

## Zur Systematik der Gattung *Cepaea* HELD 1838 (Gastropoda, Stylommatophora, Helicidae)

HARTMUT NORDSIECK

**Abstract:** In this paper, the current system of the genus *Cepaea* HELD 1838 is checked by a character analysis of the species. As result it is demonstrated that the genus consists of three groups which are evaluated as subgenera: *C. (Austrotachea)*, *C. (Hylotachea)* and *C. (Cepaea)*.

**Keywords:** Gastropoda, Pulmonata, Helicidae, *Cepaea*, taxonomy, subgenera, Europe.

**Zusammenfassung:** In dieser Arbeit wird das gegenwärtige System der Gattung *Cepaea* HELD 1838 durch eine Merkmalsanalyse der Arten überprüft. Als Ergebnis wird gezeigt, dass die Gattung aus drei Gruppen besteht, die als Untergattungen gewertet werden: *C. (Austrotachea)*, *C. (Hylotachea)* und *C. (Cepaea)*.

### Einleitung

Die Untergliederung der Gattung *Cepaea* HELD 1838, zu der die allseits bekannten Bänderschnecken gehören, ist von Bedeutung für die Erforschung einer ganzen Gruppe der Unterfamilie Helicinae, zu der weitere rezente und auch zahlreiche fossile Gattungen gerechnet werden, (z. B. *Caucasotachea* C. BOETTGER 1909, rezent und fossil, *Palaeotachea* JOOSS 1912 und *Megalotachea* PFEFFER 1929, nur fossil).. Im zur Zeit anerkannten System (BANK & al. 2001, SCHILEYKO 2006) wird die Gattung in zwei Untergattungen geteilt, *C. (Austrotachea)* PFEFFER 1930 und *C. (Cepaea)*, die jeweils zwei Arten enthalten. Die Arten einer Untergattung sollten demnach näher miteinander verwandt sein als mit den Arten der jeweils anderen Untergattung. Ob dies tatsächlich ein Ergebnis der bisherigen Untersuchungen ist, wird in diesem Artikel diskutiert.

### Geschichte der Erforschung

Zur Gattung *Cepaea* werden seit etwa einem Jahrhundert nur noch vier rezente Arten gezählt, nämlich die Typusart *C. nemoralis* (LINNAEUS 1758) und die Arten *C. hortensis* (O. F. MÜLLER 1774), *C. sylvatica* (DRAPARNAUD 1801) und *C. vindobonensis* (C. PFEIFFER 1828). Diese Arten, speziell die beiden besser bekannten Arten *C. nemoralis* und *C. hortensis*, wurden von zahlreichen Autoren des vorigen Jahrhunderts untersucht, von Conchyliologen, die die makroskopisch sichtbaren Gehäusemerkmale verglichen, und von einigen Anatomen, die hauptsächlich die Genitalmorphologie erforschten (besonders HESSE 1920). Auch ein Paläontologe, PFEFFER (1930), beteiligte sich daran; er war gezwungen, bei der Untersuchung der zahlreichen beschriebenen fossilen „*Cepaea*“-Arten (sensu WENZ 1923) auch die nur mikroskopisch sichtbaren Gehäusemerkmale der rezenten Arten zu berücksichtigen. Die Ergebnisse der Gehäusemorphologen und Anatomen wurden von EHRMANN (1933) in der bekannten Fauna Mitteleuropas zusammengefasst. Die später erschienenen Faunen (z. B. LOŽEK 1964, KERNEY & al. 1983, MANGANELLI & al. 1995) enthielten, wenn Beschreibungen gegeben wurden, keine weiterführenden Angaben.

Schon länger waren die Bänderschnecken, allerdings nur die beiden bekannteren Arten *C. nemoralis* und *C. hortensis*, wegen der großen Variabilität ihrer Gehäuse ein beliebtes Forschungsobjekt von Genetikern. Zwei Gruppen, Cytogenetiker (z. B. GILL & CAIN 1986, hier auch die zugehörige Literatur) und Populationsgenetiker (besonders SCHILDER & SCHILDER 1953 und 1957, hier fast die gesamte ältere Literatur zu *Cepaea*), beschäftigten sich auch mit den beiden anderen Arten.

Ein erster Ansatz zu einer Gattungssystematik findet sich bei HESSE (1920: 79-99), der die Gattung nach Merkmalen des Genitalapparats in zwei Gruppen gliederte, eine mit *C. nemoralis* und *C. hortensis*, die andere mit *C. vindobonensis* und *C. sylvatica*. Gehäusemerkmale wurden dabei nicht verwendet. PFEFFER (1930: 293-294) dagegen zerlegte die Gattung nach bestimmten Gehäusemerkmalen (siehe unten) in drei Gattungen, *Austrotachea* für *C. vindobonensis*, *Hylotachea* für *C. sylvatica* und *Cepaea* für die beiden Arten *C. nemoralis* und *C. hortensis*. Andere Gehäusemerkmale und anatomische Merkmale berücksichtigte er dabei nicht. EHRMANN (1933: 144-148) unterteilte die Gattung zwar nicht, gab aber einen Bestimmungsschlüssel, der die Arten in drei Schritten trennt, im ersten *C. vindobonensis* von den übrigen, im zweiten *C. sylvatica* von den beiden anderen und im dritten die beiden Arten *C. nemoralis* und *C. hortensis*. Die Ergebnisse von PFEFFER (1930) wurden von ihm allerdings nicht berücksichtigt; stattdessen untersuchte er die von diesem verwendeten Gehäusemerkmale selbst.

