



# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Phylogeographie und Unterartklassifikation von  
*Clausilia dubia* (DRAPARNAUD, 1805) im östlichen  
Österreich (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae)“

Verfasserin

Katharina Jaksch

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2012

Studienkennzahl lt. Studienblatt:

A 439

Studienrichtung lt. Studienblatt:

Diplomstudium Zoologie (Stzw) UniStG

Betreuerin / Betreuer:

Priv. – Doz. Dr. Elisabeth Haring



## **Danksagung**

Zu allererst bedanke ich mich herzlich bei all meinen Kollegen des Naturhistorischen Museums Wien. Besonders großer Dank gilt meiner Betreuerin ELISABETH HARING für die Möglichkeit der Durchführung dieser Arbeit in ihrer Abteilung und der sehr herzlichen Betreuung über die Jahre. Weiters bedanke ich mich bei LUISE KRUCKENHAUSER für die Hilfe im Labor und vor allem für die aufbauenden Worte in schwierigen Zeiten. Mein Dank gebührt außerdem BARBARA DÄUBL, die mir bei jeglichen Laborarbeiten immer eine große Hilfe war und aufgrund ihres extravaganen Musikgeschmackes immer für Abwechslung sorgte. Außerdem bedanke ich mich bei JOSEF HARL für seine raschen Hilfestellungen, bei MICHAEL DUDA für seine sofortigen und fachkundlichen Auskünfte und WILHELM PINSKER für seine prompten Korrekturen jeglicher Schriftstücke. Schlussendlich bedanke ich bei meiner gesamten Arbeitsgruppe der Alpenen Landschnecken für die vielen Erfahrungen, tollen Sammelexkursionen und unzähligen unterhaltsamen Stunden gemeinsam.

Ein großes Dankeschön gilt HELMUT SATTMANN für seine fachkundige Betreuung. Er hat mir immer neue Möglichkeiten geboten an Kongressen teilzunehmen und Vorträge oder Artikel zu verfassen. Besonderer Dank gebührt auch ANITA ESCHNER, die mich vor vielen Jahren so herzlich in die Molluskensammlung aufgenommen hat. Jederzeit stand sie mir mit Rat und Tat zur Seite und war immer bemüht mich in meinem Bestreben zu bestärken. Nicht zuletzt bedanke ich mich bei allen weiteren MitarbeiterInnen der 3. Zoologischen Abteilung für ihre enorme Hilfsbereitschaft.

Herzlicher Dank gilt meiner Laborkollegin ANJA ENGLEDER, die zu jeder Tages und Nachtzeit ein offenes Ohr für mich hatte und mir eine Freundin in allen Lebenslagen war.

Zum Schluss möchte ich ein großes Dankeschön an meine Familie aussprechen, die mich während meiner gesamten Studienzeit unterstützt und bestärkt hat. Besonderer Dank gilt meiner Mutter DORIS und meinem Vater ANDREAS für die seelische und auch finanzielle Unterstützung, die mir tolle Studienreisen ermöglicht hat. Außerdem bedanke ich mich bei meiner Schwester KRISTIN, die nie aufgehört hat an mich zu glauben und mich auch in den schwierigsten Phasen ertragen hat. Großer Dank gilt meiner viel zu früh verstorbenen Großmutter ELISABETH, die mich zu diesem Studium ermutigt und Zeit ihres Lebens dazu motiviert hat. Ohne ihren wunderbaren Nudelsalat hätte ich mein Studium nicht gemeistert.

Nicht zuletzt bedanke ich mich bei meinem Freund CHRISTIAN, dass er meine vermehrte Arbeitszeit respektiert hat und es nicht Leid wurde mir gut zuzusprechen. Besonders in der Endphase war er mir die größte Stütze.



# Inhaltsverzeichnis

<b>1. Einleitung</b> .....	<b>1</b>
1.1. Allgemeines über Schließmundschnecken .....	1
1.2. Vorkommen und Ökologie .....	1
1.3. Reproduktionsbiologie .....	3
1.4. Morphologie .....	4
1.5. Die Gattung <i>Clausilia</i> in Österreich .....	7
1.6. <i>Clausilia dubia</i> DRAPARNAUD, 1805.....	7
1.7. Kontroversielle Unterartklassifikationen.....	9
1.8. Zusammenfassung der Fragestellungen .....	11
<b>2. Material und Methoden</b> .....	<b>12</b>
2.1. Untersuchungsgebiet und Aufsammlungen.....	12
2.2. Taxonomische Bestimmung .....	14
2.3. Morphologische Analyse.....	15
2.4. Statistische Auswertung der morphologischen Analyse .....	17
2.5. DNA-Extraktion .....	18
2.6. Amplifizierung .....	19
2.7. Sequenzierung .....	22
2.8. Phylogenetische Analyse.....	22
2.9. Stammbaumberechnungen .....	23
2.10. Berechnung der Netzwerke .....	24
<b>3. Ergebnisse</b> .....	<b>25</b>
3.1. Taxonomische Bestimmung .....	25
3.2. Morphologische Analyse.....	30
3.2.1. Morphologische Charakterisierung der Unterarten .....	30
3.2.2. Kurzbeschreibungen der 12 Unterarten.....	32
3.2.3. Charakteristika der Morphogruppen.....	36
3.3. Statistische Auswertung der morphologischen Analyse .....	41
3.4. Hauptkomponentenanalyse.....	45
3.5. Phylogenetische Analyse.....	53
3.6. Netzwerke.....	58
<b>4. Diskussion</b> .....	<b>62</b>
4.1. Zusammenfassung und Diskussion der Fragen .....	62
4.2. Verschneidung der morphologischen und genetischen Daten mit der Geographie.....	64
4.3. Methodenkritik .....	64
4.4. Definition des Begriffs "Unterart" .....	67
4.5. Woher kommen morphologische und genetische Variabilität?.....	69
4.6. Taxonomische Schlussfolgerungen .....	73
<b>Anhang</b> .....	<b>76</b>
I. Diagnose der <i>Clausilia</i> -Arten Österreichs .....	76
II. Übersicht der untersuchten Individuen .....	77
III. Bestimmungsschlüssel zu den Arten der Gattung <i>Clausilia</i> in Österreich.....	82
VI. Bestimmungsschlüssel zu den Unterarten von <i>Clausilia dubia</i> in NÖ .....	83
<b>Literaturverzeichnis</b> .....	<b>86</b>
<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>90</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>91</b>
<b>Curriculum Vitae</b> .....	<b>92</b>



# 1. Einleitung

## 1.1. Allgemeines über Schließmundschnecken

Die Familie Clausiliidae zählt zu den Landlungenschnecken (Stylommatophora). Der deutsche Name *Schließmundschnecken* verweist auf den komplizierten Clausiliar-Apparat in der Mündung der Schale, der ein spezielles Merkmal dieser Familie und einzigartig unter den Gastropoden ist. Aufgrund dieses Clausiliar-Apparates bilden die Clausiliiden eindeutig ein Monophylum, was auch durch genetische Analysen bestätigt werden konnte (WADE, MORDAN & NAGGS, 2006). Die ältesten bekannten Fossilien von Schließmundschnecken stammen aus der oberen Kreide (NORDSIECK, 2007).

Schon anhand der Schalenmorphologie sind Clausiliiden leicht von vielen heimischen Landgastropoden zu unterscheiden, da ihre Schale nicht flach oder kugelförmig, sondern turmförmig ausgezogen ist. Außerdem ist die Schale der Schließmundschnecken in der Regel linksgewunden. Betrachtet man die Schale in Frontalansicht, so dass der Apex nach oben zeigt, liegt die Mündung in diesem Fall auf der linken Seite. Dies ist außergewöhnlich bei Gastropoden, deren Schalen in der Regel rechtsgewunden sind. Ein Beispiel für eine Gruppe von Clausiliiden mit vorwiegend rechtsgewundenen Arten stellt die Unterfamilie Aloiinae dar.

Die Familie der Clausiliidae ist sehr umfangreich und umfasst derzeit neun Unterfamilien, 155 Gattungen und 1278 Arten (NORDSIECK, 2007). Die Zahl der Unterarten ist bei den Schließmundschnecken sehr hoch, was durch die enorm komplexe Morphologie des Schließapparates und ihr örtlich sehr begrenztes Vorkommen erklärbar ist. Im Durchschnitt sind 20 Unterarten pro 10 Arten beschrieben. Im Vergleich dazu liegt die Zahl bei den Hygromiidae (Laubschnecken) gerade einmal bei zwei Unterarten pro 10 Arten (PÁLL-GERGELY, 2011).

## 1.2. Vorkommen und Ökologie

Clausiliidae sind hauptsächlich in Europa, Asien und Südamerika verbreitet, etwas seltener kommen sie auch in Afrika vor (KERNEY et al. 1983). Ihr Lebensraum in den gemäßigten Breiten ist einerseits der Wald, wo sie an feuchten Steinen, Bäumen oder

Totholz leben. Andererseits gibt es viele Arten, die an Gebirge und felsiges Habitat angepasst sind. Hier sitzen sie meist auf kalkhaltigem Gestein oder Geröll und sind bis in große Höhenlagen anzutreffen (200 bis über 2000 Höhenmeter). Charakteristisch ist ein lokal sehr gehäuftes Vorkommen von Individuen, wobei die Tiere dicht nebeneinander an einem Felsen leben.

Ihre spezielle, schmale Schale stellt eine perfekte Anpassung an den Lebensraum dar. Es ermöglicht ihnen das Zurückziehen in schmale Felsritzen oder Löcher im Holz, wo sie vor extremer Kälte und Hitze geschützt sind. Schließmundschnecken sind daher auch am besten nach einem ausgiebigen Regenguss oder nachts zu finden, da sie dann ihre Verstecke verlassen (KERNEY et al. 1983).

Eine besondere Anpassung, die nur Clausiliidae besitzen, ist das Clausilium, ein spezieller Schließapparat in der Mündung. Dieser setzt sich aus einer kalkhaltigen Platte und einem elastischen Stiel zusammen, welcher fest mit der Gehäusespindel verbunden ist (Abb. 1 D&E). Ist der Weichkörper ausgestreckt und die Schnecke kriecht, so wird das Clausilium gegen die Schalenwand gedrückt. Durch das Zurückziehen des Weichkörpers in die Schale schnellt die Clausiliumplatte nach vorne, drückt gegen die Gaumenwand und verschließt die Mündung. So sind die Tiere gut gegen Austrocknung geschützt, was ein entscheidender Vorteil der Schließmundschnecken gegenüber anderen Gastropoden ist. Ersichtlich wird dies in dem enormen Artenreichtum der Clausiliiden im Balkangebiet, wo mediterranes Klima vorherrschend ist (KERNEY et al. 1983). Viele Schneckenarten können dort aufgrund der klimatisch bedingten Trockenheit nicht überleben.

Da Clausiliiden laut COOKE (1914) sehr empfindlich gegen extreme Kälte sind, scheint ihr zahlreiches Vorkommen im alpinen Raum überraschend. Jedoch ist es ihnen aufgrund der schmalen Schalenform möglich, sich tief in Felsritzen oder unter Laub zurückzuziehen, wo sie der Witterung nicht direkt ausgesetzt sind. Außerdem schreibt FRÖMMING (1954), dass Clausilien möglicherweise die längste Winterstarre unter den Schnecken halten. Sie unterbrechen diese niemals, auch nicht während einer längeren Wärmeperiode im Winter, wie das von vielen anderen Schneckenarten durchaus bekannt ist. Selbst jene Arten, die in klimatisch wärmeren Gebieten vorkommen, halten eine Winterstarre (COOKE, 1915).

Über die Ernährung der Clausiliiden ist nur sehr wenig bekannt. Man geht davon aus, dass sie sich von Flechten, Moosen und Pilzen ernähren, die an Steinen oder auf Holz

wachsen und die sie mit ihrer Radula abraspeln. Hin und wieder ernähren sich Clausiliiden auch carnivor und knabbern an Kadavern von Schnecken oder Würmern. In Gefangenschaft wurden sogar Angriffe auf kränkliche oder juvenile Artgenossen beobachtet (FRÖMMING, 1954). Zusätzlichen Kalk, den sie zum Aufbau und Erhalt ihrer Schale benötigen, nehmen sie häufig von Leerschalen anderer Schnecken auf.

### 1.3. Reproduktionsbiologie

Wie alle heimischen Landlungenschnecken sind Clausiliidae zwittrig. Bei jedem Individuum sind zur gleichen Zeit sowohl die männlichen als auch die weiblichen Geschlechtsorgane ausgebildet (simultane Hermaphroditen). Jenes Tier, das die Kopulation induziert, wird im Folgenden zur besseren Verständlichkeit „Männchen“ genannt, das zweite Tier demnach „Weibchen“. In den meisten Fällen kopulieren Schließmundschnecken reziprok, beide Geschlechtspartner geben also ihr Spermienpaket (Spermatophore) an den Partner ab. Am Beginn der Kopulation umfasst das „Männchen“ den Nacken (erste Schalenwindung) des „Weibchens“ und tastet diesen lange mit seiner Kopfreion des Weichkörpers ab. Danach nimmt es Kontakt mit dem Weichkörper des „Weibchens“ auf, wobei sich die Körper oft umschlingen. Das „Weibchen“ stülpt im Anschluss an diese Stimulation die Geschlechtsorgane (Atrium und manchmal auch Teile der Vagina) aus, was wiederum das „Männchen“ stimuliert, seinen Penis in das „Weibchen“ einzuführen. Die Kopulation erfolgt daraufhin in den meisten Fällen auch reziprok. Sind die Spermien erfolgreich übertragen, so endet die Kopulation durch das Zurückziehen der Geschlechtsorgane der Sexualpartner (NORDSIECK, 2007).

Die Dauer der Kopulation variiert innerhalb der einzelnen Arten und liegt laut derzeitigen Beobachtungen bei zwei bis fünf Stunden im Falle einer reziproken Kopulation. Einige Arten, insbesondere die der zwei Unterfamilien Clausiliinae und Baleinae, kopulieren nicht-reziprok, sondern ein Sexualpartner fungiert während der Paarung als „Männchen“ und der andere als „Weibchen“; es kommt zu keinem Rollentausch. In diesem Falle dauert die Kopulation deutlich kürzer und wird mit 20 bis 90 Minuten angegeben (NORDSIECK, 2007).

Clausiliidae sind größtenteils ovipar, nur einige wenige Formen sind ovovivipar (z.B. *Alinda biplicata* (MONTAGU 1803)). Die Lebensdauer der Schließmundschnecken ist relativ lang und beträgt mehrere Jahre. Sie reproduzieren mehrmals in ihrem Leben. Im

warmgemäßigen Gebiet durchlaufen sie pro Jahr meist zwei Reproduktionszyklen: einmal im Frühjahr (April, Mai) und einmal im Frühherbst (August, September) (SULIKOWSKA-DROZD, 2008).

#### 1.4. Morphologie

Schließmundschnecken sind allgemein eher klein. Die kleinsten Vertreter (z.B. *Boettgeria*) werden nur rund 5 mm groß. Vertreter der Gattung *Megalophaedusa* in Japan zählen zu den größten Clausiliidae und werden bis zu 50 mm groß (NORDSIECK, 2007). Die Größenangaben für in Österreich heimische Clausiliiden reichen in der Regel von 9 mm (*Clausilia rugosa* (DRAPARNAUD 1801)) bis 20 mm (*Macrogastera ventricosa* (DRAPARNAUD 1801)), einzig die eingeschleppte Art *Herilla bosniensis* (L. PFEIFFER 1868) ist mit 35 mm deutlich größer.

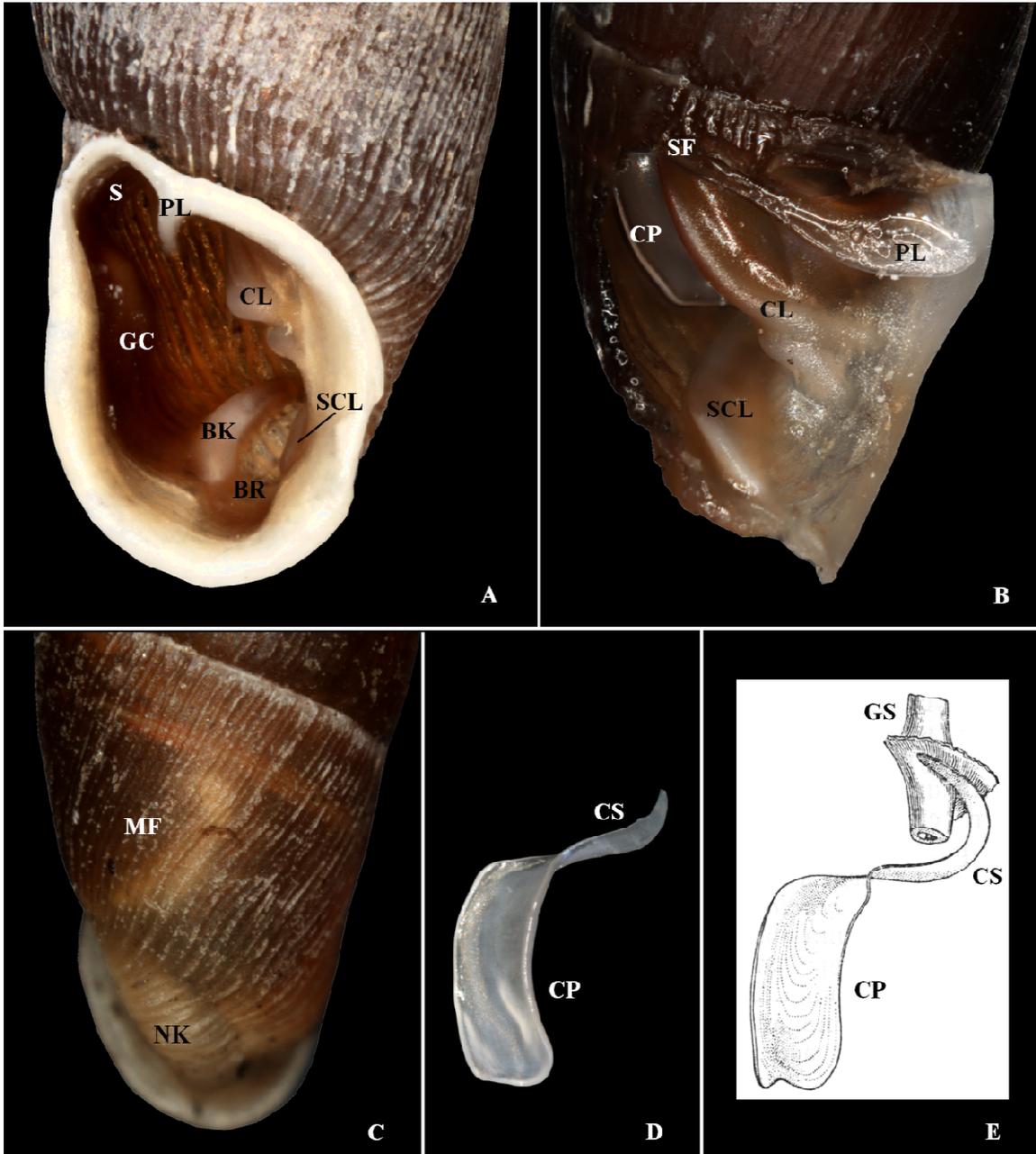
Die Farbe des Weichkörpers ist gräulich bis schwarz. Die Schale ist in den meisten Fällen entweder weiß bis cremefarben oder bräunlich gefärbt und mit weißer Strichelzeichnung. Die einzelnen Schalenwindungen können unterschiedlich stark aufgebläht sein. Der Umriss der Schale kann eher schlank und gleichbleibend verjüngend sein (spindelförmig) oder im Mündungsbereich eher breit und zur Spitze hin stark verjüngend (keulenförmig). Die Oberflächenstruktur der Windungen variiert ebenfalls sehr stark und stellt ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal dar. Bei manchen Tieren sind die Windungen sehr dicht gerippt, sodass sie dem freien Auge beinahe glatt erscheinen, wie zum Beispiel bei *Cochlodina laminata* (MONTAGU 1803). Andere Arten sind nur wenig und in weiten Abständen gerippt, wie zum Beispiel *Alinda biplicata*. Weiters kann zusätzlich zur Radialrippung auch noch eine Querrippung in unterschiedlicher Stärke ausgeprägt sein. Sehr häufig nimmt die Rippung mit ansteigender Seehöhe des Habitats zu. Durch die stärkere Rippung wird die mechanische Stabilität der Schale deutlich erhöht, ohne mehr Material einsetzen zu müssen (BOETTGER, 1932).

Zur Bestimmung von Clausiliiden ist die Betrachtung der Mündung unerlässlich. Die Schale wird dabei immer in Frontalansicht betrachtet, sodass der Apex nach oben zeigt. Schon die Form der Mündung dient häufig als wichtiges Bestimmungsmerkmal und wird als rund, oval oder birnförmig beschrieben. Genauere Details werden jedoch erst bei Betrachtung unter einem Stereomikroskop sichtbar, da an den Mündungsrandern

zahlreiche Falten und Lamellen liegen. Grob kann man bei linksgewundenen Schalen vier Bereiche unterteilen (nach KERNEY et al. 1983) (Abb. 1A):

- Links befindet sich die Gaumenwand und dementsprechend werden alle Falten an dieser Wand als Gaumen- oder Palatalfalten bezeichnet.
- Die gegenüberliegende, rechte Seite ist die Spindelwand, die Falten werden hier meist als Lamellen beschrieben. Wichtig sind hier die Unterlamelle (Columellarlamelle) und die darunter liegende Subcolumellarlamelle.
- Die obere Seite der Mündung weist die meist sehr prominente Oberlamelle (Parietallamelle) auf. Liegen zwischen der Ober- und der Unterlamelle weitere Falten, so bezeichnet man diese als Interlamellarfalten. Als Sinulus wird die Mündungsbucht bezeichnet, die von der Oberlamelle und der Gaumenwand im oberen Bereich gebildet wird.
- Der untere Bereich der Mündung wird von der Basalrinne geprägt. Dies ist eine mehr oder weniger tiefe Rinne, welche in der Rückansicht als Nackenkiel erscheint. Bei manchen Arten kann diese Basalrinne auch fehlen. Häufig wird die Basalrinne vom sogenannten Basalkiel, einem kalkigen Wulst, begleitet. Dieser kann auch noch weiter die Gaumenwand hinaufgezogen sein und als Gaumenwulst bezeichnet werden.

Weiter innen in der Mündung liegt der eigentliche Clausiliar-Apparat (Abb. 1B), der von außen nur teilweise sichtbar ist. Erst durch das vorsichtige Wegpräparieren der Gaumenwand kann man ihn vollständig freilegen. Nach einer Linksdrehung können die Clausiliarstrukturen in dieser Position genauer betrachtet werden. Verfolgt man die Oberlamelle Richtung Schaleninneres, so trifft man auf die Spirallamelle. Sie kann mit der Oberlamelle direkt verbunden sein, oder ist sichtbar getrennt von dieser. Ebenso ist die Ausprägung der Unter- und Subcolumellarlamelle in dieser Ansicht deutlicher zu erkennen. Außerdem sieht man die Clausiliumplatte, welche löffelförmig geformt und aus Kalk aufgebaut ist. Diese Platte ist über einen elastischen Stiel an der Gehäusespindel befestigt. Bei manchen Schließmundschnecken ist als Begrenzung der Clausiliumplatte eine weitere Falte, die sogenannte Mondfalte, erkennbar. Diese ist auch von außen als helle, leicht gebogene Falte erkennbar, weshalb sie diesen Namen trägt (Abb. 1C).



