

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER PUPILLACEA VIII. EINIGES ÜBER ORCULIDAE¹

von

E. GITTENBERGER

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Mit vier Tafeln und 35 Text-Figuren

HERRN DR. WALTER KLEMM ZUM 80. GEBURTSTAG GEWIDMET

Einleitung	3
Systematischer Teil	4
Orculidae	4
Orculinae	6
<i>Fauxulus</i>	6
<i>Afriboysidia</i>	9
<i>Odontocyclas</i>	9
<i>Walklea</i>	11
<i>Pilorcula</i>	16
<i>Orculella</i>	16
<i>Orcula</i>	18
<i>Sphyradium</i>	36
Pagodulininae	37
<i>Pagodulina</i>	37
Literatur	42
Summary	44

EINLEITUNG

Wenn auch die Untersuchungen an Orculidae bei weitem noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden können, so erscheint doch die Veröffentlichung einiger der bisher erreichten Ergebnisse zweckmässig. Dies gilt besonders für die Erkenntnisse bezüglich der systematischen Stellung von *Fauxulus* Schaufuss, 1869, und *Odontocyclas* Schlüter, 1830, welche bereits ohne nähere Begründung veröffentlicht wurden (Gittenberger, 1973: 8; Van Bruggen, 1978: 920).

Meinen Kollegen, den Herren Dr. A. C. van Bruggen (Leiden), H. Elser (Wels), A. Girod (Milano), Dr. B. Hauser (Genf), Dr. R. Janssen (Frankfurt am Main), Drs. K. A. G. de Jong (Den Haag), Dr. W. Klemm (Wien), W. J. M. Maassen (Duiwendrecht), H. Nordsieck (Villingen-

¹) VII. Über zwei wenig bekannte Valloniidae. — Zool. Meded. Leiden, 50 (19): 295-301.

Schwenningen), Dr. O. E. Paget (Wien), L. Pintér (Budapest), W. Rähle (Tübingen), Dr. H. Schütt (Düsseldorf), Dr. F. Toffoletto (Milano), P. Subai (Aachen), und Dr. A. Zilch (Frankfurt am Main), danke ich herzlich für die Ausleihe oder Übergabe von Material bzw. für die Verschaffung von wesentlichen Daten. Auch meiner Frau, die zahlreiche Abbildungen anfertigte, sei an dieser Stelle gedankt.

In der vorliegenden Arbeit werden für Sammlungen die folgenden Abkürzungen verwendet: NMW, Naturhistorisches Museum, Wien; No, Sammlung H. Nordsieck, Villingen-Schwenningen; RMNH, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; SMF, Senckenberg Museum, Frankfurt am Main. Falls nicht anders erwähnt, befindet sich das behandelte Material in RMNH.

Bei den Abbildungen der Genitalorgane sind folgende Abkürzungen verwendet worden: A, Appendix des Penis; B, Bursa; D, Diverticulum des Receptaculum seminis; E, Epiphallus; F, Flagellum; GA, Glandula albuminifera; K, kugeliger Abschnitt an der Basis des Flagellums bei *O. kokeilii*; M, Muskelbändchen; O, Oviductus; P, Penis; PD, distaler Teil des Penis; PP, proximaler Teil des Penis; PR, Prostata; R, Receptaculum seminis; RM, Retraktormuskel; S, Spermatophor; SO, Spermoviductus; V, Vagina; VD, Vas deferens.

SYSTEMATISCHER TEIL

ORCULIDAE

Die Familie Orculidae wird von Hudec & Lezhawa (1969: 101) in Orculinae und Pagodulininae (mit nur der Gattung *Pagodulina* Clessin, 1876) "neu" aufgeteilt¹⁾ und zwar nach dem Fehlen oder Vorhandensein eines Diverticulums am Receptaculum seminis. Die Gattung *Pilorcula* Germain, 1912, gehört nach Hudec & Lezhawa (1969: 101) in einer weiteren, unbenannten, Subfamilie der Orculidae, weil bei *Pilorcula* wie bei den Pagodulininae ein Diverticulum vorkommt, obwohl der Penis mehr wie bei den Orculinae gebaut ist, d.h. *Orculella* Steenberg, 1925, am ähnlichsten ist. Wie in der vorliegenden Arbeit berichtet wird, ist bei *Odontocyclas* auch ein Diverticulum vorhanden, wohingegen es bei *Walklea* gen. nov. fehlt.

1) Hudec & Lezhawa (1969: 101) schreiben zu Unrecht "Pagodulinae". Diese Schreibweise wird von Hudec & Vašátko (1971: 11) bereits durch "Pagodulininae", nach *Pagodulina*, korrigiert. Übrigens wurde eine Subfamilie Pagodulininae bereits von Pilsbry (1924: 166) eingeführt und zwar für *Pagodulina* und *Spelaodiscus* Brusina, 1886. Letztere gehört nach dem Bau des Genitalapparates zu den Valloniidae (u.a. Gittenberger, 1975).

Gerade *Walklea* ist jedoch im Bau des Penis, besonders durch die Ausbildung eines komplizierten Appendix, *Pilorcula* recht ähnlich. Damit dürfte ausreichend klar gemacht worden sein, dass eine Einteilung welche nur auf dem Bau des Receptaculum seminis basiert, nicht zu einem befriedigenden Ergebnis führt (vgl. Tabelle I, S. 42).

Schileyko (1976) betrachtet die Orculidae als eine Gruppe wobei ursprünglich ein Flagellum (Blindsack) und ein Appendix an den männlichen Ausführgängen vorkommen. Sekundär ist dann eine Formänderung bzw. eine Reduktion aufgetreten. Ich schliesse mich dieser Auffassung an. Ob, wie Schileyko (1976: 50) meint, auch das Diverticulum am Receptaculum seminis ein primäres Merkmal der Gruppe ist, wage ich nicht zu entscheiden. Schileyko (1976) unterscheidet nur zwei Subfamilien, Orculinae und Pagodulininae, und zwar hauptsächlich nach Gehäusemerkmalen. Der angegebene anatomische Unterschied, gut entwickeltes Flagellum bei Orculinae, bzw. rudimentäres oder fehlendes Flagellum bei Pagodulininae, trifft nicht allgemein zu, denn es gibt auch bei *Pagodulina subdola* (Gredler, 1856) (Fig. 35), bei *P. hauseri* spec. nov. und bei *P. austeniana* (Nevill, 1880) (Fig. 34) ein kräftiges Flagellum. Der Retraktormuskel inseriert bei den Pagodulininae nicht bei der Basis des Flagellums sondern mehr distal. Im Bau des Gehäuses unterscheiden sich die Pagodulininae von den Orculinae durch den nahe der Mündung gerade ansteigenden letzten Umgang und die viel tiefer liegende Mündungsarmatur (besonders die Palatalfalten).

Zwischen Orculinae und Pagodulininae wurden auch Unterschiede im Bau der Radula festgestellt. Bei *P. pagodula* (Des Moulins, 1830), *P. subdola* und *P. austeniana* befinden sich gleich neben dem Zentralzahn Zähne mit zwischen Haupt- und Nebenspitze eine weitere, kleinere Spitze (Taf. 3 Fig. 3, 4; Jackiewicz & Rafalski, 1960: 376, Fig. 7). Die Randzähne sind etwas mehr kammförmig, d.h. sie sind neben der Hauptspitze mit mehreren etwa gleich kräftigen Nebenspitzen versehen (Taf. 3 Fig. 5, Jackiewicz & Rafalski, 1960: 376, Fig. 7), wohingegen bei den weiteren Orculidae unregelmässige Nebenspitzen vorkommen (Taf. 2 Fig. 2, 3; Taf. 3 Fig. 1).

Bei den vorangehenden Erörterungen ist zu bedenken, dass noch nicht überzeugend bewiesen wurde, dass die Orculidae sensu auct. eine natürliche Gruppe bilden, von gleicher Rangordnung wie z.B. Enidae und Pupillidae. Die Abgrenzung der Orculidae diesen zwei Gruppen gegenüber ist gerade durch die Entdeckungen bei *Odontocyclas* und *Walklea* wieder schwieriger geworden (siehe auch Pilsbry, 1935: 201). Diese Problematik wird in einer weiteren Lieferung der Reihe über Pupillacea eingehender diskutiert werden.

ORCULINAE

Fauxulus Schaufuss, 1869

Die Gattung *Fauxulus*, welche in Südafrika (Zilch, 1959: 159) und Madagaskar (Fischer-Piette & Bedoucha, 1965: 148) vertreten ist, wurde nach Pilsbry (1917: 232) lange Zeit nach Gehäusemerkmalen zu den Chondrininae gestellt. Diese Auffassung erwies sich beim Studium des Genitalapparates zweier Arten dieses Taxons jedoch als unhaltbar. Bei *Fauxulus* (*F.*) *ovularis* (Küster, 1841) und *Fauxulus* (*Anisoloma*) *glanvillianus darglensis* (Burnup, 1911) wurde der *Orcula* Bauplan festgestellt, welcher sich deutlich, z. B. durch das Fehlen der charakteristischen Penis-schleife (siehe Gittenberger, 1973: 15) von dem Bauplan der Chondrininae unterscheidet. Der Penisretraktor inseriert in unmittelbarer Nähe des Flagellums. Im Lumen des kräftig entwickelten Epiphallus sind mehrere grosse Septa entwickelt. Nach dem Gehäusebau lässt sich *Fauxulus* ebensogut neben *Orcula* und *Odontocyclas* wie bei den Chondrininae einordnen (vgl. Zilch, 1959: 155-156). Eine Mikroskulptur mit Konchinlinien wurde zumindest bei *F.* (*F.*) *ovularis* nicht festgestellt.

Fauxulus ist im Bau des Genitalapparates *Orcula* recht ähnlich. Bei beiden Taxa ist das Receptaculum seminis lang, ohne Diverticulum, und fehlt ein Appendix am Penis (vgl. Tabelle I, S. 42). Die gehäusemorphologischen Unterscheidungsmerkmale berechtigen jedoch zu einer generischen Trennung (vgl. Zilch, 1959: 155, 159).

Fauxulus (*Fauxulus*) *ovularis* (Küster, 1841) (Fig. 1)

Drei eingetrocknete Tiere aus Südafrika, Kapprovinz, wurden in einer Natriumphosphat-Lösung aufgeweicht und darauffolgend anatomisch unter-

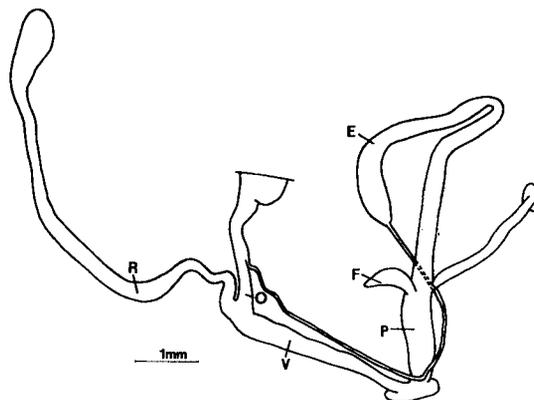


Fig. 1. *Fauxulus* (*F.*) *ovularis* (Küster), Genitalorgane, nach einem mit Natriumphosphat aufgeweichten Exemplar; Betty's Bay (45 km südlich von Strand), Kapprovinz, Südafrika (Mrs. H. Boswell leg.); (RMNH Pr. 573a).

sucht. Der Penis misst $1/4$ bis $1/5$ des etwas dünneren Epiphallus. Letzterer ist kurz vor dem Übergang in das Vas deferens am breitesten. Der Penisretraktor inseriert dem Flagellum gegenüber. Das Flagellum ist deutlich weniger breit und kürzer als der Penis, an dem ein Appendix fehlt. Die

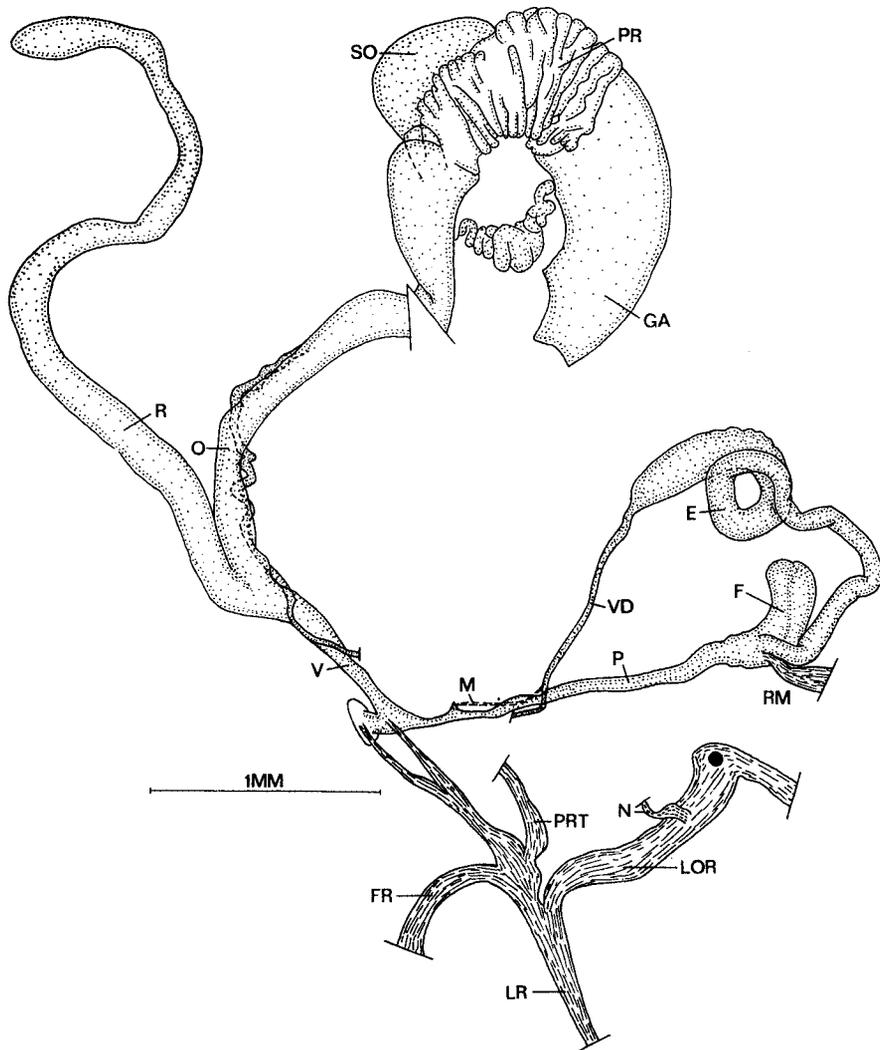


Fig. 2. *Fauxulus (Anisoloma) glawilliamus darglensis* (Burnup), Genitalorgane und Teile der Muskulatur (FR, Fussretraktor; LOR, linker Ommatophorenretraktor; LR, linker Hauptretraktor; N, Nerv; PRT, Pharynxretraktor); Mkolombe Mtn bei Weenen, Natal, Südafrika (RMNH Pr. 810a).

Vagina ist etwa halb so lang wie der Pedunculus des Receptaculum seminis und fast viermal so lang wie der Oviductus.

Fauxulus (*Anisoloma*) *glanvillianus darglensis* (Burnup, 1911)

(Fig. 2, 3)

Vier in Alkohol fixierte Tiere wurden untersucht. Sie stammen vom Mkolombe Mtn bei Weenen, Natal, Südafrika, und wurden mir aus dem Natal Museum, Pietermaritzburg, freundlichst zur Untersuchung zur Verfügung gestellt.

Der Penis ist etwa so lang wie der Epiphallus. Die proximale Hälfte des Epiphallus ist etwa so breit wie der Penis, oder deutlich breiter. Weiter nach distal wird der Epiphallus langsam breiter, bis er in der Nähe der Einmündung des Vas deferens die breiteste Stelle erreicht. Äusserlich sind mehrere kleine Aufwölbungen erkennbar, welche mit dem Bau des Lumens im Zusammenhang stehen. Das Lumen ist in Fig. 3 schwarz eingezeichnet worden, wodurch der mutmassliche Bau des Spermatophoren angezeigt wird. Letzterer ist also wahrscheinlich mit zahlreichen Querschuppen versehen, ähnlich wie bei anderen *Orculinae*, insbesondere *Orcula schmidtii*. Der Penisretractor inseriert in der Nähe des sehr breiten und kurzen Flagellums, das etwa ein Viertel der Penislänge misst. Fig. 3 zeigt wie ein Bändchen (M) von einer schwachen Anschwellung des Vas deferens zu einer Stelle am vorderen Teil des Penis verläuft, wo Vas deferens und Penis schwach verbunden sind. Ein Appendix fehlt. Der Pedunculus des langen einfachen Receptaculum seminis ist mehr als viermal so lang wie die Vagina, welche

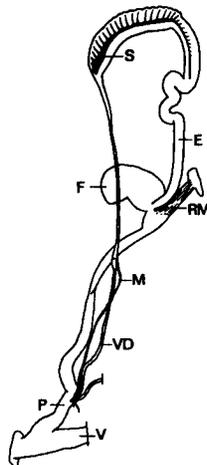


Fig. 3. *Fauxulus (Anisoloma) glanvillianus darglensis* (Burnup), männlicher Teil der Genitalorgane, mit schwarz eingezeichnetem Lumen des Epiphallus (Präparat im Natal Museum).

etwa halb so lang wie der Oviductus ist; die Bursa erreicht die Glandula albuminifera. Die Prostata ist wie ein breites Band am Spermoviductus entlang entwickelt. Einige Muskelbändchen, welche zum System des linken grossen Retraktoren gehören, inserieren am Genitalatrium; sie stehen nicht mit dem Ommatophorenretraktor in direkter Verbindung, dies im Gegensatz zur Ausbildung welche bei den Chondrininae vorkommt (Gittenberger, 1973: 15).

Afriboysidia Zilch, 1939

Die Gattung *Afriboysidia* aus Südwest-Afrika dürfte zu den Orculidae gehören. Leider liegt von dieser Gattung kein Material zur anatomischen Untersuchung vor. Der Gehäusebau spricht nicht klar gegen eine Stellung neben *Odontocyclas* und *Fauxulus*.

Odontocyclas Schlüter, 1838

Die Gattung *Odontocyclas* wird von Pilsbry (1917: 232) und Zilch (1959: 158) nach Gehäusemerkmalen zu "The Abida Group" bzw. zu den Chondrininae gestellt. Beim Studium der Genitalapparate beider in der Literatur zu *Odontocyclas* gerechneten Arten, *O. kokeilii* und "*O. rossmaessleri*", erwies sich diese Auffassung als unhaltbar. Ausserdem stellte sich heraus, dass diese zwei bisher als nahe verwandt betrachteten Arten im Bau des Genitalapparates derart verschieden sind, dass sie in verschiedene Gattungen gestellt werden müssen. Bei *O. kokeilii*, Typusart der Gattung, fehlt ein Appendix am Penis, ist am Receptaculum seminis ein langes Diverticulum ausgebildet, und ist das Flagellum lang und schlank. Siehe weiter bei *Waklea* gen. nov.

Odontocyclas kokeilii (Rossmässler, 1837)

Gehäuse (Fig. 4). — *O. kokeilii* ist *W. rossmaessleri* ziemlich ähnlich, unterscheidet sich dennoch deutlich von jener Art durch den offenen Nabel, das Fehlen einer ausgeprägten Radialskulptur und den verhältnismässig kleineren letzten Umgang. Eine Mikroskulptur mit Konchinlinien wurde nicht festgestellt.