Ein weiterer Versuch, die Gattung zu untergliedern, wurde von Cytogenetikern gemacht. GILL & CAIN (1986: 319, fig. 2) gliederten die Gattung nach der Chromosomenzahl (haploide Zahl = n) in zwei Gruppen, eine mit n = 22 für *C. nemoralis* und *C. hortensis* und eine mit n = 25 für *C. vindobonensis* und *C. sylvatica*. Bei den beiden letzteren fanden sie allerdings zwei verschiedene Karyotypen; insgesamt gibt es also drei Karyotypen. Gehäusemorphologische oder anatomische Ergebnisse berücksichtigten sie nicht. Populationsgenetiker dagegen, z. B. SCHILDER & SCHILDER (1953, 1957), machten keinen Versuch, die Gattung zu untergliedern, obwohl sie (1953: 12-13) die Arten nach morphologischen Merkmalen unterschieden. Die Autoren berücksichtigten dabei weder die Arbeit von HESSE noch die von PFEFFER (die erste wird gar nicht, die zweite erst im Nachtrag zitiert).

In den bekannten Handbüchern der Systematik von THIELE (1929-1935) und von ZILCH (1959-1960) wurde die Gattung nicht unterteilt (abgesehen von fossilen Untergattungen bei ZILCH). THIELE (1931: 720) war die Gliederung von PFEFFER noch unbekannt (er erwähnte dessen Gattungsnamen nicht), ZILCH (1960: 717) bezeichnete sie als „sinnlose Spielerei“ und stellte *Austrotachea* und *Hylotachea* in die Synonymie von *Cepaea*.

Einen weiteren Anlauf zu einer Untergliederung der Gattung machte SCHILEYKO (1978: 322-324) in seiner Bearbeitung der Helicoidea der UdSSR. Er trennte *C. vindobonensis* wegen genitalmorphologischer Merkmale von den beiden anderen dort vorkommenden Arten in einer Untergattung *C. (Octadenia)* SCHILEYKO 1978 ab. Dies wurde umgehend von I. SZEKERES (1982: 76) angezweifelt, die die von SCHILEYKO genannten Unterschiede nicht bestätigte und *Octadenia* für synonym mit *Cepaea* erklärte. Beiden war offensichtlich die Aufstellung der Gattung *Austrotachea* durch PFEFFER nicht bekannt.

FALKNER (1991) schlug in einem Verzeichnis der gefährdeten Binnenmollusken Bayerns eine Untergliederung der Gattung in die Untergattungen *C. (Austrotachea)* für *C. vindobonensis* und *C. sylvatica* und *C. (Cepaea)* für *C. nemoralis* und *C. hortensis* vor. Diese Einteilung wurde von TURNER & al. (1998: 375) akzeptiert. Sie wurde auch in die CLECOM-Liste der europäischen Arten und Gattungen (FALKNER & al. 2001: 65, BANK & al. 2001: 102) aufgenommen. SCHILEYKO (2006: 1816-1817) übernahm die Abtrennung von *Austrotachea* für die beiden Arten wegen der von HESSE genannten genitalmorphologischen Gemeinsamkeiten und der gemeinsamen Chromosomenzahl. Er fügte ein weiteres gemeinsames genitalmorphologisches Unterscheidungsmerkmal hinzu: die Verzweigungen der Drüsen des Pfeilapparats; dieses ist aber unbrauchbar, weil es nur für *C. vindobonensis* gilt.

Die Molekulargenetiker, die sich mit Helicidae beschäftigt haben (WADE & al. 2001, 2006, KOENE & SCHULENBURG 2005, GROENENBERG & al. 2012), beschränkten sich bisher darauf, die beiden bekannteren Arten *C. nemoralis* und *C. hortensis* in ihre DNA-Analysen einzubeziehen. Diese bilden in allen veröffentlichten Bäumen einen clade und kommen damit als monophyletische Gruppe heraus.

#### Abb. 1-4 (rechts):

Gehäuse von *Cepaea*-Arten (rezent), ex SMF (coll. HOHORST), Gehäuse frontal x 3, (Fotos: S. HOF).

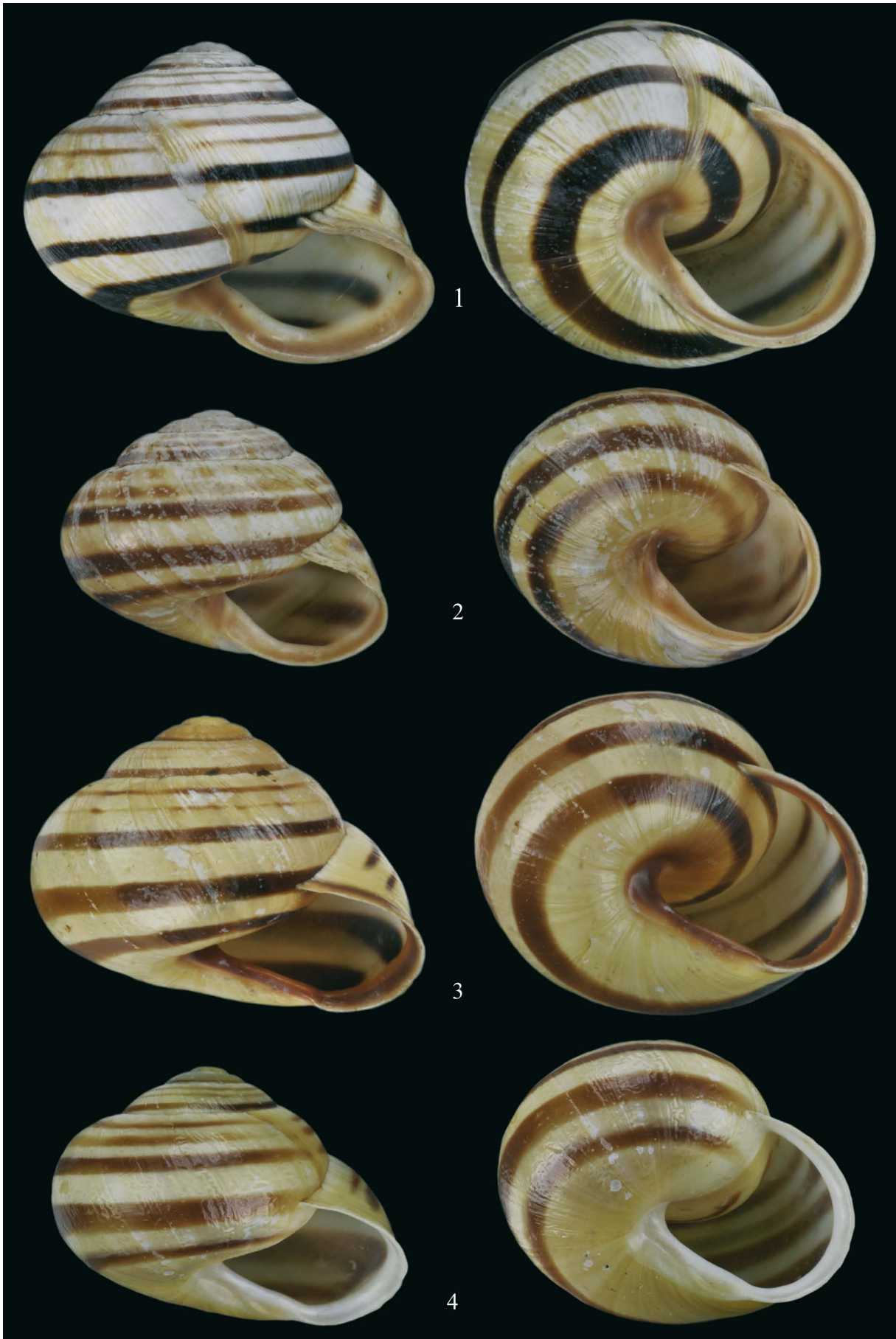
1: *C. (Austrotachea) vindobonensis*, A, Burgenland, St. Margarethen, Dmax 24,7 mm.