**Abbildung 1:** Übersicht der wichtigsten Strukturen des Clausiliarapparates. **A:** Frontalansicht Mündung (*C. d. dubia*) **B:** Aufsicht Spindelwand, nach Entfernung der Gaumenwand (*C. d. schlechti*) **C:** Rückansicht der Mündungswindung (*C. d. tettelbachiana*) **D:** Fotografie Clausilium (*C. d. huettneri*) **E:** Skizze der Verbindung des Clausiliums mit der Gehäusespindel (*C. dubia* ssp.) (LICHAREV, 1962). BK=Basalkiel, BR=Basalrinne, CL=Columellarlamelle, CS=Clausiliumstiel, CP=Clausiliumplatte, GC=Gaumencallus, GS=Gehäusespindel, MF=Mondfalte, NK=Nackenkiel, PL=Parietallamelle, S=Sinulus, SF=Spindelfalte, SCL=Subcolumellarlamelle

## 1.5. Die Gattung *Clausilia* in Österreich

Die Gattung *Clausilia* umfasst in Österreich vier derzeit anerkannte Arten: *C. cruciata* STUDER 1820, *C. dubia* DRAPARNAUD 1805, *C. rugosa* (DRAPARNAUD 1801) und *C. pumila* C. PFEIFFER 1828. Es handelt sich dabei um eher kleine Arten mit einer Größe von rund 9 mm bis 14 mm. Ihre Oberfläche erscheint mit dem freien Auge stets gerippt, wodurch sie von anderen Gattungen, z.B. *Cochlodina*, unterschieden werden kann. Die Mündung ist birnförmig und weist eine deutliche Basalrinne auf, wodurch sie nach unten oft zugespitzt erscheint. Dieses Merkmal unterscheidet *Clausilia* eindeutig von der sonst sehr ähnlich aussehenden *Macrogastera*, der eine Basalrinne fehlt, wodurch die Mündung sehr rund erscheint. Weiters ist auch der Nackenkiel bei *Clausilia* sehr kräftig ausgebildet. Auf den ersten Blick ist sie leicht mit der ebenfalls gerippten und spindelförmigen Gattung *Neostyriaca* zu verwechseln, jedoch weisen Vertreter der Gattung *Clausilia* im Gegensatz zu dieser immer eine Mondfalte auf, und die Spiral- und Oberlamelle sind stets miteinander verbunden (nach KERNEY et al., 1983).

Während die Bestimmung der heimischen Gattungen einfach ist, ist die Unterscheidung der vier heimischen Arten der Gattung *Clausilia* deutlicher schwieriger. Die meisten Bestimmungen stützen sich auf die Beschreibungen bzw. Bestimmungsschlüssel von EHRMANN (1933), KERNEY et al. (1983), oder LOZEK (1964). Diese basieren hauptsächlich auf morphologischen Merkmalen der äußeren Schale der Tiere, die Strukturen der Mündungsapparatur stehen eher im Hintergrund. Die jüngste Übersicht über die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der Arten erstellten NORDSIECK & NEUBERT (2002). Diese Autoren berücksichtigten nur Unterschiede der Clausiliar-Strukturen. Für eine einfache und vor allem nachvollziehbare Bestimmung wurde im Rahmen dieser Arbeit ein neuer Bestimmungsschlüssel erstellt, der im Ergebnisteil noch näher besprochen wird.

## 1.6. *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805

Die *Gitterstreifige Schließmundschnecke* (*C. dubia*) ist seit dem Pliozän bekannt, wo sie in etwa in demselben Verbreitungsgebiet wie heute vorkam (FRANK, 2006). Es gibt zahlreiche Fossilfunde.

Innerhalb der rezenten Art *C. dubia* wurde in der Vergangenheit eine Vielzahl an Unterarten beschrieben, die sich morphologisch nur geringfügig unterscheiden. Sehr häufig geht die Beschreibung einer neuen Unterart mit einem speziellen geographischen Gebiet einher (DUDA et al., 2011). KLEMM (1960) führt die starken Unterschiede in der Morphologie dieser Art auf ihre sehr weite eiszeitliche Verbreitung zurück. Die Populationen hätten sich in verschiedenste Refugien zurückgezogen, wo sie sich in Isolation schließlich morphologisch leicht von den anderen Populationen differenzierten. Die exakte Anzahl der in Österreich vorkommenden Unterarten unterscheidet sich je nach Literaturangabe: sowohl in der CLECOM-Liste (FALKNER, BANK, & von PROSCHWITZ, 2000), als auch in der Liste von KLEMM (1960) werden 14 Unterarten für Österreich genannt. In der ‚Checklist of Austrian Molluscs‘ (FISCHER 2010, basierend auf REISCHÜTZ 1998), werden hingegen 16 Unterarten angeführt.

Basierend auf diesen Informationen wurde eine aktuelle Liste der 17 österreichischen Unterarten erstellt, die nachvollziehbar erscheint und auf jener von KLEMM (1960) aufbaut. Das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit wurde auf Niederösterreich beschränkt. Die in dieser Region vorkommenden 13 Unterarten sind in der folgenden Auflistung der 17 Unterarten fettgedruckt: ***C. d. dubia* DRAPARNAUD 1805, *C. d. bucculenta* KLEMM 1960, *C. d. dydima* F. J. SCHMIDT 1847, *C. d. floningiana* WESTERLUND 1888, *C. d. gracilior* CLESSIN 1887, *C. d. grimmeri* L. PFEIFFER 1848, *C. d. huettneri* KLEMM 1960, *C. d. kaeufeli* KLEMM 1960, *C. d. moldanubica* KLEMM 1960, *C. d. obsoleta* SCHMIDT 1856, *C. d. otvinensis* H. VON GALLENSTEIN 1895, *C. d. runensis* TSCHAPECK 1883, *C. d. schlechti* A. SCHMIDT 1856, *C. d. speciosa* A. SCHMIDT 1856, *C. d. steinbergensis* EDLINGER 2000, *C. d. tettelbachiana* ROSSMÄSSLER 1838, *C. d. vindobonensis* A. SCHMIDT 1856.**

In der Liste von KLEMM (1960) wird *C. d. vindobonensis* nicht als Unterart geführt, da der Autor diese nur als eine Variation von *C. d. dubia* ansieht. Trotzdem ist diese Unterart offiziell bis heute gültig und wird in der CLECOM-Liste geführt, weshalb sie auch hier als eigenständige Unterart behandelt wird. Im Gegensatz dazu wird *C. d. moldanubica* in der CLECOM-Liste nicht geführt. Gründe konnten diesbezüglich keine eruiert werden; sie wird daher als gültig angesehen. In der Checkliste der österreichischen Mollusken scheint wiederum *C. d. obsoleta* nicht auf. Da aber eine ausführliche Argumentation fehlt, wird in dieser Arbeit *C. d. obsoleta* weiterhin als Unterart geführt. Des Weiteren fehlt sowohl bei Klemm als auch in der CLECOM-Liste die erst im Jahre

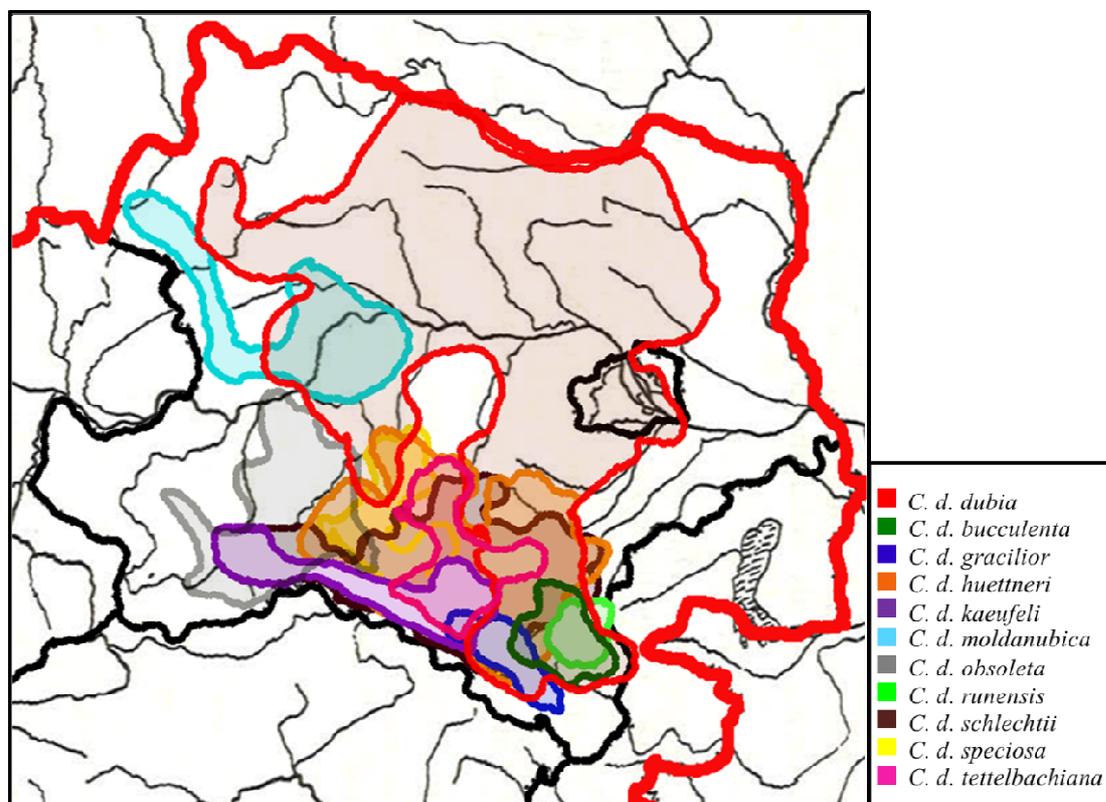
2000 von EDLINGER neu beschriebene Unterart *C. d. steinbergensis*. Nachdem es zu dieser Unterart nur wenige Fundortangaben gibt und auch in der Sammlung des NHM Wien nur wenige Exemplare vorhanden sind, konnte diese Unterart in der vorliegenden Arbeit nicht miteinbezogen werden.

### 1.7. Kontroverste Unterartklassifikationen

*Clausilia dubia* und ihre umfangreiche Unterartklassifikation war bereits des Öfteren Untersuchungsobjekt malakologischer Studien (z.B. EDLINGER & FISCHER 2000, FRANK 1997). Sehr ausführliche Arbeiten zu dieser Thematik stammen von KLEMM (1960) und NORDSIECK (2002), deren Schlussfolgerungen jedoch sehr divergierend sind. KLEMM (1960) listet in seiner Arbeit insgesamt 14 Unterarten auf, wovon er vier in dieser Arbeit neu beschreibt (*C. d. bucculenta*, *C. d. huettneri*, *C. d. moldanubica*, *C. d. kaeufeli*). Alle Unterarten teilt er in vier Einheiten ein. Die erste Einheit, zu der *C. d. dubia*, *C. d. vindobonensis* und *C. d. speciosa* gezählt werden, umfasst die Unterarten aus den unvergletschert gebliebenen Teilen der östlichen Alpen. Der alpine Bereich wird von der Einheit zwei abgedeckt, zu der nur eine Unterart gehört: *C. d. obsoleta*. Die dritte Einheit ist am Alpenostrand verbreitet und umfasst die Unterarten *C. d. huettneri*, *C. d. schlehtii*, *C. d. gracilior* und *C. d. tettelbachiana*. Der vierten Einheit ist kein bestimmtes Verbreitungsgebiet zugeschrieben, die Vertreter dieser Einheit sind durch eine besonders weit gerippte Schale mit einem weißen Schmelzbelag charakterisiert. Zu ihr zählen *C. d. otvinensis*, *C. d. grimmeri*, *C. d. floningiana* und *C. d. bucculenta*. Die übrigen drei Unterarten (*C. d. runensis*, *C. d. moldanubica*, *C. d. kaeufeli*) konnte Klemm keiner Einheit zuordnen. Zu all den Unterarten liefert Klemm eine ausführliche morphologische Beschreibung, Angaben zur Typus-Lokalität und bisher bekannte Fundorte für Österreich (Abb. 2) (vgl. auch KLEMM, 1974). Die Verbreitungsgebiete der Unterarten im östlichen Österreich überlappen teilweise, was im Widerspruch zur Definition einer Unterart steht, welche phänotypisch ähnliche Populationen einer Art in einem geographischen Teilgebiet des Areals als Unterart zusammenfasst (MAYR, 1975).

Eine kritische Analyse der Unterarten von *C. dubia* stammt von NORDSIECK (2002). Das Ziel seiner Arbeit war es, Individuen von *Clausilia dubia* ssp. aus verschiedenen Museumskollektionen zu sichten und die jeweilige Unterartbestimmung

nachzuvollziehen. Er wies ausdrücklich darauf hin, dass Clausiliiden hauptsächlich aufgrund der spezifischen Clausiliarstrukturen zu bestimmen wären (NORDSIECK & NEUBERT, 2002). Klemm arbeitete seines Erachtens nach mit sehr unspezifischen morphologischen Merkmalen, wie zum Beispiel Schalengröße – oder Form, Farbe und Strichelung der Schale oder Mündungsform. Dementsprechend konnte Nordsieck die Bestimmung der verschiedenen Unterarten des Untersuchungsmaterials nicht nachvollziehen. Schlussendlich schlug er vor, *Clausilia dubia* nur noch in zwei „Hauptunterarten“ einzuteilen: *C. d. dubia* s. l. und *C. d. vindobonensis* s. l. Alle übrigen Unterarten sollten diesen beiden zugeordnet werden oder nehmen eine intermediäre Position zwischen diesen ein (NORDSIECK, 2002). Diese zwei „Hauptunterarten“ sind hauptsächlich anhand der Ausbildung der Unterlamelle und der Clausiliumplatte zu unterscheiden. Bei *C. d. vindobonensis* s. l. ist die Unterlamelle stärker s-förmig gebogen und das Ende der Clausiliumplatte leicht aufgebogen. Diese „Hauptunterart“ kommt im östlichen Verbreitungsgebiet der Art vor. Im Gegenzug dazu ist bei *C. d. dubia* s. l. die Unterlamelle eher steil ansteigend und die Clausiliumplatte nicht aufgebogen. Sie nimmt den westlichen Teil des Verbreitungsgebiets ein (NORDSIECK, 2002).



**Abbildung 2:** Verbreitungskarte der Unterarten von *C. dubia* im östlichen Österreich. Staatsgrenze rot (fett), Bundeslandgrenzen schwarz (verändert nach KLEMM 1974)

## 1.8. Zusammenfassung der Fragestellungen

Wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, ist die Unterartklassifikation von *C. dubia* besonders im östlichen Österreich (Niederösterreich und Wien) problematisch, da in diesem relativ kleinen Gebiet 13 der 17 Unterarten vorkommen. Zusätzlich überlappen die Verbreitungsgebiete dieser Unterarten teilweise, was die Abgrenzung der verschiedenen Unterarten noch zusätzlich erschwert. Frühere Studien an *C. dubia* führten in Abhängigkeit von den jeweils betrachteten morphologischen Kriterien zu sehr unterschiedlichen Schlussfolgerungen bezüglich der Gültigkeit der Unterarten. In dieser Arbeit sollte die Klassifizierung der Unterarten erneut untersucht werden, wobei nur 12 Unterarten analysiert werden konnten.

Im ersten Teil der vorliegenden Arbeit wurde eine umfassende morphologische Untersuchung der oben genannten 12 Unterarten von *C. dubia* im östlichen Österreich durchgeführt. Dabei sollte geklärt werden, ob eine Unterscheidung grundsätzlich möglich ist bzw. anhand welcher Merkmale dies sinnvoll erscheint. Der zweite Teil dieser Untersuchung umfasste eine erstmalige molekularsystematische Untersuchung von *C. dubia*. Bisher wurden noch keine Vertreter der Gattung *Clausilia* in phylogenetische Untersuchungen auf der Basis von DNA-Sequenzen einbezogen. Schlussendlich sollten die Ergebnisse der morphologischen und der genetischen Untersuchung miteinander kombiniert werden und mit den bisher publizierten Klassifikationen verglichen werden. Dies resultierte schließlich in einer neuen Übersicht über die „dubiose“ Unterartklassifikation dieser Schneckenart.

Folgende Fragen sollten in dieser Arbeit bearbeitet werden:

- Ist eine Aufteilung von *Clausilia dubia* in 12 Unterarten im östlichen Österreich nachvollziehbar? Oder ist eher die Einteilung von Nordsieck in nur zwei Hauptunterarten zweckmäßig?
- Bilden die Unterarten in der molekulargenetischen Untersuchung abgegrenzte Cluster? Sind die beschriebenen Unterarten also auch genetisch differenziert?
- Gibt es genetisch abgesetzte Gruppen, die sich morphologisch unterscheiden?
- Wie groß sind die genetischen Distanzen zwischen Unterarten bzw. zwischen Populationen? Wie groß sind die genetischen Distanzen zu anderen Arten der Gattung *Clausilia*?

- Wie sieht die geographische Verbreitung der genetisch und/oder morphologisch eindeutig abgegrenzten Einheiten aus? Gibt es geographische Muster, bzw. kommen Vertreter verschiedener Gruppen sympatrisch vor?

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Untersuchungsgebiet und Aufsammlungen

Das Untersuchungsgebiet umfasste die Bundesländer Niederösterreich und Wien und erstreckte sich über die gesamten niederösterreichischen Kalkalpen. Gesammelt wurde insbesondere an kalkhaltigem Gestein bei feuchter Witterung. Die Aufsammlungen wurden bereits 2005 - im Rahmen des FWF-Projektes „Alpine Landschnecken“ (Projektnummer 19592-B17) - gestartet und fanden jährlich von Mai bis Oktober statt. Für die vorliegende Arbeit wurden in den Jahren 2010 und 2011 vermehrt Schließmundschnecken der Art *Clausilia dubia* gesammelt, um das gesamte Unterartenspektrum im Untersuchungsgebiet abzudecken. Dabei wurde darauf geachtet, auch die Typuslokalitäten der in Niederösterreich beschriebenen Unterarten aufzusuchen (*C. d. bucculenta* – Innerschildgraben zwischen Scheiblingkirchen und Thernberg, *C. d. gracilior* – Schottwien, *C. d. huettneri* – Hohe Wand, Springlessteig, *C. d. moldanubica* – Ruine Aggstein, *C. d. schlehtii* – Schloßpark von Stixenstein, *C. d. tettelbachiana* – Schneeberg zw. Waxriegel und Kaiserstein) (KLEMM, 1960). Die aufgesuchten Standorte erstrecken sich von 276 m bis 2024 m über dem Meeresspiegel.

Insgesamt wurden an 59 Standorten 245 lebende Clausilien und 964 Leerschalen von toten Clausilien gesammelt (Abb. 3). Die exakte Position und die Meereshöhe der Standorte wurden mittels GPS-Gerät (Garmin, Dakota 20; Geo\_WGS\_84) erhoben. Zusätzlich wurden Hanglage, Vegetation, etwaige begleitende Gewässer, Strukturierung, weitere gefundene Gastropodenarten und andere Standortparameter notiert. An jedem Standort wurden maximal zehn lebende Individuen für die genetischen und morphologischen Analysen gesammelt. Die Anzahl der gesammelten Leerschalen wurde hingegen nicht limitiert.

Für die Fragestellung dieser Arbeit war es essentiell, die Mündung der Schnecken gut zu erkennen (vgl. Einleitung). Deshalb konnte die von KRUCKENHAUSER, HARL

& HARING (2011) optimierte Präparationsmethode, die auf eine möglichst gute Streckung des Weichkörpers abzielt, nicht angewendet werden. Stattdessen wurden die Tiere in 80% Ethanol fixiert, da dies ein Rückziehen des Weichkörpers in die Schale bewirkt und so die Mündung frei bleibt. Das gesamte Material wurde anschließend in 80% Ethanol bei 4-10° Celsius archiviert und alle zugehörigen Daten wurden in einer Datenbank erfasst.

Zur phylogenetischen Bearbeitung wurden jeweils drei Individuen pro Standort ausgewählt, einzig von den Standorten der Typuslokalitäten jeweils fünf. Für die morphologischen Untersuchungen wurden alle verfügbaren Individuen herangezogen. Schlussendlich wurden insgesamt 192 Individuen in dieser Arbeit untersucht, wobei jedes mit einer spezifischen Individualnummer (IndID) und, im Falle einer molekulargenetischen Bearbeitung, zusätzlich mit einer genetischen Identitätsnummer (genID) versehen wurde (siehe Anhang Tab. I).

Als Außengruppe in den phylogenetischen Berechnungen wurden weitere Vertreter der Gattung *Clausilia* und *Neostyriaca* verwendet (*Clausilia cruciata* (STUDER, 1820); *Clausilia pumila* PFEIFFER, 1828; *Neostyriaca corynodes* (HELD, 1836)).

