwarzen Meeres, wie es scheint, ausschließlich angehörige Clausiliengruppe zeigt zwar enge Beziehungen einerseits zu *Mentissa*, anderseits zu *Alinda*, und insbesondere ist die Gruppe der *maesta* Fér. in nächste Beziehung mit der von *biplicata* Mntg. zu bringen, ich glaube aber dennoch, daß die Verwandtschaften der unter *Euxina* aufgezählten Arten zueinander groß genug sind, um

die Aufstellung einer eignen Sektion für dieselben zu rechtfertigen.« Westerlund läßt in seinen Werken (1878, 1884, 1901 und 1902) diese Untergattung in demselben Umfang wie Boettger bestehen.

Es muß zugegeben werden, daß die Verwandtschaft dieser Formen zu den Gruppen *Alinda* und *Mentissa* in conchyliologischer Hinsicht wirklich eine so nahe ist, daß sich gegen ihr Nebeneinanderstellen nichts einwenden läßt. So hat auch Wagner (1913) die Untergattung *Euxina* Bttg. in seine Subfamilie Baleinae in das »Genus« *Alinda* gestellt, wohl nur aus conchyliologischen Gründen, da er von ihr sagt: »Der Anatomie nach sehr unvollkommen bekannt.« Schauen wir nun — ohne die Berechtigung der Unterfamilie zu besprechen, was für den 2. Teil vorbehalten wird — an, wie er die Subfamilie der Baleinae charakterisiert, wobei die von mir festgestellten Charaktere von *Euxina* gegenübergestellt werden sollen.

Baleinae A. J. Wgn.

Der den Sexualorganen benachbarte Retractor des entsprechenden Augenträgers verläuft frei neben diesen Organen.

Ein vom Penis deutlich abgesetztes fadenförmiges Vas deferens ist nicht vorhanden, sondern Penis und Vas deferens bilden im Zusammenhang einen mehr oder minder langen cylindrischen Schlauch, welcher langsam und wenig verjüngt in die Samenrinne mündet.

Der vordere, bei einigen Gruppen dünnere Teil des Penis ist entweder nur leicht winkelig geknickt oder schleifenartig gebogen.

Ein deutlicher, zum Diaphragma verlaufender Musc. retractor penis ist nicht vorhanden, nur bei Arten der Gruppe Pirostoma Vest. werden an der schleifenartigen Biegung des Penis feine Muskelbündel beobachtet, welche wohl als rudimentärer M. retractor aufzufassen sind; sonst erscheint der Penis durch kurze

Euxina Bttg.

Der den Sexualorganen benachbarte Retractor des entsprechenden Augenträgers verläuft frei neben Penis und Vagina.

Es ist ein vom Penis deutlich abgesetztes, fadenförmiges Vas deferens vorhanden. Penis lang schlauchförmig oder kurz, jedoch stets — soviel bekannt — mehr oder weniger im vorderen Teile angeschwollen.

Der vordere Teil des Penis kurz oder lang schleifenartig gebogen.

Ein wohlausgebildeter, am Diaphragma sich anheftender Musc. retractor penis vorhanden.

Muskelzüge an den vereinigten Retractor für den großen und kleinen Tentakel angeheftet.

Der kurze Schaft des Blasenstiels steht mit dem Retractorensystem in Verbindung.

Der Blasenkanal ist lang und kräftig, mit zumeist undeutlich abgesetzter Samenblase.

Das Divertikel des Blasenstiels ist immer dünn und zart, mitunter aber lang und spiral gewunden.

Die Radula nach der Zahnform

$$\frac{M}{3} + \frac{xS}{2} + \frac{xR}{3-x}$$

Es ist aus dieser tabellarischen Übersicht ersichtlich, daß die Untergattung *Euxina* Bttg. in vielen der wesentlichen anatomischen Merkmale mit der »Unterfamilie« Baleinae nicht übereinstimmt und somit nicht mehr in dieser Verwandtschaft verbleiben kann; sie hat vielmehr auch zu den die »Subfamilie« Metabaleinae bildenden Gruppen Beziehungen. Ich will mich noch dieser Sache im II. Teil dieser Studie zuwenden.

2) *Serrulina semilamellata* Mss. von Bečo in Swanetien (Kaukasus), gesammelt am 10. VIII. 1913 von Ph. Dr. J. Veselý und Ph. C. J. Komárek.