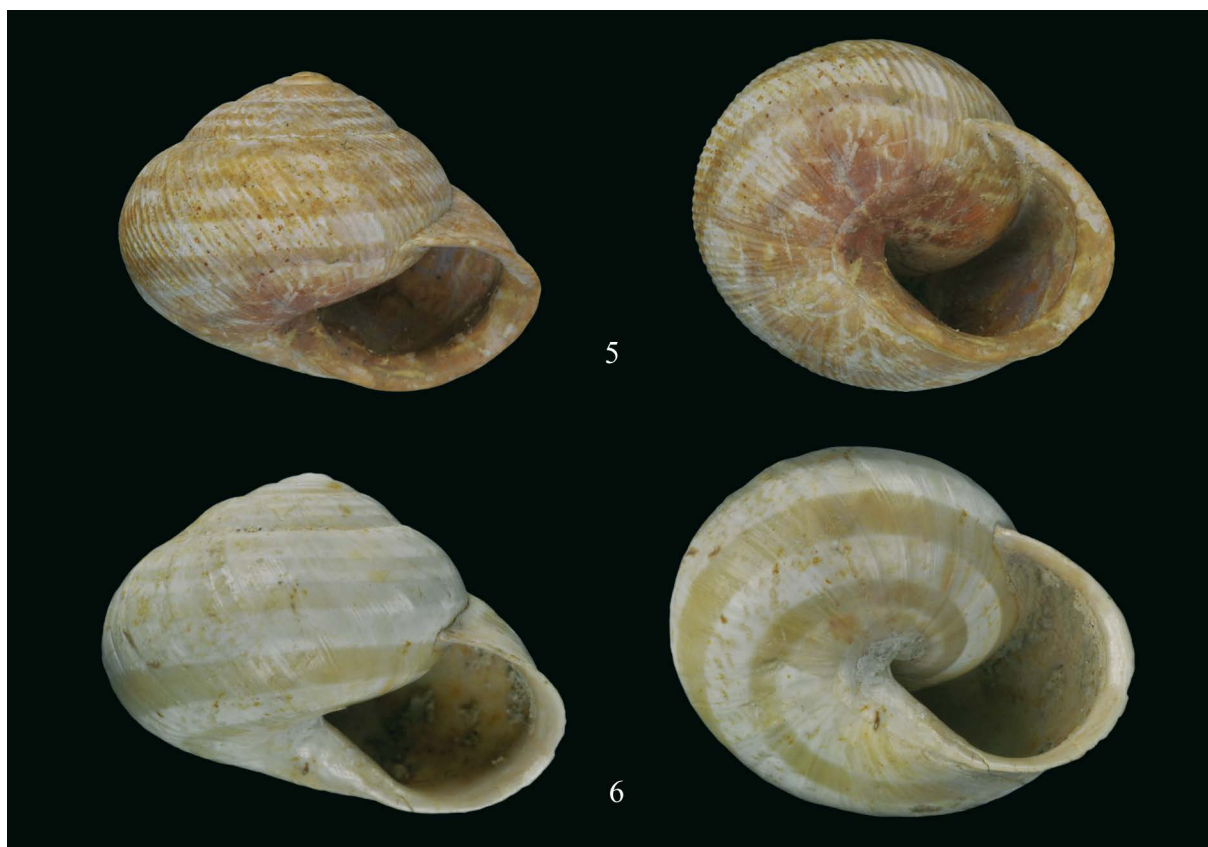
2: *C. (Hylotachea) sylvatica*, CH, „Schweizer Jura“, Dmax 19,7 mm.

3: *C. (C.) nemoralis*, D, Baden-Württemberg, Freiburg i. Br., Dmax 23,7 mm.

4: *C. (C.) hortensis*, D, Baden-Württemberg, Fridingen a. d. Donau, Dmax 21,4 mm.

Abk.: Dmax = Größter Durchmesser, SMF = Sammlung des Forschungsinstituts Senckenberg Frankfurt a. Main.