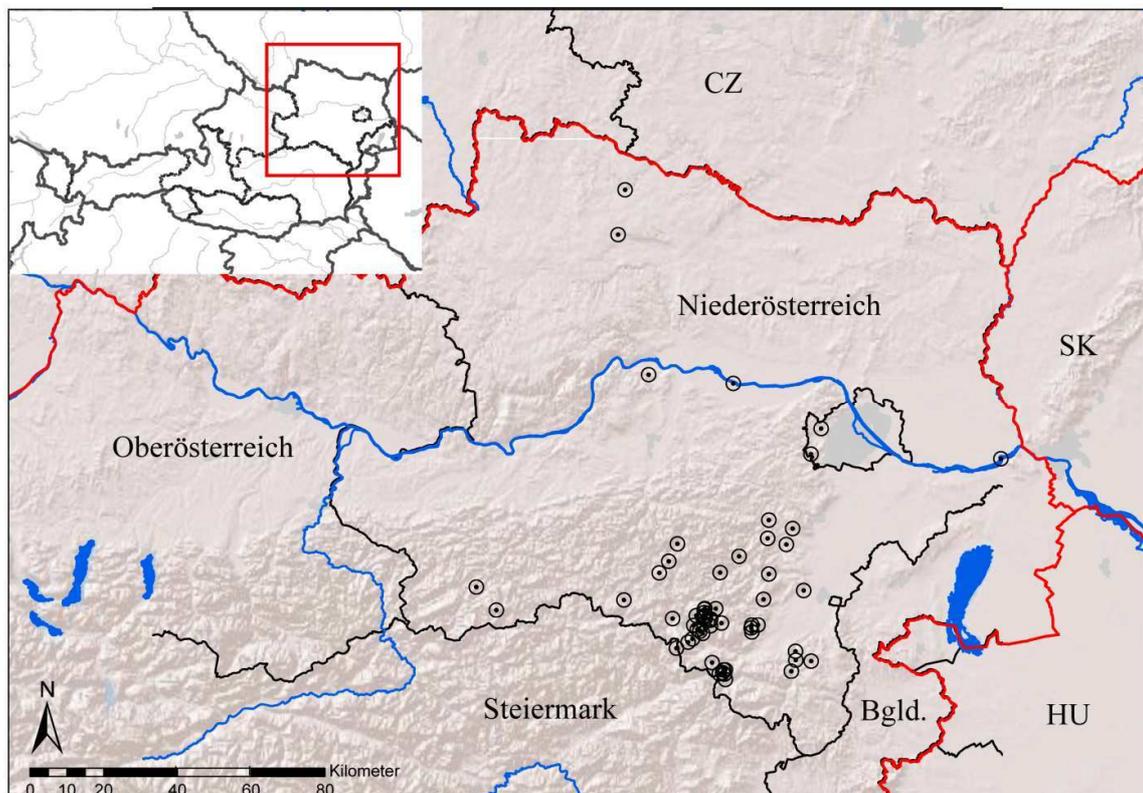
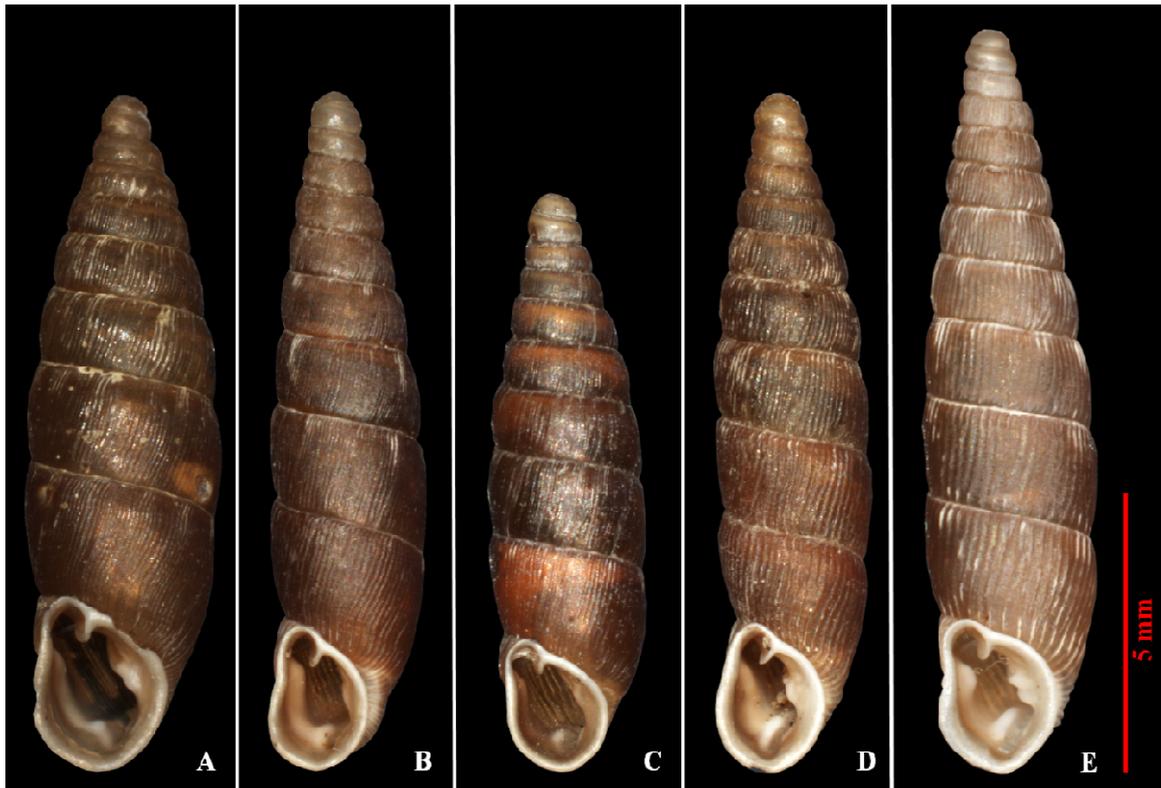


Abbildung 3: Karte der 59 Standorte in Niederösterreich und Wien.

## 2.2. Taxonomische Bestimmung

Eine Unterscheidung der Unterarten ist bei *C. dubia* im Freiland nur sehr schwer bis gar nicht möglich. Die Individuen wurden daher im Labor unter einem Stereomikroskop (Wild Makroskop M420) morphologisch untersucht und bestimmt. Für die Bestimmung der *Clausilia*-Arten wurde vor allem das Bestimmungsbuch von KERNEY et al. (1983) verwendet, für die Unterscheidung der Unterarten von *C. dubia* wurden die Beschreibungen von KLEMM (1960) sowie die jeweiligen Originalbeschreibungen herangezogen. Für ein besseres Verständnis der beschriebenen Merkmale und zur Einarbeitung in die Thematik der zahlreichen Unterarten von *C. dubia* wurde zusätzlich auf die umfassende Molluskensammlung des Naturhistorischen Museums Wien (NHMW) zurückgegriffen. Hier befindet sich unter anderem die „Klemm-Sammlung“, also jenes Material, das von W. Klemm selbst bestimmt und zu einem großen Teil auch selbst gesammelt wurde. Außerdem beherbergt das NHMW Typusexemplare einiger der in Niederösterreich vorkommenden Unterarten sowie den Typus der Nominatform *C. dubia* DRAPARNAUD, 1805 (Abb. 4). Eine große Zahl von Individuen dieser Sammlung wurde gesichtet und hinsichtlich der beschriebenen Merkmale untersucht. Es handelte sich dabei vor allem um die speziellen Strukturen des Schließapparates und um die äußere Oberflächenstruktur der Schale. Zusätzlich wurden im Rahmen dieser Untersuchung neue Merkmale etabliert, die ein Bestimmen der Unterarten deutlich vereinfachen. Basierend auf allen untersuchten Merkmalen wurde schlussendlich ein kleiner Bestimmungsschlüssel für die 12 Unterarten erstellt (siehe Anhang III und IV).



**Abbildung 4:** Frontalaufnahmen der Typusexemplare im NHMW. **A:** *C. dubia* DRAPARNAUD 1805 (ohne Fundortangabe; Typus NHMW 14788) **B:** *C. d. huettneri* (Springlessteig, Hohe Wand, NÖ; Paratypus NHMW 79000/K/43755) **C:** *C. d. kaeufeli* (Kleinschwab, Hochschwab, Stmk.; Paratypus NHMW 79000/K/40036) **D:** *C. d. moldanubica* (Ruine Aggstein, Wachau, NÖ; Paratypus NHMW 79000/K/44957) **E:** *C. d. vindobonensis* (Ruine Pfannberg b. Frohnleiten, Stmk.; Typus NHMW 31080 )

### 2.3. Morphologische Analyse

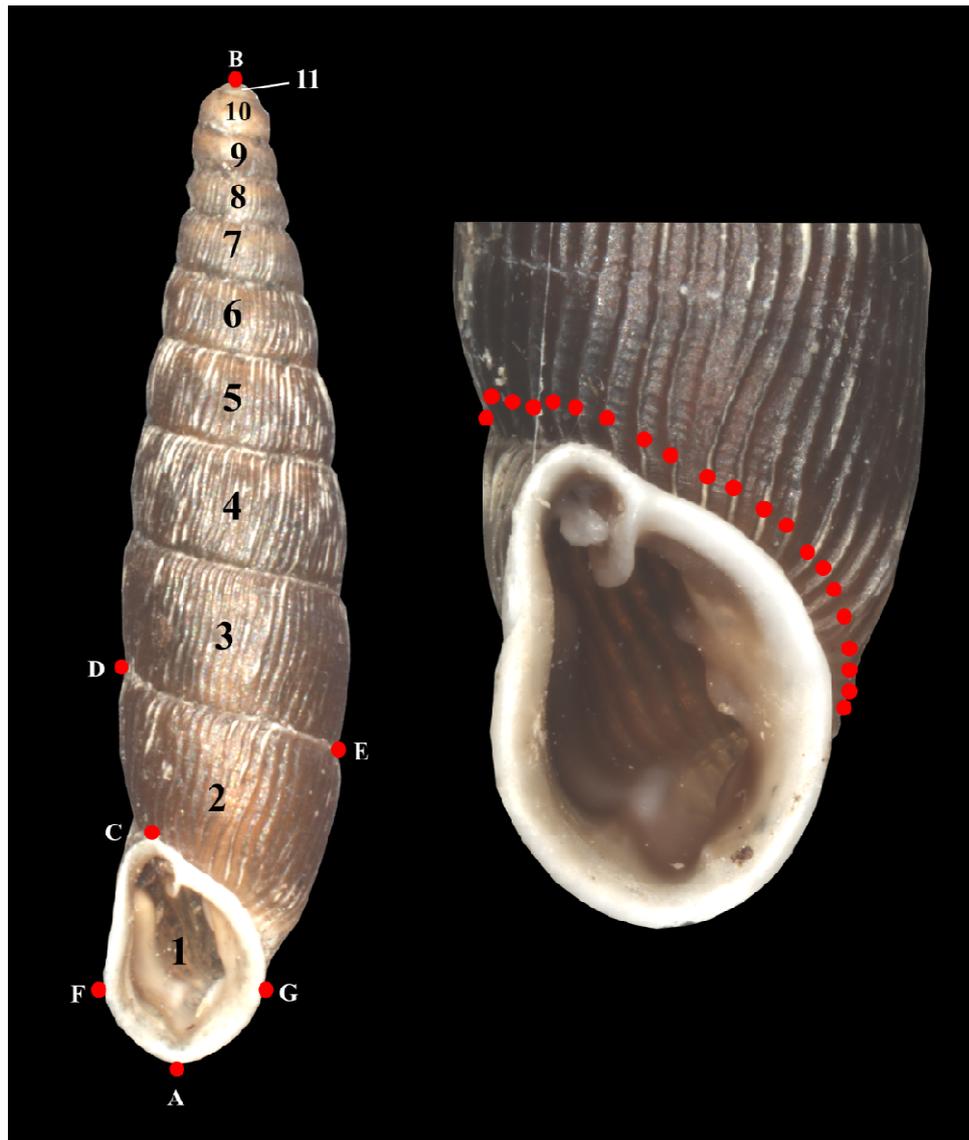
Die einzelnen Schneckenschalen wurden umfassend hinsichtlich ihrer Morphologie untersucht und vermessen. Dafür wurden von jedem Individuum unter dem Stereomikroskop (Leica MZ12 5, Wild Makroskop M420) mit Hilfe einer Mikroskopkamera (Nikon DS-L2) mehrere Fotos angefertigt: je eine Totalaufnahme der Vorder- und Hinterseite (8x Vergrößerung) und mehrere Detailaufnahmen der Mündung (20x Vergrößerung). Letztere waren notwendig, um die Details der Mündungsstrukturen besser sichtbar zu machen und sie zu dokumentieren. Hierbei wurden pro Mündung fünf Bilder jeweils in einer anderen Schärfenebene angefertigt. Mit Hilfe des Computerprogrammes *Helicon Focus* (Version 5.2, Helicon Soft Ltd., 2000-2011) wurden diese Einzelbilder dann zu einem tiefenscharfen Bild zusammengefügt. So sind alle Details des Clausiliar-Apparates gut zu erkennen und können später zu weiteren Analysen oder Nachbestimmungen herangezogen werden. Dies war besonders wichtig, da

die Schalen für die genetische Bearbeitung zumindest teilweise zerstört werden mussten. Außerdem wurde bei mindestens einem Individuum pro Standort die Gaumenwand der Mündung vorsichtig wegpräpariert, um eine Aufsicht der Lamellen zu ermöglichen. Zusätzlich konnte man so die Clausiliumplatte sehen, was sich bei der Bestimmung oft als hilfreich erwies. In dieser nach links gedrehten Seitenposition wurde wiederum ein tiefscharfes Bild aus fünf Einzelbildern zusammengefügt (siehe Abb. 1A&B).

Für eine quantitative Auswertung der Morphologie wurden vier Messungen durchgeführt: Schalenhöhe, Schalenbreite, Mündungshöhe und Mündungsbreite. Alle Messungen wurden anhand der Fotografien gemacht, indem mit Hilfe des Programmes *tpsDig* (Version 2.16; ROHLF 2010) morphologische Messpunkte (Landmarks) an den entsprechenden Stellen gesetzt wurden. Für die Schalenhöhe wurden die Landmarks am Apex und am unteren Mündungsrand gesetzt, für die Schalenbreite an beiden Seiten der Naht zwischen erstem und zweitem Umgang. Für die Mündungshöhe und -breite wurden jeweils die äußersten Punkte der Mündung ausgewählt. Weiters wurde die Anzahl der Windungen sowie die Anzahl der Rippen gezählt (Abb. 5). Die Zählung der Windungen wurde anhand der Fotos der Frontalansicht nach der Methode von KERNEY et al. (1983) durchgeführt. Dabei werden die Windungen entgegen der Wachstumsrichtung gezählt; die Mündung entsprach also der Windung Nummer 1, und danach wurden die Windungen Richtung Apex weaternummeriert.

Bei der Ermittlung der Rippenanzahl wurde von der Zählung der Rippen entlang eines 1 mm langen Transektes abgesehen, da hier das Setzen eines Anfangs- und Endpunktes willkürlich und somit nicht nachvollziehbar bzw. wiederholbar ist. Stattdessen wurden die Rippen anhand der Detailaufnahmen der Mündung mit Hilfe eines Computerprogrammes (GSA Image Analyzer, Version 3.8.1.) manuell gezählt, indem auf jede Rippe ein Punkt gesetzt wurde. Das Programm zählt dann die Anzahl der gesetzten Punkte. Es wurden die Rippen des vorletzten Umganges (dem ersten oberhalb der Mündung) gezählt, möglichst knapp entlang des Mündungsrandes (Abb. 5).

Der Messfehler wurde anhand einer repräsentativen Stichprobe von drei Unterarten mit je zwei Individuen ermittelt. Bei der Auswahl der Unterarten wurde auf eher durchschnittliche Morphotypen geachtet (*C. d. gracilior*, *C. d. moldanubica* und *C. d. schlechti*). Jedes Individuum wurde fünfmal fotografiert, wobei es nach jedem Foto weggenommen und anschließend wieder neu platziert wurde. Danach wurden alle Vermessungen wie oben angeführt vorgenommen.



**Abbildung 5:** Schematische Darstellung der Mess- und Zähltechniken der morphologischen Analyse. **Links:** Nummerierung der Windungen entgegen der Wachstumsrichtung (*C. d. gracilior*). Landmarks = rote Punkte (vergrößert). A-B: Schalenhöhe, A-C: Mündungshöhe, D-E: Schalenbreite, F-G: Mündungsbreite. **Rechts:** Markierung der Rippen entlang des Mündungsrandes (*C. d. dubia*)

## 2.4. Statistische Auswertung der morphologischen Analyse

Für die statistische Auswertung wurden nur Individuen verwendet, deren Schale beim Vermessen vollständig intakt war, unabhängig davon ob sie auch in die molekulargenetische Analyse miteinbezogen wurden oder nicht. Somit wurden insgesamt neun verschiedene Parameter von 142 Individuen ausgewertet. Die ersten sechs Parameter stammen aus den Vermessungen der Schalen: Schalenhöhe (SH), Schalenbreite

(SB), Mündungshöhe (MH), Mündungsbreite (MB), Anzahl der Windungen (W) und Anzahl der Rippen (R). Zusätzlich dazu wurden das idealisierte Volumen der Schalen ( $SH \times SB \times SB$ ) sowie die relative Schalenform ( $SF = SH/SB$ ) (vgl. WELTER-SCHULTES, 2010) und das Höhenverhältnis der Schalenhöhe zur Mündungshöhe ( $HV = SH/MH$ ) berechnet. Durch die Berechnung  $W/\ln SH$  (Relation Windungen) wurde der Faktor des exponentiellen Wachstums einer Schneckenschale eliminiert. So konnte gezeigt werden, ob Individuen außergewöhnlich groß/klein sind bzw. über eine außergewöhnlich hohe/niedrige Anzahl an Windungen verfügen. Da die Anzahl der Rippen stark mit der Schalenbreite korreliert, wurde daraus die Rippendichte ( $R/\pi SB$ ) berechnet (vgl. WELTER-SCHULTES, 2010). Schließlich wurden für alle Unterarten für jeden Parameter Mittelwert, Standardabweichung und die Variationsbreite angegeben. Grafisch dargestellt wurden die Unterschiede zwischen den Unterarten mit einfachen Scatterplots. Mit dem Programm *Mathematica* (Version 8.0.4.0) wurden Hauptkomponentenanalysen durchgeführt, um festzustellen, ob die einzelnen Gruppen getrennte Cluster bilden und so eine Klassifizierung aufgrund morphometrischer Daten möglich wäre. Die Scatterplots der Hauptkomponentenanalyse wurden nach entsprechenden Untersuchungskriterien farblich codiert: nach den 12 Unterarten, den 4 Morphogruppen, der geographischen Region der Fundorte, der Seehöhe der Fundorte und schließlich den 6 phylogenetischen Clades.

## 2.5. DNA-Extraktion

Für die DNA-Extraktion musste die Schale an der Spitze vorsichtig aufgebrochen werden, da der Weichkörper der Tiere in den meisten Fällen in die Schale zurückgezogen war. Anschließend wurde mit einer sterilen Pinzette ein kleines Stück des Fußes abgetrennt und mit einer sterilen Rasierklinge in zwei Teile geschnitten. Ein Teil wurde sofort zur DNA-Extraktion eingesetzt, der andere wurde in 80% Ethanol konserviert und in die Gewebebank des NHMW überführt.

Die Extraktion wurde in den meisten Fällen mit dem GEN-IAL *First-DNA all tissue DNA extraction Kit* (GEN-IAL, Deutschland) durchgeführt. Bei diesem Kit kommen keine Säulchen zum Einsatz, wodurch die DNA-Ausbeute maximiert wird. Die zwei ersten Lysis-Puffer führen zur vollständigen Lyse des gesamten Zellmaterials, Lyse-

Puffer 3 fällt schließlich Zellreste und Proteine aus, die dann durch Zentrifugation vom Lysat abgetrennt werden. Das Gewebe wurde in 220 µl Lysis-Puffer (Gemisch aus Lysis-Puffer 1 und 2) unter Zugabe von 4µl Proteinase-K-Enzym bei 65°C vollständig verdaut. Nach der Zugabe des Lyse-Puffer 3 und anschließender Zentrifugation wurde der Überstand vorsichtig abgenommen. Mit Isopropanol wurde die DNA schließlich ausgefällt und mit 70% Ethanol in mehreren Schritten gereinigt. Nachdem das DNA-Pellet über Nacht getrocknet wurde, wurde es in 30 µl Elutionspuffer eluiert. Letztendlich wurde die DNA zur Aufbewahrung bei -20°C tiefgefroren.

In manchen Fällen wurde alternativ nach dem Spin-Protokoll des QIAGEN *DNeasy Blood&Tissue Kit* (QIAGEN, Deutschland) vorgegangen. Nach diesem Protokoll wird das Gewebe mit 20 µl Proteinase-K-Enzym verdaut, und die Reinigung erfolgt über Säulchen mit einer Silica-Gel-Membran, an der die DNA während der drei Reinigungsschritte haftet. Die gereinigte DNA wurde schließlich mit 40 µl Elutionspuffer vom Säulchen eluiert.

## 2.6. Amplifizierung

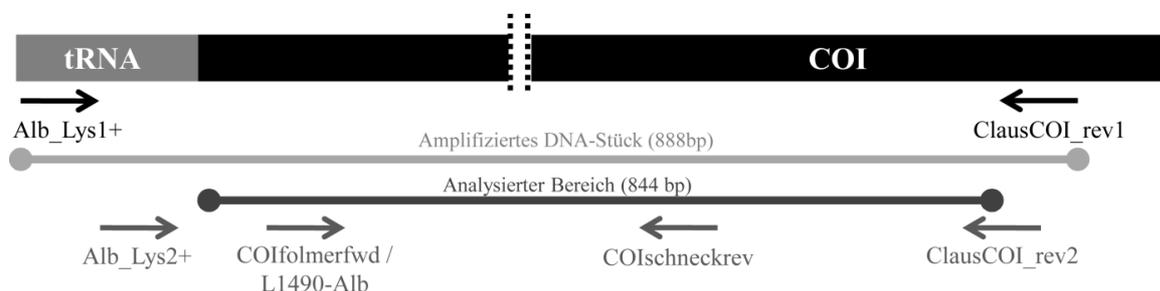
Die Amplifizierung der Markersequenzen erfolgte durch PCR (Polymerase Kettenreaktion) (TopTaq PCR, QIAGEN, Germany). Bei der Bearbeitung phylogenetischer Fragen innerhalb der Gastropoda haben sich in zahlreichen Untersuchungen kurze Sequenzen des mitochondrialen Genoms als geeignet erwiesen. Sehr häufig wurden dabei folgende Gene verwendet: Gene für die ribosomalen rRNAs (große Untereinheit - 16S rRNA: *16S*; kleine Untereinheit - 12S rRNA: *12S*), Gen für die Untereinheit 1 der Cytochrom-c-Oxidase (*COI*). Am Beginn dieser Arbeit wurde versucht, kurze Abschnitte des *16S* rRNA-Gens und des *COI*-Gens zu amplifizieren. Dabei wurden Primer verwendet, die bereits bei der Bearbeitung zahlreicher anderer Gastropodenarten zum Einsatz kamen (L1490-Alb, COIfolmerfwd, COIschneckrev, 16Sfwd, 16S\_sch\_rev; Tab. 1). Die Amplifizierung des *16S* rRNA-Abschnitts stellte kein Problem dar, jedoch zeigten erste phylogenetische Berechnungen, dass in diesem kurzen Stück zu wenig Information für diese Fragestellung steckt und dieser Abschnitt daher zur Auflösung der Verwandtschaftsverhältnisse nicht geeignet ist. Aus diesem Grund wurde in weiterer Folge auf die Amplifizierung der *16S* rRNA-Sequenz verzichtet. Einzig in

Zweifelsfällen wurde mit Hilfe dieses Genabschnittes überprüft, ob die DNA-Extraktion erfolgreich war.

Die Amplifizierung des *COI*-Stückes mit den bereits aus der Literatur bekannten Primern führte meist zu einem sehr schlechten oder gar keinem Ergebnis. Daher wurden anhand erster Sequenzen von *C. dubia* neue Primer konstruiert. Der Forward-Primer wurde dabei in den Endbereich des tRNA-Lysin-Gens gesetzt (Alb\_Lys1+; Tab. 1). In Kombination mit dem im mittleren Abschnitt des *COI*-Gens bindenden Revers-Primer ClausCOI\_rev1 konnte ein DNA-Stück amplifiziert werden, das mit rund 900 bp deutlich länger als das in bisherigen Arbeiten verwendete *COI*-Stück (+207 bp) war (Abb. 6). Für die Außengruppen musste ein weiterer, speziell konstruierter Reversprimer eingesetzt werden (ClausCOI\_rev2; Tab. 1).

**Tabelle 1:** Verwendete Primer: Name, Sequenz, Literaturangabe.

<b>ClausCOI_rev1</b>	5'-ACT GTA AAC ATA TGA TGA GCC CAA-3'	in dieser Arbeit
<b>ClausCOI_rev2</b>	5'-GAT GAG CCC AAA CAA TAA ACC C-3'	in dieser Arbeit
<b>Alb_Lys1+</b>	5'-CCT AAT TTT TTA TGG CCG AG-3'	in dieser Arbeit
<b>Alb_Lys2+</b>	5'-GCA TCA AAT TTT TAA TTT GAA TTA CG-3'	in dieser Arbeit
<b>L1490-Alb</b>	5'-ACT CAA CGA ATC ATA AAG ATA TTG G-3'	GITTENBERGER et al. 2004
<b>COIfolgerfwd</b>	5'-GGT CAA CAA TCA TAA AGA TAT TGG-3'	DUDA et al. 2011
<b>COIschneckrev</b>	5'-TAT ACT TCT GGA TGA CCA AAA AAT CA-3'	DUDA et al. 2011
<b>16S 1</b>	5'-CGC AGT ACT CTG ACT GTG C-3'	PFENNINGER & POSADA 2002
<b>16S 2</b>	5'-CGC CGG TCT GAA CTC AGA TC-3'	PFENNINGER & POSADA 2002



**Abbildung 6:** Lage der einzelnen Primer für COI skizziert.

Folgende Reagenzien kamen für die PCR in angegebener Menge zum Einsatz (Tab. 2):

**Tabelle 2:** Zusammensetzung der Reagenzien der PCR für einen 25 µl Ansatz für die *COI* und die *16S*-rRNA Sequenz. Alle Angaben in µl. AD = Nuclease-freies Wasser (QIAGEN), Puffer = 10x Buffer mit 15mM MgCl<sub>2</sub> (QIAGEN), Polymerase = Taq-Polymerase 5 units/µl (TopTaq, QIAGEN).