Genitalorgane (Fig. 6, 7; Taf. 1 Fig. 2). — Der schlauchförmige Penis endet distal in einem mehr oder weniger stark kugelig angeschwollenen Abschnitt (K) an dem der Penisretraktor basal (Fig. 7) bis viel höher (Fig. 6) inseriert. Im Lumen des Penis, wie auch im sehr langen schlanken Flagellum, sind Längsleisten vorhanden; im dazwischen liegenden kugeligen Abschnitt sind zahlreiche Querrunzeln erkennbar. Der unklar zweigeteilte (siehe Pfeil in Fig. 6, 7; Taf. 1 Fig. 2) Epiphallus ist mindestens doppelt so lang wie der Penis; er inseriert oberhalb der kugeligen Anschwellung an der

Basis des Flagellums und ist da etwa so breit wie der breiteste Teil des Vas deferens. Der Epiphallus ist am breitesten am distalen Ende, wo ein äusserlich schwach erkennbares Blindsäckchen ausgebildet ist. Taf. 1 Fig. 2 macht die Innenstruktur klar und gibt somit die Möglichkeit die Form des Spermatophoren einigermaßen zu rekonstruieren. Offenbar ist der Spermatophor ähnlich wie z.B. bei *O. dolium* (Taf. 1 Fig. 1) teilweise mit Schuppen versehen, Teil II, und endet er, nach einem breiten glatten Teil III, breit und stumpf, Teil IV, mit einer abgerundet hakenförmigen Verbreiterung an einer Seite und einer Reihe von kleinen Schuppen (Pfeil) dagegenüber. Der proximale Abschnitt des Epiphallus zeigt eine kräftige Querrunzelung im Lumen; der hier gebildete Teil I des Spermatophoren dürfte daher nicht einfach glatt wie bei *O. dolium* sein. Die Vagina ist etwa so lang wie der Oviductus oder etwas kürzer, und ungefähr halb so lang wie der Penis. Am Receptaculum seminis ist ein langes Diverticulum vorhanden; die Längenverhältnisse der einzelnen Abschnitte variieren sehr zwischen den drei untersuchten Exemplaren (Fig. 6 und 7 zeigen die Extreme). Das Lumen der Vagina, wie auch vom Grössteil des Receptaculum seminis, wird von Längsleisten eingeengt. Im Oviductus ist keine besondere Struktur erkennbar. Die Prostata ist, im Gegensatz zur Ausbildung bei *Waklea*, wie ein langes Band neben dem Spermoviductus entwickelt.

Die obige Beschreibung basiert auf drei Exemplaren, von drei verschiedenen Fundorten (siehe die Abbildungen).

Radula (Taf. 2 Fig. 1 und Taf. 3 Fig. 1, schliessen aneinander an und zeigen so eine ganze Halbreihe). — Es wurden drei Tiere untersucht. Dabei wurden die folgenden Formeln gefunden: $Z + 17 (2 \times)$ und $Z + 19$. Der Zentralzahn ist dreispitzig. In einer Halbreihe ist die Nebenspitze ab dem siebenten Zahn weiter aufgespaltet.

Verbreitung (Fig. 9). — *O. kokeilii* reicht vom Nordwesten Jugoslawiens und den anschliessenden Grenzgebieten in Österreich und Italien in Hrvatska (Kroatien-Dalmatien) südwärts bis Komolac, nordöstlich von Dubrovnik (Maassen & Schütt leg., 8.VI.1978) und ist also erheblich weiter verbreitet als *W. rosmaessleri*. Die nachstehenden Fundorte sind mir bekannt geworden:

Italien: Udine: Malborghetto (NMW, SMF); Stupizza al Natisone (No, SMF).

Österreich: Kärnten (Karawanken): Loibl (SMF); Unterloibl (NMW); Kotlaschlucht am Ferlacher Horn (= Harlutz, = Harlouz) sö. von Unterloibl (NMW, RMNH, SMF); Tschepaschlucht (NMW); beim Tschaukofall (NMW, RMNH, SMF); "am Loibl, unmittelbar rechts an der Strasse, nicht weit jenseit des deutschen Peters" = Wirtshaus "Deutscher Peter" (Rossmässler, 1837: 18 — Locus typicus); Loiblpasshöhe (NMW); Oberes Bärental (NMW).

Jugoslawien: Slovenija: Koroška Bela, ö. von Jesenice (No, NMW, SMF); Südfuss d. Stol, Završnicatal (NMW); Tržič (= Neumarkt) (Rossmässler, 1837: 18); Kanker

Tal (NMW); w. von Kokra, 500 m ü. M. (RMNH); Reka Graben bei Cerklje (= Zirklach) (NMW, SMF); n. von Stahovica (NMW); beim Dom v. Kamniški Bistrici, 600 m ü. M. (RMNH); Tal d. Kamniška Bela, 650-770 m ü. M. (RMNH); Dolski Graben, nw. d. Velika Planina, 875-1100 m (RMNH); ö. d. Cojzova koča (= Zoishütte), 1050-1100 m ü. M. (RMNH); Vintgar (= Rotwein) Klamm s. von Dobrava, n. von Bled (= Veldes) (No, NMW, SMF); Westwand d. Babji Zob, s. von Bohinjska Bela (= Wocheiner Vellach) (NMW); Nomenj, n. von Bohinjska Bistrica (= Wocheinisch Feistritz) (No); bei Hotel Zlatorog am Westende d. Bohinjsko Jezero (= Wocheiner See) (NMW, SMF); Železniki (= Eisern) (Clessin, 1887: 240); Cerkno (= Kirchheim) (Clessin, 1887: 240); bei der Gabelung Tolminka-Zadlaščica, n. von Tolmin (= Tolmein, = Tolmino), 250 m ü. M. (RMNH); 2 km n. von Ročinj (= Ronzina), 200 m ü. M. (RMNH); Ušnik bei Ročinj (No, SMF); Kanal (= Canale) (NMW); Solkan (= Salcano), n. von Gorica (= Gorizia, = Görz) (No, SMF); Gorica (SMF); Idria (= Idrija) (Pilsbry, 1917: 257); Ljubljana (= Laibach) (SMF); Bistra bei Ljubljana (NMW); Močilnik Quelle bei Vrhnika (= Ober Laibach) (No, NMW, SMF); Rakek (SMF); Zaška Kukava, Doline n. von Planina, n. von Postojna (= Postúmia, = Adelsberg) (NMW); Željne (= Zeline), n. von Kočevje (= Gottschee) (NMW); Kolpa (= Kulpa, = Kupa) Knie bei Banja Loka (NMW); Mrzla jama (NMW); Raca bei Šentjur (= Svet Juriju, = St. Georgen), ö. von Celje (= Cilli) (NMW); Svet Lenard (= St. Leonhard) bei Laško (= Tüffer) (NMW).

Jugoslawien: Hrvatska: Učka (= M. Maggiore), 800-1400 m ü. M. (NMW, RMNH, SMF); Lukovdol (Kormos, 1907: 192); Senj (SMF); Plitvica (RMNH: Pintér leg.); Starigrad Paklenica (RMNH: Pintér leg.); Obrovac (= Obrovazzo) (Brusina, 1866: 50); Sveti Brdo (= Sv. Rok) (NMW); Trolokve bei Prgomet, n. von Trogir (No, SMF); Donji Dolac im Mosor Gebirge (No, SMF); Klis n. von Split (NMW); Omiš (= Almissa) (NMW, SMF); Komolac, n. von Dubrovnik (Maassen & Schütt leg., Belegstücke in RMNH).

Walklea gen. nov.

Typusart: *Pupa rosmaessleri* Rossmässler, 1838.

Die monotypische neue Gattung *Walklea*, Herrn Dr. *Walter Klemm* zu Ehren benannt, unterscheidet sich von *Odontocyclus* auffallend durch die Ausbildung eines dreiteiligen Appendix am Penis, das Fehlen eines Diverticulum am Receptaculum seminis, die zungenförmige Prostata, welche teilweise neben der Eiweissdrüse liegt, und das sehr kurze, gedrungene Flagellum. Die Unterschiede zwischen *Odontocyclus kokeilii* und *Walklea rosmaessleri* (Rossmässler) im Bau des Gehäuses, wenn auch nicht gering, würden an sich nicht zu einer Einteilung in verschiedene Gattungen berechtigen. Vgl. hierzu Fig. 4 und Fig. 5; *O. kokeilii* ist offen genabelt, wohingegen bei *W. rosmaessleri* der Nabel völlig geschlossen ist.

Nach dem Vorhandensein bzw. Fehlen eines Appendix am Penis werden innerhalb der Familie Enidae sogar Subfamilien, Eninae und Chondrulinae, unterschieden (Hesse, 1933). Diese Einteilung erscheint im Licht der Untersuchungsergebnisse der letzten Jahre als eine unnatürliche. *Cyrenaecus* Heller, 1971, die "*Napaeus*" Arten der Azoren (siehe Backhuys, 1975: 113), *Chondrula* Beck, 1837, u.s.w. (siehe Zilch, 1959: 179-181) bilden m. E.

zusammen keine natürliche Einheit (Chondrulinae) neben *Paramastus* Hesse, 1933, den *Napaeus* Arten der Kanarischen Inseln, *Jaminia* Risso, 1826, u.s.w. (siehe Zilch, 1959: 182-193) (Eninae sensu Forcart, 1940: 126). Man müsste dabei wohl zuviel extreme Konvergenz annehmen. Ebenso kann man nach dem Vorhandensein bzw. Fehlen eines Penisappendix nicht

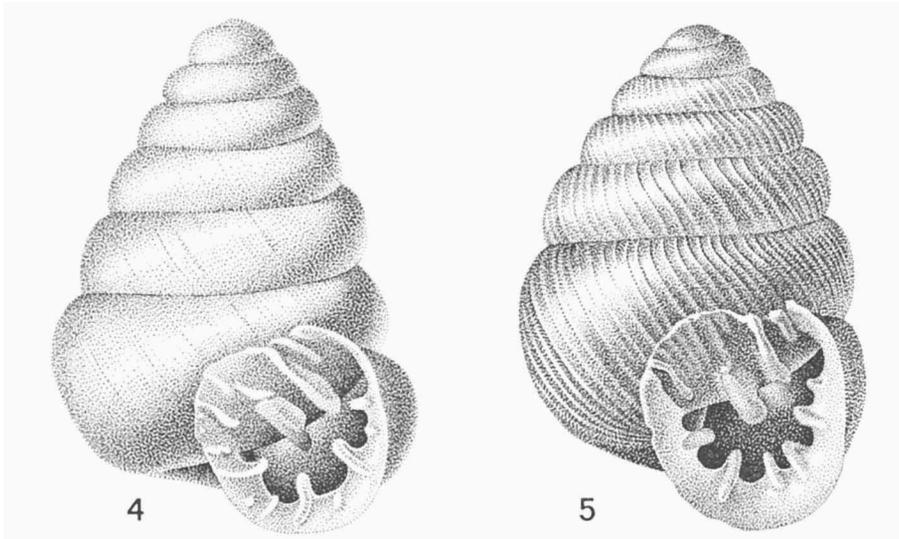


Fig. 4. *Odontocyclas kokeilii* (Rossmässler); bei der Gabelung Tolminka-Zadlaščica, nördlich von Tolmin, Slovenija, 250 m ü. M.; Gehäusehöhe 3,9 mm (RMNH). Fig. 5. *Walklea rossmaessleri* (Rossmässler); Fundort wie Fig. 4; Gehäusehöhe 4,7 mm (RMNH). Beide Fig. W. C. G. Gertenaar del.

Walklea, *Pilorcula* und *Orculella* zu einer Subfamilie vereinigen, neben einer Gruppe mit *Odontocyclas* und *Orcula* (vgl. Tabelle I, S. 42). *Walklea* ist nach der Gehäusegestalt am nächsten mit *Odontocyclas* verwandt. Offenbar ist bei den Orculidae sensu auct. der Penisappendix mindestens in zwei Entwicklungsreihen verloren gegangen.

***Walklea rossmaessleri* (Rossmässler, 1838) comb. nov.**

Gehäuse (Fig. 5). — *W. rossmaessleri* ist im Gehäuse *O. kokeilii* ähnlich durch die kegelförmige Gestalt und die Mündungsarmatur, welche von der Mündungslippe nicht wesentlich in das Gehäuse hinein reicht. Das gänzliche Fehlen eines offenen Nabels, die Radialrippchen, sowie der verhältnismässig grosse letzte Umgang machen eine Verwechslung beider Arten jedoch unmöglich. Eine Mikroskulptur mit Konchulinlinien wurde nicht festgestellt.

Genitalorgane (Fig. 8). — Die distale Hälfte des Penis ist in der Mitte

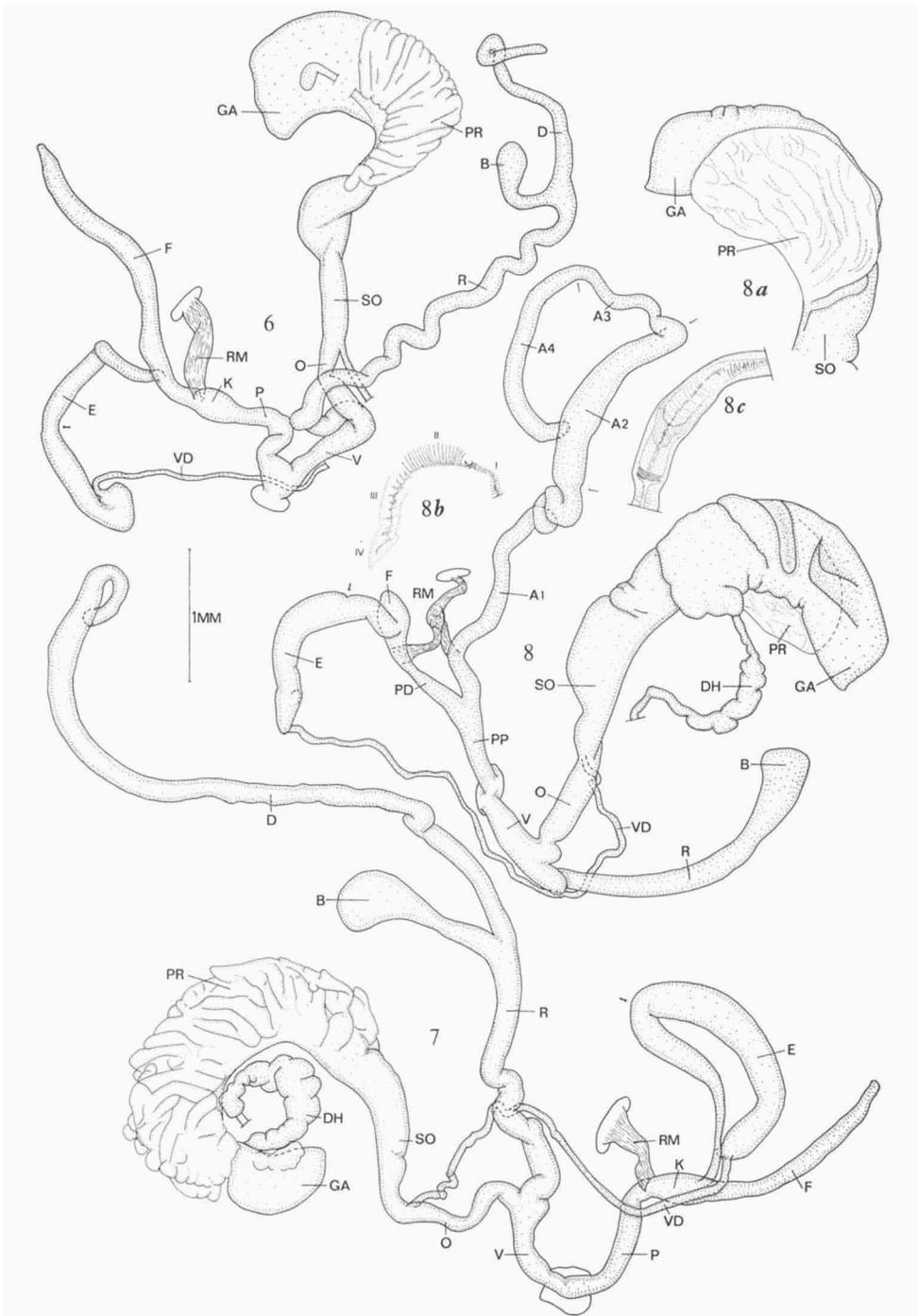


Fig. 6, 7. *Odontocyclas kokeilii* (Rossmässler), Genitalorgane. 6, Učka, Istra, 800-950 m ü. M. (Gittenberger leg.); (RMNH Pr. 900). 7, Doblar, nordöstlich von Kanal, Julijske Alpe, Slovenija (Gittenberger leg.); (RMNH Pr. 901). Fig. 8. *Walklea rossmaessleri* (Rossmässler), Genitalorgane, mit (8a) Übersicht der Prostata, (8b) Lumen des Epiphallus, und (8c) Innenstruktur A2; 6 km südöstlich von Kobarid, Julijske Alpe, Slovenija (Gittenberger leg.); (RMNH Pr. 902).

deutlich weniger breit als die zylindrische proximale Hälfte; sie endet distal in einem kurzen breiten Flagellum, an dessen Basis der Epiphallus, der etwa so lang wie der gesamte Penis ist, lateral inseriert. Der wenig auffallend zweigeteilte (siehe Pfeil) Epiphallus ist in der Mitte am breitesten und bildet am distalen Ende zwei schwach ausgeprägte Blindsäckchen aus, wozwischen das Vas deferens inseriert; nach dem inneren Bau lässt sich ein Spermatophor wie abgebildet (Fig. 8b) grob rekonstruieren. Am Penis inseriert etwa in der Mitte ein kräftiger Appendix, der äusserlich, wie auch nach dem inneren Bau, in vier Abschnitte unterteilt werden kann (die Pfeile in Fig. 8 markieren die Grenzen zwischen diesen Abschnitten). Die proximale \pm Hälfte des Appendix (A 1) ist etwa so breit wie der Penis; im Lumen sind, wie im proximalen und abgesehen vom schmalen mittleren Teil auch im distalen Penis, zahlreiche Querrunzeln ausgebildet. Im anschliessenden, breitesten Teil des Appendix (A 2) ist eine papillenähnliche Struktur erkennbar (Fig. 8 c). Es folgen danach, der schälste Teil (A 3), mit engem, undeutlich quengerunzeltem Lumen, und der meist distale Teil (A 4), mit verhältnismässig weitem, einfachem Lumen (eine Bursa). Der Retraktormuskel sendet zum Penis und zum Appendix etwa gleich kräftige Zweige. Die Vagina ist kaum halb so lang wie der Penis und etwas kürzer als der Oviductus. Die Bursa des Receptaculum seminis reicht am Spermooviductus entlang gerade bis zur Prostata. Das Lumen der Vagina und des vorderen $\frac{2}{3}$ des Pedunculus wird durch etwa acht Längsleisten eingeeengt; weiter distal erweitert es sich. Im weit offenen Oviductus ist keine besondere Struktur erkennbar. Die Prostata ist sehr auffallend, zungenförmig, gestaltet; sie reicht neben der Glandula albuminifera weit nach distal.

Die obige Beschreibung basiert auf bloss einem Exemplar hinsichtlich der Details. An einem zweiten, eingetrockneten, Exemplar (RMNH Pr. 572a), mir freundlichst von H. Nordsieck übergeben (Fundort: Solkan, nördlich von Gorica), konnte nach Aufweichen mit Natriumphosphat der gleiche Bauplan festgestellt werden.

Radula. — Die Radula ist ähnlich wie bei *O. kokeilii* und weiteren Orculidae, Orculinae, ausgebildet, abgesehen davon, dass zumindest lichtmikroskopisch kaum Nebenspitzen am Zentralzahn festgestellt wurden. Bei einem Exemplar, 6 km südöstlich von Kobarid gesammelt, wurde die Formel $Z + 22$ festgestellt. Ab dem elften Zahn ist die Nebenspitze weiter aufgespaltet.

Verbreitung (Fig. 9). — Die Art ist im Nordwesten Jugoslawiens und anschliessend an wenigen Stellen in Italien vertreten. Die nachstehenden Fundorte sind mir bekannt geworden:

Italien: Udine: Stupizza al Natisone (No, SMF); Púlfero al Natisone (No, SMF); Gemona del Friuli (No, SMF).