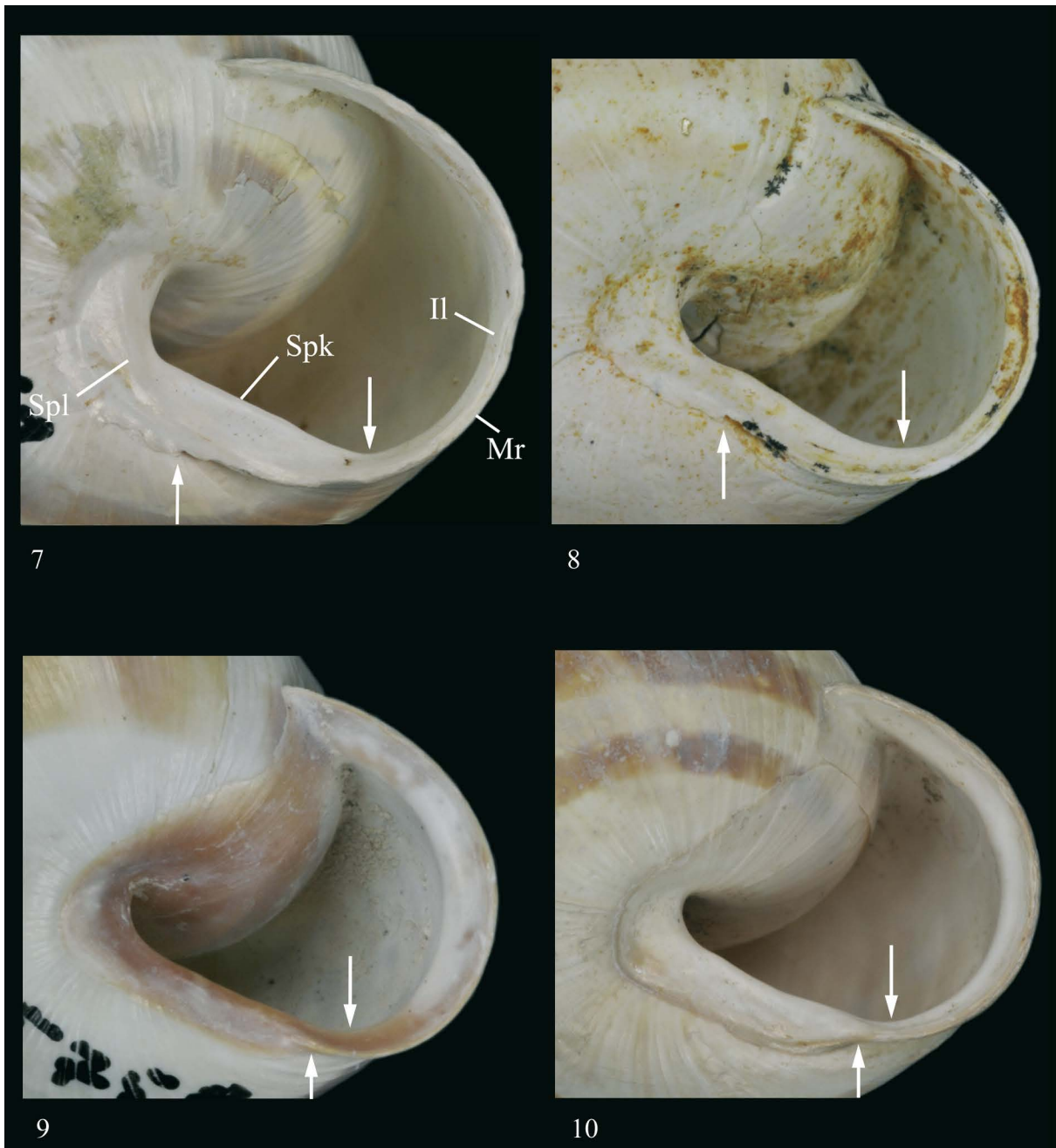
**Abb. 5.-6:** Gehäuse von „*Cepaea*“-Arten (tertiär), Gehäuse frontal x 3, Abk. siehe Abb. 1-4, (Fotos: S. HOF).  
 5: *Palaeotachea subsulcosa*, D, Hessen, Hochheim-Flörsheim, Oberoligozän, ex SMF 295088, Dmax 18,7 mm.  
 6: *Megalotachea maguntiana*, D, Hessen, Wiesbaden-Mosbach, Untermiozän, ex SMF 280154, Dmax 20,6 mm.

### Feinskulptur und Spindelkallus bei *Cepaea*-Arten

Die genannten Arbeiten zeigen, dass die bisherigen morphologischen Untersuchungen für eine Gattungssystematik nicht ausreichen. Es ist vor allem die Frage zu klären, wie die Ergebnisse von PFEFFER (1930) zu werten sind. Da ich zur Zeit im Rahmen der Erarbeitung einer Liste der fossilen Gattungen der Stylommatophoren auch mit fossilen „*Cepaea*“-Arten (sensu WENZ 1923) zu tun habe, musste ich mich auch mit den PFEFFERSchen Ergebnissen für diese Arten auseinandersetzen. PFEFFERS Beschreibungen der Gehäusmorphologie sind schwer zu lesen, weil sie weitschweifig sind und wesentliche und unwesentliche Merkmale nicht auseinandergelassen werden. Die Lesbarkeit wird zusätzlich durch eine eigene Fachsprache erschwert, die sich der Leser erst einmal erschließen muss. Außerdem war PFEFFER ein extremer Splitter, was die Untergliederung der *Cepaea*-Gruppe in Gattungen betrifft. Dies war auch die Hauptursache dafür, dass seine Ergebnisse von WENZ und ihm folgend ZILCH nicht ernst genommen wurden. Es ist daher angebracht, die Beschreibungen der Gehäusemerkmale, die er für die Trennung der Arten verwendete, mit denen von EHRMANN zu vergleichen und an rezentem und fossilem Material zu kontrollieren.

Für PFEFFER waren die Merkmalskomplexe Feinskulptur des Gehäuses und Ausbildung des Spindelkallus an der Mündung entscheidend. Bei der Feinskulptur sind Radialsulptur, das sind radiale Rippenstreifen, und Spiralsulptur, das sind erstens Spirallinien und zweitens die feinen spiralen Strichel zwischen den Rippenstreifen, zu unterscheiden.