	<i>COI</i> [µl]	<i>16S</i> [µl]
<b>AD</b>	13,9	15,4
<b>Q-Solution [5x]</b>	5	5
<b>Puffer</b>	2,5	2,5
<b>dNTPs [50mM]</b>	0,5	0,5
<b>Primer fwd [50 pmol]</b>	0,25	0,25
<b>Primer rev [50 pmol]</b>	0,25	0,25
<b>MgCl<sub>2</sub> [25mM]</b>	1,5	-
<b>Polymerase</b>	0,1	0,1
<b>DNA</b>	1	1
<b>Gesamt</b>	25	25

Die Bedingungen der PCR wurden am Beginn der Laborarbeit ausgetestet und optimiert, danach erfolgten alle Amplifikationen unter folgenden Bedingungen: Denaturierung bei 72°C für 30 Sekunden, Primerhybridisierung bei 50°C für 30 Sekunden und Elongation bei 94°C für 60 Sekunden. Dieser Zyklus wurde 35 Mal wiederholt, in manchen Fällen 45 Mal. Die erste Denaturierung erfolgte bei 94°C für 3 Minuten und die letzte Elongation bei 72°C für 7 Minuten.

Nach erfolgter PCR wurden 5 µl des PCR-Produkts auf ein mit Ethidiumbromid (0,5 mg/ml) versetztes 1% Agarosegel aufgetragen. So konnte das Ergebnis der PCR überprüft werden. Dazu wurde das Gel unter UV-Licht betrachtet und fotografiert. War eine deutliche Bande ohne weitere Zusatzbanden zu sehen, so wurde das PCR-Produkt direkt zum Sequenzieren vorbereitet. Dazu wurde der PCR-Ansatz über Säulchen gereinigt (*QIAquick PCR Purification Kit*, QIAGEN, Deutschland). War die Bande hingegen schwach oder mehr als eine Bande sichtbar, so wurde eine Gel-Extraktion durchgeführt (*QIAquick Gel-Extraction Kit*, QIAGEN, Deutschland). Dabei wurde unter UV-Licht die Bande direkt aus dem Gel ausgestochen, in einem Puffer gelöst und schließlich mittels Silica-Gel-Membran Säulchen gereinigt. Mit dieser aufgereinigten Probe wurde anschließend eine Reamplifikation durchgeführt. Führte auch diese zu keinem besseren Ergebnis, so wurde das PCR-Produkt kloniert (*TA Cloning Kit*, Invitrogen, Deutschland). In einem ersten Schritt erfolgte dabei die Ligation, also der

Einbau des PCR-Abschnitts in ein Plasmid (Vektor). Das rekombinante Plasmid wurde anschließend in kompetente Zellen eines *E. coli*-Bakterienstamms transformiert. Nach einem Hitzeschock bei 42°C und darauf folgender einstündiger Inkubation bei 37°C wurde die Bakteriensuspension auf ampicillinhaltige Agarplatten ausgestrichen. Zuvor wurden die Agarplatten mit X-Gal versetzt. Während der Inkubation über Nacht bei 37°C vermehrten sich nur die transformierten Bakterien, da sie durch den Einbau des Plasmids resistent gegen Ampicillin geworden waren. Bakterienkolonien, die ein Plasmid tragen, in das das PCR-Produkt erfolgreich eingebaut wurde, waren an der weißen Farbe erkennbar, da das inserierte PCR-Produkt das  $\beta$ -Galaktosidasegen zerstört. Bleibt das  $\beta$ -Galaktosidasegen aktiv, wird das Enzym  $\beta$ -Galaktosidase produziert, welches X-Gal spaltet und es in einen Indigo-ähnlichen Farbstoff umwandelt. Jene Bakterienkolonien, die nicht über das PCR-Produkt verfügen, erscheinen demnach blau. Es wurden jeweils vier weiße Klone ausgewählt und in einen PCR-Ansatz überführt („Kolonie-PCR“), in dem universal-Primer (M13uni und M13rev) zum Einsatz kamen. War das Ergebnis dieser PCR positiv, so wurden diese Klone über Nacht in LB Medium kultiviert und danach mittels einer Plasmidpräparation (*QIAprep Spin Miniprep-Kit*, QIAGEN, Deutschland) die Plasmid - DNA wieder aus den Bakterien extrahiert und aufgereinigt.

## 2.7. Sequenzierung

Alle Sequenzierungen der amplifizierten DNA-Abschnitte wurden von LGC Genomics (Berlin, Deutschland) durchgeführt. Die PCR-Produkte wurden unter Verwendung der PCR-Primer von beiden Richtungen sequenziert. Klonierte PCR-Produkte wurden mit Universal-Primern (M13-21uni, M13-29rev) sequenziert.

## 2.8. Phylogenetische Analyse

Die erhaltenen Sequenzen wurden manuell in *BioEdit* (Version 7.0.5.3; HALL, 1999) aligniert. Dabei wurden auch die einzelnen Elektropherogramme jeder Sequenz auf Fehler bei der Sequenzierung, wie zum Beispiel Doppelpeaks, Überlagerungen oder falsche Basenzuordnung, untersucht. Waren die Ergebnisse nicht eindeutig oder

entsprachen die DNA-Sequenzen nicht der erwarteten Länge, so wurde die Sequenzierung wiederholt.

Das Datenset umfasste insgesamt 888 bp, inklusive einem kurzen Stück der t-RNA, das das COI-Gen auf der 5'-Seite flankiert. Da es sich hierbei um kein Protein-codierendes Gen handelt und dieser Abschnitt demnach sehr längenvariabel ist, wurde dieser Teil der Sequenz von den weiteren Berechnungen ausgeschlossen. Übrig blieb eine 844 bp lange DNA-Sequenz, die nur einen Teil des COI-Gens enthält. Das in dieser Clausiliidengruppe in Bezug auf den mitochondrialen genetischen Code für Invertebraten (ATG bzw. ATA) aberrante Startcodon lautet TTG.

Insgesamt wurden 147 Individuen in die phylogenetische Analyse einbezogen. Die Beschriftung der distalen Äste setzt sich aus einem dreistelligen Kürzel für die Region, in der das Tier gesammelt wurde, der Individual-Nummer der Datenbank, und der Sample-Nummer (Standortnummer) zusammen. Einige dieser Individuen verfügen über denselben genetischen Haplotyp, ihre DNA-Sequenz ist in diesem Bereich also vollkommen ident. Mit Hilfe des Computerprogrammes DAMBE (Version 5.2.73; XIA & XIE, 2001) wurde die Anzahl der unterschiedlichen Haplotypen ermittelt. Berechnungen zur Haplotypen- und Nukleotiddiversität wurden mittels DnaSP (Version 5.10.01; LIBRADO & ROZAS, 2009) berechnet, außerdem wurden die p-Distanzen zwischen und innerhalb der Clades mit *MEGA* (Version 5.05; TAMURA et al., 2011) berechnet.

## 2.9. Stammbaumberechnungen

Mit diesem Datenset wurden Neighbour-Joining-, Maximum-Likelihood- und Bayesian-Inference-Analysen mit den Computerprogrammen *MEGA* und *MrBayes* (Version 3.2.1 x64; RONQUIST & HUELSENBECK, 2003) durchgeführt. Dazu wurde im Programm *MEGA* ein Basen-Substitutions-Modell errechnet, das die Aufspaltungen der untersuchten Individuen am besten erklärt (T92+I+G). Zusätzlich wurde mit *jModelTest* (Version 0.1.1; POSADA, 2008) ebenfalls ein Modell berechnet (GTR+I+G). Da letzteres Modell einen allgemeineren Algorithmus verwendet, wurde dieses für die Berechnungen der Bayesian-Inference-Analysen (BI) eingesetzt.

Für die Berechnung der Neighbour-Joining-Stammbäume (NJ) wurden folgende Parameter gewählt: Tamura-3-parameter-Modell (entspricht T92-Modell), als Substitutionen wurden Transitionen und Transversionen inkludiert, der Gamma-

Parameter betrug 1,27 und Lücken im Alignment wurden von der Analyse komplett ausgeschlossen. Die gleichen Parameter wurden für die Maximum-Likelihood-Analysen (ML) verwendet. Außerdem wurden alle drei Codonpositionen und auch die nicht-codierenden Regionen in die ML-Analyse miteinbezogen. Der Initial-Baum wurde automatisch berechnet und die heuristische Methode nach dem Nearest-Neighbour-Interchange-Prinzip (NNI) durchgeführt. Für beide Analysen wurde eine Bootstrapanalyse mit 1.000 Bootstrap-Wiederholungen vorgenommen. Die BI-Analyse wurde mit folgenden Parametern durchgeführt: `nst=6 rates=gamma ngammacat=4; tratiopr=fixed(1.9359), pinvarpr=fixed(0.4970), shapepr=fixed(1.1470); ngen=10000000 nruns=2 nchains=4`. Mit Hilfe des Computerprogrammes *Tracer* (Version 1.5.0; RAMBAUT & DRUMMOND, 2007) wurden die Rohdaten aus der BI ausgewertet. So konnte festgestellt werden, dass die stationäre Phase sehr schnell erreicht ist, und somit ein Burnin von nur 10.000 (10%) entfernt werden muss. Dargestellt wurden die Stammbäume in *FigTree* (Version 1.3.1; RAMBAUT, 2010), wobei die Beschriftungen der Sequenzen farblich codiert wurden.

## **2.10. Berechnung der Netzwerke**

Die evolutionären Hintergründe einer Art sind im Vergleich zu einer Unterart sehr unterschiedlich, weshalb auch die phylogenetischen Analysen entsprechend angepasst werden können. Im Laufe der Artbildung kommt es zu einer reproduktiven Isolation und somit zu keiner genetischen Vermischung der Arten, wodurch in jeder der Tochterarten unterschiedliche Genotypen fixiert werden können und letztendlich zwei unterschiedliche, nicht überlappenden Genpools entstehen (POSADA & CRANDALL, 2001). Die genetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Arten sind daher immer hierarchisch aufgebaut und lassen sich in dichotomen Stammbäumen darstellen. Unterarten sind reproduktiv nicht oder nur partiell voneinander getrennt, so dass es zu Rekombination zwischen Genen, Hybridisierungen verschiedener Linien und Homoplasie kommen kann (POSADA & CRANDALL, 2001). In diesem Fall sind die genetischen Verwandtschaftsbeziehungen nicht mehr hierarchisch aufgebaut und eine Darstellung in einem dichotomen Stammbaum eher ungeeignet. Hier kommen sogenannte Netzwerke zum Einsatz, welche auch polytome Aufspaltungen zulassen und so zur Ausbildung eines zusammenhängenden Netzes führen. In dieser Arbeit wurden daher zusätzlich Median-

Joining-Netzwerke berechnet. Aufgrund der geringen Individuenanzahl und/oder großen genetischen Distanzen zwischen den Individuen wurden drei der fünf Clades von dieser Berechnung ausgeschlossen und nur von Clade 4 und Clade 5 ein Netzwerk erstellt. Dazu wurde im Vorfeld eine Starcontraction-Analyse und im Anschluss eine MP-Korrektur durchgeführt (*DNA Alignment, Network; Fluxus Technology Ltd.*). Die erhaltenen MJ-Netzwerke wurden dann grafisch nachbearbeitet und entsprechend der Unterarten, Morphogruppen oder der geographischen Region farblich codiert (*Network Publisher; Fluxus Technology Ltd.*).

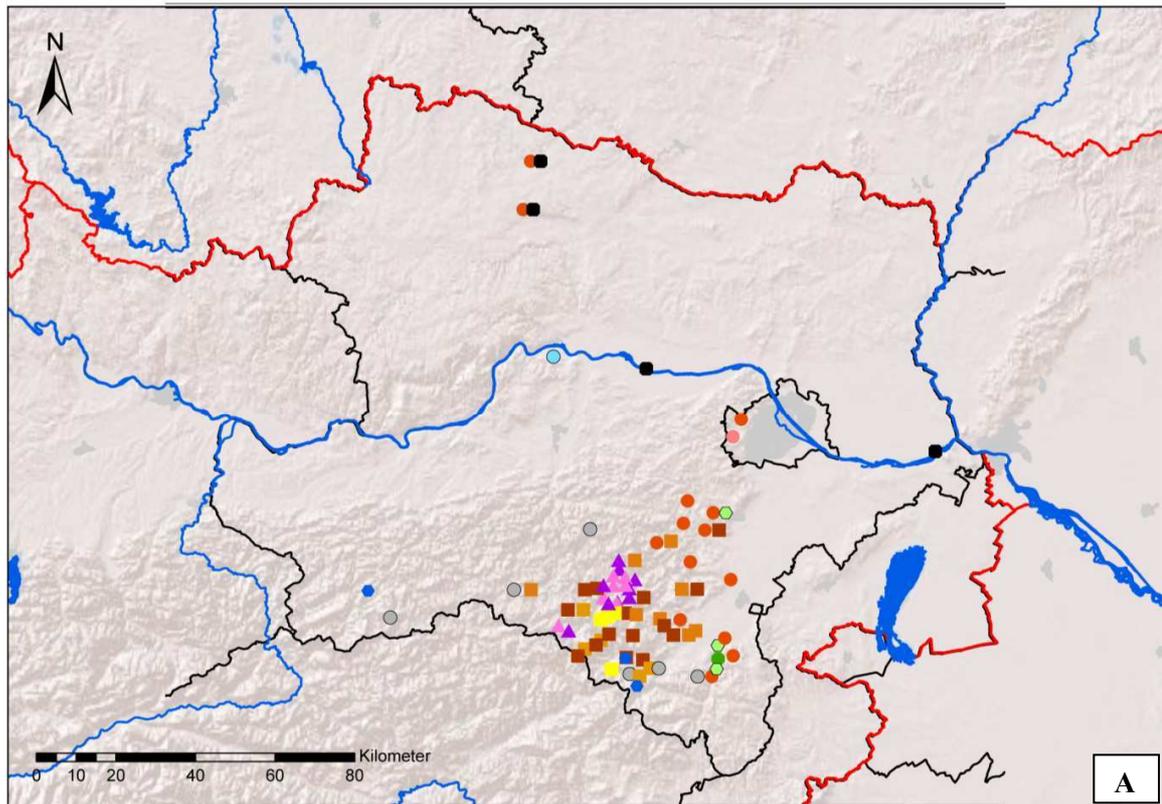
### **3. Ergebnisse**

#### **3.1. Taxonomische Bestimmung**

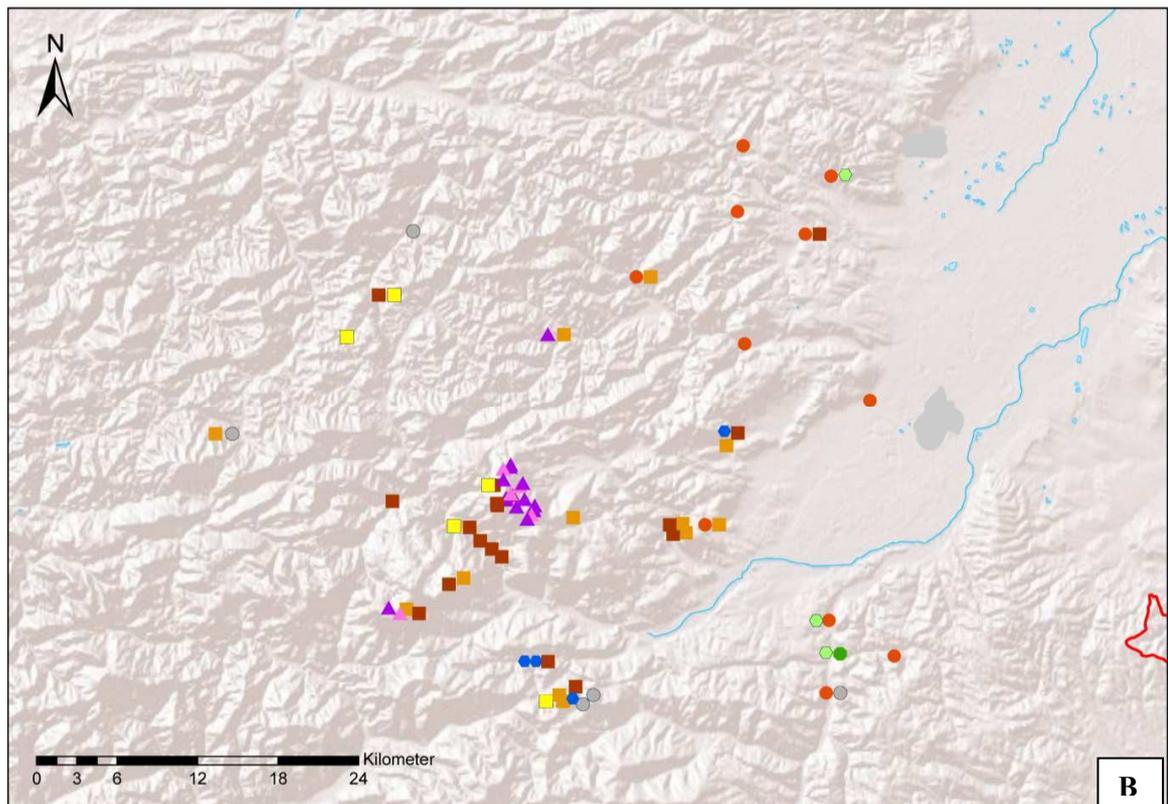
Um Clausiliidae eindeutig bestimmen zu können, ist eine gute Kenntnis der Clausiliarstrukturen und der genauen Morphologie der Schale unerlässlich. In der vorliegenden Arbeit wurde nach den unterschiedlichen Beschreibungen und Bestimmungsschlüsseln nach EHRMANN (1933), KERNEY et al. (1983), KLEMM (1960) oder LOZEK (1964) vorgegangen. Zur Unterscheidung der vier *Clausilia*-Arten wurden auch die Beschreibungen nach NORDSIECK (2002) herangezogen, welche nur auf den Clausiliarstrukturen basieren. Am Beginn dieser Arbeit gestaltete sich die Bestimmung der *Clausilia*-Arten sehr schwierig. Im Laufe der Bearbeitung wurden jedoch neue Merkmale etabliert und gemeinsam mit den bereits bewährten Merkmalen in einem Bestimmungsschlüssel zusammengefasst (siehe Anhang III und IV). Im ersten Teil dieses Bestimmungsschlüssels wird auf die Unterscheidung der vier in Österreich heimischen Arten der Gattung *Clausilia* eingegangen. Diese lassen sich anhand der Schalenform (*C. pumila* – keulenförmig), der Rippung (*C. cruciata* – sehr weit gerippt) und der Schalenhöhe unterscheiden (*C. dubia* – 10 mm bis 18 mm und *C. rugosa* – 9 mm bis 11 mm) (Abb. 7). Eine umfassendere morphologische Charakterisierung dieser Arten findet sich im Anhang I. Die Bestimmung der 12 Unterarten von *C. dubia* wird im zweiten Teil des Bestimmungsschlüssels dargestellt. Auf die Merkmale, die zur Unterscheidung herangezogen wurden, wird im untenstehenden Abschnitt noch näher eingegangen. Das gesamte in dieser Arbeit verwendete Material, wurde nach diesem

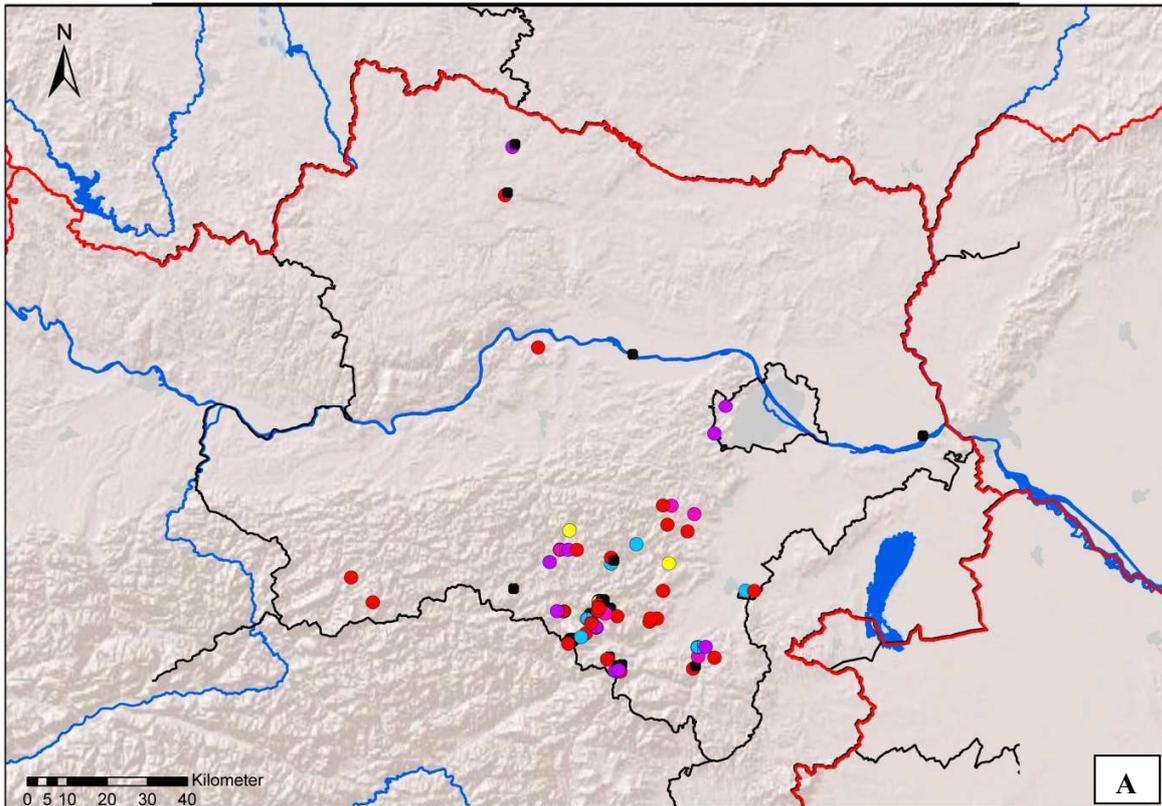
selbst erstellten Bestimmungsschlüssel bestimmt. Da eine Unterscheidung jedoch sehr schwierig ist, können einzelne Falschbestimmungen besonders ähnlicher Unterarten nicht gänzlich ausgeschlossen werden. Dies zeigte sich auch bei der Sichtung des Sammlungsmaterials des NHMW, wo sich selbst bei Individuen, die von Klemm bestimmt wurden, Fehlbestimmungen befanden.

Individuen mancher Unterarten wurden an Fundorten gesammelt, die nicht mit den von KLEMM (1960) beschriebenen Verbreitungsgebieten der betreffenden Unterarten von *C. dubia* übereinstimmten (vgl. Abb. 2). Die während dieser Arbeit aufgesuchten Fundorte wurden in einer Karte eingezeichnet und so die Verbreitung der bearbeiteten Individuen dargestellt (Abb. 8-10). So zeigte sich beispielsweise, dass von Klemm für *C. d. obsoleta* nur das südwestliche Niederösterreich angeführt wird. Im untersuchten Material wurden jedoch Individuen aus dem südöstlichen Niederösterreich eindeutig dieser Unterart zugeordnet. Weiters wurden Individuen, die morphologisch als *C. d. gracilior* bestimmt wurden, im südwestlichen Niederösterreich gefunden, und *C. d. runensis* deutlich weiter im Norden als von Klemm beschrieben. Außerdem fällt auf, dass die einzelnen Verbreitungsgebiete der Unterarten mehr oder weniger stark überlappen, insbesondere im Bereich des Voralpengebiets.