Das einzige mir vorliegende Tier ist so ungünstig konserviert, daß es keinem Macerationsverfahren gelungen ist, die ungewohnte Sprödeheit der weichen Teile zu überwinden. Daher gelang es mir, nur einige Bruchstücke der Genitalien herauszupräparieren; diese zeigen, daß der Penis zweimal umgebogen¹, dick schlauchförmig, ohne Divertikel ist. Vas deferens dünn fadenförmig, in den Penis ziemlich unvermittelt übergehend, Receptaculum seminis scheint kein Divertikel zu besitzen, jedoch kann ich dies nicht mit Bestimmtheit behaupten. Ein Rückziehmuskel

¹ Das stimmt mit dem überein, was F. Wiegmann über *Cl. serrulata* Midd. berichtet (in: Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels. S.-A. aus: Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ostindien von Max Weber. Leiden 1893).

des Penis scheint nicht vorhanden zu sein. Radula (Fig. 5) zeigt folgenden Typus: $\frac{M}{3} + \frac{6S}{2} + \frac{9R}{3-x}$.

Es scheint also auch die Gruppe *Serrulina* keine nähere Verwandtschaft mit den Wagnerschen »Baleinae« zu besitzen, sondern durch

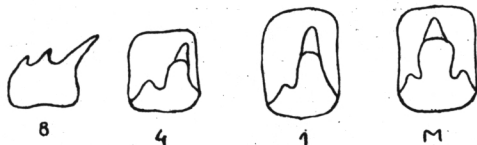


Fig. 6. *Serrulina semilamellata* Mss. Zähne der Radula. Reichert, Oc. 4, Obj. 8. die Form des Vas deferens und des Penis eher zu den »Metabaleinae« zu gehören.

II. Allgemeine Bemerkungen zum System der Clausilien.

Die systematische Anordnung der Clausilien war stets ein schwieriges Problem der Malakozoologie; doch haben die eingehenden Studien mehrerer Autoren, von denen besonders A. Schmidt, W. v. Vest, O. Boettger und C. A. Westerlund immer wieder genannt werden müssen, schließlich ein System hervorgebracht, welches — soviel die conchyliologischen Charaktere anbelangt — als ein definitives gelten konnte. Nun hat aber A. J. Wagner im XXI. Band der Ikonographie ein neues, vorwiegend auf anatomischen Merkmalen beruhendes System entworfen, welches die Reihenfolge der einzelnen Gruppen vollständig ändert, neue Gruppen aufstellt und viele ältere Gruppen zusammenzieht.

Die ganze Gruppe, als Familie Clausiliidae aufgefaßt, wird in vier Subfamilien geteilt: Aloiinae, Clausiliinae, Metabaleinae und Baleinae. Diese Unterfamilien enthalten wieder mehrere Gattungen, die dann in Untergattungen zerlegt werden. In die erste Subfamilie zieht Wagner die Genera *Alopi* Ad. (mit *Alopi* s. str., *Herilla* Bttg., *Medora* Vest, *Agathylla* Vest, *Albinaria* Vest und *Cristataria* Vest als Subgenera), *Serbica* Bttg. und *Delima* Vest mit Untergattungen *Delima* s. str., *Siciliaria* Vest und *Carinigera* Mlldf.) zusammen. Die zweite enthält die Genera *Clausilia* Drap. (mit *Clausilia* s. str. und *Triloba* Vest als Untergattungen), *Dilataria* Vest und *Phaedusa* Ad.; die dritte, die Übergangsformen zwischen den übrigen Unterfamilien enthalten soll, umfaßt als Gattungen *Papillifera* Vest, *Isabellaria* Vest, *Oligoptychia* Bttg., *Pleioptychia*² n. gen. (A. Wgn.), *Laminifera* Bttg., *Fusulus* Vest, *Graciliaria* Blz. und *Reinia* Kob. In die vierte Unterfamilie

² Den Transkriptionsregeln nach ist die Schreibweise *Pleioptychia*, nicht *Pleioptychia* anzunehmen.

rechnet schließlich Wagner folgende Genera: *Balea* Prid., *Alinda* Ad. (mit Subgenera *Alinda* s. str., *Idyla* Vest, *Euxina* Bttg. und *Mentissa* Bttg.), *Wagneria* Hesse, *Pirostoma* Vest (Untergattungen *Pirostoma* s. str. und *Kuxmicia* Brus.), *Uncinaria* v. Vest, *Serrulina* Mss. und *Micropontica* Bttg. *Clausiliastra* Mlldf. ist Synonym von *Clausilia*, *Pseudalinda* Bttg. fällt als Synonym unter *Alinda* und ebenso *Strigilaria* v. Vest unter *Idyla*. Vollständig fehlen in diesem System *Euxinastra* Bttg., *Acrotoma* Bttg., *Bitorquata* Bttg., *Diadoma* West., *Heteroptycha* West., *Erjavecica* Brus., *Olympia* Vest, *Boettgeria* Heyn., *Macroptychia* Bttg., *Nenia* Ad. und *Garnieria* Bgt.