Jugoslawien: Slovenija: Trenta (NMW); Soča (= Sónzia) a.d. Soča (= Isonzo), ö. von Bovec (= Plezzo, = Flitsch) (NMW); 6 km sö. von Kobarid (= Caporetto, = Karfreit) (RMNH); bei der Gabelung Tolminka-Zadlaščica, n. von Tolmin (= Tolmino, = Tolmein), 250 m ü. M. (RMNH); bei Volče (= Volzano, = Woltschach), w. von Tolmin (NMW); Solkan (= Salcano), n. von Gorica (= Gorizia, = Görz) (No, RMNH, SMF); Sabotin (M. Sabotino), n. von Gorica (NMW, SMF);

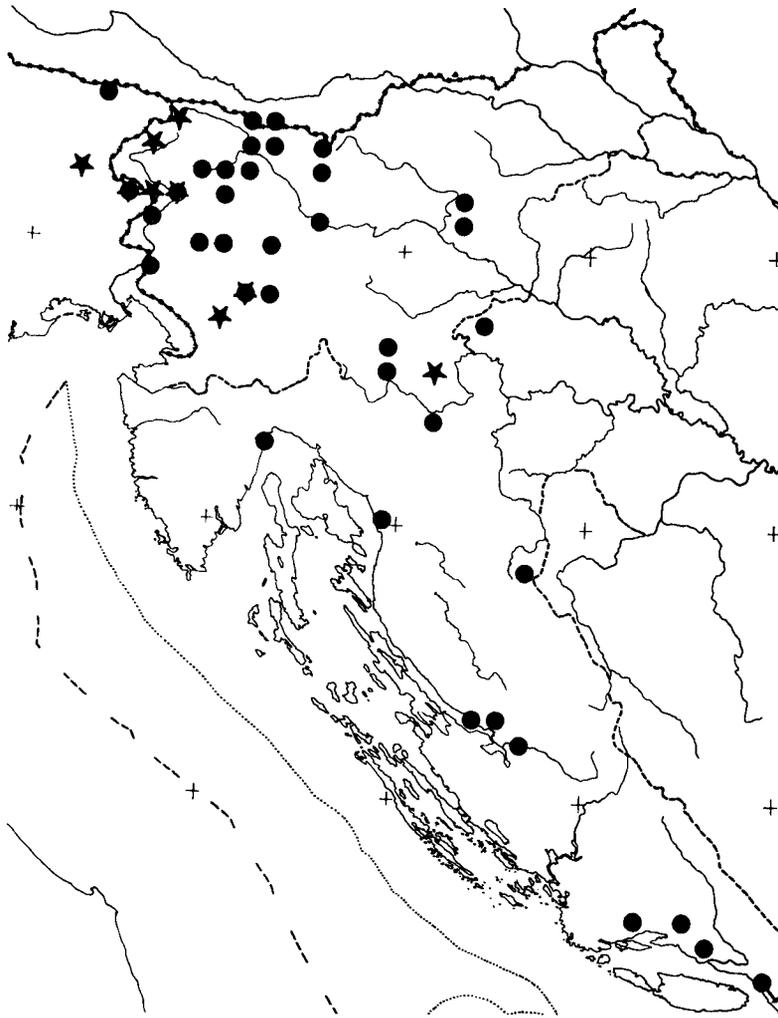


Fig. 9. UTM Verbreitungskarte von *Odontocyclas kokeilü* (Rossmässler) (Punkte; der erst spät entdeckte Fundort Komolac konnte nicht mehr an richtiger Stelle eingefügt werden) und *Walklea rosmaessleri* (Rossmässler) (Sterne), nach den gemeldeten Fundorten.

Umgebung Gorica (NMW, SMF); Hänge des Berges Nanos (NMW, SMF); "an Nanas [= Nanos] bei Prewald [= Präwald, = Prevál, = Razdrto] in Krain" (Rossmässler, 1838: 39 — Locus typicus); Hrušica (= Selva di Piro, = Birnbaumer Wald) (NMW); Zaška Kukava, Doline n. von Planina, n. von Postojna (= Postúmia, = Adelsberg) (NMW); Črnomelj (= Tschernembl) (NMW).

Pilorcula Germain, 1912

Der Genitalapparat von *P. raymondi* (Bourguignat, 1863), d. h. der einzigen Art der Gattung, ist besonders durch das lange Diverticulum am Receptaculum seminis und den komplizierten Appendix am Penis charakterisiert. Wie bei *Orculella* und im Gegensatz zu *Walklea* sendet der Penisretraktor, der etwas distal vom Flagellum inseriert, keinen Zweig zum Appendix. Die Abbildungen bei Hudec & Lezhawa (1969: 100, Fig. 5) und Schileyko (1976: 51, Fig. 2), auf die hier weiter verwiesen wird, stimmen gut überein. Der zweite Autor gibt auch eine Beschreibung des inneren Baues der Genitalorgane, mit einigen Abbildungen, wonach klar wird, dass der Spermatophor am distalen Ende mit einigen Querschuppen versehen ist und sonst zumindest teilweise einfache Längsleisten vorzeigt. Die Prostata ist bandförmig am Spermoviductus entlang ausgebreitet.

Zilch (1959: 155) gibt für die Verbreitung "Syrien, Kleinasien, Transkaukasien" an.

Orculella Steenberg, 1925

Die Gattung *Orculella* wird von Steenberg (1925: 176) für zwei Arten, *O. batumensis* (Retowski, 1889) und *O. orientalis* (L. Pfeiffer, 1861) aufgestellt; dabei wird *O. orientalis* als Typusart festgelegt. Steenberg (1925) hat die neue Gattung eingeführt wegen des Vorkommens eines Appendix am Penis, bei sonst *Orcula* ähnlichen Verhältnissen. Pilsbry (1935: 201) weist zurecht auf das bei *Orcula* viel längere Receptaculum seminis hin, wobei die Bursa neben der Glandula albuminifera liegt. Bei *Orculella* reicht die Bursa nicht so weit. Der Bau des Spermatophoren ist unklar.

Schileyko (1976) führt neben *Orculella* s.str. eine neue Untergattung *Mesorculella* ein, und unterscheidet die zwei Taxa wie folgt:

- 1) *Mesorculella*, mit einem Penisappendix welcher deutlich verschiedene Abschnitte zeigt und einem Retraktormuskel der in unmittelbarer Nähe des Flagellums oder etwas mehr proximal inseriert;
- 2) *Orculella* s.str., mit einem ganz einfachen, kaum in Abschnitte unterteilbaren Appendix und einem Retraktormuskel der distal vom Flagellum inseriert.

Nach der mir vorliegenden Literatur ist eine Zweiteilung wie von Schileyko (1976) vorgeschlagen möglich, d.h. *O. scyphus* (L. Pfeiffer,

1848) (siehe Schileyko, 1976: 54, Fig. 5) und *O. (scyphus) batumensis* (Retowski, 1889) (siehe Hesse, 1924: Taf. 1 Fig. 4), unterscheiden sich durch den schlauchförmigen Appendix und den Retraktormuskel der deutlich distal vom Flagellum inseriert, von den weiteren *Orculella* Arten, sofern diese anatomisch untersucht wurden, d.h. von *O. caabensis* (Brandt, 1956), *O. connollyi* (Brandt, 1956), *O. elongata* (Kaltenbach, 1943), *O. dariana* (Kaltenbach, 1943), *O. kaltenbachi* (Brandt, 1956), *O. mayi* (Brandt, 1956), *O. multidentata* (Kaltenbach, 1943), *O. pabsti* (Brandt, 1956), *O. striata* (Kaltenbach, 1943), *O. tomlini* (Connolly, 1931) (siehe für diese zehn Arten Brandt, 1956: 79, Fig. 1-10), *O. regimaensis* (Brandt, 1956) (siehe Schileyko, 1976: 53, Fig. 4), und *O. ruderalis* Akramowski, 1947 (siehe Akramowski, 1976: 140, Fig. 60 und Schileyko, 1976: 52, Fig. 3). Nur *O. ruderalis* lebt nicht in der Cyrenaika, Libien, sondern im nördlichen Armenien. Es sei nun betont, dass *O. orientalis*, Typusart von *Orculella*, einen Appendix besitzt der äusserlich verschiedene Abschnitte zeigt, dass ausserdem der Penisretractor bei dieser Art in unmittelbarer Nähe des Flagellums oder etwas mehr proximal inseriert (Hesse, 1924: Taf. 1 Fig. 10, 11). Dadurch kann die von Schileyko (1976) eingeführte Nomenklatur nicht übernommen werden, d.h. *Orculella* und *Mesorculella* sind Synonyme und die von Schileyko (1976: 53) mit dem Namen *Mesorculella* belegte Gruppe braucht einen neuen Namen. Weil die Systematik der östlichen Orculidae noch sehr in Bewegung ist, wobei zahlreiche Formen noch anatomisch unbekannt sind, ziehe ich es vor diese unsichere Lakune nicht zu schliessen.

Brandt (1958: 7) rechnet *Orculella* als Untergattung zu *Orcula* mit einer Teilweise unrichtigen Begründung indem gesagt wird "Da bei nahe verwandten Gruppen (z. B. *Pagodulina*) innerhalb einer Art Rassen mit und ohne Appendicula gefunden wurden, so ist meiner Meinung nach die taxionomische Bedeutung dieses Befundes überschätzt, wenn ...". Die "Appendicula" welche innerhalb der Gattung *Pagodulina* bei gewissen Arten vorkommt, bei anderen Arten fehlt (Rassen einer Art variieren in dieser Hinsicht sofern mir bekannt nicht), ist dem Flagellum der *Orculella* Arten gleichzusetzen und ist durchaus nicht dem Penisappendix homolog.

Nähere anatomische Untersuchungen an *Orculella* Arten sind von besonderer Bedeutung, weil gerade bei diesen Arten Zwischenstufen hinsichtlich der Reduktion des Penisappendix erhalten sein dürften. Es ist merkwürdig, dass intermediäre Stadien bei der Rückbildung des Penisappendix, welche in unabhängigen Stammlinien der Pupillacea stattgefunden hat, recht selten sind, obwohl es sich um ein morphologisch und wohl auch physiologisch kompliziertes Organ handelt, dessen Ausbildung genetisch nicht sehr

einfach bedingt sein kann, d.h. eine einfache Mutation kann nicht zum Verschwinden führen. Siehe auch die Besprechung von *Walklea* gen. nov.

Orcula Held, 1837

Die Einteilung der Arten der Gattung *Orcula* geschieht bis jetzt ausschliesslich nach Gehäusemerkmalen. Die wenigen anatomischen Angaben in der Literatur (Hudec, 1965; Soós, 1917, 1924, 1925; Steenberg, 1925) spielen dabei keine wesentliche Rolle. Massgebend sind die Arbeiten von Zimmermann (1932) und Klemm (1967, 1974), in denen allerdings nur die alpinen Formen besprochen werden. Pilsbry (1922: 1-43; 1931: 88-93; 1934: 123-134) gibt Zusammenfassungen der Kenntnisse seiner Zeit. Die Gattung wird gemeldet aus Mittel- und Südeuropa, Kaukasien, Syrien und Mesopotamien (Zilch, 1959: 155).

Das Gehäuse hat eine wenig auffallende Mikroskulptur mit unregelmässig zusammenhängenden Konchinleistchen, ähnlich wie z. B. bei *Vallonia* (Gittenberger, 1972: 72, Fig. 10, 11) und mehreren weiteren Pupillacea. Ausnahmsweise können Teile von schwachen Radialrippchen vorkommen, besonders an den oberen Umgängen (z. B. bei *O. schmidtii*).

Inzwischen wurden zahlreiche Vertreter von *Orcula* anatomisch untersucht. Allen untersuchten Arten gemeinsam ist ein kräftiges Penisflagellum, an dessen Basis, bzw. in unmittelbarer Nähe davon, der Penisretraktor inseriert. Manchmal ist noch gut zu erkennen, dass das Flagellum aus einer zusammengewachsenen Schleife der männlichen Ausführgänge entstanden ist (Hudec, 1965: 159) (siehe z. B. Fig. 12, 15). Charakteristisch ist das sehr lange Receptaculum seminis, dessen Bursa neben der Glandula albuminifera liegt (Fig. 23, 24). An dem Vas deferens ist mehr oder weniger deutlich ein verhältnismässig langer verbreiteter Abschnitt erkennbar, der am Epiphallus anschliesst; an diesem Abschnitt inseriert ein sehr zartes, wenn auch manchmal teilweise ziemlich breites Muskelbändchen das zum Gebiet des Genitalatriums verläuft. Dieses Muskelbändchen dürfte beim Sezieren manchmal verloren gegangen sein, d.h. dem Fehlen in einer Abbildung ist keine besondere Bedeutung beizumessen. Taxonomisch verwertbare spezifische Merkmale werden besonders im Bau des Epiphallus und des Flagellums gefunden. Die Längenverhältnisse von Penis, Vagina und Oviductus dahingegen, sind kaum zu verwenden, zumindest solange keine grösseren Serien für statistische Untersuchungen vorliegen. Die Form des komplizierten Spermatophoren liess sich nur in einem Fall, bei einem Exemplar von *O. dolium*, direkt studieren, wobei sich zugleich die indirekte Methodik, d.h. die Rekonstruktion anhand des Studiums des Epiphalluslumens, als verlässlich erwies. Für die vorliegende Arbeit wurden die Lumina

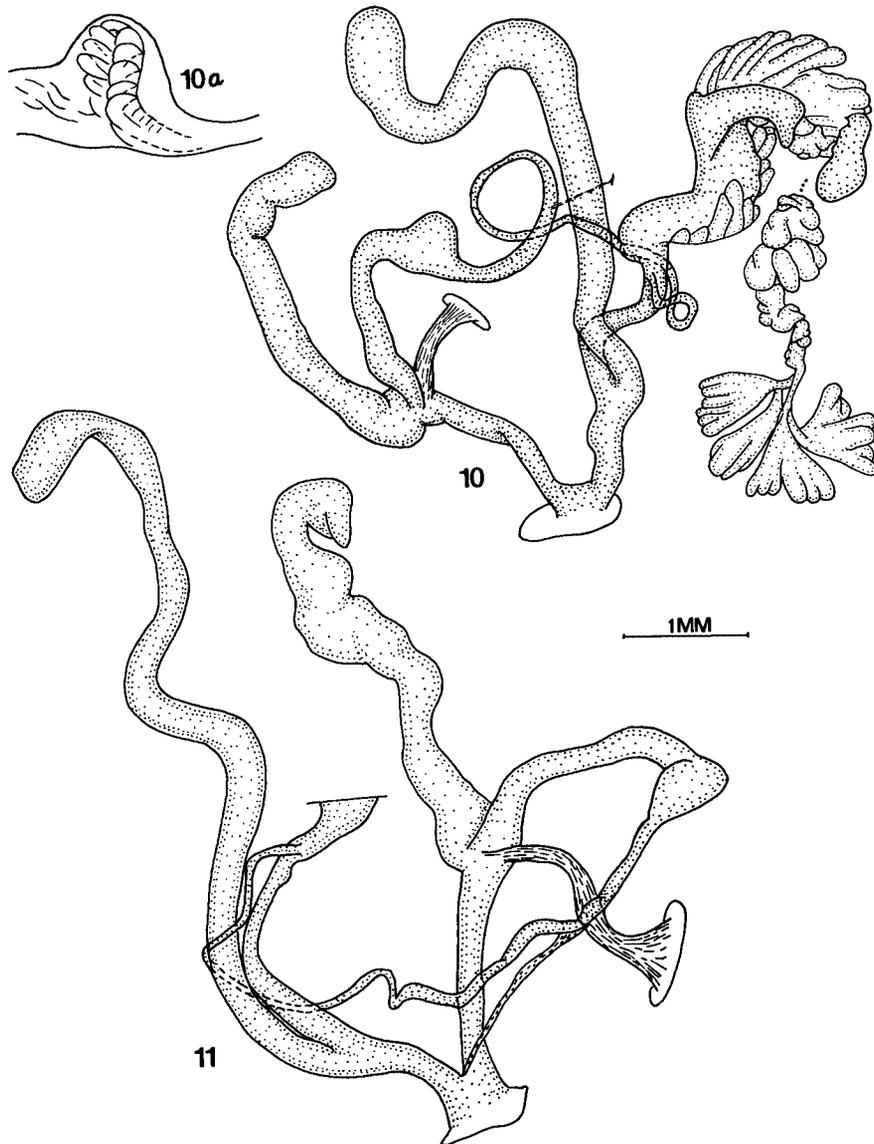


Fig. 10, 11. *Orcula fuchsi* Zimmermann, Genitalorgane, mit (10a) Detail des distalen Endteiles des Epiphallus mit eingezeichneter Lumenstruktur; Kernhof, Niederösterreich (Klemm, Mikula & Paget leg.); (10, RMNH Pr. 346b; 11, RMNH Pr. 346a).

an transparenten ungefärbten Genitalpräparaten studiert; die Beschreibungen werden daher mit etwas Vorbehalt gegeben. Die Abbildung Taf. 1 Fig. 1 zeigt einen Spermatozoon im Receptaculum seminis. Der im proximalen Epiphallus, voran, gebildete einfach stielförmige Teil (I) befindet sich ganz

hinten im Receptaculum seminis, weil er während der Kopulation zuerst hinausgeschoben wurde. Darauf folgt Teil II, mit mehreren Schuppen, welche mit den Septa im Lumen des Epiphallus im Zusammenhang stehen. Teil III ist einfach, breit, wohingegen der Endteil IV kompliziert gebaut ist, mit einer kurzen, etwas gedrehten Reihe von Schuppen, welche nicht alle gleich gross sind. Der Pfeil bei Teil IV zeigt auf ein "Caecum" am Pedunculus, entstanden durch den Spermatophoren im Lumen und dem Caecum des Epiphallus (bei *O. dolium*) gleichzusetzen. In dem Receptaculum seminis des Partners befindet sich der Spermatophor also im Vergleich mit dem eigenen Epiphallus umgekehrt orientiert, wobei dadurch die Wand des Pedunculus die Aussenform des Epiphallus in entgegengesetzter Richtung imitiert. Es gibt eine grosse interspezifische Variation im Bau des Spermatophoren; es war nicht möglich diese Vielfalt der Strukturen entwicklungs-geschichtlich zu verstehen bzw. zu ordnen. Im Lumen des Penis, der Vagina und des proximalen Teiles des Receptaculum seminis sind Längsleisten entwickelt. Die Prostata ist wie ein Band dem Spermoviductus entlang ausgebreitet.

Die Genitalapparate der untersuchten Arten können wie folgt kurz charakterisiert werden:

Orcula fuchsi Zimmermann, 1931 (Fig. 10-11). — Diese Art unterscheidet sich auffallend von den anderen untersuchten Orculae durch das sehr lange, schlauchförmige Flagellum, welches eineinhalbmal bis doppelt so lang wie der Epiphallus ist. Auch der Epiphallus ist besonders charakteristisch: er bildet am distalen Ende eine kräftige Verbreiterung, in der das Lumen eine Schlinge mit Querschuppen formt (Fig. 10a); im weiteren Verlauf sind keine Septa im Lumen erkennbar und lässt sich keine Unterteilung in verschiedene Abschnitte durchführen.

O. fuchsi steht isoliert da und kann nicht als Zwischenglied einer Entwicklungsreihe mit *O. austriaca* und *O. pseudofuchsi* interpretiert werden, obwohl eine solche Stellung gehäusemorphologisch richtig erschien (Klemm, 1967: 108).

Drei Tiere wurden untersucht, alle bei Kernhof, Niederösterreich, gesammelt (Klemm, Mikula & Paget leg.).

Orcula conica (Rossmässler, 1837) (Fig. 12). — Soós (1925: 97, Taf. 3 Fig. 3) hat den Genitalapparat von *O. conica* bereits beschrieben und abgebildet, nach einem Exemplar vom Kotlaschlucht am Ferlacher Horn, Karawanken, Kärnten. Seine Angaben stimmen mit meinen Ergebnissen gut überein. Wie bei *O. fuchsi* ist der distale Endteil des Epiphallus, an

dem das Vas deferens lateral inseriert, stark verbreitert. In dem verbreiterten Teil war keine auffallende Innenstruktur erkennbar. Im Abschnitt zwischen den Pfeilen (Fig. 12) wurden etwa neun undeutliche Septa gezählt, sonst liessen sich im Lumen keine Septa feststellen. Das Flagellum ist erheblich kürzer als der Epiphallus; das basale Drittel schliesst direkt am distal verbreiterten Penis an und ist etwa doppelt so breit wie der mehr distale Teil (bei einem Tier von Eisenkappel gab es keine distale Verbreiterung). Der dem Epiphallus anschliessende Abschnitt des Vas deferens ist nicht stark verbreitert.