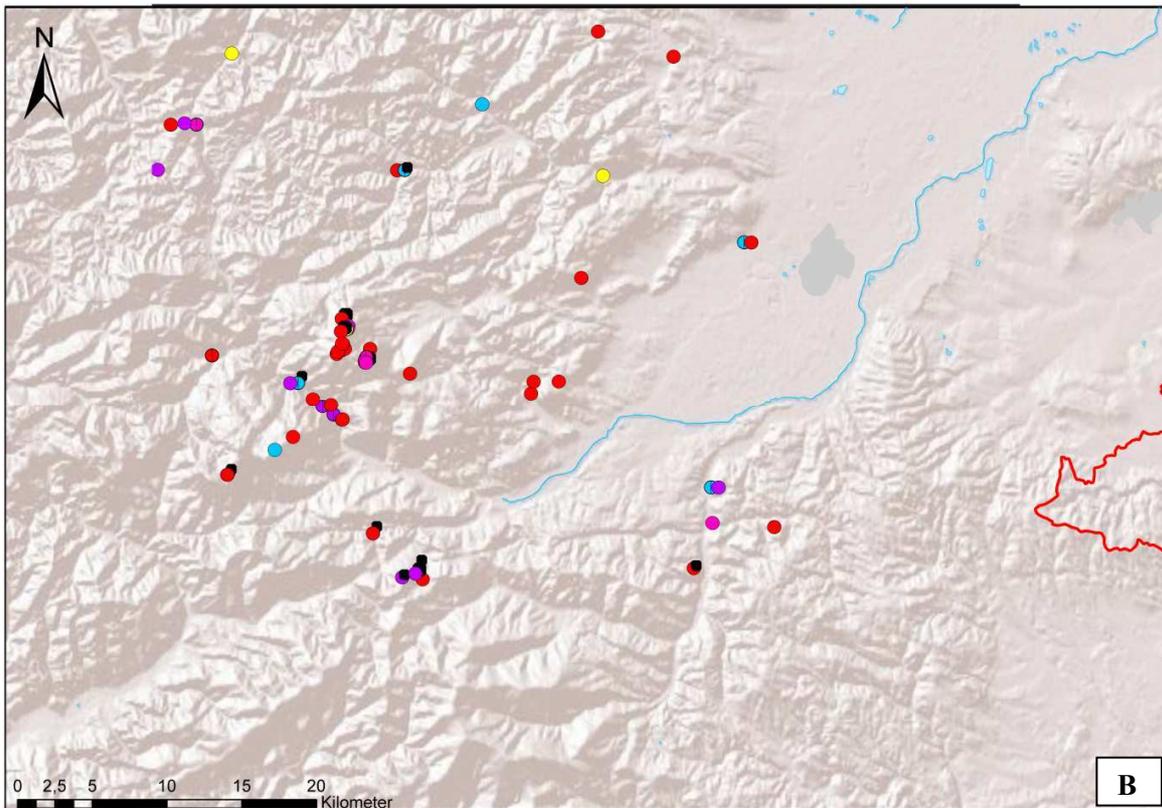


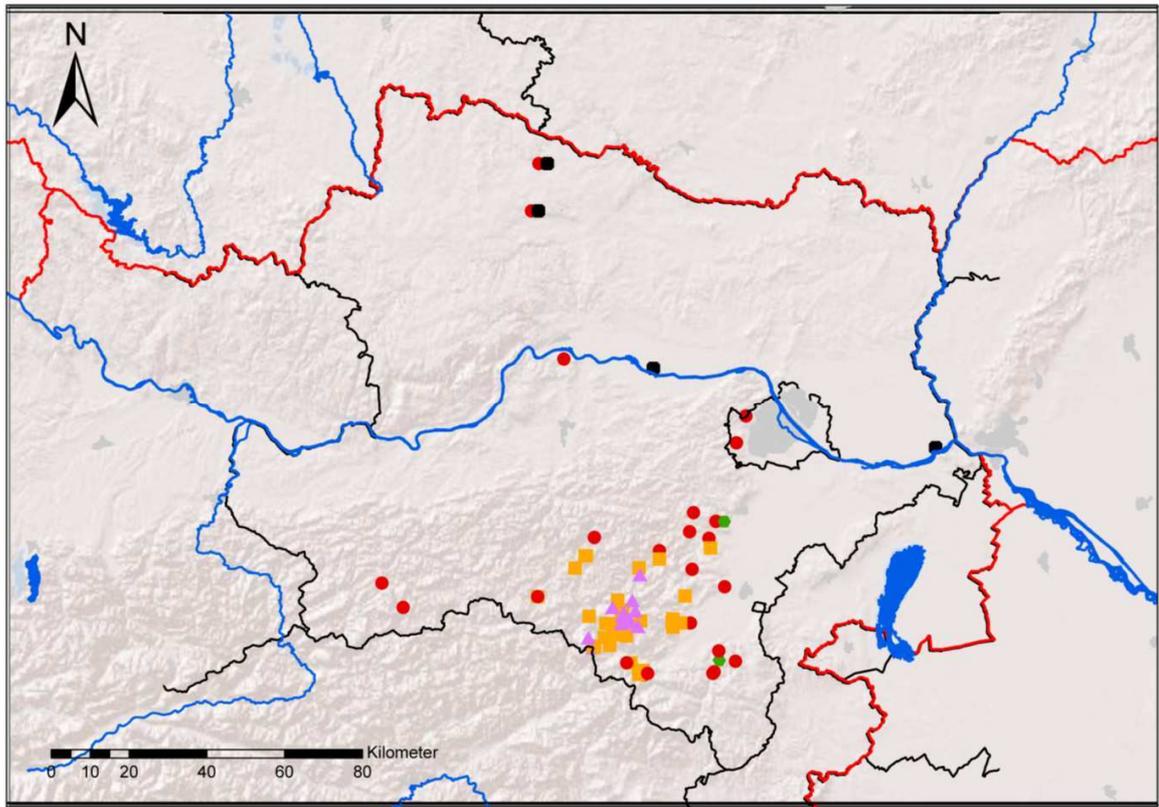
**Abbildung 8:** Verbreitungskarte der untersuchten Individuen von *C. dubia* in Niederösterreich und Wien (A) und die Region des Voralpengebietes vergrößert (B). Farbcode entspricht den Unterarten: *C. d. dubia* (●), *C. d. moldanubica* (●), *C. d. tettelbachiana* (▲), *C. d. huettneri* (■), *C. d. bucculenta* (●), *C. d. vindobonensis* (●), *C. d. runensis* (●), *C. d. kaeufeli* (▲), *C. d. speciosa* (■), *C. d. gracilior* (●), *C. d. schlechtii* (■), *C. d. obsoleta* (○), Außengruppe (■)



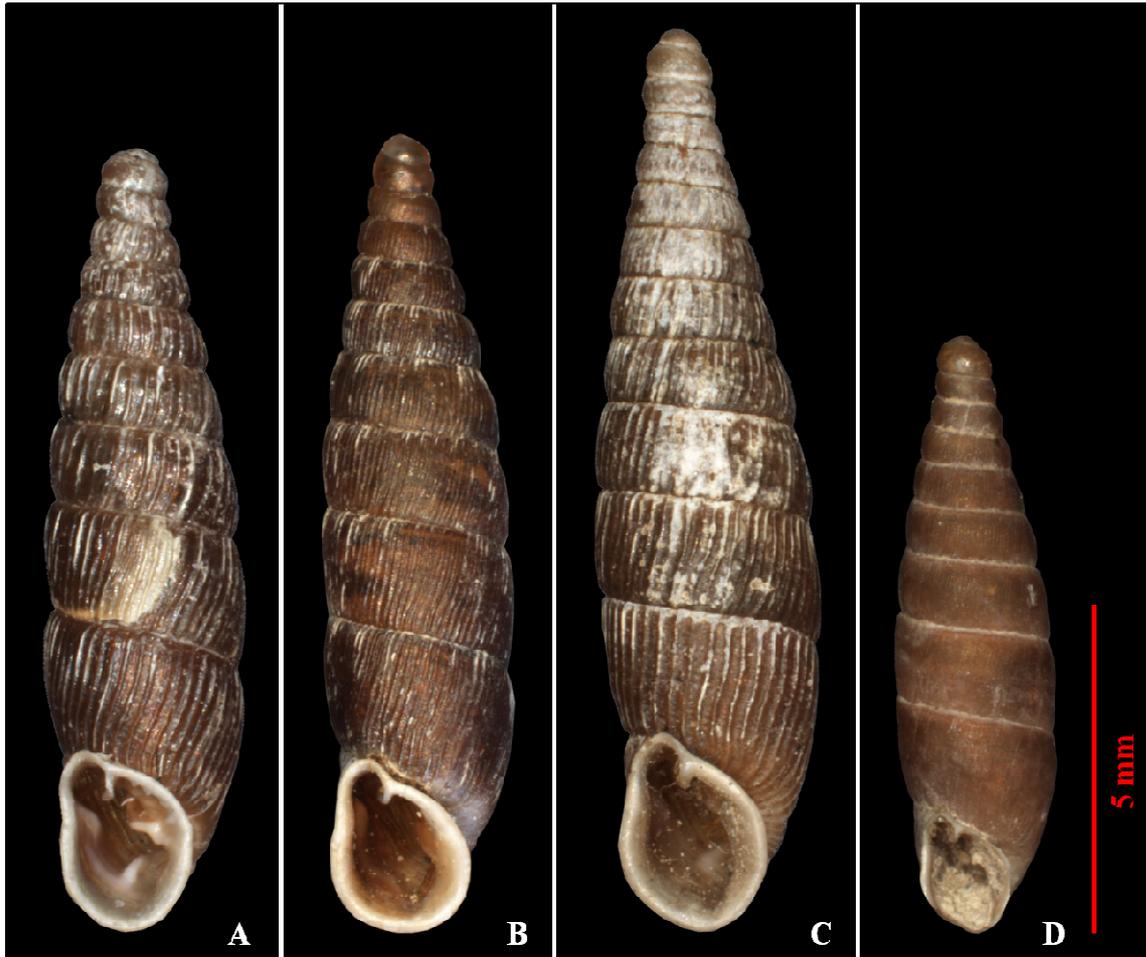


**Abbildung 9:** Verbreitungskarte der untersuchten Individuen von *C. dubia* in Niederösterreich und Wien (A) und die Region des Voralpengebietes vergrößert (B). Farbcode entspricht den genetischen Clades: Clade 1 (●), Clade 2 (●), Clade 3 (●), Clade 4 (●), Clade 5 (●), Außengruppe (●)





**Abbildung 10:** Verbreitungskarte der untersuchten Individuen von *C. dubia* in Niederösterreich und Wien. Farbcode entspricht den definierten Morphogruppen: MG1 (●), MG2 (▲), MG3 (■), MG4 (●), Außengruppe (■)



**Abbildung 7:** Frontalaufnahmen der vier Arten der Gattung *Clausilia* in Österreich. A: *C. cruciata* (NHMW 75000/E//47654), B: *C. dubia* (NHMW Cldub001), C: *C. pumila* (NHMW 79000/K/53413), D: *C. rugosa* (DRAPARNAUD 1801) (Syntypus NHMW 14781)

## 3.2. Morphologische Analyse

### 3.2.1. Morphologische Charakterisierung der Unterarten

Basierend auf den ausführlichen Beschreibungen der 12 Unterarten von KLEMM (1960) sowie den in der vorliegenden Arbeit ermittelten Merkmalen wurden die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale in einer Tabelle zusammengefasst (Tab. 3). Einzig bei *C. d. vindobonensis* sind aufgrund der von Klemm angenommenen Synonymie zu *C. d. dubia* keine genauen Beschreibungen und Messdaten vorhanden. Die Bestimmung und Charakterisierung dieser Unterart basiert rein auf dem vorhandenen Sammlungsmaterial des NHM. Alle Daten in der Übersicht zu dieser Unterart sind also das Ergebnis der vorliegenden Untersuchung.

Die Messdaten in dieser Übersicht stammen aus der morphologischen Analyse dieser Arbeit, in Klammer wurde jeweils der Wert von KLEMM (1960) angegeben. Diese Werte variieren mehr oder weniger stark. Klemm gibt zum Beispiel die niedrigste Schale von *C. d. dubia* mit einer Schalenhöhe von 11,8 mm an, im Sammlungsmaterial der vorliegenden Arbeit fanden sich aber zahlreiche Individuen dieser Unterart, die zwischen 10,3 mm und 10,6 mm hoch waren. Außerdem bezeichnete Klemm die Schalenhöhe als „Größe der Schale“, was ein ungenauer Terminus in Bezug auf Schneckenschalen ist, weshalb im Folgenden immer von Schalenhöhe gesprochen wird. Bei der Schalenbreite stimmen die neu ermittelten Messwerte mit jenen von Klemm häufig überein oder weichen nur wenig davon ab. Für *C. d. moldanubica* wurde zum Beispiel in dieser Untersuchung eine Schalenbreite zwischen 2,5 mm und 2,9 mm ermittelt, Klemm gibt diese mit 2,5 mm bis 3,1 mm an. Zusätzlich wurden die Messwerte der Mündungshöhe und -breite hinzugefügt, die bei Klemm fehlen. Die Anzahl der Windungen streut bei Klemm immer deutlich stärker, was vermutlich an einer anderen bzw. ungenaueren Zählmethode liegt. Die Beschreibungen der morphologischen Merkmale der Schale wie Form, Strichelung oder Rippung konnten in den meisten Fällen nach Klemm übernommen werden, es wurde hier jedoch versucht, eine einheitlichere und prägnantere Ausdrucksweise zu wählen. Klemm beschreibt beispielsweise die Strichelung der Umgänge einmal als dicht und ein anderes Mal als reichlich, obwohl vermutlich der gleiche Umstand gemeint ist. In diesem Fall wurde der Begriff „dicht“ beibehalten. Es konnte außerdem festgestellt werden, dass die Beschreibung der Strichelung bei Klemm oft oberflächlich ist. Beispielsweise beschreibt er jene von *C. d. huettneri* als mittelmäßig und in Büscheln, tatsächlich ist sie dicht und in auffällig kurzen Büscheln nur am oberen Rand der Umgänge ausgebildet, was ein sehr wichtiges Unterscheidungsmerkmal dieser Unterart darstellt. Bezüglich der Rippendichte kam Klemm häufig zu einem anderen Ergebnis bzw. waren seine Beschreibungen auch hier sehr vage. Im Rahmen dieser Untersuchung wurde die Rippendichte genau ermittelt und entsprechend in vier Kategorien eingeteilt (sehr dicht, dicht, weit, sehr weit). Außerdem wurde dieses Merkmal durch die jeweilige Ausprägung der Querrippung ergänzt. Einige weitere von Klemm nicht angeführte Merkmale haben sich bei der Bestimmung der Unterarten als nützlich erwiesen und werden ebenso in der Übersicht angeführt. Es handelt sich dabei zum Beispiel um die Ausprägung der Naht zwischen den Umgängen und ihre Färbung, oder die Ausbildung des Gaumencallus und des Basalkiels (Tab. 3).

### 3.2.2. Kurzbeschreibungen der 12 Unterarten

Im Folgenden wird eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Charakteristika der einzelnen Unterarten gegeben, welche die Ergebnisse dieser Arbeit miteinbezieht.

Die Nominatform *C. d. dubia* zeigt erwartungsgemäß am deutlichsten den „dubia“-Typ. Sie variiert stark in der Schalenhöhe, in der Regel ist diese aber hoch bis sehr hoch. Die Schale ist weit gerippt, so dass der Zwischenraum zwischen den Rippen genauso breit ist wie eine Rippe. Die Umgänge sind mäßig gewölbt mit einer tiefen Naht und unregelmäßigen, weißen Stricheln. Das wohl wichtigste Merkmal ist die deutlich gestufte Unterlamelle, die in zwei prägnanten Doppelknötchen endet (Abb. 11).

*C. d. vindobonensis* wurde von KLEMM (1960) als synonym zu *C. d. dubia* angesehen. Tatsächlich unterscheidet sie sich von dieser unter anderem anhand der weniger tiefen Naht, welche oft weiß gefärbt ist, und der helleren, rötlich-braunen Färbung (Abb. 12).

Einen ähnlichen Habitus weist auch *C. d. moldanubica* auf, sie ist aber deutlich kleiner als die zwei vorhergehenden und ihre Umgänge sind stark bauchig. Außerdem ist der Basalkiel sehr kräftig ausgebildet und weiß, so dass er sich deutlich von der dunkleren Umgebung abhebt (Abb. 11).

Dies ist auch bei *C. d. gracilior* der Fall, die Schale dieser Unterart ist jedoch bedeutend schlanker. Weiters ist sie weit gerippt und zahlreich gestrichelt, wobei die Strichel in Büscheln angeordnet sind (Abb. 11). Die Unterlamelle läuft in einem zarten Doppelknötchen aus, ähnlich wie bei *C. d. obsoleta*. Diese Unterart ist sehr lang und die Umgänge sind ziemlich gewölbt mit einer tiefen Naht dazwischen. Gut zu erkennen ist sie am dunkelgefärbten Gaumencallus, dem meist zarten Basalkiel und der Unterlamelle, die im Inneren ebenfalls dunkelgefärbt ist (Abb. 12).

Die Schale von *C. d. tettelbachiana* ist sehr dicht gerippt und erscheint beinahe glatt. So kann man sie gut von den oben genannten Unterarten unterscheiden. Außerdem ist sie niedrig und gedrungen geformt, was als Anpassung an die harschen klimatischen Bedingungen im Gebirge (Vorkommen in der Gipfelregion des Schneebergs) erklärt werden kann (Abb. 12). Der Basalkiel ist kräftig ausgeprägt, was sie wiederum von der zweiten Zwergform, *C. d. kaeufeli*, unterscheidet. Diese ist noch niedriger und sehr gedrungen, plump und ihre Schale ist glänzend (Abb. 11).

Ebenfalls dicht gerippt ist die Schale von *C. d. huettneri*, jedoch sind die einzelnen Rippen hier noch gut voneinander abzugrenzen. Diese Unterart ist weiters durch ihre schlanke Form und den höckerartigen Gaumencallus charakterisiert. Einzigartig sind auch die bereits erwähnten kurzen Strichel am oberen Rand der Umgänge, die in Büscheln angeordnet sind (Abb. 11).

Bei *C. d. schlechti* sind die Rippen abgeflacht und dicht, jedoch ebenso gut abgrenzbar. Ihre Schale ist schlank und fast immer ungestrichelt. Die Mündung ist sehr schmal, der Gaumencallus und der Basalkiel aber sind kräftig ausgebildet (Abb. 12).

Anhand der Rippfung lässt sich *C. d. speciosa* nur schwer von *C. d. schlechti* unterscheiden, erstere weist aber stark gewölbte Umgänge mit einer sehr tiefen und derben Naht auf. Zusätzlich ist der Mündungsrand meist dick und plump ausgebildet und die Querrippung deutlich zu erkennen (Abb. 12).

Sehr prägnant von allen anderen Unterarten unterscheidet sich *C. d. bucculenta* aufgrund der sehr weit auseinander stehenden Rippen, die scharf geformt sind. Außerdem ist ihre Schale eher keulenförmig und die Umgänge sind bauchig. Die Mündung ist sehr breit und weist zwei deutliche Doppelknötchen auf (Abb. 11).

*C. d. runensis* ist ebenfalls weit gerippt, aber bedeutend niedriger als *C. d. bucculenta*. Gut zu erkennen ist sie an den sehr bauchigen ersten drei Umgängen, die bereits die Hälfte der Gesamthöhe der Schale einnehmen (Abb. 12).



**Abbildung 11:** Tafel 1 der Unterarten von *Clausilia dubia*. *C. d. dubia* (AL indID 6747), *C. d. bucculenta* (NHMW 79000/K/11390), *C. d. gracilior* (NHMW 79000/K/11275), *C. d. huettneri* (NHMW 79000/K/11228), *C. d. kaeufeli* (Paratypus NHMW 40036), *C. d. moldanubica* (Paratypus NHMW 44957)



**Abbildung 12:** Tafel 2 der Unterarten von *Clausilia dubia*. *C. d. obsoleta* (NHMW 79000/K/35698), *C. d. runensis* (AL indID 6291), *C. d. schlechti* (AL indID 6305), *C. d. speciosa* (AL indID 6746), *C. d. tettelbachiana* (AL indID 6729), *C. d. vindobonensis* (Paratypus NHWM 31080)

### 3.2.3. Charakteristika der Morphogruppen

Der neue Bestimmungsschlüssel ermöglicht eine eindeutige Bestimmung aller Unterarten. Dies setzt jedoch eine sehr gute Kenntnis und ein längeres Studium der speziellen Strukturen der morphologischen Merkmale dieser Schnecken voraus. Außerdem darf die Anfälligkeit für Falschbestimmungen bei sehr ähnlichen Formen, wie z. B. *C. d. tettelbachiana* und *C. d. käufeli*, nicht unterschätzt werden.

Aus diesen Gründen wurden vier sogenannte „Morphogruppen“ definiert, in denen jene Unterarten zusammengefasst wurden, welche morphologisch sehr ähnlich sind. Die Zuteilung zu diesen Morphogruppen ist jedem Bearbeiter möglich, da die morphologischen Merkmale sehr deutlich sind und zwischen diesen Gruppen gut unterschieden werden können (Abb. 13).

Die Morphogruppe 1 (MG 1) beinhaltet die Nominatform und ist mit insgesamt fünf Unterarten die größte und auch am weitesten verbreitete Gruppe (*C. d. dubia*, *C. d. gracilior*, *C. d. moldanubica*, *C. d. obsoleta*, *C. d. vindobonensis*). Es handelt sich hierbei vor allem um Unterarten des Flachlandes. Charakterisiert ist die MG 1 durch die eher grobe Rippung, wobei der Abstand zwischen zwei Rippen etwa so groß ist wie eine Rippe, und das gut erkennbare Doppelknötchen der Unterlamelle. Letzteres ist bei *C. d. obsoleta* und *C. d. gracilior* meist nicht so stark ausgeprägt, anhand der anderen Schalenmerkmale sind sie aber eindeutig dieser Morphogruppe zuzuordnen. Die Schale ist rot-bräunlich gefärbt mit einer meist reichlichen weißen Strichelzeichnung. Außerdem sind die zugehörigen Unterarten alle sehr groß und breit.

Die Gipfformen lassen sich in der Morphogruppe 2 (MG 2) zusammenfassen: *C. d. käufeli* und *C. d. tettelbachiana*. Sie sind an ihrer sehr geringen Schalenhöhe zu erkennen (8,4 mm bis maximal 11,7 mm). Ihre Schalenform erscheint eher gedrungen und plump, nicht spindelförmig. Die Rippung ist sehr dicht, so dass sie beinahe glatt erscheinen, und eine Strichelzeichnung fehlt in den meisten Fällen. Das Doppelknötchen der Unterlamelle ist nur noch rudimentär ausgebildet. Die Naht zwischen den Umgängen ist äußerst fein und die Umgänge sind nur wenig gebogen. Sehr oft sind die Schalen stark verwittert oder mit Kalkauflagerungen versehen.

Zur dritten Morphogruppe (MG 3) zählen drei Unterarten: *C. d. huettneri*, *C. d. schlehtii* und *C. d. speciosa*. Sie sind – ähnlich der MG 2 – sehr stark gerippt, jedoch anhand ihrer Höhe meist deutlich von dieser zu unterscheiden (9,9 mm bis zu 17,2 mm).