Sehen wir nun zu, inwieweit diese Aufteilung berechtigt ist und neue, bis dahin unbekannte Verwandtschaften ans Licht bringt, wobei wir selbstverständlich auf Einzelheiten nicht eingehen, sondern nur die allgemeinen Schlüsse berücksichtigen.

Zuerst scheint mir die Aufstellung von den 4 Unterfamilien ganz und gar auf einer Überschätzung kleiner anatomischer Unterschiede zu beruhen, die sogar nicht in allen Einzelheiten zutreffen. So sehen wir in der Subfamilie der Aloiinae Gruppen, die ein blindsackartiges Divertikel am Penis besitzen (*Alopi*), und solche ohne dasselbe (*Serbica*, *Delima*). Unter den Clausiliinae finden wir Gruppen mit vorn verdicktem (*Dilataria*) neben solchen mit schlauchförmigem (*Clausilia*) Penis vereint. Ähnliches treffen wir auch in der Subfamilie der Metabaleinae an, was der Autor dadurch erklärt, daß dortselbst Gruppen vereinigt sind, »welche sich in mehrfacher Hinsicht als Übergangsglieder zwischen den andern Hauptgruppen der Clausiliidae erweisen«. Doch gibt es hier Formen, die mit jenen in andern Unterfamilien fast identische Charaktere aufweisen (einige *Papillifera*-Arten z. B., die in den Geschlechtsorganen der *Delima* fast vollkommen gleichen; *Fusulus* steht in der Form des Vas deferens und Penis den »Baleinae« viel näher usw.). Wagner hat sich wohl in der Aufstellung der 4 Unterfamilien und der zahlreichen Genera nach dem Vorgehen moderner Malakozoologen gerichtet, die die Familie der Heliciden in 2 Familien und so viele Subfamilien, Gattungen und Untergattungen gespaltet haben. Wenn ich auch in dieser Hinsicht nicht mit allen den neuen Ansichten übereinstimmen kann, so muß es doch zugegeben werden, daß hier ganz andre, viel wichtigere anatomische Merkmale vorliegen als bei den Clausilien. Die Anwesenheit oder das Fehlen eines Blasenstieldivertikels, die Form der accessorischen Schleimdrüsen, die verschiedene Ausbildung des Flagellum und des Appendix am Penis, der Pfeilsack usw. stellen — wenn auch selbst diese heutzutage manchmal überschätzt werden — doch viel größere Unterschiede dar als die von Wagner bei den Clausilien

hervorgehoben. Dazu tritt bei den Heliciden noch die große Mannigfaltigkeit der Schalenform, die bei den Clausilien viel einheitlicher ist.

Über die Gruppen *Euxina* und *Serrulina* der Unterfamilie der Baleinae habe ich schon oben gesprochen. Mit der Kombination von *Alinda* mit *Pseudalinda* und *Idyla* mit *Strigillaria* ist, glaube ich, nichts Besonderes gewonnen, zumal auch Wagner selbst in einer andern Publikation³ die Arten so gruppiert, daß die zu den jetzt aufgehobenen Subgenera gehörigen doch zusammenkommen, woraus schon ihre nähere Verwandtschaft ersichtlich ist; und die Schalencharaktere reichen doch ganz gut aus, um diese Gruppen neben den andern aufrecht zu halten. Daß eine Verwandtschaft zwischen *Pseudalinda* und *Alinda* besteht, haben schon A. Schmidt, O. Boettger u. a. hervorgehoben, wie auch der Name selbst beweist; die nahe Verwandtschaft von *Idyla* und *Strigillaria* ist ebenfalls eine altbekannte Tatsache und hat in dem System stets vollen Ausdruck bekommen, so daß hier nichts Neues entdeckt wird. Als eine wertvolle Bereicherung unsrer Kenntnisse über die Systematik der Clausilien hat sicher der Beweis der näheren Verwandtschaft von *Alopiä*, *Herilla*, *Medora*, *Agathylla*, *Albinaria* und *Cristataria* zu gelten, die jedoch schon von F. Wiegmann (l. c.) geahnt wurde. Hier stellt das Penisdivertikel einen Charakter dar, der diese Gruppen ganz entschieden in eine nähere Verwandtschaft bringt. Gegen eine Überschätzung dieses Merkmals spricht jedoch sofort die Tatsache, daß wir einen ähnlichen Blindsack bei *Oligoptychia* und *Isabellaria* antreffen, während er bei der nahestehenden *Pliioptychia* fehlt⁴.