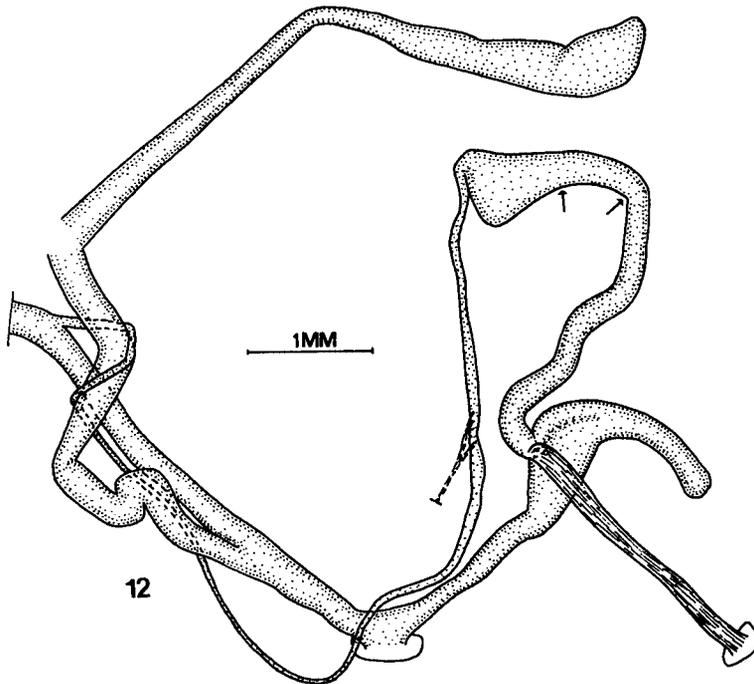


Fig. 12. *Orcula conica* (Rossmässler), Genitalorgane; Tscheppaschlucht im Loiblgebiet, Karawanken, Kärnten (De Jong leg.); (RMNH Pr. 341a).

O. conica weist keine näheren Beziehungen zu anderen *Orcula* Arten auf, insbesondere nicht zu *O. restituta*, welche ihr gehäusemorphologisch am nächsten steht (Klemm, 1967: 104). Bei *O. restituta* ist das Flagellum basal nicht verbreitert, fehlt eine distale Anschwellung am Epiphallus und ist das Vas deferens teilweise viel dicker. Siehe auch bei *O. dolium*.

Das untersuchte Material stammt von folgenden Fundorten in Kärnten, Karawanken: Tscheppaschlucht im Loiblgebiet, 2 Tiere (De Jong leg.); Eisenkappel, bei der Feuerwache, 555 m ü. M., 2 Tiere (Gittenberger leg.).

Orcula restituta (Westerlund, 1887) (Fig. 13, 14). — Bei *O. restituta* ist die distale Hälfte des Epiphallus im ganzen Verlauf etwa gleich breit. Der sehr deutlich abgesetzte anschliessende Teil des Vas deferens ist etwa so breit wie der Penis, d.h. verhältnismässig etwas breiter als bei den anderen *Orcula* Arten. Das schlauchförmige Flagellum misst etwa $\frac{1}{4}$ der Länge des Epiphallus. Nach dem Lumen des Epiphallus endet der Spermatophor stumpf, mit einem Kranz (?) von kleinen Fortsätzen (Teil IV) und ist Teil II mit 20 oder etwas mehr Septa versehen.

Klemm (1967: 104) führt *O. restituta* als selbständige Art, nachdem das Taxon lange Zeit als Unterart zu *O. gularis* gestellt worden war. Durch die anatomischen Untersuchungen wurde die Auffassung Klemm's voll bestätigt. *O. gularis* hat ein verhältnismässig viel längeres Flagellum und unterscheidet sich ausserdem auffallend durch die viel weniger stark betonte Grenze zwischen Epiphallus und Vas deferens. Siehe auch bei *O. conica*.

Es wurde Material untersucht von folgenden Fundorten: Slovenija, Kamniške Planine (Steiner Alpen), Tal der Kamniška Bela, 650-970 m ü. M., 2 Tiere (Gittenberger leg.); Kärnten, Karawanken, Vellachtal, südlich von Eisenkappel, 690 m ü. M., 1 Tier (Gittenberger leg.).

Orcula spoliata (Rossmässler, 1837) (Fig. 15). — Die distale Hälfte des Epiphallus ist im ganzen Verlauf etwa gleich breit. Dennoch ist der Übergang zum mässig stark verdickten Vas deferens weniger scharf markiert als bei *O. restituta*. Am Flagellum, welches etwas weniger als $\frac{1}{3}$ des Epiphallus misst, ist noch gut zu sehen, dass es aus einer zusammengewachsenen Schlinge der Ausführgänge entstanden ist. Nach dem Lumen des Epiphallus ist der Spermatophor ähnlich wie bei *O. dolium* (Taf. 1 Fig. 1) gebaut, nur ist Teil IV stumpf und nicht mit Septa versehen; Teil II trägt etwa 24 Septa.

O. spoliata ist nicht leicht zu finden. Ich suchte die Art an mehreren aus der Literatur (Zimmermann, 1932: 36) bekannten Fundorten vergebens (Schlern Gebiet, Mendel Pass, Umgebung des Idrosees, Piano delle Fugazze); auch im Val di Non wurde *O. spoliata* ohne Erfolg gesucht (W. H. Neuteboom, mündl. Mitt.). Nur an einem der bekannten Fundorte wurde die Art schliesslich lebend wiedergefunden, in 1175 m Höhe bei Oberfennberg (= Favogna di sopra) oberhalb Margreid im Etschtal (hinter einem grossen alten Bauernhof, an einem Steilhang). Nur ein einziges Tier wurde, zusammen mit einigen leeren Gehäusen, gefunden und konnte anatomisch untersucht werden.

O. austriaca wurde bis jetzt immer als Unterart zu *O. spoliata* gestellt. Wo nun auch anatomische Daten vorliegen, möchte ich beide Taxa als

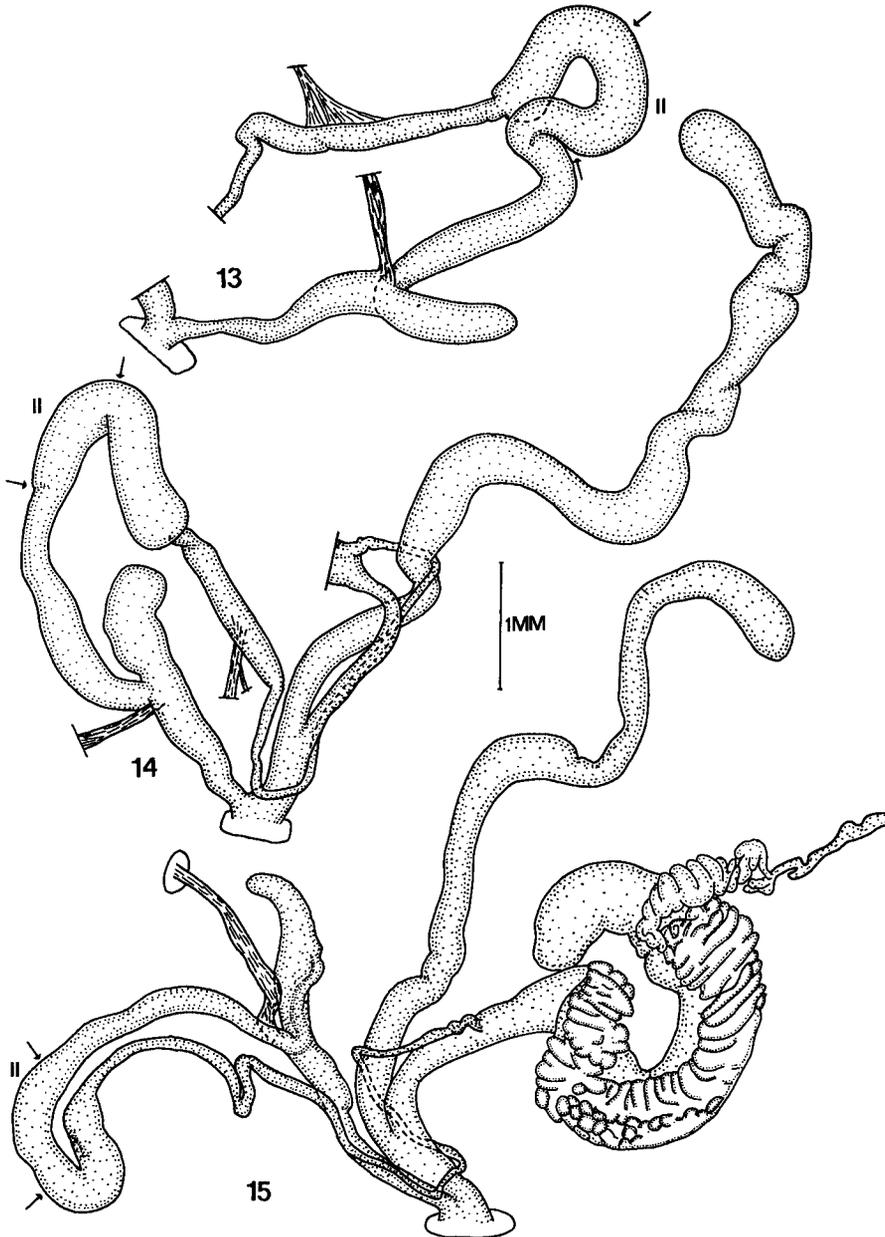


Fig. 13, 14. *Orcula restituta* (Westerlund), Genitalorgane; Tal der Kamniška Bela, Kamniške Planine (Steiner Alpen), Slovenija, 650-970 m ü. M.; (13, RMNH Pr. 903a; 14, RMNH Pr. 903b). Fig. 15. *Orcula spoliata* (Rossmässler), Genitalorgane; Ober-Fennberg (Favogna di sopra) oberhalb Margreid im Etschtal, Bolzano, 1175 m ü. M. (Gittenberger leg.); (RMNH Pr. 904).

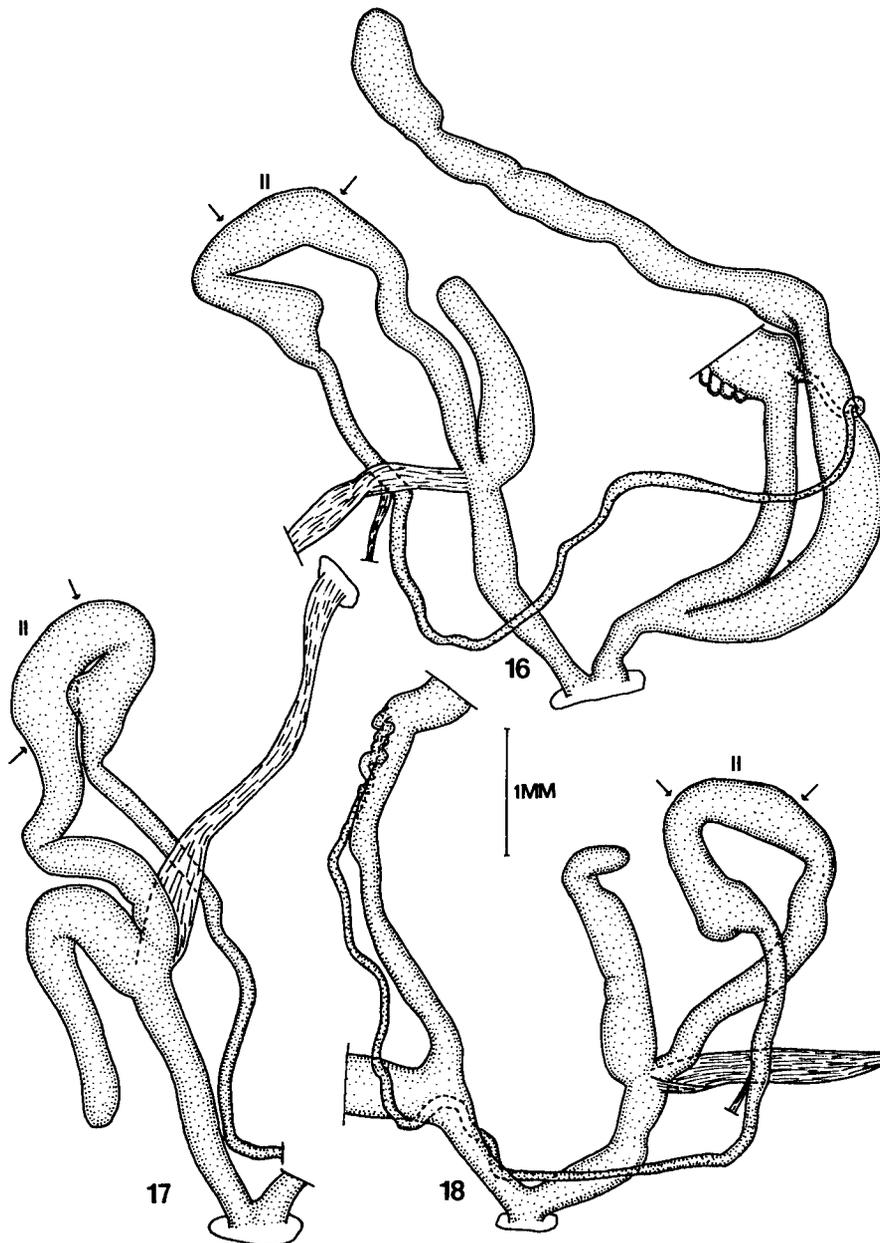


Fig. 16-18. *Orcula dolium* s.l., Genitalorgane. 16, 17, *O. d. dolium* (Draparnaud). 16, Stixenstein, Niederösterreich (Gittenberger leg.); (RMNH Pr. 337b). 17, Ruine Scharnstein im Almtal, Oberösterreich (Elser leg.); (RMNH Pr. 449e). 18, *O. d. pseudogularis* A. J. Wagner; Türkensturz bei Gleissenfeld im Pittental, Niederösterreich (Backhuys, Gittenberger & Ripken leg.); (RMNH Pr. 340c).

selbständige Arten auffassen. Siehe weiter bei *O. austriaca*. *O. spoliata* unterscheidet sich von *O. dolium* durch das Fehlen eines Caecums am Epiphallus, von *O. gularis* durch das nicht verschmälerte distale Ende des Epiphallus; von beiden Arten ist sie durch das verhältnismässig kurze Flagellum getrennt.

Orcula dolium (Draparnaud, 1801) s.l. (Fig. 16-19, ?20). — Die vorliegende Arbeit hat nicht den Zweck, die gehäusemorphologisch gut gekennzeichneten Unterarten von *O. dolium* auch anatomisch möglichst gut zu charakterisieren. In erster Linie wurde nur versucht nachzuprüfen ob die unter *O. dolium* vereinigten Taxa tatsächlich nahe beisammen gehören. Dazu konnte Material von *O. dolium dolium*, *O. d. edita* Zimmermann, 1932, *O. d. pseudogularis* A. J. Wagner, *O. d. gracilior* Zimmermann, 1932, und der vermeinten Zwischenform *O. dolium-gularis* (= *pseudodolium* A. J. Wagner, 1912) untersucht werden. Tatsächlich sind die Unterarten von *O. dolium* einander alle recht ähnlich. Es sind höchstens statistisch verwertbare Unterschiede vorhanden, keine eigenen qualitativen Merkmale. Das Rätsel um *O. pseudodolium* (siehe Zimmermann, 1932: 24-27) wurde durch die anatomischen Untersuchungen nicht gelöst. Die Form gleicht einer *O. gularis* oder *O. dolium* mit etwas weniger ausgeprägten spezifischen Merkmalen, und wird bei den nachfolgenden Bemerkungen zuerst ausser Betracht gelassen.

Knapp vor dem an sich nicht sehr scharf markierten Anfang des Vas deferens ist am distalen Endteil des Epiphallus ein für *O. dolium* sehr charakteristisches Caecum entwickelt. Das schlauchförmige Flagellum misst etwa die Hälfte bis, weniger oft, ein Drittel der Länge des Epiphallus. Der proximale Teil des Epiphallus ist etwa so lang wie der breitere distale Teil, der in der Mitte etwas schmaler ist als an beiden Enden. Der Bau des Spermatophoren (Taf. 1 Fig. 1) wurde bereits besprochen (S. 19). Am Teil II sind 13-16 Septa entwickelt.

O. dolium ist nahe mit *O. gularis* verwandt. Letztere unterscheidet sich im Bau des Epiphallus wie folgt: a) ein Caecum ist nicht deutlich ausgeprägt; b) der distale Endteil verschmälert sich etwas langsamer und ist dabei schwach spiralig gedreht; c) die distale Hälfte hat eine fast konstante Breite; d) Teil II des Spermatophoren trägt über 16 Septa.

Bei *O. pseudodolium* (Fig. 20) ist das Caecum im Vergleich zu *O. dolium* etwas schwächer entwickelt und hat die distale Hälfte des Epiphallus eine etwa konstante Breite. Wie bei *O. gularis* sind am Teil II des Spermatophoren über 16 Septa entwickelt. Die gehäusemorphologisch intermediäre Form könnte also auch nach anatomischen Kriterien als Zwischenform

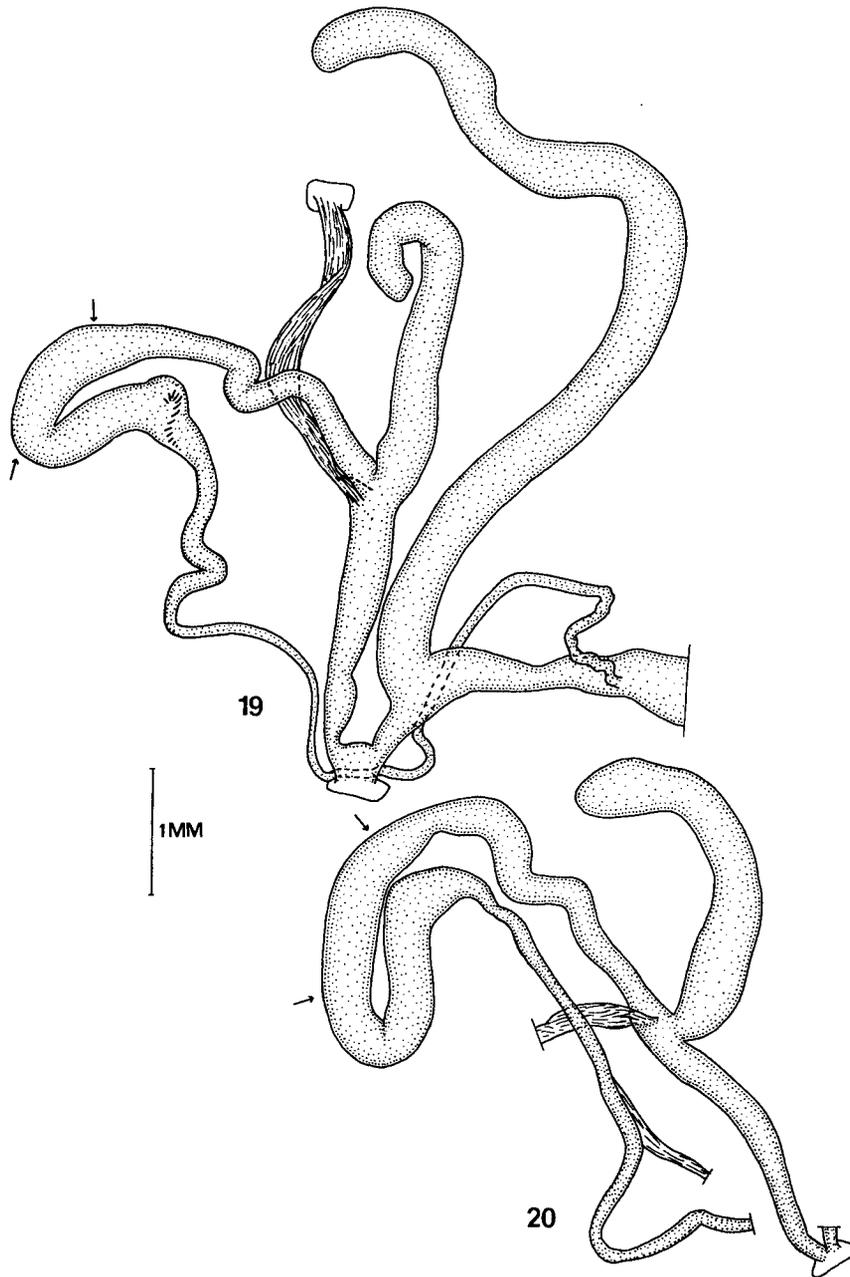


Fig. 19. *Orcula dolium gracilior* Zimmermann, Genitalorgane; Adlitzgraben bei Schottwien, Niederösterreich (Backhuys, Gittenberger & Ripken leg.); (RMNH Pr. 339d).
 Fig. 20. *Orcula (dolium) pseudodolium* A. J. Wagner; Ruine Scharnstein im Almtal, Oberösterreich (Elser leg.); (RMNH Pr. 449a).

bezeichnet werden. *O. pseudodolium* kann dennoch nicht einfach als Bindeglied zwischen *O. dolium* und *O. gularis* betrachtet werden. In ihrem Areal leben nämlich auch die zwei sogenannten Stammformen ohne dass ein unentwirbares Gemisch vorzuliegen scheint (vgl. Klemm, 1974: Karten 25, 27, 28). Statistische und ökologische Untersuchungen an einem grösseren Material werden die Ergebnisse bringen müssen wonach entschieden werden kann ob *O. pseudodolium* als selbständige Art oder anders aufgefasst werden soll.