Die Querrippung ist bei den meisten Individuen gut ausgebildet. Weiters ist das Doppelknötchen der Unterlamelle gut erkennbar. Die Färbung der Schale ist eher hellrötlich bis braun.

Die Unterscheidung der vierten Morphogruppe (MG 4) ist am deutlichsten. Sie umfasst die zwei Flachlandarten *C. d. bucculenta* und *C. d. runensis*. Diese sind eindeutig an der extrem weiten und scharfen Rippung der Schale zu erkennen. Im Durchschnitt weisen sie nur 2,52 Rippen pro Quadratmillimeter auf. Sie sind dunkelbraun gefärbt mit einer weißen Strichelung. Die Naht zwischen den Umgängen ist grob und die Umgänge sind eher stark gebogen. Die Unterlamelle läuft in einem deutlichen Doppelknötchen aus.

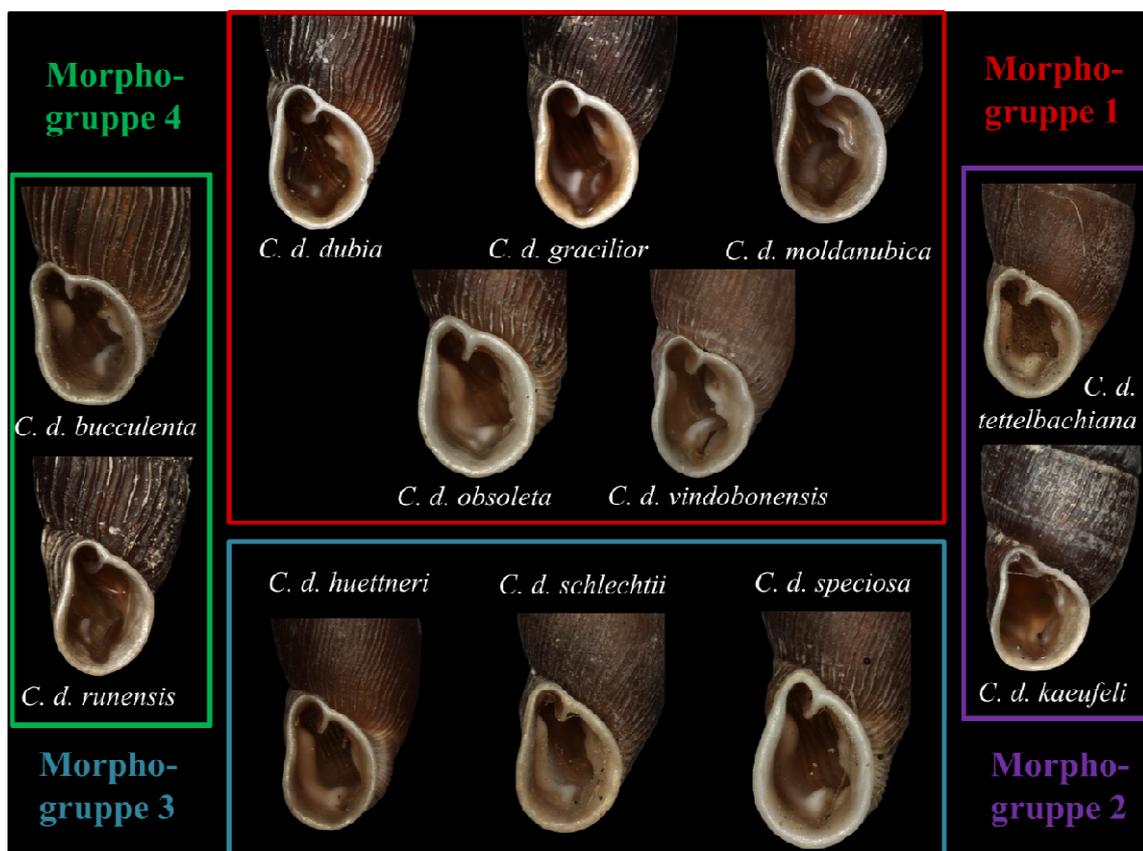


Abbildung 13: Gegenüberstellung der vier definierten Morphogruppen.

**Tabelle 3:** Übersicht der wichtigsten morphologischen Merkmale aller 12 untersuchten Unterarten von *C. dubia*. Die Zahlen in Klammer sind die Messwerte aus KLEMM (1960) MG = Morphogruppe

		<b>Größe</b>	<b>Schalenhöhe [mm]</b>	<b>Schalenform</b>	<b>Schalbreite [mm]</b>
<b>MG1</b>	<i>C. d. dubia</i>	mittel bis sehr hoch	10,3 - 12,9 (11,8-14,8)	mittelstark	2,4 - 3,1 (2,8-3,2)
	<i>C. d. gracilior</i>	mittelhoch bis hoch	10,9 - 12,7 (9,3-12,8)	sehr schlank	2,0 - 2,6 (2,0-2,6)
	<i>C. d. moldanubica</i>	mittelhoch	11,0 - 12,5 (9,3-12,3)	mittelstark	2,5 - 2,9 (2,5-3,1)
	<i>C. d. obsoleta</i>	mittel bis sehr hoch	10,7 - 14,9 (9,3-12,6)	mittelstark, plump	2,3 - 2,8 (2,6-3,0)
	<i>C. d. vindobonensis</i>	sehr hoch	12,9 - 14,4	mittelstark	2,9 - 3,2
<b>MG2</b>	<i>C. d. käufeli</i>	sehr niedrig	9,2 - 10,6 (9,7-11,7)	sehr dick, gedrungen, plump	2,3 - 2,8 (2,6-3,1)
	<i>C. d. tettelbachiana</i>	sehr niedrig bis mittelhoch	8,7 - 11,4 (8,4-11,4)	schlank, gedrungen	2,1 - 2,8 (2,3-2,8)
<b>MG3</b>	<i>C. d. hüttneri</i>	niedrig bis sehr hoch	9,9 - 13,4 (9,9-12,2)	sehr schlank	2,2 - 2,7 (2,4-2,7)
	<i>C. d. schlechti</i>	niedrig bis sehr hoch	9,9 - 14,4 (9,8-11,2)	schlank	2,1 - 3,0 (2,0-2,5)
	<i>C. d. speciosa</i>	mittel bis sehr hoch	10,3 - 13,9 (10,6-17,2)	mittelstark	2,3 - 2,7 (2,6-3,7)
<b>MG4</b>	<i>C. d. bucculenta</i>	hoch bis sehr hoch	11,3 - 12,8 (9,5-12,5)	mittelstark, keulenförmig	2,6 - 2,7 (2,5-3)
	<i>C. d. runensis</i>	niedrig bis mittelhoch	9,9 - 11,4 (7-10)	etwas dick, plump	2,4 - 2,7 (2,2-3)

Fortsetzung Tabelle 3

		<b>Strichelung</b>	<b>Rippung</b>	<b>Anzahl Wdg.</b>	<b>Form Windungen</b>
<b>MG1</b>	<i>C. d. dubia</i>	dicht und unregelmäßig	weit gerippt, Rippen kräftig	10 - 12 (9 - 11)	mäßig gewölbt, Naht tief
	<i>C. d. gracilior</i>	dicht und in Büscheln, sehr lang	weit gerippt, Rippen kräftig, Querrippung deutlich	11 - 13 (9 - 11)	sehr schwach gewölbt, Naht eher tief und weißlich
	<i>C. d. moldanubica</i>	ziemlich dicht, in Büscheln	weit gerippt, Rippen kräftig	11 - 12 (8 - 11)	mäßig gewölbt bis bauchig, Naht eher fein, weißlich
	<i>C. d. obsoleta</i>	spärlich, manchmal in Büscheln	weit gerippt, Rippen kräftig und grob	11 - 13 (8 - 11)	ziemlich gewölbt, Naht tief
	<i>C. d. vindobonensis</i>	dicht und unregelmäßig	weit gerippt, Rippen kräftig	11 - 12	mäßig gewölbt, Naht nicht tief, weißlich
<b>MG2</b>	<i>C. d. hüttneri</i>	eher dicht, in Büscheln nur am oberen Windungsrand, sehr kurz	dicht gerippt, einzelne Rippen gut abgegrenzt, Querrippung mehr oder weniger deutlich	11 - 12 (10)	fast gar nicht gewölbt, Naht sehr fein
	<i>C. d. schlechti</i>	keine oder spärlich	dicht gerippt, Rippen abgeflacht, nicht gut abgrenzbar, Querrippung sehr zart	10 - 13 (8 - 10)	sehr flach, Naht fein
<b>MG3</b>	<i>C. d. speciosa</i>	spärlich, in kurzen Büscheln	dicht gerippt, Rippen abgeflacht, nicht gut abgrenzbar, Querrippung sehr deutlich	10 - 13 (9 - 13)	ziemlich bis sehr stark gewölbt, Naht tief und derb
	<i>C. d. käufeli</i>	spärlich	sehr dicht und gleichmäßig, Rippen flach	10 - 11 (8 - 9)	mäßig gewölbt, Naht fein
	<i>C. d. tettelbachiana</i>	ungestrichelt, ev. vereinzelt	sehr dicht und gleichmäßig, Rippen flach	9 - 12 (8 - 9)	mäßig gewölbt, Naht fein
<b>MG4</b>	<i>C. d. bucculenta</i>	dicht und unregelmäßig	sehr weit und scharf gerippt	11 - 12 (9 - 13)	ziemlich gewölbt, Naht tief
	<i>C. d. runensis</i>	dicht gestrichelt	sehr weit und scharf gerippt	10 - 11 (8)	ziemlich gewölbt, Naht tief

Fortsetzung Tabelle 3

		<b>Unterlamelle</b>	<b>Gaumencallus und Basalkiel</b>	<b>Weitere Merkmale</b>	<b>Vertikale Verbreitung</b>	<b>Typus NHMW</b>
<b>MG1</b>	<i>C. d. dubia</i>	in zwei deutliche Knötchen endend	G. höckerartig, B. kräftig und weiß		170-2000m	Typus
	<i>C. d. gracilior</i>	in zwei zarte Doppelknötchen endend	G. sehr stark ausgeprägt, B. sehr kräftig		250-1700m	
	<i>C. d. moldanubica</i>	in zwei deutliche Knötchen endend	G. mittelmäßig, B. kräftig und weiß	Mündung rundlich und ziemlich schräg aufsitzend	260-1250m	Paratypus
	<i>C. d. obsoleta</i>	in zwei zarte Doppelknötchen endend	G. stark, oft dunkel, B. oft eher schwach	Unterlamelle im Inneren dunkel gefärbt	220-2260m	
	<i>C. d. vindobonensis</i>	in zwei deutliche Knötchen endend	G. höckerartig, B. kräftig und weiß			Paratypus
<b>MG2</b>	<i>C. d. hüttneri</i>	zwei mehr oder weniger kräftige Doppelknötchen	G. höckerartig, B. kräftig und weiß	Sinulus kräftig aufwärtsgezogen	250-1550m	
	<i>C. d. schlehtii</i>	in zwei zarte Doppelknötchen endend	G. sehr stark ausgeprägt, B. kräftig und weiß	Mündung sehr schmal	310-1800m	
<b>MG3</b>	<i>C. d. speciosa</i>	in zwei zarte Doppelknötchen endend	G. mittelmäßig, B. kräftig	Mündungsrand dick und plump; Sinulus kräftig aufwärtsgezogen	350-1250m	
	<i>C. d. käufeli</i>	sehr tief innen liegend, zwei Knötchen kaum noch zu erkennen	G. schwach, B. mäßig stark	glänzend	1600-2200m	Paratypus
	<i>C. d. tettelbachiana</i>	zwei Knötchen, kaum noch zu erkennen	G. schwach, B. sehr kräftig	matt	600-2000m	
<b>MG4</b>	<i>C. d. bucculenta</i>	in zwei deutliche Knötchen endend	G. höckerartig, B. kräftig und weiß	Mündung breit birnförmig		(Typus)
	<i>C. d. runensis</i>	in zwei deutliche Knötchen endend	G. mittelmäßig, B. kräftig	erste drei Umgänge sehr bauchig, nehmen fast die Hälfte der Gesamtgröße ein		

### 3.3. Statistische Auswertung der morphologischen Analyse

Aus den in der morphometrischen Analyse ermittelten Messwerten der einzelnen Parameter wurden für jede Unterart Mittelwert, Standardabweichung und die Variationsbreite berechnet (Tab. 4). *C. d. vindobonensis* weist im Mittel die höchste Schale auf (13,55 mm) und *C. d. kaeufeli* die niedrigste (9,72 mm). Ebenso ist die Schale von *C. d. vindobonensis* die breiteste (3,05 mm), jene von *C. d. gracilior* und *huettneri* sind die schmalsten (2,36 mm bzw. 2,40 mm). Entsprechend der dominierenden Höhe weist *C. d. vindobonensis* auch die größte Mündung auf. Auffällig ist, dass *C. d. tettelbachiana* im Mittel die kleinste Mündung hat, obwohl die Schalenhöhe im mittleren Bereich liegt. Anhand des Volumens der Schalen wird deutlich, wie enorm die Unterschiede in der Schalenform zwischen den 12 untersuchten Unterarten sind. So ist das Volumen der höchsten Form *C. d. vindobonensis* (126,58 mm<sup>3</sup>) mehr als doppelt so groß wie das der niedrigsten Form *C. d. kaeufeli* (61,43 mm<sup>3</sup>). Die Anzahl der Windungen in Relation zur Schalenhöhe ist bei *C. d. gracilior* deutlich am höchsten und bei *C. d. vindobonensis* am niedrigsten. Mit durchschnittlich 5,68 bzw. 5,73 Rippen/mm<sup>2</sup> sind die beiden Zwergformen *C. d. kaeufeli* und *tettelbachiana* die am dichtesten gerippten Unterarten. Wie bereits aus der morphologischen Charakterisierung hervorgegangen ist, ist die Rippendichte mit 2,52 Rippen/mm<sup>2</sup> bei *C. d. bucculenta* am niedrigsten, jedoch liegt der Wert von *C. d. vindobonensis* sehr nahe an diesem (2,85 Rippen/mm<sup>2</sup>).

Die Auswertung der Daten bezüglich des Messfehlers ergab eine Fehlerquote von 0,58% was 0,11 mm entspricht. Der Messfehler dieser Methodik ist demnach gering.

**Tabelle 4:** Übersicht der morphometrischen Daten der 12 untersuchten Unterarten. MW = Mittelwert, SA = Standardabweichung, VB = Variationsbreite (min. – max.), N = Stichprobenumfang

	<i>C. d. bucculenta</i> (N=4)			<i>C. d. dubia</i> (N=25)			<i>C. d. gracilior</i> (N=12)			<i>C. d. huettneri</i> (N=13)		
	MW	SA	VB	MW	SA	VB	MW	SA	VB	MW	SA	VB
<b>Schalenhöhe [mm]</b>	11,72	0,70	11,3 - 12,8	11,66	0,67	10,3 - 12,9	11,67	0,56	10,9 - 12,7	11,08	0,91	9,9 - 13,4
<b>Schalbreite [mm]</b>	2,69	0,06	2,6 - 2,7	2,61	0,16	2,4 - 3,1	2,36	0,18	2,0 - 2,6	2,40	0,16	2,2 - 2,7
<b>Mündungshöhe [mm]</b>	2,66	0,24	2,5 - 3,0	2,64	0,19	2,4 - 3,1	2,40	0,19	2,1 - 2,7	2,44	0,16	2,2 - 2,7
<b>Mündungsbreite [mm]</b>	1,90	0,13	1,8 - 2,1	1,89	0,10	1,7 - 2,1	1,69	0,12	1,5 - 1,9	1,76	0,11	1,6 - 1,9
<b>Volumen</b>	84,68	7,45	77,5 - 95,0	79,97	14,45	60,5 - 117,7	65,75	12,03	43,3 - 85,9	65,68	13,38	49,6 - 83,0
<b>Relation Windungen</b>	11,65	0,71	10,9 - 12,5	11,75	1,07	9,8 - 13,7	14,24	1,78	11,7 - 17,6	12,51	1,11	11,1 - 14,9
<b>Rippendichte</b>	2,52	0,43	2,1 - 3,0	3,79	0,86	2,4 - 6,1	3,97	0,87	3,0 - 6,1	5,08	0,68	3,6 - 5,9

	<i>C. d. kaeufeli</i> (N=9)			<i>C. d. moldanubica</i> (N=5)			<i>C. d. obsolata</i> (N=7)			<i>C. d. runensis</i> (N=4)		
	MW	SA	VB	MW	SA	VB	MW	SA	VB	MW	SA	VB
<b>Schalenhöhe [mm]</b>	9,72	0,45	9,2 - 10,6	11,93	0,51	11,0 - 12,5	12,25	1,52	10,7 - 14,9	10,49	0,63	9,9 - 11,4
<b>Schalbreite [mm]</b>	2,51	0,16	2,3 - 2,8	2,68	0,15	2,5 - 2,9	2,51	0,17	2,3 - 2,8	2,57	0,14	2,4 - 2,7
<b>Mündungshöhe [mm]</b>	2,27	0,11	2,0 - 2,4	2,61	0,12	2,5 - 2,8	2,62	0,14	2,5 - 2,9	2,51	0,07	2,4 - 2,6
<b>Mündungsbreite [mm]</b>	1,70	0,07	1,6 - 1,8	1,95	0,09	1,9 - 2,1	1,83	0,10	1,7 - 2,0	1,84	0,09	1,7 - 1,9
<b>Volumen</b>	61,43	10,37	49,4 - 78,0	88,15	9,70	80,1 - 102,7	79,81	13,53	59,5 - 95,9	69,40	8,13	59,4 - 77,6
<b>Relation Windungen</b>	10,91	0,78	9,8 - 12,0	11,96	0,96	10,7 - 12,9	12,29	1,23	10,6 - 14,0	11,43	0,94	10,5 - 12,7
<b>Rippendichte</b>	5,68	0,80	4,0 - 6,6	3,16	0,33	2,6 - 3,4	4,33	0,72	3,2 - 5,4	3,44	0,91	2,1 - 4,0

	<i>C. d. schlechti</i> (N=26)			<i>C. d. speciosa</i> (N=5)			<i>C. d. tettelbachiana</i> (N=27)			<i>C. d. vindobonensis</i> (N=5)		
	MW	SA	VB	MW	SA	VB	MW	SA	VB	MW	SA	VB
<b>Schalenhöhe [mm]</b>	11,75	1,01	9,9 - 14,4	11,80	1,18	10,3 - 13,9	9,98	0,73	8,7 - 11,4	13,55	0,69	12,9 - 14,4
<b>Schalbreite [mm]</b>	2,50	0,20	2,1 - 3,0	2,48	0,16	2,3 - 2,7	2,43	0,16	2,1 - 2,8	3,05	0,11	2,9 - 3,2
<b>Mündungshöhe [mm]</b>	2,51	0,22	2,1 - 3,1	2,47	0,18	2,3 - 2,8	2,25	0,14	1,8 - 2,5	3,04	0,05	3,0 - 3,1
<b>Mündungsbreite [mm]</b>	1,77	0,14	1,5 - 2,1	1,78	0,15	1,6 - 2,1	1,67	0,10	1,5 - 1,9	2,22	0,10	2,1 - 2,4
<b>Volumen</b>	74,16	16,83	47,5 - 125,4	76,00	13,99	63,1 - 98,0	58,56	11,53	42,0 - 81,6	126,58	11,46	107,7 - 137,0
<b>Relation Windungen</b>	12,48	1,29	10,0 - 15,7	13,43	1,04	11,7 - 14,3	11,72	1,02	10,2 - 14,0	10,59	0,62	9,7 - 11,4
<b>Rippendichte</b>	4,82	0,85	3,4 - 6,5	5,18	0,64	4,4 - 5,9	5,73	0,86	4,0 - 7,8	2,85	0,47	2,4 - 3,4

Die Auswertung der morphometrischen Daten der neun Parameter zeigte, dass eine eindeutige Zuordnung zu den beschriebenen Unterarten oder Morphogruppen nur anhand dieser Messwerte nicht möglich ist. Die weiter unten abgebildeten Scatterplots zeigen auf der linken Seite jeweils die Auswertung der Messungen bezüglich der 12 verschiedenen Unterarten und auf der rechten Seite bezüglich der vier definierten Morphogruppen.

Der Scatterplot der **Schalenhöhe (SH)** nach Unterarten lässt erkennen, dass *C. d. kaeufeli* deutlich niedriger als alle anderen Unterarten ist (Abb. 13 A). Außerdem weist sie, ähnlich wie *C. d. moldanubica* und *vindobonensis*, insgesamt eine sehr enge Variationsbreite bezüglich der Schalenhöhe auf. Bei den anderen Unterarten variiert diese sehr stark. Die geringste Schalenhöhe haben Individuen von *C. d. tettelbachiana* (unter 9 mm), jedoch gibt es auch zahlreiche höhere Individuen dieser Unterart (bis zu 11 mm). *C. d. obsoleta* scheint in ihrer Schalenhöhe besonders variabel zu sein, zählt aber gemeinsam mit *C. d. schlechti*, *speciosa* und *vindobonensis* zu den höchsten Unterarten. Betrachtet man die Schalenhöhen der Morphogruppen, so zeigt sich deutlich, dass diese Bereiche stark überlappen und keine deutliche Abgrenzung möglich ist. Wiederum lässt sich nur erkennen, dass die Morphogruppe 2 die Vertreter mit der geringsten Schalenhöhe aufweist. Trägt man die **Schalenbreite (SB)** entlang der jeweiligen Unterarten auf, so zeigt sich, dass *C. d. vindobonensis* sehr breite Schalen aufweist (Abb. 13 B). Alle anderen Unterarten variieren relativ stark und bewegen sich in einem mittleren Bereich. Vergleicht man dazu die Darstellung entsprechend den Morphogruppen, wird deutlich, dass die Bereiche vollständig überlappen und so keine Unterscheidung feststellbar ist. Setzt man Schalenhöhe und Schalenbreite in Relation zueinander, so kann man Aussagen über die **relative Schalenform (SF)** der Individuen machen. Je kleiner der Wert für diese SF ist, desto gedrungenere ist die untersuchte Unterart. Die höheren Werte deuten dementsprechend auf eine schlanke Form der Schale hin. Im Scatterplot kann man so gut erkennen, dass die zwei Gipfformen *C. d. kaeufeli* und *tettelbachiana* sehr niedrig und gedrungen sind, was den bisherigen Beschreibungen entspricht (Abb. 13 C). Ebenso zeigt sich, dass *C. d. gracilior* zu den schlanksten Unterarten zählt, was als wichtiges Unterscheidungsmerkmal im Bestimmungsschlüssel erwähnt wird. Der Vergleich der SF zwischen den vier Morphogruppen ist wieder nicht sehr eindeutig und zeigt nur, dass die Vertreter der MG 2 und MG 4 eher dick sind und die von MG 1 und MG 3 eher schlankere Formen aufweisen.