In den Clausilien besitzen wir eine Gruppe, die sowohl in ihren anatomischen wie in conchyliologischen Verhältnissen recht einheitlich erscheint. Doch ist es möglich, sie mit andern größeren Gruppen der Stylommatophoren in nähere Verwandtschaft zu bringen, den Pupen und Buliminen nämlich, mit denen gemeinsam sie die Familie der Pupidae bildet; in derselben gebührt ihr wohl ganz gewiß der Rang einer selbständigen Subfamilie: Clausiliidae. Sie stellt wohl eine recht altertümliche Gruppe dar, wofür ihr hohes geologisches Alter, einige zoogeographische Verhältnisse und auch einige Momente in der Anatomie Zeugnis geben. Von den letzteren möchte ich besonders die Aulacognathie, sowie das Nervensystem mit völlig ge-

³ R. Sturany u. A. J. Wagner, Über schalentragende Landmollusken aus Albanien und Nachbargebieten. Denkschr. d. Math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1914.

⁴ *Claus. fovecollis* (Parr.) Pfr. gehört demnach — nach meinen Untersuchungen — zu *Pliioptychia* Wgn.

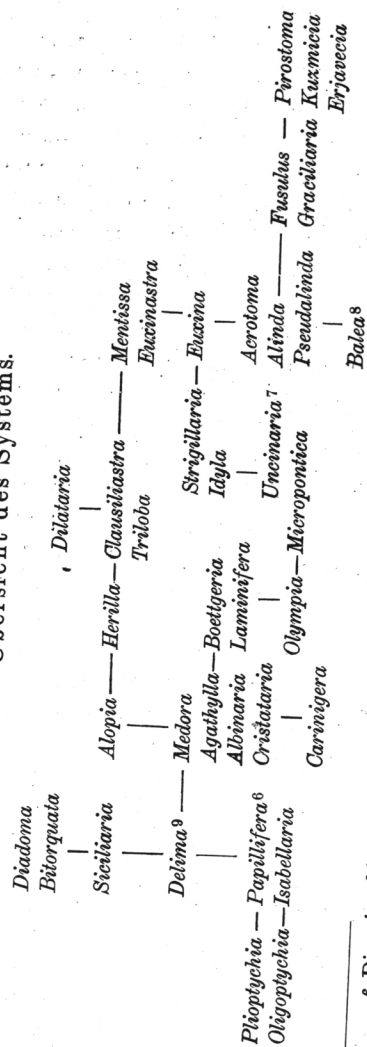
trennten Ganglien nennen. Eine Spaltung in mehrere Subfamilien muß ich jedoch für berechtigt halten, da diese angeblichen keine so konstanten und wichtigen Charaktere besitzen, die zu einer solchen Trennung Anlaß geben könnten. Anatomische Untersuchung kann uns in manchen Fällen helfende Hand bieten, wo die Verwandtschaftsbeziehungen aus andern Merkmalen nicht so ersichtlich sind; als ein grundlegendes systematisches Prinzip kann sie jedoch nicht benutzt werden, eben der oben erwähnten Einheitlichkeit wegen. Und so glaube ich, daß das neue Wagnersche System keineswegs natürlicher und zutreffender ist als alle die übrigen Versuche, die bloß auf Grund der conchyliologischen Untersuchung gemacht wurden.

Dieses letztere tritt besonders aus dem oben über *Euxina* gesagten hervor. Wagner hat sie — wegen der schon lange anerkannten conchyliologischen Ähnlichkeit mit *Alinda* — in dieses Genus eingereiht, ohne ihre anatomischen Verhältnisse zu kennen. Wie ist sie jetzt, nachdem wir die Anatomie kennen gelernt haben, zu stellen? Fallen mit den festgestellten anatomischen Unterschieden alle die früher anerkannten Verwandtschaftsbeziehungen weg? Für mich, ich gestehe es offen, nicht. Ebenso wie ich von *Clausiliastra* sage, daß sie in ihrem Schließapparat den Aloprien, im Geschlechtsapparat der *Phaedusa* und einigen *Delima* nahe stehe, sage ich ähnliches über *Alinda* und *Euxina*, ohne das eine Merkmal dem andern gegenüber über- oder unterschätzen zu wollen. Auch kann gewiß *Papillifera* keineswegs so weit von *Delima* stehen, wenn der Geschlechtsapparat als Hauptmerkmal geschätzt werden soll; ebenfalls *Dilataria* zeigt — auch in anatomischer Hinsicht — Anklänge einerseits an *Clausiliastra*, andererseits jedoch auch an *Delima*; der Hauptcharakter der Subfamilie Baleinae wird durch den schon genannten *Fusulius*, ferner auch durch die Ausbildung des Vas deferens bei einigen *Alinda*, *Strigillaria* u. a., die ein ziemlich dünnes, in einen deutlichen Penis übergehendes Vas deferens besitzen, stark in seiner Bedeutung abgeschwächt.