Der Spindelkallus (Abb. 7-10) entsteht dadurch, dass der offene Nabel des subadulten Gehäuses durch einen Kallus überdeckt wird. Dieser übergreift den Mundrand an einer bestimmten Stelle (= unteres Ende des Spindelkallus, in den Abb. Pfeil von unten) und dehnt sich auf die Gehäusewand aus; an dieser Stelle (darunter) verbleibt außen ein Ritz oder nicht. Die Innenlippe des Mundsaums geht nach Fertigstellung des Spindelkallus gleitend in die innere Kante des Spindelkallus (= Spindelkante) über (in den Abb. Pfeil von oben).



**Abb. 7-10:** Spindelkallus bei *Cepaea*-Arten (quartär), Mündungen x 5, (Fotos: S. HOF).

7: *C. (Austrotachea) vindobonensis*, D, Thüringen, Pennickental bei Jena, Holozän, ex SMF 280461, Dmax 21,7 mm.

8: *C. (Hylotachea) sylvatica*, D, Hessen, Wiesbaden-Amöneburg, Mittel-Pleistozän, ex SMF 334890, Dmax 21,5 mm.

9: *C. (C.) nemoralis*, D, Thüringen, Heiligenstadt, Holozän, ex SMF 295758, Dmax 21,3 mm.

10: *C. (C.) hortensis*, D, Thüringen, Heiligenstadt, Holozän, ex SMF 295805, Dmax 20,9 mm.

Abk.: Il = Innenlippe (des Mundsaums), Mr = Mundrand (des Mundsaums), Spl = Spindelkallus, Spk = Spindelkante. Pfeil (von oben) bezeichnet Übergang Spindelkante-Innenlippe, Pfeil (von unten) unteres Ende des Spindelkallus (Näheres siehe Text), Dmax = Größter Durchmesser in mm, SMF = Sammlung des Forschungsinstituts Senckenberg Frankfurt a. Main.

Um die Fachausdrücke von PFEFFER und EHRMANN zu verstehen, werden deshalb im Folgenden die Beschreibungen beider Autoren verglichen (in der Reihenfolge Feinskulptur, Ausbildung des Spindelkallus):

#### **PFEFFER 1930:**

293: *Austrotachea (austriaca = vindobonensis)*: „Notenlinien und subspirale Strichel überall ausgebildet“, „freie(r) Rand des unteren Mundsaumes reicht um den Unterrand der Mündung herum an der Columellar-Callusplatte entlang ... Columellarplatte reicht labialwärts weit über das labiale Ende der Callusplatte hinaus“.

294: *Hylotachea (sylvatica)*: „Notenlinien. Keine Spur einer subspiralen Strichelung“. „Callusplatte meist schwach ausgebildet, wie bei *Cepaea*“.

Die letztere Angabe vermittelt den Eindruck, als hätte *C. sylvatica* den gleichen Spindelkallus wie die folgenden Arten. Dieser Fehler wurde aber von PFEFFER selbst (: 297) korrigiert, indem er *C. vindobonensis* gemeinsam mit *C. sylvatica* den Arten *C. nemoralis* und *C. hortensis* gegenüberstellte.

294: *Cepaea (nemoralis und hortensis)*: „Notenlinien mehr oder weniger deutlich. Subspirale Strichelung überall deutlich ausgebildet“, „freie(r) Mundsaum reicht nicht um den Unterrand der Mündung herum, ... sondern schließt am Unterrande selber ab“, „labiale(r) Anfang der Callusplatte und das labiale Ende der freien Kante der Columellarplatte liegen nahe beieinander“.

#### **EHRMANN 1933:**

145: *vindobonensis*: „ohne Spirallinien, doch mikroskopisch fein gekörnelt, die Körnchen stellenweise undeutlich gereiht“. „Mds.-Umschlag liegt nur auf eine kurze Strecke Geh.-Wand an“, „läßt ... eine kleine schlitzartige Öffnung entstehen“.

Übrige Arten: „mikroskopisch feine Körnelung oft etwas spiralg gereiht, zuweilen fehlend“. „Mds.-Umschlag bleibt auf lange Strecke der Geh.-Wand angelötet“, „entsteht normalerweise unter ihm kein offener Schlitz“.

Mit „zuweilen“ ist offenbar *C. sylvatica* gemeint. Auf der anderen Seite betrifft „normalerweise“ nur *C. nemoralis* und *C. hortensis*.

*sylvatica*: „deutliche ... Spirallinien“, „ohne Mikroskulptur“.

146: *nemoralis + hortensis*: „(keine) Spirallinien oder ... schwach angedeutet“, „Mikroskulptur meist deutlich“.

Was die Fachausdrücke betrifft, hat der Vergleich folgendes Ergebnis:

Die Notenlinien bei PFEFFER sind die Spirallinien bei EHRMANN. Die subspiralen Strichel bei PFEFFER sind die mikroskopisch feine Körnelung bei EHRMANN. Die Columellar-Callusplatte bei PFEFFER ist der Mündungsumschlag bei EHRMANN, wobei PFEFFER zwischen (außen liegender) Callusplatte und (innen liegender) Columellarplatte unterscheidet. Der Vergleich zeigt im Übrigen, dass die Beschreibungen beider Autoren weitgehend übereinstimmen.

Die Untersuchung von rezenten und fossilen Proben beider Arten (Abb. 1-10) bestätigte die Angaben der beiden Autoren. Die von PFEFFER sind also durchaus ernst zu nehmen; durch das Gattungssplitting werden sie nicht entwertet.