Der Scatterplot der **Mündungshöhe (MH)** ist jenem der Schalenhöhe sehr ähnlich. Dies war zu erwarten, da diese beiden Parameter stark miteinander korrelieren (EDLINGER, 1997) (Abb. 14 A). Weiters zeigt sich, dass auch die Werte der **Mündungsbreite (MB)** ähnlich verteilt sind (Abb. 14 B). Die Mündung der Clausiliidae kann demnach annähernd als kreisförmig angesehen werden. Um die Höhe der Mündung mit der tatsächlichen Schalenhöhe vergleichen zu können, wurden die Werte der SH durch jene der MH dividiert. Das Ergebnis wird als **Höhenverhältnis der Schale zur Mündung (HV)** bezeichnet. Je höher der Wert dieses Verhältnisses ist, desto höher ist die Mündung im Vergleich zur Gesamthöhe der Schale. Hier zeigt sich sehr deutlich, dass *C. d. kaeufeli* eine sehr große Mündung aufweist, was für die morphologische Charakterisierung dieser Unterart sehr wichtig ist (Abb. 14 C). Betrachtet man die Verteilung von *C. d. vindobonensis*, welche die höchste Schale und auch die höchste Mündung aufweist, wird ersichtlich, dass die Mündung im Verhältnis zur Schalenhöhe eher klein ist bzw. im mittleren Bereich liegt. Zwischen den Morphogruppen kann wiederum keine klare Differenzierung erkannt werden.

Im Vergleich der **Volumina (V)** der Schalen liegen alle Unterarten im mittleren Bereich, einzig *C. d. vindobonensis* sticht durch ein außergewöhnlich großes Volumen hervor (Abb. 15 A). Dementsprechend sind auch in der MG 1 die Individuen mit den größten Volumina zu finden, die anderen drei MG sind kaum voneinander zu trennen. Besonders viele Windungen entsprechend der Schalenhöhe (= relative **Windungsanzahl (WR)**) sind bei *C. d. gracilior* zu finden, am wenigsten bei *C. d. kaeufeli* und *vindobonensis* (Abb. 15 B). Deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Unterarten lassen sich im Vergleich der **Rippendichte (RD)** erkennen (Abb. 15 C). Wie aufgrund der morphologischen Charakterisierung zu erwarten, ist die niedrigste Rippendichte bei *C. d. bucculenta* zu finden. Interessant ist jedoch, dass auch *C. d. moldanubica* und *vindobonensis* eine sehr geringe Zahl an Rippen pro Quadratmillimeter aufweisen. Aufgrund der eher flachen und nicht scharfen Rippen täuscht der optische Eindruck jedoch und die Rippenanzahl wirkt für den Betrachter höher.

Die einzelnen Parameter wurden weiters in Relation zur Seehöhe der Fundorte gesetzt. Hierbei zeigt sich bei der Schalenhöhe und der Rippendichte eine Aufspaltung in zwei Gruppen, wobei die Grenzbereiche überlappen (Abb. 16). Es lässt sich aber ein Trend zu höheren Schalen in Habitaten unter 1000 m.ü.d.M bzw. niedrigere Schalen in den Bereichen darüber erkennen. Ebenso scheinen Individuen, die in höher gelegenen

Regionen vorkommen, durchschnittlich eher mehr Rippen aufzuweisen, als die in tieferen Lagen.

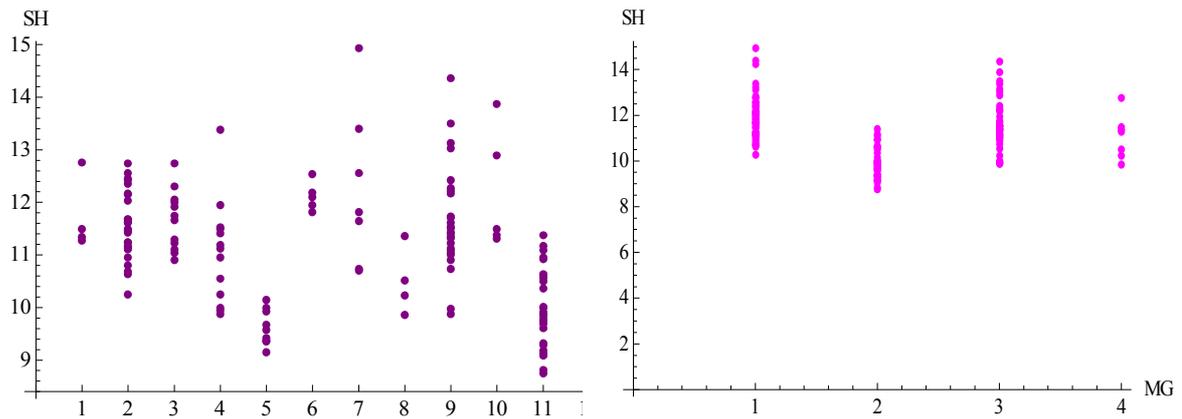
### 3.4. Hauptkomponentenanalyse

Die Hauptkomponentenanalyse zeigt, dass die größte Variation mit einem Eigenwert von 350,671 entlang der Hauptkomponente 1 (HK 1) liegt. Die zweite Hauptkomponente (HK 2) deckt auch noch einen relativ großen Bereich der Variation ab (Eigenwert: 220,226), ab der dritten HK sind die Unterschiede nur noch sehr gering (Tab. 5). Die berechneten Eigenvektoren zeigen, dass die HK 1 sehr stark vom Volumen (V) der Schale beeinflusst wird (Tab. 5). Entlang dieser Hauptkomponente findet sich also die größte Variation im Parameter Volumen. Die HK 2 wird von der relativen Anzahl der Windungen beeinflusst und die HK 3 von der Rippendichte. Diese drei Parameter sind demnach die wichtigsten Kriterien bei der morphometrischen Klassifizierung der Unterarten.

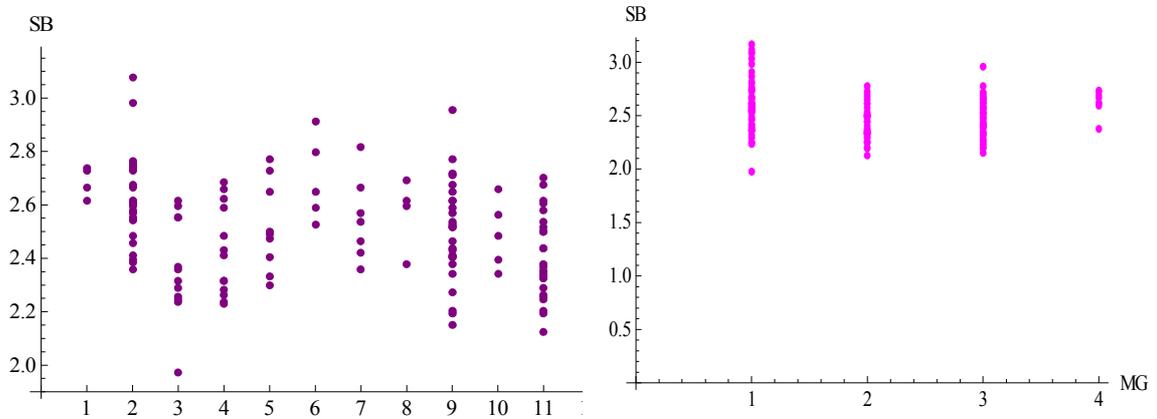
Im Scatterplot der Hauptkomponentenanalyse, in dem die Unterarten farblich codiert wurden, wird klar, dass es zwischen den meisten Unterarten keine deutlichen Abgrenzungen gibt (Abb. 17 A). Die Cluster der Unterarten überlappen sehr stark. Einzig bei *C. d. vindobonensis* ist eine Isolation erkennbar. Weiters zeigt sich eine Gruppierung der Zwergformen (*C. d. kaeufeli* und *C. d. tettelbachiana*) auf der einen Seite, und der höheren Individuen (*C. d. bucculenta*, *C. d. moldanubica* und *C. d. vindobonensis*) auf der anderen Seite. Im Scatterplot bezüglich der Morphogruppen kann kein Cluster abgegrenzt werden, sie überlappen sehr stark (Abb. 17 B).

Eine Untersuchung hinsichtlich der geographischen Regionen der Fundorte zeigt keine deutliche Korrelation mit den morphometrischen Daten der Unterarten (Abb. 18 A). In der Rax-Schneeberg-Region (RSB) lässt sich ein Trend zu niedrigeren Formen erkennen, in der Wienerwald-Region (WIW) eher zu höheren Formen. Besser ersichtlich wird das bei der Codierung nach der Seehöhe der Fundorte (Abb. 18 B). Der Überlappungsbereich der zwei Cluster (unter/über 1000 m NN) ist sehr klein. Die morphometrischen Daten korrelieren also mit der Seehöhe des Fundortes: in höheren Lagen niedrige Schalen, im Tiefland höhere Schalen. Schlussendlich wurde überprüft, ob die Clades aus den phylogenetischen Analysen (Abb. 18 C) auch auffallende

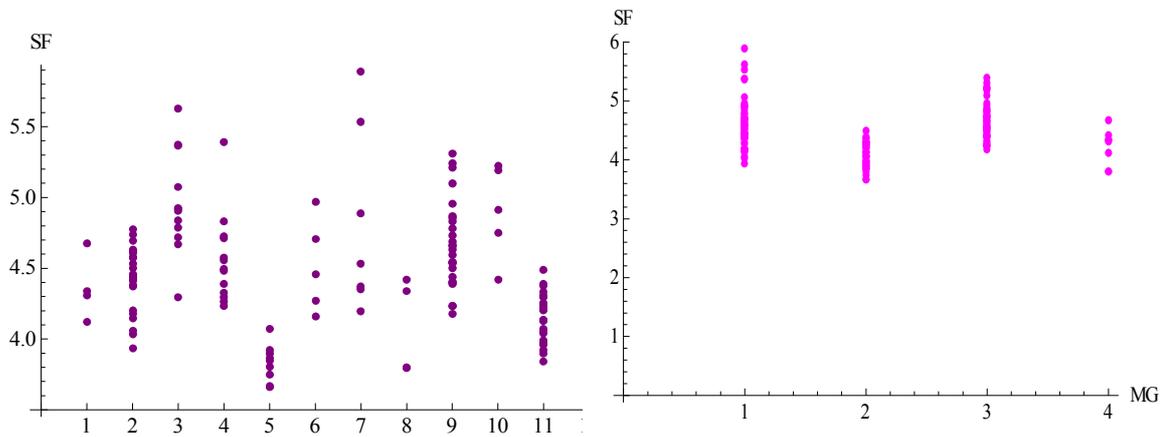
morphometrische Unterschiede zeigen. Die Bereiche der einzelnen Clades überlappen jedoch sehr stark und es kann kein isolierter Cluster in der Hauptkomponentenanalyse ausgemacht werden. Zusätzlich wurden die phylogenetischen Clades paarweise verglichen, was aber ebenfalls nie zu abgegrenzten Clustern geführt hat, weshalb auf die Darstellung verzichtet wurde.



**A: Schalenhöhe [mm]**

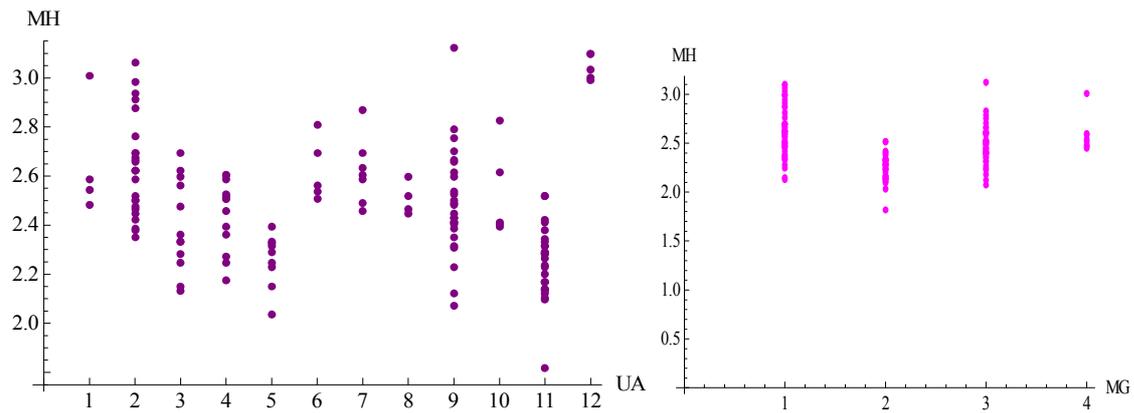


**B: Schalenbreite [mm]**

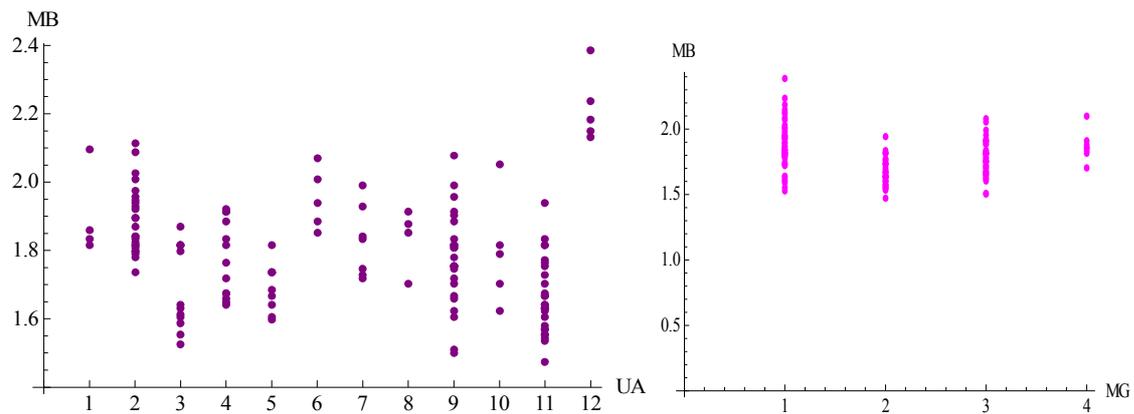


**C: Relative Schalenform (SH/SB)**

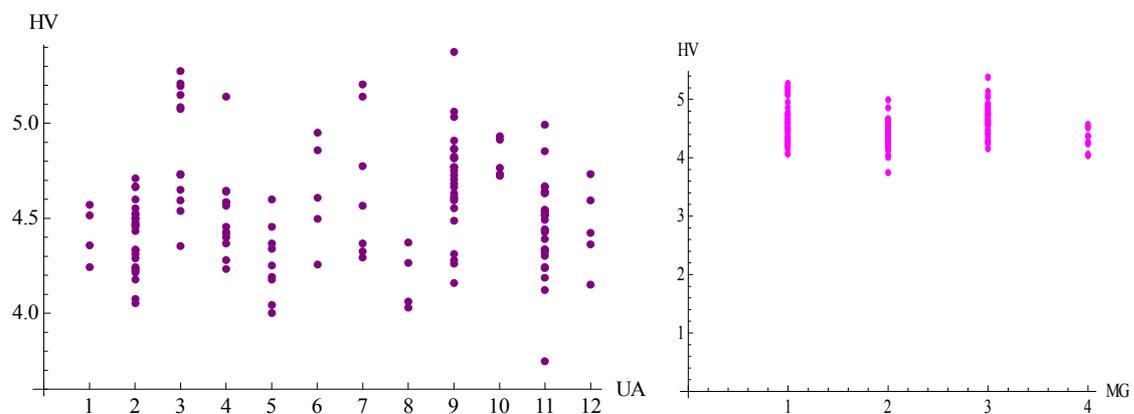
**Abbildung 13:** Scatterplots der morphometrischen Messungen **A:** Schalenhöhe (SH), **B:** Schalenbreite (SB), **C:** relative Schalenform ( $SF=SH/SB$ ). Links: Vergleich der Unterarten (UA) (1 = *C. d. bucculenta*, 2 = *C. d. dubia*, 3 = *C. d. gracilior*, 4 = *C. d. huettneri*, 5 = *C. d. kaeufeli*, 6 = *C. d. moldanubica*, 7 = *C. d. obsoleta*, 8 = *C. d. runensis*, 9 = *C. d. schlechti*, 10 = *C. d. speciosa*, 11 = *C. d. tettelbachiana*, 12 = *C. d. vindobonensis*), rechts: Vergleich der Morphogruppen 1 – 4 (MG)



**A: Mündungshöhe [mm]**

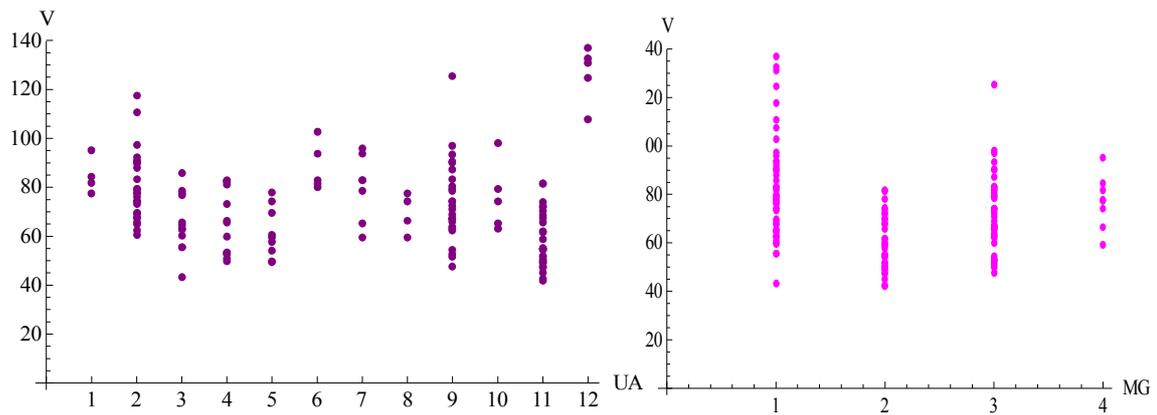


**B: Mündungsbreite [mm]**

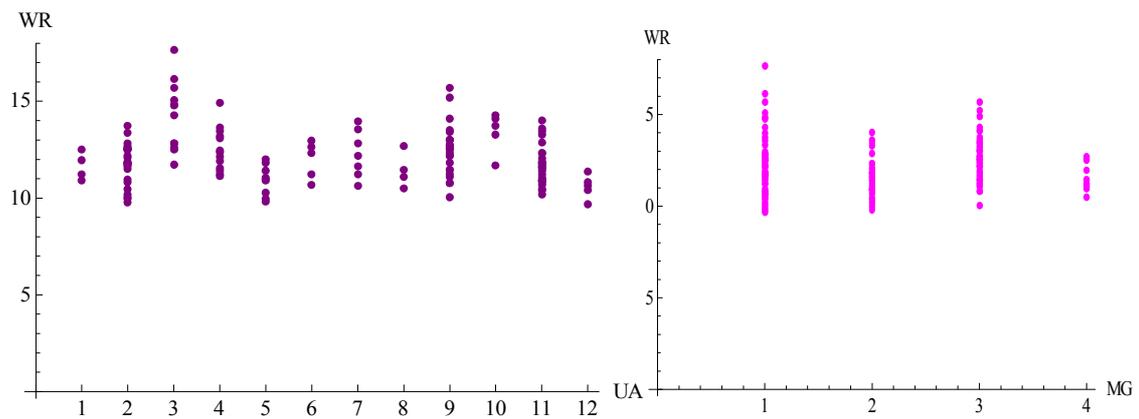


**C: Höhenverhältnis Schale zu Mündung (SH/MH)**

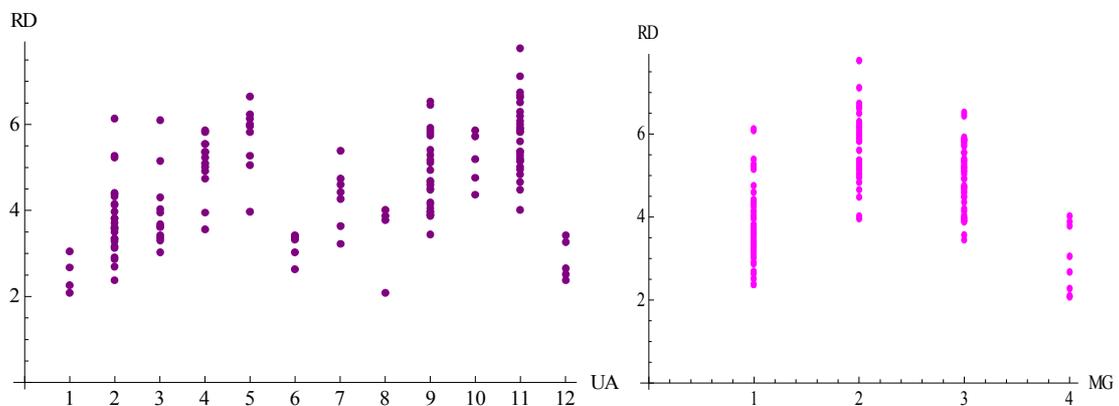
**Abbildung 14:** Scatterplots der morphometrischen Messungen **A:** Mündungshöhe (MH), **B:** Mündungsbreite (MB), **C:** Höhenverhältnis Schale zu Mündung (SH/MH). Links: Vergleich der Unterarten (UA) (1 = *C. d. bucculenta*, 2 = *C. d. dubia*, 3 = *C. d. gracilior*, 4 = *C. d. huetneri*, 5 = *C. d. kaeufeli*, 6 = *C. d. moldanubica*, 7 = *C. d. obsoleta*, 8 = *C. d. runensis*, 9 = *C. d. schlechtii*, 10 = *C. d. speciosa*, 11 = *C. d. tettelbachiana*, 12 = *C. d. vindobonensis*), rechts: Vergleich der Morphogruppen 1 – 4 (MG)



**A:** Volumen der Schale (SHxSBxSB) [mm<sup>3</sup>]

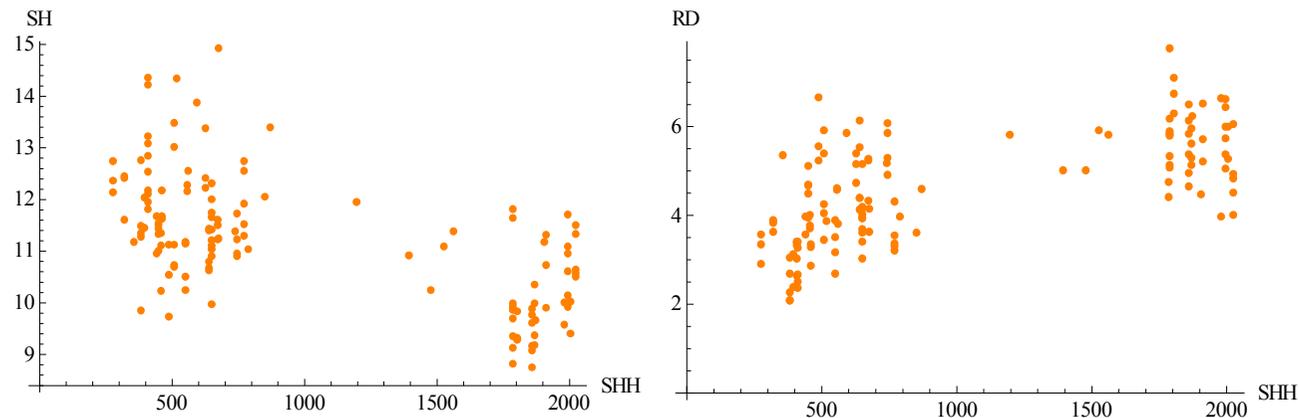


**B:** Relative Windungsanzahl (Windungsanzahl/lnSH)



**C:** Rippendichte (Anzahl der Rippen/πSB)

**Abbildung 15:** Scatterplots der morphometrischen Messungen **A:** Volumen der Schale (V), **B:** Relative Windungsanzahl (WR), **C:** Rippendichte (RD). Links: Vergleich der Unterarten (UA) (1 = *C. d. bucculenta*, 2 = *C. d. dubia*, 3 = *C. d. gracilior*, 4 = *C. d. huettneri*, 5 = *C. d. kaeufeli*, 6 = *C. d. moldanubica*, 7 = *C. d. obsoleta*, 8 = *C. d. runensis*, 9 = *C. d. schlechti*, 10 = *C. d. speciosa*, 11 = *C. d. tettelbachiana*, 12 = *C. d. vindobonensis*), rechts: Vergleich der Morphogruppen 1 – 4 (MG)