Wenn ich auf Grund meiner eignen Erfahrungen ein Urteil fällen darf, so scheint es mir viel berechtigter, die Clausiliinae in die früher schon anerkannten Gattungen eingeteilt bestehen zu lassen. Ob ein so artenreiches Genus für die Nomenklatur unbequem ist oder nicht, kann uns nicht als Maßregel gelten; wir haben die nähere oder weitere Verwandtschaft bloß nach den bestehenden Ähnlichkeiten zu beurteilen, und dieselben geben uns keinen Anlaß, die Clausilien sogar selbst in viele Gattungen zu spalten. Höchstens könnte vielleicht das von Wagner aufgestellte Genus *Alopiä* aufrecht erhalten werden, teils wegen der anatomischen, teils wegen der

Schalencharaktere, die sie von den übrigen ziemlich gut abtrennen; doch glaube ich, daß wir auch da noch immer mit dem einzigen Genus *Clausilia* Drap. ganz gut auskommen. Dann hätten wir das

Übersicht des Systems.



⁶ Die vier hier gruppierten Subgenera bilden 2 Reihen, eine ohne (*Pap.*, *Pliopt.*), die andre mit Penisdivertikel (*Is.*, *Ol.*).

⁷ Der Übergang von *Unc.* zu *Strig.* wird gewissermaßen durch *Cl. roseitzi* (Kim.) W. dargestellt.

⁸ Vermittelnd treten hier die balkanischen, mit abgeschwächtem Schließapparat versehenen Arten ein.

⁹ Weist auch eine nähere Verwandtschaft zu *Herilla* auf.

Genus *Serrulina* Mss. (nicht so anatomisch, als eher conchyliologisch durch die inneren, im Jugendzustand auftretenden Falten und die Form des Clausilium ausgezeichnet), und schließlich *Nenia* Ad., deren Stellung freilich noch völlig in suspenso bleibt⁵.

Was die Reihenfolge der einzelnen Gruppen der Gattung *Clausilia* anbelangt, so bleibt dieselbe noch immer recht schwierig durchzuführen. Es sind eben die erwähnten vielseitigen Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Gruppen untereinander, die eine lineare Anordnung in der üblichen Weise unmöglich erscheinen lassen. Deshalb möchte ich im folgenden einen Versuch machen, die mir bekannten Gruppen flächenhaft nebeneinander zu gruppieren,

freilich nicht mit der Absicht, damit ein vollkommenes System zu schaffen, oder gar einen Stammbaum der Clausilienuntergattungen zu geben; doch glaube ich, daß hier die wechselseitigen Beziehungen

⁵ *Garnieria* Bgt., die ich in einer Art kenne, würde vielleicht auch eine gewisse Selbständigkeit behaupten können.

der einzelnen Gruppen ziemlich gut dargestellt werden. Rätselhaft ist mir die Stellung von *Phaedusa*, *Wagneria*, *Heteroptycha* und *Macroptychia*, die ich in die Übersicht nicht einbezogen habe; außerdem habe ich auch die fossilen Gruppen weggelassen.

III. Über Reduktionserscheinungen im Schließapparat einiger Clausiliengruppen.

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß die im südöstlichsten Siebenbürgen lebenden Arten des Clausiliensubgenus *Alopia* Ad. höchst mannigfache und verschiedenartige Entwicklung ihres Schließapparates aufweisen können. Es hat schon A. Schmidt (1868) diese Erscheinung gekannt, doch hat erst M. v. Kimakowics (1893) die ursächlichen Momente ermittelt und sie in die klimatischen — vorwiegend Feuchtigkeits- — Verhältnisse der Lokalitäten gelegt. Diese Reduktionsvorgänge betreffen den ganzen Schließapparat, dessen Bestandteile allmählich obsolet werden, bis ganz verschwinden können¹⁰, je nachdem das Tier in Umständen lebt, in denen es einen Schutz gegen Austrocknung braucht oder nicht. Es stellen also nach diesem Autor die in Höhen lebenden, durch reduzierten Schließapparat ausgezeichneten Aloprien sekundär veränderte Nachkommen typischer, Clausilien-ähnlicher Vorfahren dar, die den Schließapparat als überflüssig in den nebeligen Höhen eingebüßt haben.