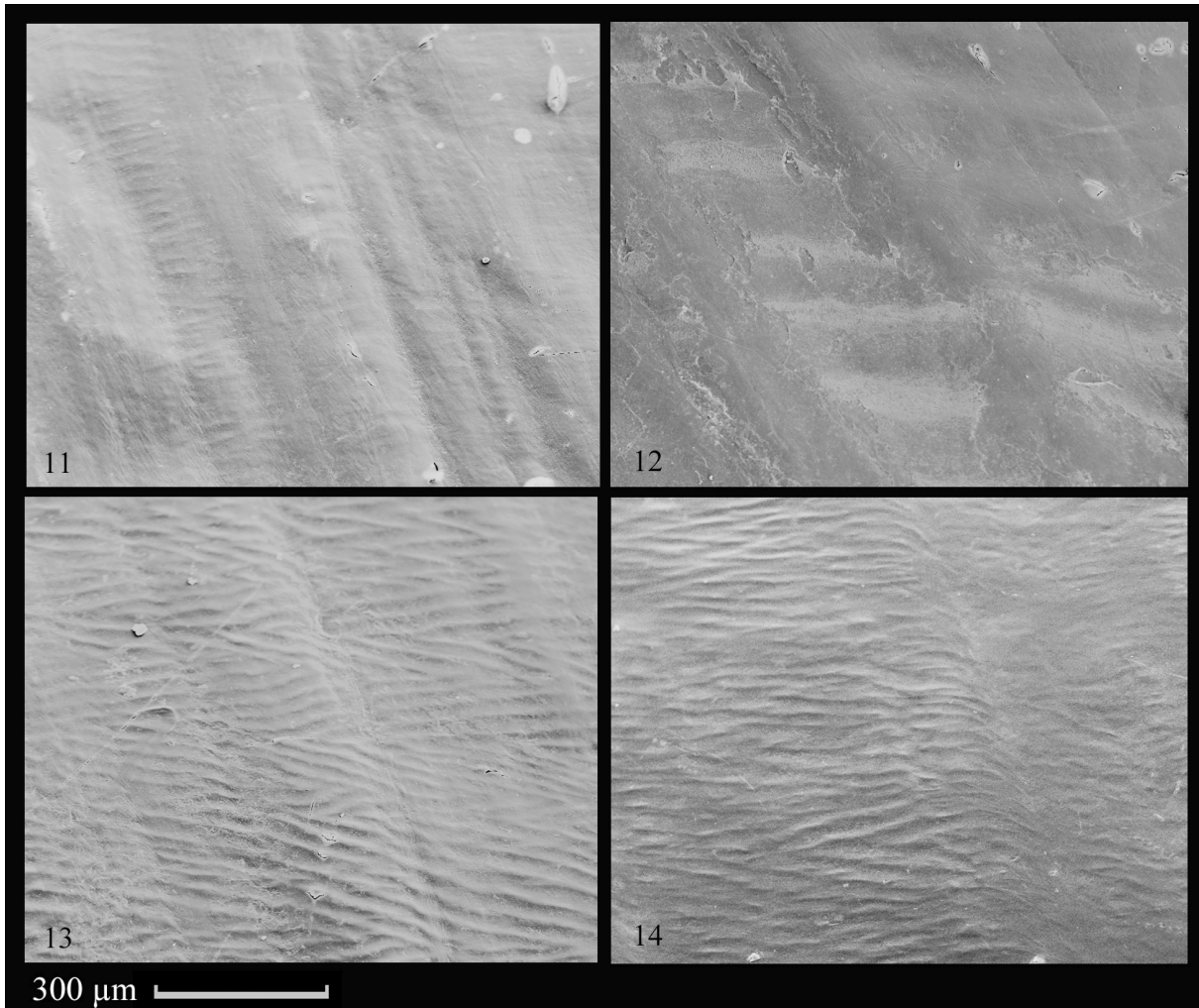
Als Ergebnis sind die Arten nach Feinskulptur und Ausbildung des Spindelkallus folgendermaßen zu charakterisieren:

*C. vindobonensis* (Abb. 1, 7, 11): Radialsulptur kräftig, spirale Strichelsulptur nicht immer deutlich, z. T. Spirallinien vorhanden; unteres Ende des Spindelkallus relativ weit oben (nabelwärts), mit deutlichem Ritz, Mundrand nabelwärts nicht mit Innenlippe-Spindelkante konvergierend.

*C. sylvatica* (Abb. 2, 8, 12): Radialsulptur wenig kräftig, spirale Strichelsulptur fehlend, Spirallinien vorhanden; unteres Ende des Spindelkallus relativ weit oben (nabelwärts), ohne oder mit schwachem Ritz, Mundrand nabelwärts nicht mit Innenlippe-Spindelkante konvergierend.

*C. nemoralis* (Abb. 3, 9, 13): Radialsulptur wenig kräftig, spirale Strichelsulptur deutlich, z. T. Spirallinien; unteres Ende des Spindelkallus relativ weit unten (lippenwärts), ohne Ritz, Mundrand bildet nabelwärts Schrägleiste, die mit Innenlippe-Spindelkante konvergiert.

*C. hortensis* (Abb. 4, 10, 14): wie *C. nemoralis*.



**Abb. 11-14:** REM-Aufnahmen der Gehäuseoberfläche von *Cepaea*-Arten (rezent), ex SMF (coll. HOHORST), Maßstab 300 µm, (Präparation und Foto S. HOF).

11: *C. (Austrotachea) vindobonensis*, A, Burgenland, St. Margarethen.

12: *C. (Hylotachea) sylvatica*, CH, „Schweizer Jura“.

13: *C. (C.) nemoralis*, D, Baden-Württemberg, Freiburg i. Breisgau.

14: *C. (C.) hortensis*, D, Baden-Württemberg, Fridingen a. d. Donau.

### Systematik der Gattung

Die gemeinsamen gehäuse- und genitalmorphologischen Merkmale und die gleiche Chromosomenzahl von *C. vindobonensis* und *C. sylvatica* sind kein Beweis für nähere Verwandtschaft, weil sie plesiomorph sein dürften. Die Bildung eines Spindelkallus ohne Schrägleiste wird als plesiomorph gewertet, weil sie auch bei allen tertiären „*Cepaea*“-Arten zu finden ist. Beispiele sind *Palaeotachea subsulcosa* (THOMAE 1845) aus dem Oberoligozän oder *Megalotachea maguntiana* (DESHAYES 1831) aus dem Untermiozän (Abb. 5-6). Das normal ausgebildete Divertikel der Bursa copulatrix ist wahrscheinlich plesiomorph, weil es auch bei verwandten Gattungen (z. B. *Caucasotachea* C. BOETTGER 1909, *Pseudotachea* C. BOETTGER 1909), die als Außengruppen angesehen werden, vorkommt (HESSE 1920: 73-74, 100-101). Die höhere Chromosomenzahl (25) wird gegenüber der reduzierten (22) als plesiomorph angesehen, weil die ursprüngliche Zahl der Helicidae noch höher gewesen sein dürfte (etwa 29, NORDSIECK 1987: 15).