Die von Zimmermann (1932: 42, Taf. 1 Fig. 41, 42) als Zwischenformen *O. dolium-conica* erwähnten Gehäuse gehören nach Klemm (1967: 104) zu *O. conica*. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird durch die anatomischen Daten unterstützt. Beide Arten sind nicht nahe verwandt. Siehe auch bei *O. spoliata*.

Folgendes Material wurde untersucht: *O. d. dolium*: Niederösterreich, Gutenstein, 1 Ex. (NMW 73949); —, Stixenstein, 3 Ex. (Gittenberger leg.); Oberösterreich, Ruine Scharnstein im Almtal, 1 Ex. (Elser leg.); —, Weyer, 3 Ex. (NMW 73952); Steiermark, Spital am Semmering, 2 Ex. (NMW 73947). *O. d. edita*: Niederösterreich, Baumgartnerhaus (Schneeberg Gebiet), 3 Ex. (NMW 73948). *O. d. gracilior*: Niederösterreich, Adlitzgraben bei Schottwien, 4 Ex. (Backhuys, Gittenberger & Ripken leg.). *O. d. pseudodolium*: Oberösterreich, Ruine Scharnstein im Almtal, 3 Ex. (Elser leg.). *O. d. pseudogularis*: Niederösterreich, Türkensturz bei Gleisenfeld im Pittental, 4 Ex. (Backhuys, Gittenberger & Ripken leg.).

Der Genitalapparat von *O. dolium* wird auch von Soós (1917: 62, 146, Fig. 38; 1925: 95) und, sehr ausführlich, von Steenberg (1925: 53, Taf. 8 Fig. 1, 2) beschrieben. Hudec (1965: 159, Fig. 5) erwähnt *O. d. brancsikii* Clessin, 1887, und gibt dazu eine Abbildung der Genitalorgane.

Orcula gularis (Rossmässler, 1837) (Fig. 21-22). — In erster Linie kann auf das bereits bei *O. dolium* Gesagte verwiesen werden. Ergänzend sei noch erwähnt, dass im schwach spiralig gedrehten Lumen des distalen Endteiles, Teil IV, des Epiphallus eine Reihe kleiner Septa erkennbar ist (Fig. 21a). Ähnliche Septa bilden bei *O. dolium* die kleinen Schuppen in Teil IV des Spermatophoren (Taf. 1 Fig. 1). Man kann theoretisch ein *O. dolium* Genitalapparat zu einem von *O. gularis* transformieren dadurch, dass man, etwas drehend, am distalen Ende des Epiphallus zieht bis das Caecum abgeflacht ist und der Endteil verschmälert.

O. gularis unterscheidet sich von *O. austriaca*, *O. faueri*, *O. pseudofuchsi* und *O. tolminensis*, einer Gruppe wohl nahe verwandter Formen, durch das verhältnismässig längere Flagellum, welches meist mehr als die Länge des

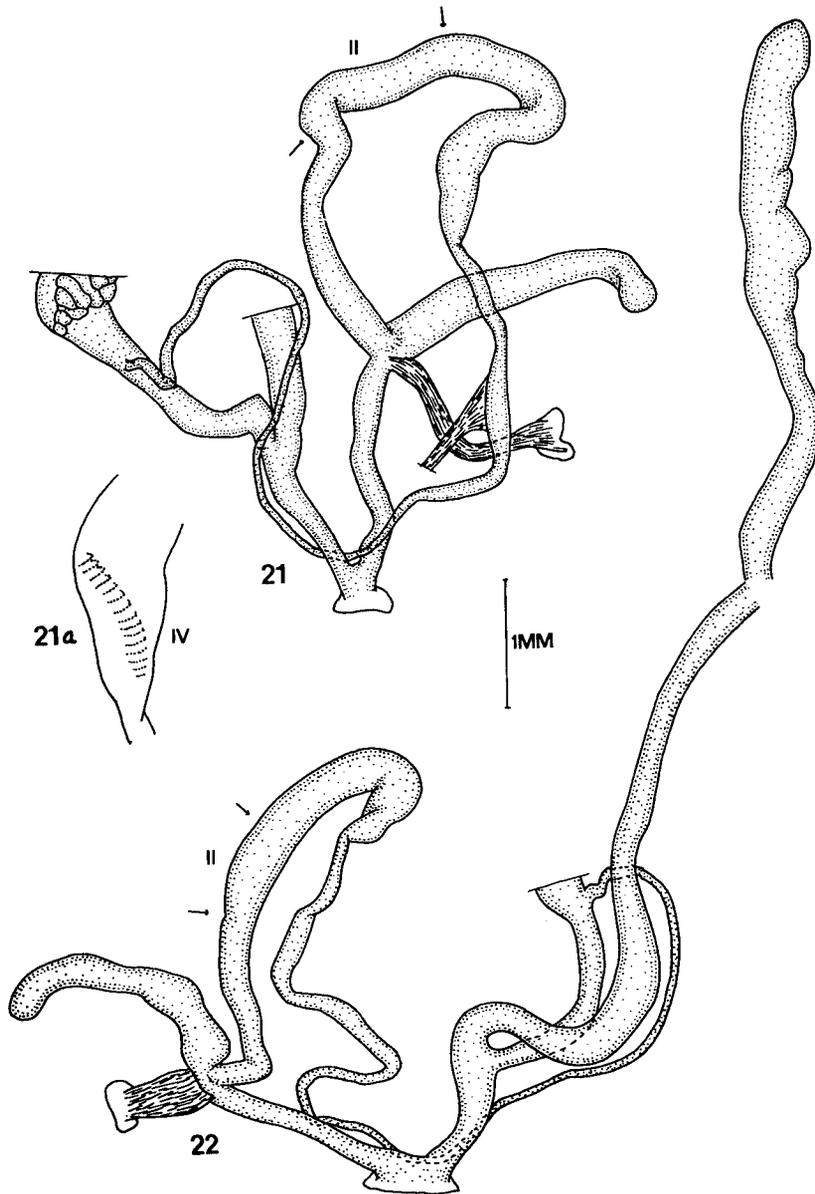


Fig. 21, 22. *Orcula gularis* (Rossmässler), Genitalorgane, mit (21a) Detail des distalen Endteiles des Epiphallus mit eingezeichneter Lumenstruktur; Tristacher Seewand bei Lienz, Ost Tirol (Kofler leg.); (21, RMNH Pr. 342a; 22, RMNH Pr. 342b).

proximalen Epiphallus misst. Ausnahmsweise kann es nach Zimmermann (1932: 30, Taf. 1 Fig. 23, 24) Zwischenformen *O. gularis-tolminensis* geben. Bis jetzt konnten derartige Formen nicht anatomisch untersucht werden.

Genitalmorphologisch vermitteln *O. gularis* und *O. tolminensis* zwischen *O. dolium* und der eben genannten Gruppe von Arten mit einem langen proximalen Epiphallus (länger als das Flagellum) und einem schwach bis sehr schwach markierten Übergang vom Epiphallus zum Vas deferens.

O. gularis wurde zuerst von Soós (1925: 95, Taf. 3 Fig. 2) anatomisch untersucht. Seine Beschreibung und Abbildung stimmen mit den hier veröffentlichten Angaben überein. Es wurde Material untersucht von folgenden Fundorten: Oberösterreich, Weyer (NMW 73952/1 Ex.; NMW 73950/2 Ex.); Ost Tirol, Tristacher Seewand bei Lienz, 4 Ex. (Kofler leg.) (von diesem Fundort stammen auch die drei von Soós (1925) untersuchten Tiere).

Orcula tolminensis A. J. Wagner, 1912 (Fig. 23, 24). — Bei *O. tolminensis* setzt die Verjüngung des distalen Teiles des Epiphallus schon weit vor dem wenig scharf markierten Übergang zum Vas deferens an. Die männlichen Ausführgänge sind auffallend schlank gebaut. Das schlauchförmige Flagellum ist wesentlich kürzer als der proximale Teil des Epiphallus. Nach der Struktur des Lumens lässt sich der distale Teil des Epiphallus, der deutlich länger als der proximale Teil I ist, in vier Abschnitte aufteilen: II, der meist proximale Abschnitt, in dem etwa 20 Septa erkennbar sind, welche nach distal schwächer werden; III, ein kurzer Abschnitt mit einfachem Lumen; IVa, mit etwa 15 Septa, welche nach distal schwächer werden und IVb, in dem keine Septa erkennbar sind. In Fig. 23 und 24 sind die Grenzen zwischen diesen Abschnitten durch Pfeile angezeigt worden. Vgl. die Beschreibung des Epiphallus bzw. des Spermatophoren bei *O. dolium* (Taf. 1 Fig. 1); inwiefern Teil IV bei *O. dolium* tatsächlich den Teilen IVa & b bei *O. tolminensis* homolog ist, lässt sich nicht feststellen.

O. tolminensis unterscheidet sich von *O. gularis* durch das verhältnismässig kürzere Flagellum und abweichende Längenverhältnisse des Epiphallus (besonders bei IVa & b). Ausnahmsweise kommen nach Zimmermann (1932: 30, Taf. 1 Fig. 23, 24) Zwischenformen der beiden Arten vor. Leider gelang es mir am angegebenen Fundort, Dachstein-Südseite, nicht solche zur anatomischen Untersuchung zu erbeuten. An mehreren Fundorten beweisen *O. gularis* und *O. tolminensis* ihre Selbständigkeit durch unvermitteltes Zusammenleben. *O. tolminensis* ist auch *O. austriaca* s.l. ähnlich. Sie weicht nur ab durch den verhältnismässig längeren distalen Teil des Epiphallus,

sowie durch das Vorkommen einer nicht terminalen Strecke ohne Septa, Teil III. Bei *O. austriaca* s.l. fehlt Teil III und folgen die Teile II und IVa aufeinander. *O. tolminensis* lebt ohne Übergänge mit *O. a. faueri* zusammen und zeigt so ihre Selbständigkeit dem Rassenkreis *O. austriaca* s.l. gegenüber.

Es wurden zwei Tiere untersucht, welche vom Sarsteinwand, Oberösterreich, stammen (Klemm leg.).

Orcula austriaca Zimmermann, 1932, s.l. (Fig. 25-29). — *O. austriaca* bildet mit *O. faueri* Klemm, 1967, und *O. pseudofuchsi* Klemm, 1967, eine

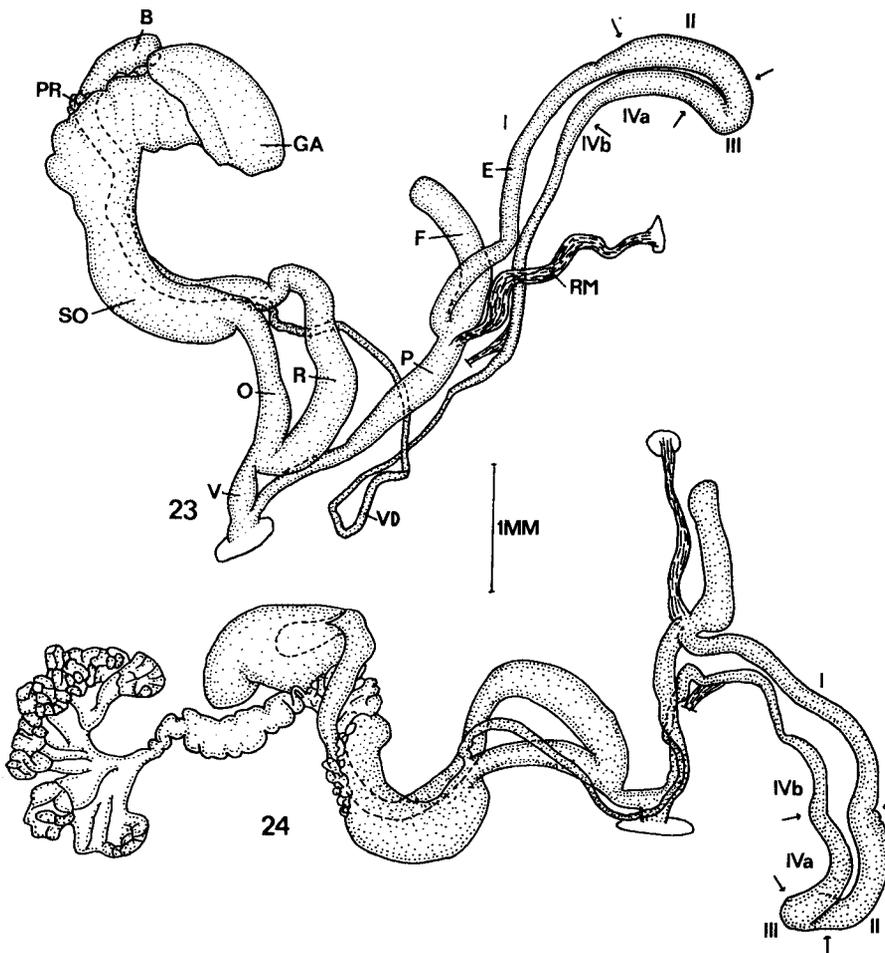


Fig. 23, 24. *Orcula tolminensis* A. J. Wagner, Genitalorgane; Sarsteinwand, Oberösterreich (Klemm leg.); (23, RMNH Pr. 905a; 24, RMNH Pr. 905b).

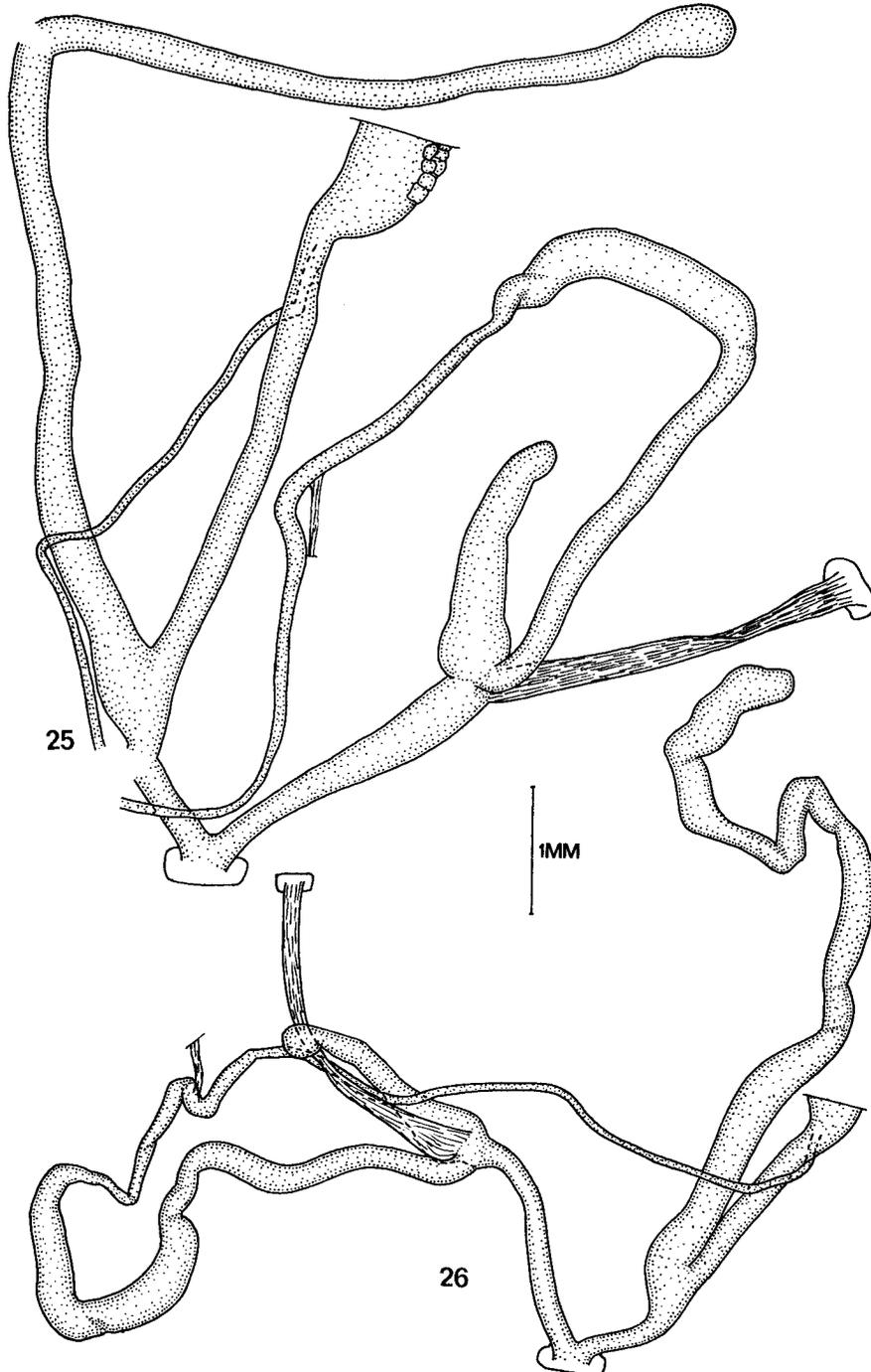


Fig. 25, 26. *Orcula a. austriaca* Zimmermann, Genitalorgane; Höllental, unweit der Raxbahn Talstation, Niederösterreich (Gittenberger leg.); (25, RMNH Pr. 343a; 26, RMNH Pr. 343b).

Gruppe von einander zumindest im Bau des Genitalapparates recht ähnliche Formen. *O. gularis* und *O. tolminensis* stehen dieser Gruppe nahe. Der Epiphallus ist durch einen langen proximalen Abschnitt charakterisiert, der länger als das Flagellum ist. Der kürzere schlauchförmige distale Abschnitt wird vor dem Anfang des Vas deferens verhältnismässig langsam und regelmässig schmaler, wodurch der Übergang wenig betont wird, hat sonst aber eine konstante Breite. Ein mittlerer Abschnitt ohne Septa, Teil III, ist nicht erkennbar; der distale, sich verschmälende Abschnitt zeigt im Lumen nur anfangs noch schwach einige kleine Septa, sodass man ähnlich wie bei *O. tolminensis* einen Teil IVb unterscheiden kann. Am Spermatophoren ist wahrscheinlich eine einzige lange Reihe von Schuppen vorhanden.