Eine ganz umgekehrte Meinung hat nun A. J. Wagner in dem schon zitierten XXI. Band der Ikonographie ausgesprochen. Als logische Schlußfolgerung seiner auch in der Arbeit über Mollusken Albaniens verfochtenen Ansicht über die Herkunft der heutigen Molluskenfauna der Ebenen von eiszeitlichen Zufluchtsorten im Hochgebirge nimmt er an, daß die den Schließapparat entbehrenden Höhenaloprien ursprünglicher sind und, mit der abnehmenden Vergletscherung in die Täler herabsteigend, den mit immer besserem Schließapparat versehenen Tieflandformen Ursprung geben. »Die Formen einiger Gebirgsspitzen sind also als Stammformen aller der zahlreichen Lokalformen zu betrachten, welche heute die Hänge und Schluchten bis in die Talregion in unendlicher Zahl bewohnen. Diese Stammformen haben als hochalpine Höhenformen einen rudimentären bis obsoleten Schließapparat. Mit dem allmählichen Herabsteigen aus der alpinen Region beobachten wir eine zunehmende Entwicklung des Schließapparates von der *Balea*-Form zur echten Clausilie.«

Diese neue Erklärungsweise erscheint mir in mehreren Hinsichten fraglich. Erstens ist es die Ansicht von der Besiedelung der nie-

¹⁰ Es bleibt nur die Oberlamelle stets wenigstens in Form eines kleinen Pünktchens erhalten.

deren Lagen durch Mollusken von den Höhen her, die meines Erachtens keine so allgemeine Geltung hat wie Wagner meint. Wir wissen doch von unsern Ebenen ganz gewiß, daß sie in der Diluvialzeit — wohl meist in den Interglazialen — eine reiche Fauna beherbergten, die z. B. in den gletscherlosen Ebenen oder niederen Bergen von Ungarn sich besser erhalten konnte als in den höheren Lagen. Dies gibt Wagner selbst für die Gebirge der Balkanhalbinsel zu; doch glaube ich, daß in den Karpathen kaum allzu abweichende Verhältnisse herrschten. Hat doch Kormos¹¹ in den Mittelkarpathen *Cl. (Alopi) bielzi* auch pliozän gefunden, also eine eben mit wohlentwickeltem Schließapparat versehene, heute mehr in niederen Hügelländern Siebenbürgens lebende Form! Das deutet eher auf eine größere Verbreitung der Formen in der Diluvialzeit als heute, und nicht auf eine Beschränkung ihres Areals hin!

Dazu tritt noch eine andre Erscheinung. Im Jahre 1912 habe ich eine neue *Pseudalinda*-Art vom Gebirge Kopaonik in Serbien unter dem Namen *Cl. rambousek* beschrieben¹², die durch eine weitgehende Reduktion des Schließapparates bemerkenswert ist, so daß ich für dieselbe eine neue Subsektion (*Spoliata* m.) aufgestellt habe. Ich schrieb darüber folgendes (übersetzt aus dem böhmischen Texte): »Die Zugehörigkeit zu der Untergattung *Pseudalinda* Bttg. ist eigentlich nur zu erraten, denn durch die morphologischen Merkmale, hauptsächlich die ungeweinte Reduktion des Schließapparates, erinnert sie auffallend an die Gattung *Balea* oder noch eher an die siebenbürger *Alopi*. Glücklicherweise hat mir von der gleichen Lokalität Herr Rambousek 2 Exemplare *Cl. (Pseudalinda) fallax* Rm. var. *serbica* Mldff. mitgebracht, die gewissermaßen (durch die verkürzte Oberlamelle und verkleinerte Lunella) schon einen reduzierten Typus darstellt, obgleich alle wichtigen Bestandteile des Schließapparates, hauptsächlich das Clausilium, ganz typisch erhalten sind; dagegen ist unsre Art — die kurze Ober- und die sehr schwache Unterlamelle ausgenommen — vollständig rückgebildet.« Die Diagnose des neuen Subgenus lautet: »Testa conico-clavata, apparatus claustrali reductissimo«. Und im englischen Resümee meiner Arbeit sage ich von der Art: »This species is a very excellent one, for it seems by its very rudimental claustral apparatus to be

¹¹ Th. Kormos, Beiträge zur Kenntnis d. pleistozänen Molluskenfauna des Mittelkarpathengebirges. Jahresber. d. königl. ungar. geolog. Reichsanstalt f. d. Jahr 1910. Budapest 1912.