Auf der anderen Seite unterscheidet sich *C. vindobonensis* von den anderen Arten durch die kräftige Radialskulptur des Gehäuses, die deutliche Ausbildung des Ritzes am Spindelkallus, die Größe des Pfeils (kleiner) und die Ausbildung der Drüsen des Pfeilapparats (mit größerer Anzahl von Zweigen)

sowie des Karyotyps (die drei großen Chromosomen von etwa gleicher Länge). Von *C. sylvatica* ist sie zusätzlich durch das Vorhandensein der spiralen Strichelskulptur verschieden.

*C. nemoralis* und *C. hortensis* haben die Ausbildung des Spindelkallus mit Schrägleiste, das verkürzte Divertikel der Bursa copulatrix sowie die reduzierte Chromosomenzahl (22) mit dem zugehörigen Karyotyp gemeinsam. Bei diesen Merkmalen dürfte es sich um Synapomorphien handeln. Die Ausbildung des Spindelkallus mit Schrägleiste ist wahrscheinlich apomorph, weil sie nur bei diesen beiden Arten vorkommt (und nicht bei den anderen rezenten und allen fossilen Arten). Das verkürzte Divertikel wird als apomorph angesehen, weil die anderen *Cepaea*-Arten und die verwandten Gattungen (= Außengruppen) ein normal langes Divertikel haben. Die reduzierte Chromosomenzahl ist ebenfalls als apomorph zu werten, weil sie gegenüber der der anderen *Cepaea*-Arten weiter reduziert ist.

Eine weitere Gemeinsamkeit von *C. nemoralis* und *C. hortensis* ist der hohe Grad von Polymorphismus, was Färbung und Bänderung des Gehäuses betrifft. Im Vergleich mit den anderen Arten gibt es zwei Grundfärbungen und die Zahl der häufiger vorkommenden Bänderungsvarianten ist höher (SCHILDER & SCHILDER 1957: 149, Abb. 11). Bei den beiden anderen rezenten Arten (z. B. *C. vindobonensis*, siehe OZGO & KOMOROWSKA 2009), auch bei den ebenfalls daraufhin untersuchten fossilen „*Cepaea*“-Arten (z. B. *Megalotachea maguntiana*, Abb. 6), kommen ungebänderte und einbändige Morphen nicht oder kaum vor (SCHILDER 1957). Diese Ausweitung der phänotypischen Variabilität bei *C. nemoralis* und *C. hortensis* kann ebenfalls als Synapomorphie gewertet werden. Die beiden Arten gehören also mit hoher Wahrscheinlichkeit zu einer monophyletischen Gruppe.

*C. sylvatica* hat neben den genannten Plesiomorphien die wahrscheinliche Autapomorphie Rückbildung der Strichelskulptur, die bei den rezenten Arten nur bei dieser vorkommt. Die Ausbildung der Radialsukulptur des Gehäuses (schwach), die Größe des Pfeils (größer) und die Ausbildung der Drüsen des Pfeilapparats (mit geringerer Anzahl von Zweigen) hat sie mit der *C. nemoralis-hortensis*-Gruppe gemeinsam.

Innerhalb der Gattung *Cepaea* sind also drei Gruppen zu unterscheiden, die als Untergattungen *C. (Austrotachea)* PFEFFER, *C. (Hylotachea)* PFEFFER und *C. (Cepaea)* gewertet werden können. *C. (Hylotachea)* dürfte näher mit *C. (Cepaea)* verwandt sein als mit *C. (Austrotachea)*; daher verbietet sich eine Zusammenfassung von *C. (Hylotachea)* und *C. (Austrotachea)* in einer Untergattung, wie es zur Zeit üblich ist. Hielte man die Unterscheidung von drei Untergattungen für zu starkes Splitting, müsste man *C. sylvatica* zur Untergattung *C. (Cepaea)* stellen. Dann würde allerdings die monophyletische und extraordinary Gruppe *C. nemoralis-hortensis* im System nicht sichtbar werden.

PFEFFER (1930: 294) stellte fest, dass *Austrotachea* in den von ihm untersuchten Merkmalen nicht von *Caucasotachea* zu trennen ist. Nur die Verbreitung der ersteren hinderte ihn daran, beide Gruppen zu vereinigen (was aber nicht stichhaltig war, da sich die Verbreitung von *Austrotachea* in Ciskaukasien an die von *Caucasotachea* anschließt). Eine Ähnlichkeit besteht z. T. auch bei den genitalmorphologischen Merkmalen (z. B. Divertikel der Bursa copulatrix, Drüsen des Pfeilapparats, HESSE 1920: 96-101). Eine nähere Verwandtschaft von *Austrotachea* mit *Caucasotachea* würde bedeuten, dass die Gattung *Cepaea* keine monophyletische Gruppe ist, da sie *Caucasotachea* nicht einschließt. Da es sich aber bei der Ähnlichkeit um plesiomorphe Merkmale handeln dürfte, sind solche Schlüsse voreilig.

Für eine Entscheidung, ob die aus der Merkmalsanalyse erschlossenen Verwandtschaftsverhältnisse der Realität entsprechen, könnte eine DNA-Analyse aller vier Arten im Vergleich mit Arten verwandter Gattungen (z. B. *Caucasotachea*) hilfreich sein.

### Danksagung

Ich danke Frau S. HOF (Frankfurt a. M.) für die Herstellung der REM-Präparate und die Erstellung aller Abbildungen.