Bei *O. austriaca* s.s. ist wie bei *O. faueri* der basale Teil des Flagellums kugelig angeschwollen. Der Epiphallus ist bezüglich der Breite deutlicher

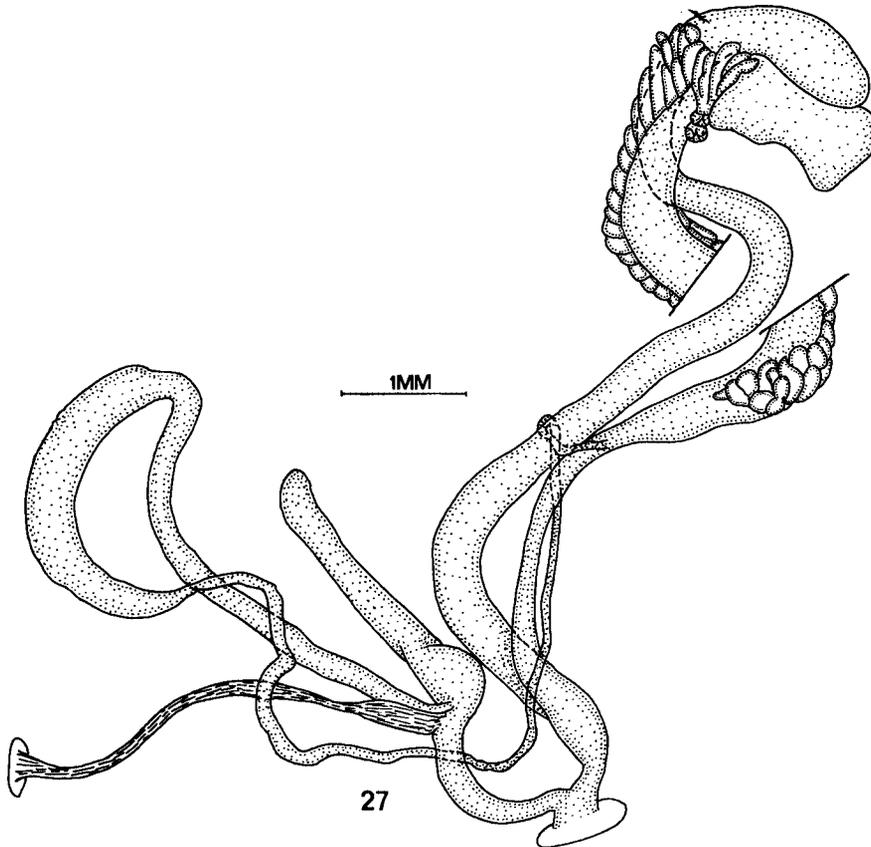


Fig. 27. *Orcula austriaca faueri* Klemm, Genitalorgane; Westfuss Kuhberg, Hochobir, Karawanken, Kärnten, 850 m ü. M. (Gittenberger leg.); (RMNH Pr. 906a).

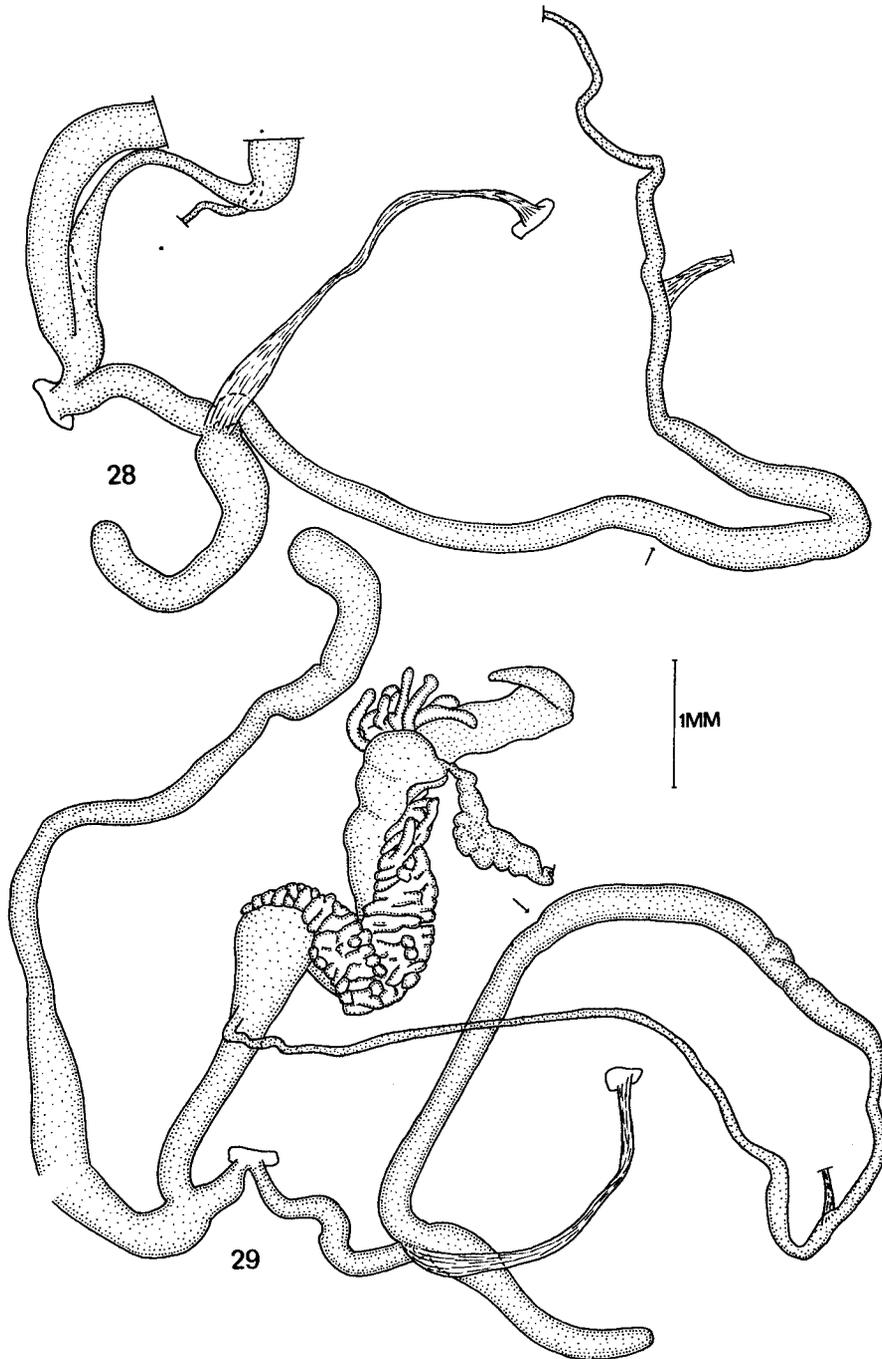


Fig. 28, 29. *Orcula austriaca pseudofuchsi* Klemm, Genitalorgane; Gösingberg bei Ternitz, Niederösterreich (Gittenberger leg.); (28, RMNH Pr. 345; 29, RMNH Pr. 345e).

in einen proximalen und einen distalen Teil zu trennen als bei *O. pseudofuchsi*, bei der diese zwei Abschnitte kaum verschieden breit sind. Nach dem vorliegenden anatomischen Material lässt sich *O. austriaca* s.s. nicht von *O. faueri* unterscheiden.

Eine nahe Verwandtschaft zwischen *O. austriaca* und *O. spoliata* ist nach dem anatomischen Befund nicht wahrscheinlich, das distale Ende des Epiphallus ist bei beiden Arten auffallend verschieden. Die beiden Taxa werden daher in der vorliegenden Arbeit nicht mehr wie bis jetzt als Unterarten nebeneinander gestellt, sondern als selbständige Arten geführt. Klemm (1967: 108-109) betont die nahen gehäusemorphologischen und zoogeographischen Beziehungen zwischen *O. austriaca* und *O. pseudofuchsi*. Wo nun feststeht, dass diese Formen einander auch im Bau des Genitalapparates recht ähnlich sind, möchte ich sie als Unterarten einer Art auffassen, *O. a. austriaca* und *O. a. pseudofuchsi* **comb. nov.** Als dritte Unterart muss *O. a. faueri* **comb. nov.** hier angeschlossen werden, weil sie nach dem Genitalapparat nicht sicher von *O. a. austriaca* zu trennen ist und im Gehäusebau dieser Unterart auch nicht sehr unähnlich ist. Die drei Subspecies kommen an keiner Stelle miteinander in Berührung und Zwischenformen gibt es daher nicht. Man könnte die drei Taxa auch als Arten innerhalb einer Superspecies anführen.

Folgendes Material wurde untersucht: *O. a. austriaca*: Niederösterreich, Gutenstein, 1 Ex. (NMW 73949); —, Höllental, unweit der Raxbahn Talstation, 4 Ex. (Gittenberger leg.); —, Kernhof, 1 Ex. (Gittenberger leg.). *O. a. faueri*: Kärnten, Karawanken, Hochobir, Westfuss Kuhberg, 850 m ü. M., 2 Ex. (Gittenberger leg.). *O. a. pseudofuchsi*: Niederösterreich, Gösingberg bei Ternitz, 5 Ex. (Gittenberger leg.).

Orcula schmidtii (Küster, 1843?) (Fig. 30, 31). — Die einzige ausseralpine *Orcula* Art welche untersucht werden konnte, ist durch den wenig prononcierten Übergang vom Epiphallus zum Vas deferens, sowie durch das Fehlen einer Strecke ohne Septa im Lumen des distalen Epiphallus, *O. austriaca* ähnlich. Sie unterscheidet sich dennoch dadurch, dass die Septa im distalen Epiphallus bis unmittelbar vor dem Anfang des Vas deferens sehr gut erkennbar sind, d.h. der bei *O. austriaca* vorhandene Teil IVb fehlt. Der distale Teil des Epiphallus ist länger als der proximale Teil. Am Spermatophoren lassen sich wahrscheinlich nur zwei Teile unterscheiden: den stiel förmigen Teil I und einen Teil mit zahlreichen Schuppen, welche nach hinten zu niedriger werden. Sehr charakteristisch für *O. schmidtii* ist das kurze gedrungene Flagellum, welches nur etwa 1/3 des proximalen Epiphallus misst; der basale Teil ist breit angeschwollen, darauf steht der schmalere distale Teil etwas schief gestellt.

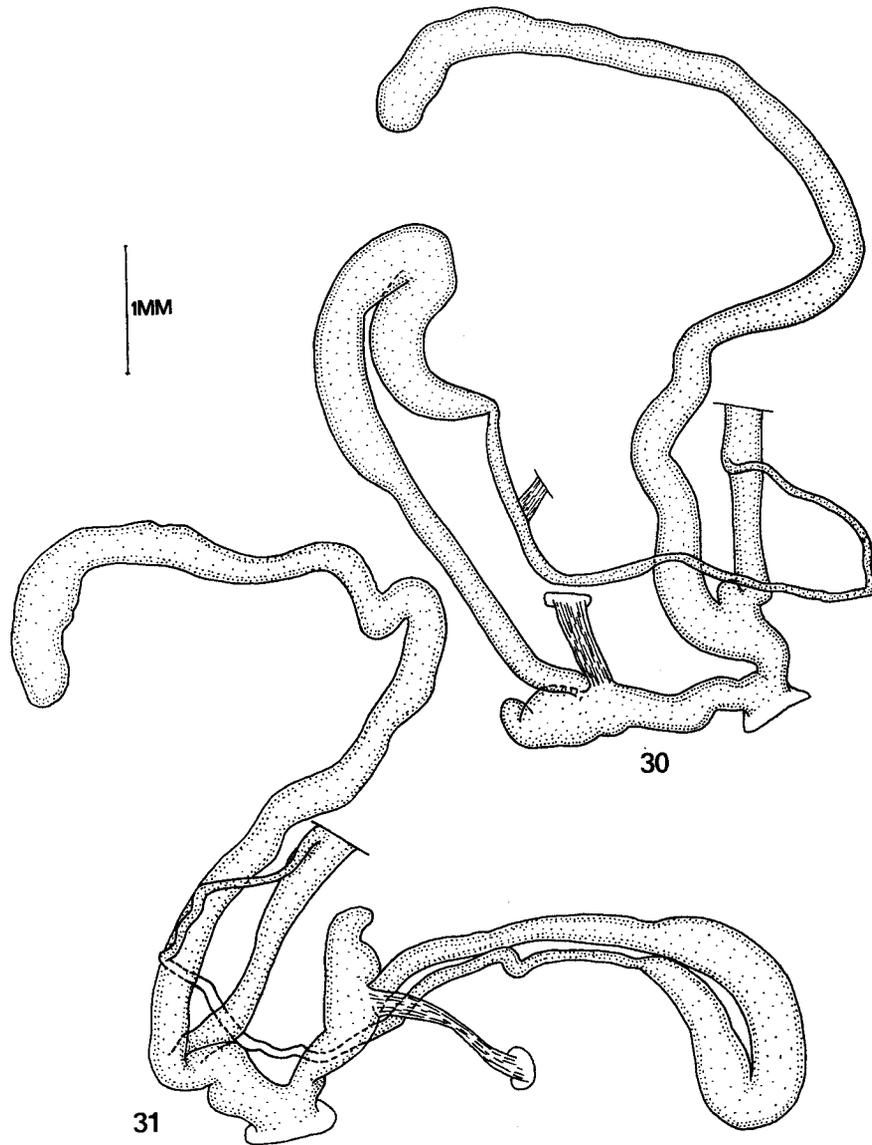


Fig. 30, 31. *Orcula schmidtii* (Küster), Genitalorgane; Galičica Nordhang, Makedonija, 1800 m ü. M. (Rähle leg.); (30, RMNH Pr. 907a; 31, RMNH Pr. 907b).

O. schmidtii steht keiner weiteren *Orcula* Art besonders nahe. Ihr Spermatophor ist ähnlich wie bei *Fauxulus (Anisoloma) glanzvillianus darglensis* (Fig. 3) ausgebildet.

Pupa schmidtii wird von Küster in Martini & Chemnitz, "Systematisches Conchylien-Cabinet", (1) 15 (42), beschrieben. Nach Smith & England (1937: 92) erschien die Lieferung mit Küster's Beschreibung spätestens 1843 und nicht vor 1841. Die Angabe "1859" in Jaeckel, Klemm & Meise (1958: 147) beruht daher auf einem Irrtum.

Zwei Tiere wurden anatomisch untersucht. Sie stammen vom Nordhang des Galičica Gebirges, Makedonija, 1800 m ü. M. (Rähle leg.).

Abschliessend sei noch darauf hingewiesen, dass Zimmermann (1932) drei Höhenformen bei *Orcula* beschrieben und benannt hat, welche oft als Unterarten interpretiert werden. Siehe z.B. Klemm (1974: 128, 130) für Bemerkungen zu diesen Höhenrassen, welche leider nicht anatomisch untersucht werden konnten. Es handelt sich um *O. austriaca oreina*, *O. dolium oreina* und *O. gularis oreina*, drei Homonyme nach den Nomenklaturregeln (Art. 57). *O. gularis oreina* wird die relative Priorität zuerkannt. Es müssen daher zwei Nomina nova eingeführt werden: *O. dolium raxae* **nom. nov.** für *O. dolium oreina* und *O. austriaca goelleri* **nom. nov.** für *O. austriaca oreina*. Die neuen Namen werden nach den Originalfundorten Rax und Göller gebildet.

Sphyradium Charpentier, 1837

Schileyko (1976: 55, Fig. 6, 56) führt *Sphyradium* als selbständige Gattung; frühere Autoren (z.B. Zilch, 1959: 155) haben das Taxon als Untergattung von *Orcula* eingestuft. Nur die Typusart, *S. doliolum* (Bruguière, 1792), wurde anatomisch untersucht (Schileyko, op. cit.; Soós, 1917: 61, 146, Fig. 36). Diese unterscheidet sich von allen bekannten *Orcula* Arten dadurch, dass die Schlinge in den männlichen Ausführungsgängen, welche u.a. bei *Orcula* zur Bildung des Flagellums führt (Hudec, 1965: 159), hier offenbar im Laufe der Ontogenie nicht ganz zusammengewachsen ist und nur durch ein Muskelbändchen betont wird. Ausserdem inseriert der primäre Penisretraktor an einem Blindsack und gibt es einen sekundären, schwächeren, Retraktormuskel am dünnen proximalen Teil des Epiphallus; das Vas deferens zeigt keinen verdickten Abschnitt. Schliesslich sei das kurze Receptaculum seminis betont, dessen Bursa nicht bis zur Eiweissdrüse reicht. Diese Unterschiede sind nicht unerheblich und es gibt daher keinen direkten Anlass von der Auffassung Schileyko's abzuweichen. Weitere Untersuchungen, an anderen Vertretern des Taxon *Sphyradium* sind erwünscht. So ist der Bau des Spermatophoren noch unklar.

PAGODULININAE

Pagodulina Clessin, 1876

Schileyko (1976: 57) führt neben *Pagodulina* s. str. eine neue, monotypische, Untergattung *Crystallifera* ein, mit *P. lederi* (Boettger, 1886) als Typusart. Die folgenden Merkmale werden dabei als für *Crystallifera* typisch hervorgehoben: 1) Receptaculum seminis gleich unterhalb der Abzweigung des Diverticulum mit einer bohnenförmigen Drüse; 2) Penis mit tetragonalen Kristallen im Lumen; 3) männliche Ausführgänge mit zwei etwa gleich kräftigen Retraktormuskeln, welche beim Übergang Penis-Epiphallus bzw. am distalen Teil des Epiphallus inserieren; 4) Diverticulum des Receptaculum seminis lang, d.h. reicht weit über die Bursa hinaus. Zu dieser Begründung der Zweiteilung der Gattung *Pagodulina* ist Folgendes zu sagen. 1) Eine bohnenförmige Drüse ist nur bei *P. lederi* bekannt; diese merkwürdige Struktur, welche mir sonst von Pupillacea nicht bekannt ist, lässt sich schwer deuten. 2) Auch bei *P. subdola* (Gredler, 1856) und *P. austeniana*

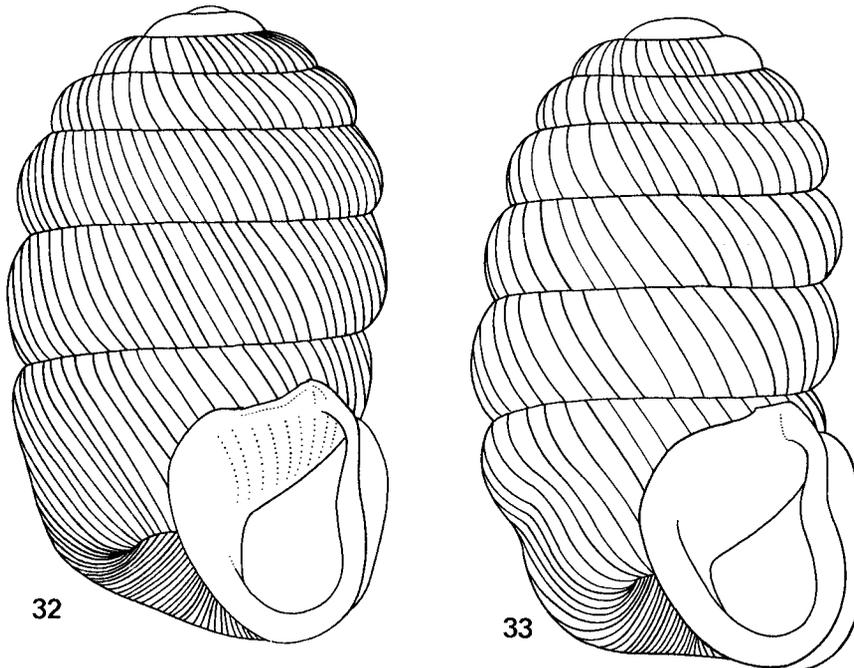


Fig. 32, 33. *Pagodulina* spec.; am Fuss des M. Pra, Val Toscolano, Brescia (Gittenberger leg.). 32, *P. subdola* subspec., mit zwei Palatalfalten; Gehäusehöhe 2,65 mm. 33, *P. austeniana* (Nevill), mit drei Palatalfalten; Gehäusehöhe 3,9 mm. Beide W. C. G. Gertenaar del.