¹² Z. Frankenberger, Příspěvky k známostem o evropských Clausiliích (Contributions to the knowledge of European Clausiliae). Böh. m. engl. Resümee. Sborník Klubu přírodověd. v Praze. Prag 1912.

closely related to the genus *Balea* Prid. or subgenus *Alopi* Ad., but as it was collected with *Cl. (Pseudalinda) fallax* var. *serbica*, which already represents a reduced form, it is evident, that it belongs to the subgenus *Pseudalinda*, but as a new, very characteristic subsection, for which I propose the name of *Spoliata* m.«

Es ist aus diesen Zitaten ersichtlich, daß ich schon damals die wahre systematische Zugehörigkeit der Art erkannt und auch — soweit es an meinem spärlichen Material möglich war — eine Erklärung ihrer Entstehung durch allmähliche Reduktion des Schließapparates gegeben habe. Nun hat in demselben Jahre P. S. Pavlović¹³ in einer mir bis jetzt unbekannt gebliebenen Arbeit von Serbien einige vermeintliche *Alopi*-Arten beschrieben, darunter eine *Cl. (Alopi) urusevići*, von der mir Herr Dr. A. J. Wagner mitgeteilt hat, daß sie mit meiner *rambouseki* identisch sein soll. Ich will hier nicht entscheiden, wem die Namenspriorität gebührt, doch muß ich betonen, daß ich zuerst die systematische Stellung derselben richtig erkannt und publiziert habe, jedenfalls nicht weniger als zwei Jahre vor der Arbeit A. J. Wagners über die Landmollusken Albaniens, wo er solche Formen eingehend behandelt, meiner Publikation jedoch keinerlei Erwähnung tut.

Wie sollen wir uns nun die Entstehung dieser rückgebildeten Höhenformen der Subgenera *Alinda* und *Pseudalinda* vorstellen? Sind auch sie ursprüngliche Formen, die während der Eiszeit auf den Höhen erhalten blieben und erst später mit dem Herabsteigen in die Talregion den Schließapparat gebildet haben?

Das wird wohl Wagner selbst kaum behaupten wollen! Einige Arten (z. B. *Cl. biplicata*), die solche clausilienlose Höhenformen auf der Balkanhalbinsel gebildet haben, gehören doch zu weitverbreiteten Arten der Gattung, und kommen schon in unserm Pliozän vor; wie könnten sie hierher von solchen weitentfernten Zufluchtsorten gelangen und so bald eine so weitreichende Verbreitung erlangen? Ich glaube, daß hier die nach Wagner für die Verbreitung der Mollusken anzunehmenden Momente kaum hinreichend sein könnten.

Mit der Ansicht Wagners über die Ursprünglichkeit der baleenähnlichen Aloprien und die sekundäre Entstehung der gutentwickelten von denselben kehren wir zu den alten Vorstellungen zurück, die in den Aloprien eine an der Wurzel der Gattung stehende Gruppe sehen wollten, bloß der gelegentlichen geringen Entwicklung des Schließapparates wegen. Die anatomischen Verhältnisse lassen jedoch

¹³ Im Glasnik der Kgl. Akademie der Wissenschaften in Belgrad. 1912.

keine ursprünglicheren Charaktere erkennen, ja das Penisdivertikel würde vielleicht eher als eine neuerworbene denn eine altertümliche Bildung aufzufassen sein.

M. v. Kimakowicz¹⁴ will nun in dem Schließapparat mitsamt dem Clausilium eine Bildung sehen, die vorwiegend als Stützapparat für das verhältnismäßig schwere und lange, daher schwer zu tragende Gehäuse dienen soll und erst sekundär einen Schutz gegen Austrocknung leistet. Ob diese Annahme richtig ist oder nicht, will ich hier nicht entscheiden und mache nur auf die früheren Studien dieses Autors aufmerksam, in denen er die rückgebildeten Schließapparate der Höhenalopien auf die Entbehrlichkeit derselben in ewig feuchter Luft der hohen Berge zurückführte. Haben sie vielleicht auch die Fähigkeit entbehren können, ihr Gehäuse in der typischen Weise zu tragen? Für diese Annahme scheint mir das kausale Moment sehr schwach zu ermitteln zu sein. Was die übrigen Schlußfolgerungen v. Kimakowicz's anbelangt, will ich über ihre Richtigkeit selbstverständlich gar keinen Zweifel aussprechen; die Erklärung der Entwicklung der Lamellen und Falten auf Grund der anatomischen Verhältnisse des Mantels ist eine höchst geistreiche wissenschaftliche Leistung, die auch die Merkmale des Schließapparates wieder in einem besseren Lichte erscheinen läßt, da sie keine bloßen unwichtigen äußeren Erscheinungen der Schale, sondern — wie eben die Schale selbst — einen Bestandteil des ganzen Schneckenkörpers darstellen, der nur correlative mit andern Bestandteilen geändert werden kann und somit ebenso prinzipielle Unterschiede darbietet wie die verwickeltesten Verhältnisse der inneren Organisation.