## Literatur

- BANK, R. A., BOUCHET, P., FALKNER, G., GITTENBERGER, E., HAUSDORF, B., PROSCHWITZ, T. VON & RIPKEN, T. E. J. (2001): CLECOM-Project. Supraspecific classification of European non-marine Mollusca (CLECOM Sections I + II). — *Heldia*, **4** (1/2): 77-128, München.
- EHRMANN, P. (1933): Mollusca. — In: BROHMER, P., EHRMANN, P. & ULMER, G.: Die Tierwelt Mitteleuropas, **2** (Lief. 1): 264 S., 13 Taf., Leipzig.
- FALKNER, G. (1991): Vorschlag für eine Neufassung der Roten Liste der in Bayern vorkommenden Mollusken (Weichtiere). Mit einem revidierten systematischen Verzeichnis der in Bayern nachgewiesenen Molluskenarten. — *Schriftenreihe des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz*, **97**: 61-112, Augsburg.
- FALKNER, G., BANK, R. A. & PROSCHWITZ, T. VON (2001): CLECOM-Project. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the states of northern, atlantic and central Europe (CLECOM I). — *Heldia*, **4** (1/2): 1-76, München.
- GILL, J. J. B. & CAIN, A. J. (1986): The chromosomes of *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata: Helicidae) and the relationship between this species and the rest of the genus. — *Biological Journal of the Linnean Society*, **28** (3): 315-320, Malden.
- GROENENBERG, D. S. J., SUBAI, P. & GITTENBERGER, E. (2012): Molecular phylogeny of the Ariantinae (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae), a new approach to an old problem. — In: GROENENBERG, D. S. J.: Molecular taxonomy and natural history collections. — Ph.D. thesis Leiden University, Chapter 6: 117-169, Leiden.
- HESSE, P. (1920): Subfamilia Helicinae — In: ROSSMÄSSLER, E. A.: Iconographie der Land- und Süßwassermollusken, (2) **23**: 5+262 S., Taf. 631-660, Wiesbaden.
- KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D. & JUNGBLUTH, J. H. (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Ein Bestimmungsbuch für Biologen und Naturfreunde. — 384 S., 24 Taf., Hamburg und Berlin.
- KOENE, J. M. & SCHULENBURG, H. (2005): Shooting darts: co-evolution and counter-adaptation in hermaphroditic snails. — *BioMedCentral Evolutionary Biology* 2005, 5: 25: 13 S.
- LOŽEK, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. — *Rozpravy Ústředního ústavu geologického*, **31**: 374 S., 32 Taf., Prag.
- MANGANELLI, G., BODON, M., FAVILLI, L. & GIUSTI, F. (1995): Gastropoda Pulmonata. — In: MINELLI, A., RUFFO, S. & LA POSTA, S. [a cura di]: Checklist delle specie della fauna italiana, **16**: 60 S., Bologna.
- NORDSIECK, H. (1987): Revision des Systems der Helicoidea (Gastropoda: Stylommatophora). — *Archiv für Molluskenkunde*, **118** (1/3): 9-50, Frankfurt a. Main.
- OZGO, M. & KOMOROWSKA, A. (2009): Shell banding polymorphism in *Cepaea vindobonensis* in relation to habitat in southeastern Poland. — *Malacologia*, **51** (1): 81-88, Ann Arbor.
- PFEFFER, G. (1930): Zur Kenntnis tertiärer Landschnecken. — *Geologische und Paläontologische Abhandlungen (N. F.)*, **17** (3): 153-380, 3 Taf., Jena.
- SCHILDER, F. A. & SCHILDER, M. (1953, 1957): Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. — Teil I-II: 1-92 [1953], Teil III: 93-206 [1957], Jena.
- SCHILDER, F. A. (1957): Die mitteltertiären *Cepaea* des Mainzer Beckens. — *Archiv für Molluskenkunde*, **86** (1/3): 37-40, Frankfurt a. Main.
- SCHILEYKO, A. A. (1978): Nazemnye molljuskij nadsemejstva Helicoidea. — In: Fauna SSSR, Molljuskij, III, **6**: 384 S., 21 Taf., Leningrad.
- SCHILEYKO, A. A. (2006): Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs. Part 13. Helicidae, Pleurodontidae, Polygyridae, Ammonitellidae, Oreohelicidae, Thysanophoridae. — *Ruthenica*, supplement **2** (13): 1765-1906, Moskau.
- SZEKERES, I. (1982): Zusammenhänge in der Entwicklung des Gehäuses und der Genitalien bei *Cepaea vindobonensis* FÉRUSSAC, 1821 (Mollusca: Gastropoda). — *Miscellanea Zoologica Hungarica*, **1**: 75-80, Budapest.
- THIELE, J. (1929-1935): Handbuch der systematischen Weichtierkunde, **1** (1): 1-376 [1929], (2): 377-778 [1931], **2** (3): 779-1022 [1934], (4): 1023-1154 [1935], Jena.

- TURNER, H., KUIPER, J. G. J., THEW, N., BERNASCONI, R., RÜETSCHI, J., WÜTHRICH, M. & GOSTELI, M. (1998): Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins. — *Fauna helvetica*, **2**: 527 S., Neuchâtel.
- WADE, C. M., MORDAN, P. B. & CLARKE, B. (2001): A phylogeny of the land snails (Gastropoda: Pulmonata). — *Proceedings of the Royal Society of London*, **B 268**: 413-422, London.
- WADE, C. M., MORDAN, P. B. & NAGGS, F. (2006): Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slugs (Pulmonata, Stylommatophora). — *Biological Journal of the Linnean Society*, **87**: 593-610, Malden.
- WENZ, W. (1923-1930): *Gastropoda extramarina tertiaria*. — *Fossilium Catalogus I*, 4 vols., 3387 S. — Stylommatophora: Pars 17: 205-352, 18: 353-736, 20: 737-1068, 21: 1069-1114 [1923], Berlin.
- ZILCH, A. (1959-1960): Euthyneura. — In: WENZ, W.: *Gastropoda, Handbuch der Paläozoologie*, **6** (2): Lief. 1-2: 1-400 [1959], Lief. 3-4: XII + 401-834 [1960], Berlin.

**Anschrift des Verfassers:**

HARTMUT NORDSIECK, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, 60325 Frankfurt a. Main,  
*hnords@t-online.de*