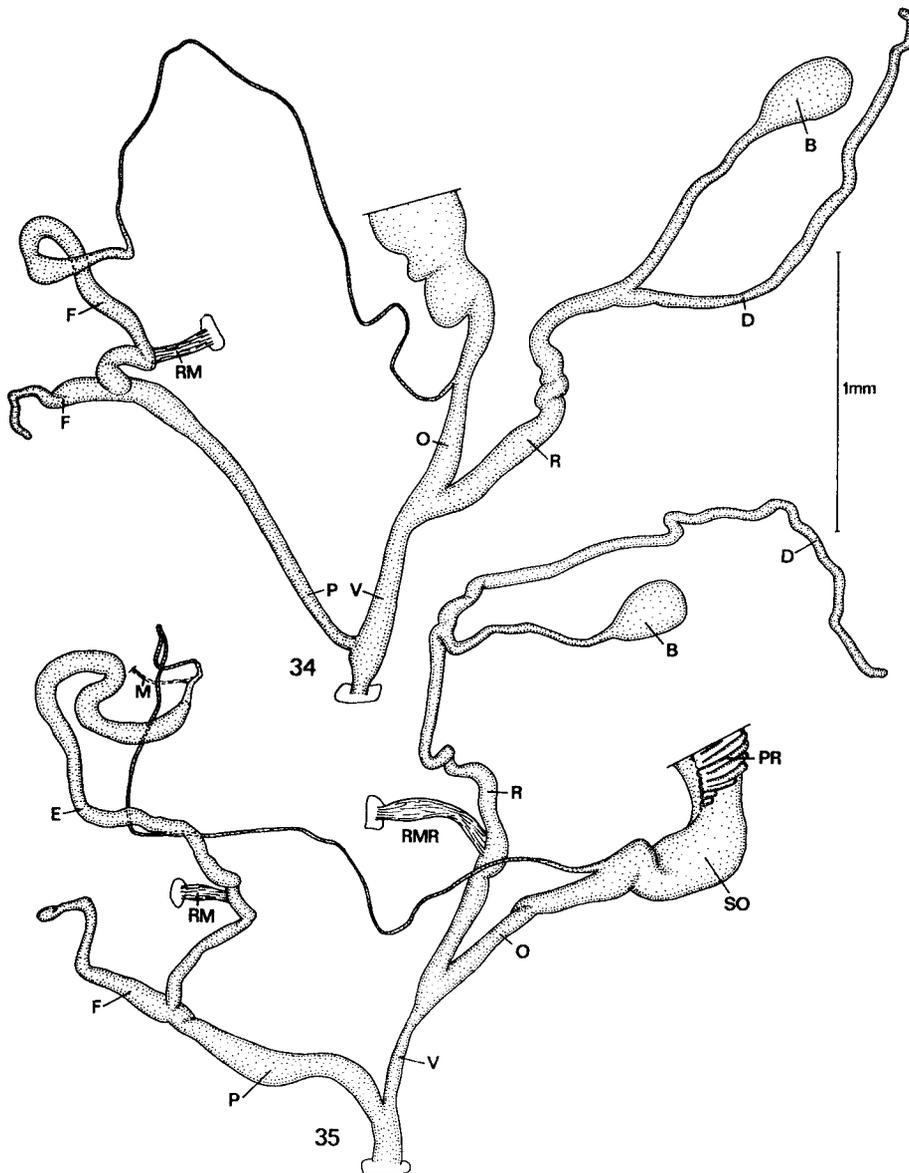


Fig. 34, 35. *Pagodulina* spec., Genitalorgane. 34, *P. a. austeniana* (Nevill); Lierna am Comer See, Como, Italien (Toffoletto leg.); (RMNH Pr. 501b). 35, *P. s. subdola* (Gredler); Giazza, M. Lessini, Verona, Italien, 859 m ü. M. (Girod leg.); (RMNH Pr. 531a).

(Nevill, 1880) konnte ich Kristalle im Penislumen feststellen; die systematische Bedeutung dieses Merkmals ist m.E. nicht besonders hoch einzuschätzen (auch bei *Argna* Cossmann, 1889, wurden Kristalle beobachtet (Gittenberger, 1974: 8)). 3) Zwei etwa gleich kräftige Retraktormuskeln der männlichen Ausführgänge sind nur bei *P. lederi* bekannt; neben dem normalen Penisretraktor ist nur ein kleines Muskelbändchen beschrieben worden, erstmalig von Moquin-Tandon (1856: 388 - Atlas: 49, Taf. 27 Fig. 37), welches am Vas deferens inseriert (siehe Fig. 35: M). Eine besondere Muskulatur wurde auch bei einer Population von *P. subdola* festgestellt (zwei Tiere untersucht; nach dem Gehäuse bestimmt). Es gab dabei ausser des Penisretraktors ein ebenso kräftiger Retraktor am basalen Teil des Pedunculus des Receptaculum seminis (Fig. 35: RMR). 4) Die Länge des Diverticulum ist variabel und ermöglicht keine Zweiteilung. 5) Auch das artgebundene Fehlen oder Vorhandensein eines langen Flagellums könnte man für eine Unterteilung von *Pagodulina* verwenden, was zu einer anderen Einteilung führen würde als die welche von Schileyko (1976) vorgeschlagen wird. Im Licht der vorliegenden anatomischen Daten sind die natürlichen Verhältnisse noch dunkel.

In der vorliegenden Arbeit werden *P. subdola* und *P. austeniana* als verschiedene Arten betrachtet. Bank (1978: 12, Taf. 3 Fig. 3-5) stellte bei Madonna di Campiglio, Trento, einwandfrei das gemeinsame Vorkommen von *P. s. subdola* und *P. austeniana*, ohne Übergänge, fest. J. G. J. Frentrop sammelte die beiden Arten bei der Rifugio Salva bei Molveno, Trento. Selber fand ich westlich vom Garda See neben der dort häufigen *P. a. austeniana* (Fig. 33) an wenigen Stellen auch einen Vertreter des Rassenkreises *P. subdola* (Fig. 32), ebenfalls ohne Zwischenformen. In den Veröffentlichungen von Klemm (1939) und Forcart (1950) werden angesichts der Interpretation der Formenbildung bei *Pagodulina* stark verschiedene Auffassungen verfochten, hauptsächlich nach gehäusemorphologischen Kriterien. Wenn auch die bereits erfolgten anatomischen Untersuchungen neue Argumente brachten, so ermöglichen diese doch noch keine befriedigende Stellungnahme.

Es folgen einige Bemerkungen zu Vertretern der Gattung *Pagodulina* aus Griechenland.

***Pagodulina subdola epirotes* Klemm, 1939, comb. nov. (Taf. 4 Fig. 1)**

Klemm (1939) unterscheidet bei "*P. pagodula*", = *P. subdola* (siehe Forcart, 1950) eine "Rasse vom Peloponnes" und beschreibt daneben aus

Griechenland die Art *P. epirotes*, letztere nach einem einzigen Gehäuse. Die Beschreibung von *P. epirotes* wird von Klemm nach neu gesammeltem Material (1962: 222) hinsichtlich der Nabelbildung berichtigt, d.h. der Nabel ist nicht weit offen sondern meist gänzlich geschlossen.

Inzwischen wurde von Pintér & Subai eine grosse Probe *Pagodulina* gesammelt beim Kloster Demiobas, östlich von Kalamáta (= Kalámai) im Taygetos (= Taiyetos) Gebirge, von wo die "Rasse vom Peloponnes" von Klemm gemeldet wurde. Merkwürdigerweise ist bei fast allen dieser Gehäuse nur die Palatalis superior entwickelt und fehlt jede Spur der Palatalis inferior. Letztere wurde von Klemm jedoch bei allen Gehäusen aus der Umgebung des Klosters Demiobas festgestellt, eine Feststellung welche am Originalmaterial (SMF: 10020/5, 10056/2, 57710/1, 110414/2) bestätigt werden konnte. Die Ausbildung der Palatalfalten ist also variabel, wenn auch die Art und Weise in der sich die Variabilität bemerkbar macht, auffällt. Das von Klemm studierte Material wurde 1883 gesammelt; Pintér & Subai sammelten fast ein Jahrhundert nachher.

P. subdola "Rasse vom Peloponnes" und *P. epirotes* sind daher weder nach der Nabelbildung noch nach der Zahl der Palatalfalten zu trennen. Beide haben abgeflachte Umgänge und die gleiche Zahl von Rippchen, 6-8 am vorletzten Umgang, oberhalb der Mündung. Die Masse sind nicht deutlich verschieden. Bei beiden Formen steigt der letzte Teil des letzten Umganges nicht stark an ("wenig" bzw. "fast gar nicht" nach Klemm, 1939: 252, 255). Die Spiralis ist bei *P. epirotes* nicht deutlich ausgebildet, d.h. die gewölbte Decke des vorletzten Umganges ist "in der Mitte ganz schwach gekielt" (Klemm, 1939: 255). Auch bei *P. subdola* ist die Spiralis jedoch nicht immer kräftig entwickelt.

Nach dem jetzt vorliegenden Material kann die "Rasse vom Peloponnes" als *P. subdola epirotes* bezeichnet werden.

***Pagodulina hauseri* spec. nov. (Taf. 4 Fig. 2)**

Das Gehäuse ist zylindrisch bis eiförmig zylindrisch. Die 6-7½ Umgänge sind stark gewölbt und verhältnismässig eng und regelmässig gerippt. Am vorletzten Umgang, oberhalb der Mündung, kommen 14-17 Rippchen auf 1 mm vor. Ausser der kräftigen, fast vertikalen Columellarlamelle, ist nur noch eine Palatalfalte vorhanden; eine Spiralis fehlt. Der Nabel ist ganz geschlossen. Die Masse sind: H. 2,5-3,0 mm, B. 1,7-1,8 mm.

Ein Penisflagellum ist vorhanden.

P. hauseri ist *P. s. subdola* etwas ähnlich. Letztere hat jedoch zwei Palatalfalten und eine Spiralis, ist etwas mehr zylindrisch, hat weniger

kräftig gewölbte Umgänge und ist durchschnittlich grösser. *P. s. epirotes* Klemm, 1939, hat ebenfalls flachere Umgänge und dazu einen höheren letzten Umgang; sie ist ausserdem weniger eng gerippt (6-8 Rippchen auf 1 mm). *P. lederi* (O. Boettger, 1886) ist grösser, hat flachere Umgänge und eine Spiralis; sie unterscheidet sich ausserdem durch das Fehlen eines Flagellums im Bau des Genitalapparates (Schileyko, 1976: 57, Fig. 7).

P. hauseri ist nur von einem Fundort bekannt: Griechenland, Insel Ikaría (= Nikaria), bei Monokampion, gesiebt unter einer Platane bei einem Bach, 420 m ü. M. (Hauser leg.).

Holotypus (Gehäuse) und 43 Paratypen (Tiere in Alkohol): Muséum d'Histoire Naturelle, Genf. Weitere Paratypen: RMNH 55336/12 Gehäuse; RMNH Alc. 9066/3 Tiere.

Die Art wird nach Herrn Dr. B. Hauser, Genf, benannt. Er stellte mir das Material freundlichst zur Untersuchung zur Verfügung.

***Pagodulina klemmi* spec. nov. (Taf. 4 Fig. 3)**

Die nachfolgende Beschreibung ist Gittenberger & Subai zuzuschreiben.

Das Gehäuse ist zylindrisch und nicht ganz regelmässig gerippt; etwa am vorletzten Umgang stehen die Rippchen am weitesten auseinander. Der Nabel ist ganz geschlossen. Die ersten der 5½-6 Umgänge sind stark gewölbt, die letzten sind abgeflacht. Die Mündungslippe ist ringsum breit und flach umgeschlagen. Am vorletzten Umgang, oberhalb der Mündung, kommen auf 1 mm nur etwa 7 Rippchen vor. Ausser der kräftigen Columellarfalte sind eine Spiralis und zwei Palatalfalten (Suprapalatalis fehlt) ausgebildet. *P. klemmi* ist weitaus die kleinste *Pagodulina* Form. Die Masse sind: H. 2,3-2,6 mm; B. 1,2-1,3 mm.

Anatomie unbekannt.

P. klemmi erinnert am meisten an eine kleine *P. subdola epirotes* Klemm, 1939. Sie unterscheidet sich allerdings nicht nur durch die Masse, sondern auch durch die weniger regelmässige und verhältnismässig weitere Rippung.

P. klemmi ist nur von einem Fundort bekannt: Griechenland, Pelopónnisos, nördlich von Messíni, 2 km westlich der Kreuzung mit der Strasse nach Lámbaina (Pintér & Subai leg.).

Holotypus: RMNH 55337. Paratypen: Sammlung Subai/39 Ex.; RMNH 55338/5 Ex.

Die Art wird Herrn Dr. Walter Klemm zu Ehren benannt.

Abschliessend werden die wichtigsten anatomischen Unterscheidungsmerkmale der verschiedenen Gattungen der Orculidae zusammengefasst (L, lang; K, kurz; —, fehlt; +, vorhanden).

TABELLE I

	Rec. seminis	Diverticulum	Penisappendix	Flagellum
<i>Fauxulus</i>	L	—	—	+
<i>Odontocyclas</i>	K/L	+	—	+
<i>Walklea</i>	K	—	+	+
<i>Pilorcula</i>	K	+	+	+
<i>Orculella</i>	K	—	+	+
<i>Orcula</i>	L	—	—	+
<i>Sphyradium</i>	K	—	—	“+”
<i>Pagodulina</i>	L	+	—	+,—

LITERATUR

- AKRAMOWSKI, N. N., 1976. Fauna der armenischen SSR, Mollusken: 1-268, Taf. 1-16.
Erewan, Akademija Nauk Armjanskoi SSR, Institut Soologii. (In Russisch).
- BACKHUYS, W., 1975. Land & fresh-water molluscs of the Azores: I-XII, 1-350, Karten 1-97, Taf. 1-32. Amsterdam, Backhuys & Meesters.
- BANK, R., 1978. Iets over de molluskenfauna van het Italiaanse plaatsje Madonna di Campiglio (Dolomiti di Brenta). — *De Kreukel*, 14 (1-3): 9-16.
- BRANDT, R. A., 1956. Zur Orculidenfauna der Cyrenaika. — *Arch. Moll.*, 85 (1-3): 69-82, Taf. 4.
- , 1958. Über neue und wenig bekannte Binnenmollusken der Cyrenaika. — *Arch. Moll.*, 87 (1-3): 1-18, Taf. 1-2.
- BRUGGEN, A. C. VAN, 1978. Land molluscs. In: M. J. A. WERGER (Ed.), *Biogeography and ecology of southern Africa: 877-923*. The Hague, Junk.
- BRUSINA, S., 1866. Contribuzione pella fauna dei molluschi Dalmati. — *Verhandl. k.-k. zool.-bot. Ges. Wien*, 16 (Beilage): 1-134, 1 Taf.
- CLESSIN, S., 1887. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. — *Die Mollusken-Fauna Mitteleuropa's*, 2 [2]: 161-320.
- FISCHER-PIETTE, E., & J. BEDOUCHEA, 1965. Mollusques terrestres de Madagascar. Famille Vertiginidae. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, (2) 37 (1): 145-150.
- FORCART, L., 1940. Monographie der türkischen Enidae (Moll., Pulm.). — *Verh. naturf. Ges. Basel*, 51: 106-263, Taf. 1-3.
- , 1950. Wiederbeschreibung von *Pagodulina pagodula* (Des Moulins) aus dem Dep. Dordogne und Bemerkungen zur rassenmässigen Gliederung der Gattung *Pagodulina*. — *Arch. Moll.*, 79 (4-6): 167-174.
- GITTENBERGER, E., 1972. Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea. 2. Die Gattung *Planogyra* (Valloniidae) in Europa. — *Basteria*, 36 (2-5): 63-74.
- , 1973. Idem. III. Chondrininae. — *Zool. Verh. Leiden*, 127: 1-267, Taf. 1-7.
- , 1974. Idem. IV. Ergänzungen zur Kenntnis der Gattung *Argna*. — *Basteria*, 38 (1-2): 1-12.
- , 1975. Idem. V. Die Spelaeodiscinae, erster Nachtrag. — *Zool. Meded. Leiden*, 48 (23): 263-277.
- HELLER, J., 1971. Revision of the genus *Paramastus* Hesse (Enidae). — *Arch. Moll.*, 101 (5-6): 263-273.
- HESSE, P., 1924. Die Anatomie einiger *Orcula*-Arten. — *Arch. Moll.*, 56 (1): 1-13, Taf. 1.
- , 1933. Zur Anatomie und Systematik der Familie Enidae. — *Arch. Naturgesch.*, (n. F.) 2 (2): 145-224.
- HUDEC, V., 1965. Neue Erkenntnisse über die Anatomie von *Argna bielzi* (Ross-

- mässler), und Bemerkungen zur systematischen Stellung der Gattung *Argna* Cossman. — Arch. Moll., 94 (3-4) : 157-163.
- HUDEC, V. & G. I. LEZHAWA, 1969. Bemerkungen zur Erforschung der grusinischen sozialistischen Sowjetrepublik (II). — Sbornik nár. Muz. Praze (Acta Mus. nat. Pragae), 25B (3) : 93-155, Taf. 1-15.
- HUDEC, V. & J. VAŠÁTKO, 1971. Beitrag zur Molluskenfauna Bulgariens. — Acta sci. Bohemoslovacae Brno, (nov. ser.) 5 (2) : 1-38.
- JACKIEWICZ, M. & J. RAFALSKI, 1960. Ślimak *Pagodulina pagodula* (Des Moulins) w Polsce. — Poznańskie Tow. Przyj. Nauk, Matem. - Przyr., (Biol.), 19 (7/1) : 369-384.
- JAECKEL, S. G., W. KLEMM & W. MEISE, 1958. Die Land- und Süßwasser-Mollusken der nördlichen Balkanhalbinsel. — Abh. Ber. staatl. Mus. Tierk. Dresden, 23 (2) : 141-205.
- KLEMM, W., 1939. Zur rassenmässigen Gliederung des Genus *Pagodulina* Clessin. — Arch. Naturgesch., (n. F.) 8 (2) : 198-262.
- , 1962. Die Gehäuseschnecken. In: M. BEIER. Zoologische Studien in West-Griechenland. X. Teil. — Sitz. ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., (I) 171 (6-7) : 203-258.
- , 1967. Über ostalpine *Orculae*. — Arch. Moll., 96 (3-6) : 101-111.
- , 1974. Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse-Schnecken in Österreich. — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., Math. nat. Kl., 117 : 1-503.
- KORMOS, T., 1907. Beiträge zur Molluskenfauna von Kroatien. — Nachrichtsbl. dtsh. malakozool. Ges., 39 (4) : 181-197.
- MOQUIN-TANDON, A., 1856. Histoire des mollusques terrestres de France, 2 (6) : 369-646. Die genauen Veröffentlichungsdaten des zur Gesamtarbeit erschienenen "Atlas de 54 planches" bzw. der "Explications des planches" (: 1-92) sind unbekannt.
- PILSBRY, H. A., 1917. Man. Conch., (2: Pulmonata) 24 (95) : 177-256, Taf. 30-38.
- , 1922. Id. 27 (105) : 1-80, Taf. 1-5.
- , 1924. Id. 27 (107) : 129-176, Taf. 12-18.
- , 1931. Id. 28 (110) : 49-96, Taf. 9-12.
- , 1934. Id. 28 (111) : 97-160, Taf. 13-23.
- , 1935. Id. 28 (112) : i-xii, 161-226, Taf. 24-31.
- ROSSMÄSSLER, E. A., 1837. Icon., [1] 1 (5-6) : 1-70, Taf. 21-30.
- , 1838. Icon., [1] 2 (7-8) : 1-44, Taf. 31-40.
- SCHILEYKO, A. A., 1976. Besonderheiten der Organisation und System der Familie *Orculidae* (Gastropoda). — Wiss. Berichte der Hochschule, (biol. Wiss.), 4 : 47-58. (In Russisch).
- SMITH, E. A. & H. W. ENGLAND, 1937. Martini and Chemnitz (Kuester's edition) Systematisches Conchylien-Cabinet, 1837-1918. — Journ. Soc. Bibl. Nat. Hist., 1 (4) : 89-99.
- SOÓS, L., 1917. Zur systematischen Anatomie der ungarischen Pulmonaten. — Ann. Mus. nat. Hungarici, 15 (1) : 1-165 (1-135 in Ungarisch; 136-165 in Deutsch).
- , 1924. Zur Kenntnis des Genitalapparates von *Orcula*. — Arch. Moll., 56 (4) : 169-171.
- , 1925. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Genitalapparates von *Orcula*. — Arch. Moll., 57 (3) : 94-99, Taf. 3.
- STEENBERG, C. M., 1925. Études sur l'anatomie et la systématique des maillots (Fam. Pupillidae s. lat.). — Vidensk. Medd. Dansk naturh. For., 80 : 1-215.
- ZILCH, A., 1959. Gastropoda, Euthyneura. — Handb. Paläozool., 6 (2) 1 : I-XII, 1-200.
- ZIMMERMANN, S., 1932. Über die Verbreitung und die Formen des Genus *Orcula* Held in den Ostalpen. — Arch. Naturgesch., (n. F.) 1 (1) : 1-56.