Wir sehen also keinen Grund dafür, in den Aloprien der höchsten Lagen der Transsylvanischen Alpen ursprüngliche, dortselbst seit der voreiszeitlichen Epoche angesiedelte, in denen der Talregion aber sekundär mit dem Schließapparate versehene Formen zu erblicken, sondern diese letzteren sind ursprünglicher und haben den rückgebildeten Formen der Höhen Ursprung gegeben. Wann es geschehen ist, wissen wir vorläufig nicht; doch haben auch die echten Clausilien mit dem wohlausgebildeten Schließapparat die Eiszeiten in niederen Lagen überleben und mit den zurückkehrenden günstigeren Klimaverhältnissen sich über weitere Strecken verbreiten können, ohne an die mehr oder weniger hypothetischen Zufluchtsstätten in Hochgebirgen verwiesen zu sein.

¹⁴ M. v. Kimakowicz-Winnicki, Clausilium. Eine monographisch-physiologische Studie. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Systematik. Bd. 37. 1914.

IV. Systematische Novitäten.

1) *Clausilia* [*Herilla*] *bosniensis* Pfr. var. *semistriata* n.

Diagn. Differt a typo testa graciliore, anfractibus minus convexis, papillis suturalibus usque ad $\frac{1}{3}$ altitudinis anfractuum in costulas albas, acutas productis, peristomate callose incrassatulo. Apertura rotundo-ovata, lamella supera alta, intus longe producta, infera alta, crassa, fere horizontalis, subcolumellaris oblique intuenti bene conspicua. Plica principalis longa, callo palatali albo, extus griseo-roseo juncta, palatalis 1. crassa, lunellae strictae obliquae juncta, palatalis 2. in apertura longe descendens, altissima. Clausilium apice haud profunde emarginatum. Long. ca. 27 mm, diam. 6 mm.

Hab. Kopaonik ad Brus Serbiae meridionalis (leg. Ph. Dr. J. F. Rambousek 1910).

Die leider nur in einem Stück mir vorliegende Form, die ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. J. F. Rambousek verdanke, steht der var. *gastron* Wgn. am nächsten, sie unterscheidet sich jedoch von derselben durch schlankere Form des Gehäuses, deutliche, strichförmig ausgezogene weiße Nahtpapillen und noch stärker entwickelten Schließapparat; der Einschnitt am Vorderende der Platte des Schließknöchelchens ist seichter, etwa wie bei *Cl. travnicana* Brs. Sie stellt wohl eine Lokalform des Gebirges Kopaonik in Serbien vor wie überhaupt die Herillen in zahlreiche geographische Formen zerlegt werden können. Ich wurde auf ihre Selbständigkeit durch Herrn Dr. A. J. Wagner aufmerksam gemacht, der ihr Vorkommen als höchst interessant bezeichnet hat.

2) *Clausilia* [*Uncinaria*] *roschitzi* (Kim.) West. var. *serbica* n.

Diagn. Differt a typo testa minore, nitidissima, minus argute costulato-striata, lamella spirali humiliore, a supera subdisjuncta. Long. 8,5, diam. 2,7 mm.

Hab. Kopaonik ad Brus Serbiae meridionalis (Dr. J. F. Rambousek, legit 1910).

Die winzige, zierliche Form unterscheidet sich von dem Typus durch den starken Glanz der Schale (meine typischen Exemplare vom Maglic in der Herzegowina sind fast ganz matt), weniger ausgeprägte, stumpfere Streifung und den etwas abgeschwächten Schließapparat, besonders durch die niedrige, durch einen tiefen Einschnitt von der Oberlamelle fast abgetrennte Spirallamelle.

Die Art wurde ursprünglich als eine Varietät von *Cl. (Strigillaria) vetusta* (Z.) Rm. beschrieben, Wagner stellt sie aber in das Sub-

genus *Uncinaria* Vest, worin ich ihm völlig beistimme. Es zeigt sich durch die neue Form, daß die Art wohl auch jene Wandelbarkeit des Verhältnisses der Ober- und Spirallamelle aufweist, wie sie für *C. turgida* bezeichnend ist, während sich *Cl. gulo* Blz. und *elata* Ram als viel konstanter erweisen.

Prag, Februar 1916.