SUMMARY

The subdivision of the Orculidae is discussed, using literature data as well as the results of original research, i.e., the dissection of animals belonging to the following species or subspecies, hitherto unknown with regard to the structure of the genitalia: *Fauxulus* (*F.*) *ovularis*, *F.* (*Anisoloma*) *glanwilliamus darglensis*, *Odontocyclus kokeilii*, *Walklea rosmaessleri*, *Orcula a. austriaca*, *O. a. faueri*, *O. a. pseudofuchsi*, *O. dolium edita*, *O. d. gracilior*, *O. d. pseudogularis*, *O. (d.) pseudodolium*, *O. fuchsi*, *O. restituta*, *O. schmidtii*, *O. spoliata*, *O. tolminensis*, and *Pagodulina a. austeniana*. Additional data on the genitalia are given for *Orcula conica*, *O. d. dolium*, *O. gularis* and *Pagodulina subdola*.

Fauxulus, *Odontocyclus* and *Walklea* gen. nov. are considered Orculidae, Orculinae, because of the penial retractor muscle inserting near the base of the conspicuous flagellum, where the penis joins the epiphallus. The same configuration is found in *Orcula*, *Orculella* and *Pilorcula*. In *Sphyradium* the loop originally found in the male genitalia is not grown together to a flagellum as large as in the other taxa. *Walklea* gen. nov. is introduced for *W. rosmaessleri*, which differs very conspicuously from *Odontocyclus kokeilii* in the structure of the genitalia; after their shells the species have been considered congeneric for a long time. Table I (p. 42) summarizes the main differences between the genera. Also *Afriboysidia* might belong to the Orculinae.

Two nomina nova are introduced, *Orcula dolium raxae* nom. nov. for *O. d. oreina* Zimmermann, 1932, and *Orcula austriaca goelleri* nom. nov. for *O. a. oreina* Zimmermann, 1932. *Orcula austriaca faueri* and *O. a. pseudofuchsi* are new combinations.

Pagodulina is placed in a separate subfamily Pagodulininae because of the shell structure (palatal lamellae deeply inside; last part of body whorl running straight forward), the radula (an additional cusp is situated between the main cusp and the side cusp in the lateral teeth), and, less distinctive, the genitalia (the flagellum may be lacking; if present, the retractor muscle does not insert near its base). *P. hauseri* spec. nov. and *P. klemmi* spec. nov. are described from Greece. The description of the latter species has been prepared by Gittenberger & Subai, who, consequently, should be considered the authors of it. *P. subdola epirotes* comb. nov. is introduced.

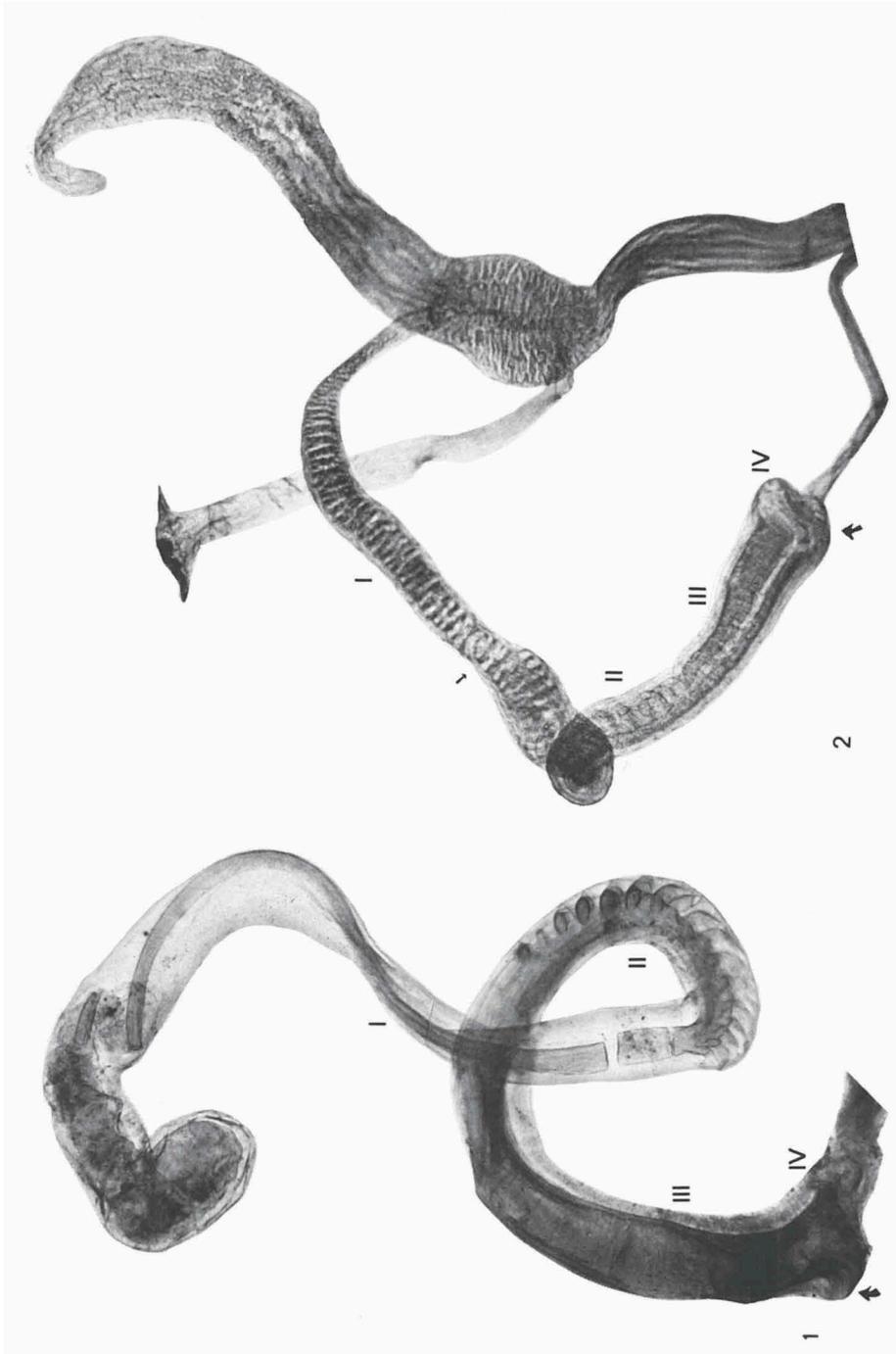


Fig. 1. Spermatophor im Receptaculum seminis bei *Orcula d. dolium* (Draparnaud); Spital am Semmering, Steiermark (NMMW 73947).
 Siehe Text. Fig. 2. Männlicher Teil der Genitalorgane von *Odontocyclas kokeili* (Rossmässler); Dolški Graben, nw. der Velika
 Planina, Kamniške Planine (Steiner Alpen), 875 m ü. M. (RMNH Pr. 571). Siehe Text.

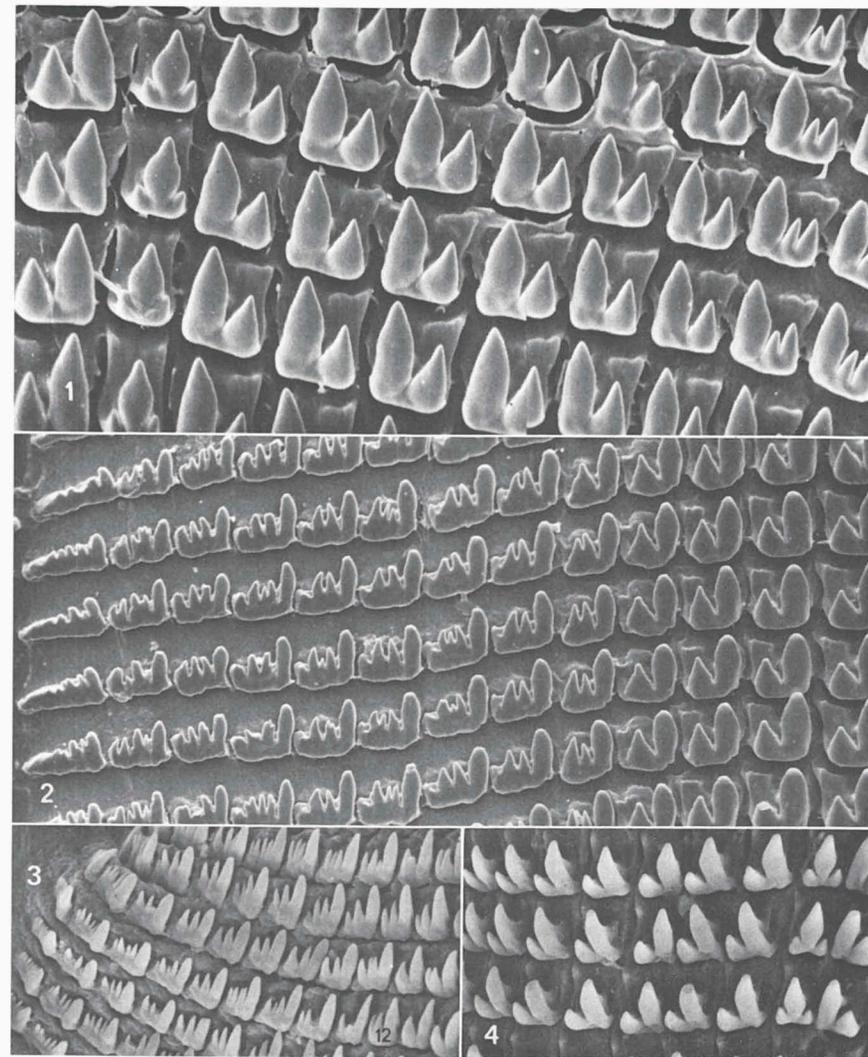


Fig. 1. *Odontocyclus kokeilii* (Rossmässler), Radula (schliesst an Taf. 3 Fig. 1 an); Tal der Kanuniška Bela, Kamniške Planine (= Steiner Alpen), 650-770 m ü. M.; $\times 740$. Fig. 2. *Orcula d. dolium* (Draparnaud), Radula (schliesst an Taf. 3 Fig. 2 an); Glasenbachklamm bei Salzburg, Salzburg; $\times 630$. Fig. 3, 4. *Fauxulus (F.) ovularis* (Küster), Radula (die Zahnnummer ist in Fig. 3 angegeben worden, rechts unten); Cape Agulhas, Südafrika; $\times 680$.

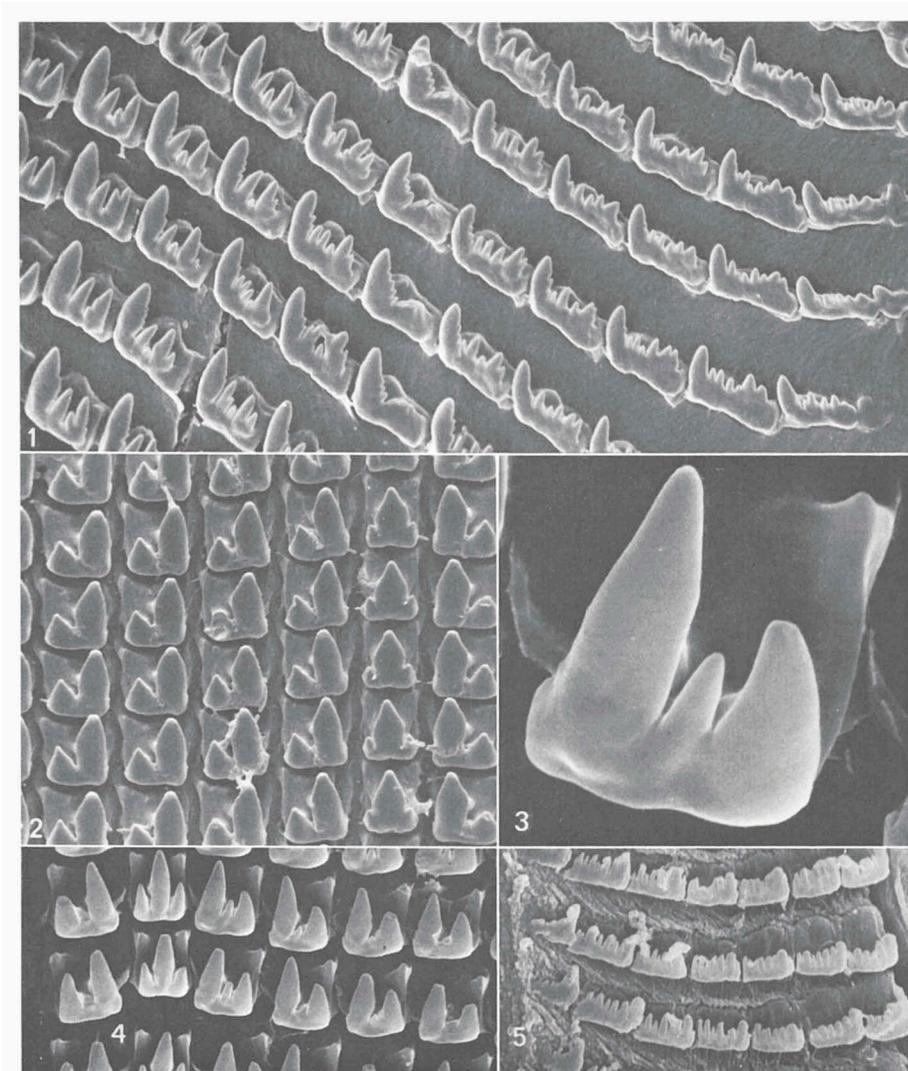


Fig. 1. *Odontocyclas kokeilü* (Rossmässler), Radula (schliesst an Taf. 2 Fig. 1 an); Tal der Kamniška Bela, Kamniške Planine (= Steiner Alpen), 650-770 m ü. M.; $\times 740$.
 Fig. 2. *Orcula d. dolium* (Draparnaud), Radula (schliesst an Taf. 2 Fig. 2 an); Glasenbachklamm bei Salzburg, Salzburg; $\times 630$. Fig. 3-5. *Pagodulina subdola* (Gredler), Teile der Radula; Giuzzi, M. Lessini, Verona, 850 m ü. M. 3, Erster Zahn neben dem Zentralzahn; $\times 6300$. 4, Zentraler Teil; $\times 1260$. 5, Randzähne; $\times 1260$.

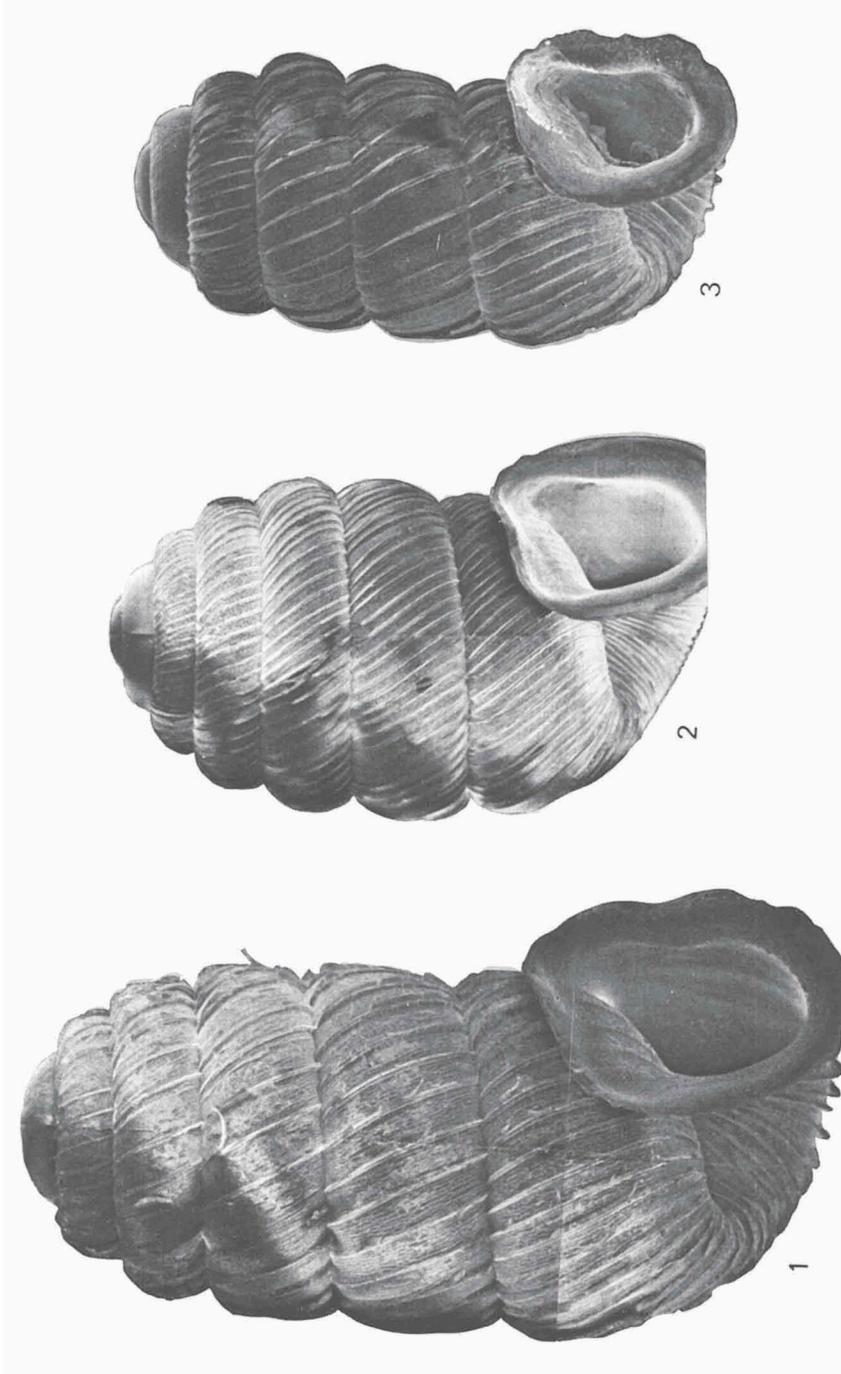


Fig. 1-3. *Pagodulina* spec. nov. aus Griechenland. 1. *P. subdola eptotes* Klemm; Umgebung des Klosters Demiobas, östlich von Kalamáta (= Kalámai) im Taygetos (= Tayetos) Gebirge, Peloponnisos (Pinter & Subai leg.); Gehäusehöhe 3,5 mm; (Slg. Subai). 2. *P. hauseri* spec. nov., Holotypus; Insel Ikaría, bei Monokampion (Hauser leg.); Gehäusehöhe 2,75 mm; (Muséum d'Histoire Naturelle, Genf). 3. *P. klemmi* spec. nov., Holotypus; nördlich von Messini, 2 km westlich der Kreuzung mit der Strasse nach Lámbaina, Peloponnisos (Pinter & Subai leg.); Gehäusehöhe 2,5 mm; (RMNH 55337).