**Abbildung 16:** Scatterplot der Schalenhöhe (SH) **links** und der Rippendichte (RD) **rechts** entsprechend der Seehöhe (SHH) des Fundortes. SH = [mm], SHH [m ü. d. Meeresspiegel]

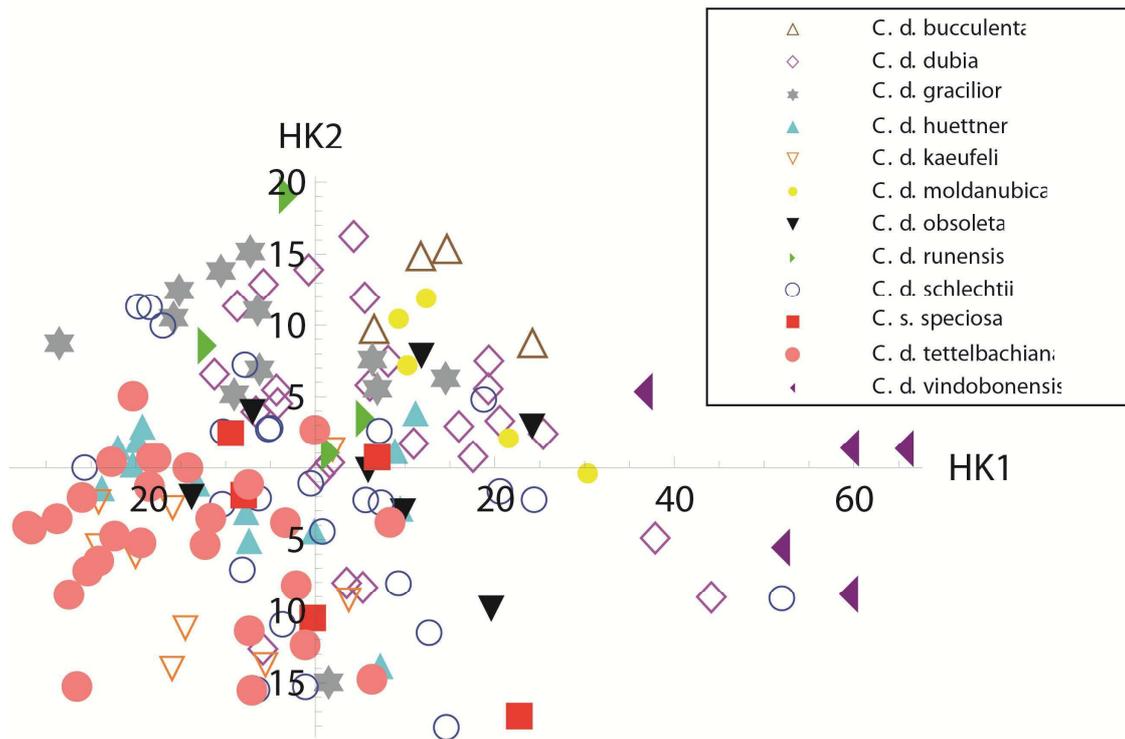
**Tabelle 5:** Eigenvektoren und Eigenwerte der Hauptkomponentenanalyse. Eigenvektoren nur für die ersten drei Hauptkomponenten angegeben. HK = Hauptkomponente, SH = Schalenhöhe, SB = Schalenbreite, MH = Mündungshöhe, MB = Mündungsbreite, SF = Relative Schalenform, V = Volumen, WR = Relation Windungen, RD = Rippendichte, MF = Mündungsform

**Eigenvektoren**

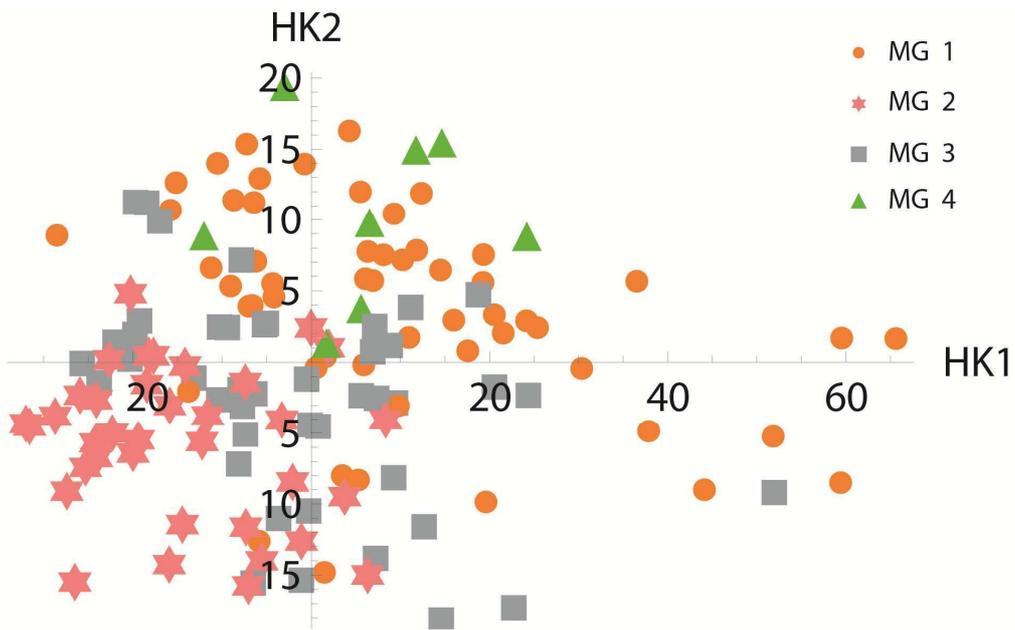
	SH	SB	MH	MB	SF	V	WR	RD	MF
<b>HK1</b>	0.0536734	0.0105479	0.0116115	0.0076463	0.00264014	<b>0.997291</b>	-0.0314101	-0.0350902	0.000579423
<b>HK2</b>	-0.41477	0.0445886	-0.0151287	0.00781156	-0.252208	0.00589383	<b>-0.830785</b>	0.267614	-0.0149541
<b>HK3</b>	-0.09483	0.0171626	0.0204044	0.0104358	-0.065083	-0.0367177	-0.242509	<b>-0.962175</b>	0.00338083

**Eigenwerte**

HK 1	HK 2	HK 3	HK 4	HK 5	HK 6	HK 7	HK 8	HK 9
350.671	220.226	0.921177	0.16441	0.0126246	0.00581852	0.00314229	0.00024516	0.0000166188

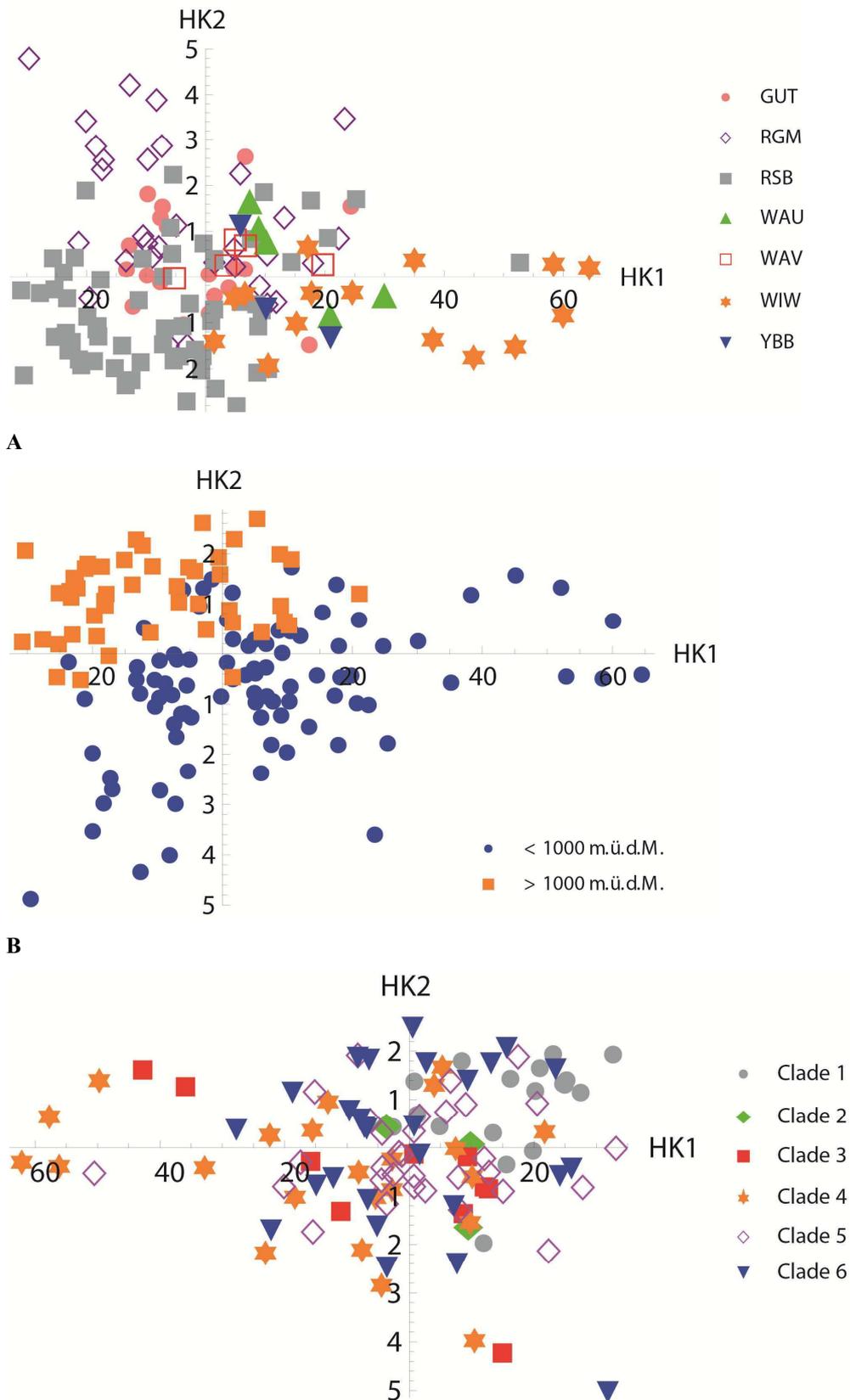


A



B

**Abbildung 17:** Scatterplots der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Messungen bezüglich der Unterarten (A) und Morphogruppen (B). HK1 = Hauptkomponente 1, HK 2 = Hauptkomponente 2



**Abbildung 18:** Scatterplots der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Messungen bezüglich der geographischen Regionen der Fundorte (**A**), der Seehöhe der Fundorte (**B**) und den Clades der phylogenetischen Analyse (**C**). HK1 = Hauptkomponente 1, HK 2 = Hauptkomponente 2

### 3.5. Phylogenetische Analyse

Die drei phylogenetischen Stammbäume (NJ, MP und BI) zeigen alle eine sehr ähnliche Topologie und werden daher zusammengefasst dargestellt (Abb. 19 A&B). Es lassen sich fünf mehr oder weniger stark abgesetzte Clades abgrenzen, wobei fast die Hälfte der untersuchten Individuen im Clade 5 zu finden sind. Die Clades 1 und 3 sind sehr gut unterstützt, Clade 2 hingegen eher schlecht. Die Abgrenzung des Clades 3 von den Clades 4 und 5 ist relativ gut unterstützt, die Aufspaltung in zwei Clades (4 und 5) scheint aber eher unsicher. Dies zeigt sich auch im Vergleich der Distanzen zwischen den Clades („between groups distances“), welche zwischen Clade 4 und 5 am geringsten sind (0,028) (Tab. 6). Insgesamt sind die genetischen Distanzen mit einem Durchschnittswert von 0,092 eher gering. Die Distanzen innerhalb der Clades („within groups distances“ = WGD) sind bei den Clades 1 bis 3 eher hoch und bei Clade 4 und 5 nur noch sehr gering. Vergleicht man die einzelnen Distanzwerte der Clades zur Außengruppe, so sind diese beinahe gleich groß, wobei sie insgesamt ebenfalls eher niedrig sind. So ist die größte Distanz zwischen zwei Clades (Clade 1 und 3) größer als jene des Clades 2 zu den Außengruppen. Da sich in der Außengruppe Individuen anderer Arten und sogar einer anderen Gattung finden, ist dies sehr außergewöhnlich und zeigt die große Variation innerhalb des Genpools von *C. dubia*.

Bei der Analyse der Haplotypen zeigte sich, dass innerhalb der 147 analysierten Individuen 100 verschiedene Haplotypen auftreten. Die Haplotypen-Diversität (HD) ist in Clade 2 am höchsten, hier treten keine identen Haplotypen auf. Am niedrigsten ist sie in Clade 1, das bedeutet, dass hier die meisten identen Haplotypen auftreten (Tab. 6). Im Vergleich dazu ist die Nukleotid-Diversität (ND) in Clade 4 am höchsten (Tab. 6).

**Tabelle 6:** Durchschnittliche genetische Distanzen der verschiedenen Clades. WGD = within group distances, MaxD = Maximale Distanzen innerhalb einer Gruppe, HD = Haplotyp-Diversität, ND = Nukleotid-Diversität

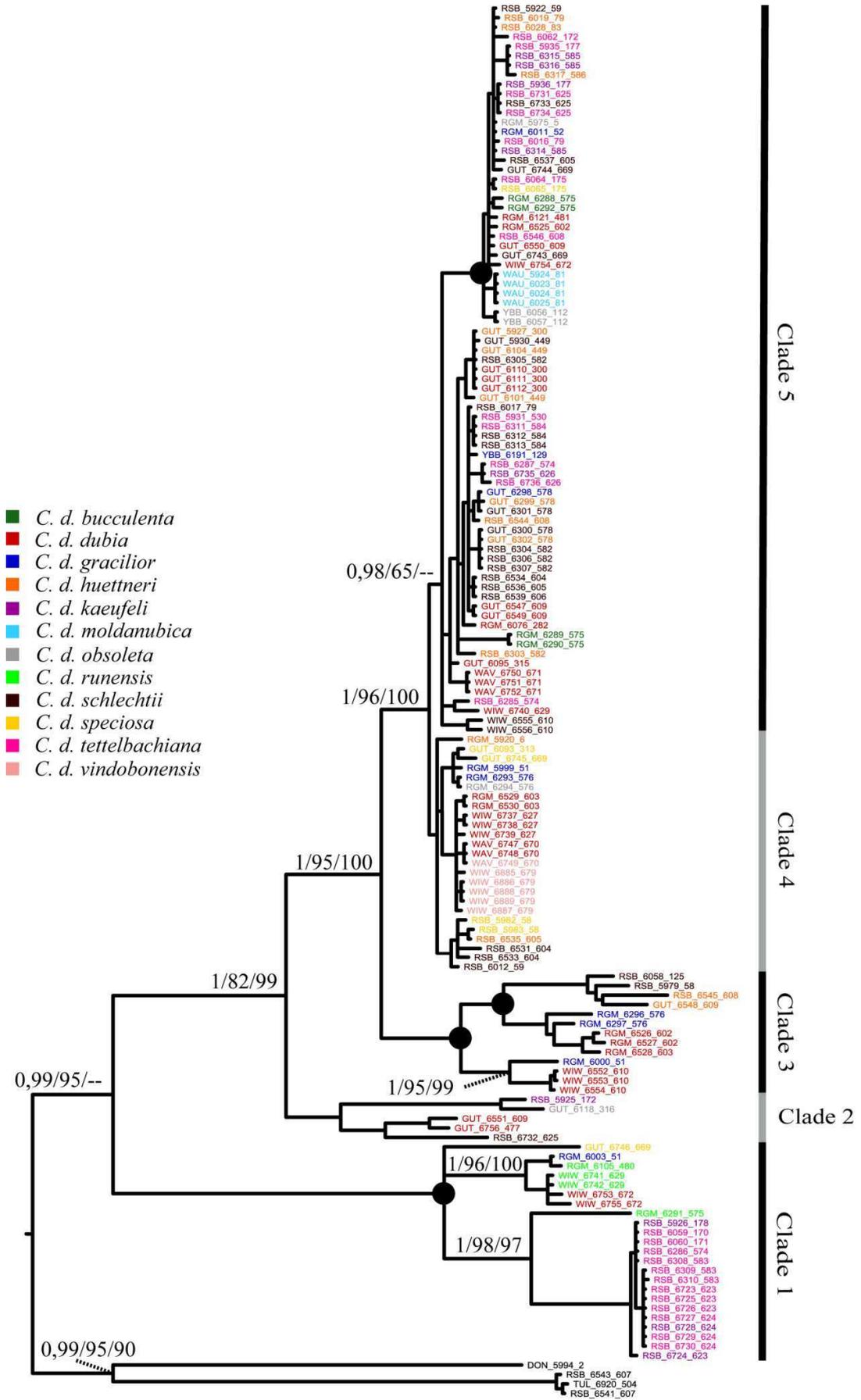
<b>Durchschnittliche Distanzen innerhalb der Clades</b>						
	<b>Clade1</b>	<b>Clade2</b>	<b>Clade3</b>	<b>Clade4</b>	<b>Clade5</b>	<b>outgroup</b>
<b>Clade1</b>	-	-	-	-	-	-
<b>Clade2</b>	0,196	-	-	-	-	-
<b>Clade3</b>	0,206	0,131	-	-	-	-
<b>Clade4</b>	0,196	0,104	0,090	-	-	-
<b>Clade5</b>	0,197	0,109	0,094	0,028	-	-
<b>outgroup</b>	0,234	0,201	0,214	0,208	0,207	-

	<b>WGD</b>	<b>MaxD</b>	<b>HD</b>	<b>ND</b>
<b>Clade1</b>	0,050	0,111	0,835	0,047
<b>Clade2</b>	0,073	0,101	1,000	0,072
<b>Clade3</b>	0,058	0,088	0,987	0,058
<b>Clade4</b>	0,012	0,025	0,970	0,012
<b>Clade5</b>	0,018	0,046	0,977	0,022
<b>outgroup</b>	0,108	0,214	-	-

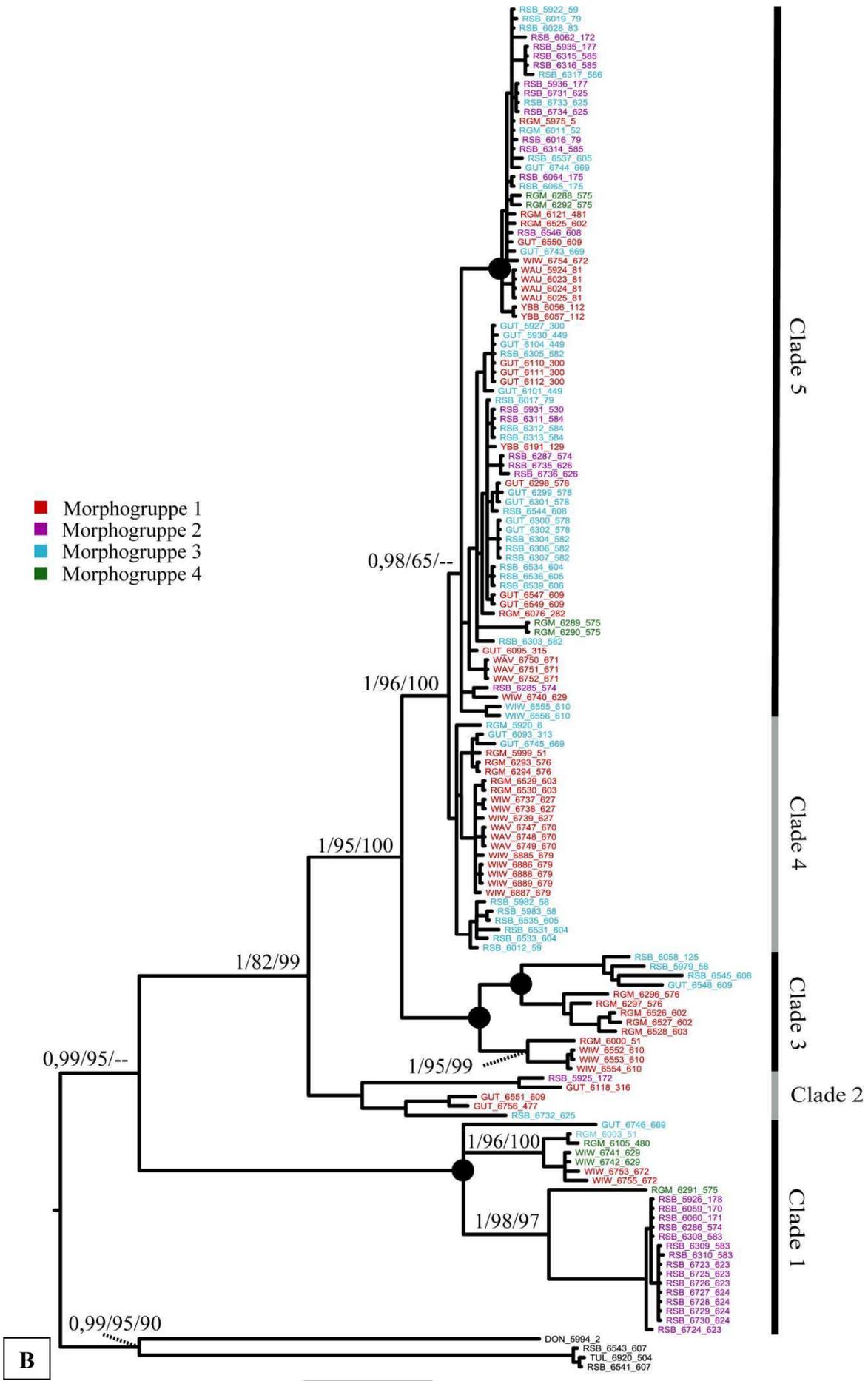
Wenn man die Individuen entsprechend ihrer morphologischen Bestimmung im Stammbaum farblich codiert, so zeigt sich, dass keiner der Clades mit einer der 12 untersuchten Unterarten korrespondiert (Abb. 19 A). Somit stellt keine der beschriebenen Unterarten auch eine genetisch abgesetzte Gruppe dar. In den einzelnen Clades – genetisch also relativ ähnlichen Gruppen – sind mindestens vier verschiedene Unterarten vertreten. In Clade 1 finden sich zahlreiche Individuen der zwei Gipfelformen von *C. dubia*, gleichzeitig aber auch Individuen aus dem Flachland (Wienerwald), welche zu den höchsten Unterartformen gehören. Clade 2 ist sehr klein und beinhaltet vier verschiedene Unterarten. In Clade 3 finden sich hauptsächlich Flachlandformen. Clade 4 ist sehr schlecht unterstützt und es sind jeweils sieben verschiedene Unterarten vertreten. In Clade 5 finden sich sogar zehn Unterarten, hier fehlen nur *C. d. runensis* und *vindobonensis*. Die einzigen Unterarten, die nicht in mehr als einem Clade zu finden sind, sind *C. d. runensis*, welche nur in Clade 1 zu finden ist, *C. d. vindobonensis* in Clade 4 und *C. d. moldanubica* in Clade 5.

Die phylogenetischen Stammbäume wurden weiters entsprechend der Farbcodes für die vier definierten Morphogruppen eingefärbt (Abb. 19 B). Hier lässt sich ebenfalls

keine Übereinstimmung einer Morphogruppe mit einem der Clades finden. In den Clades 1 und 5 finden sich sogar Individuen aller vier Morphogruppen. Vergleicht man die fünf auftretenden Clades hinsichtlich der geographischen Verbreitung, so kann man auch hier keine Korrelation feststellen.



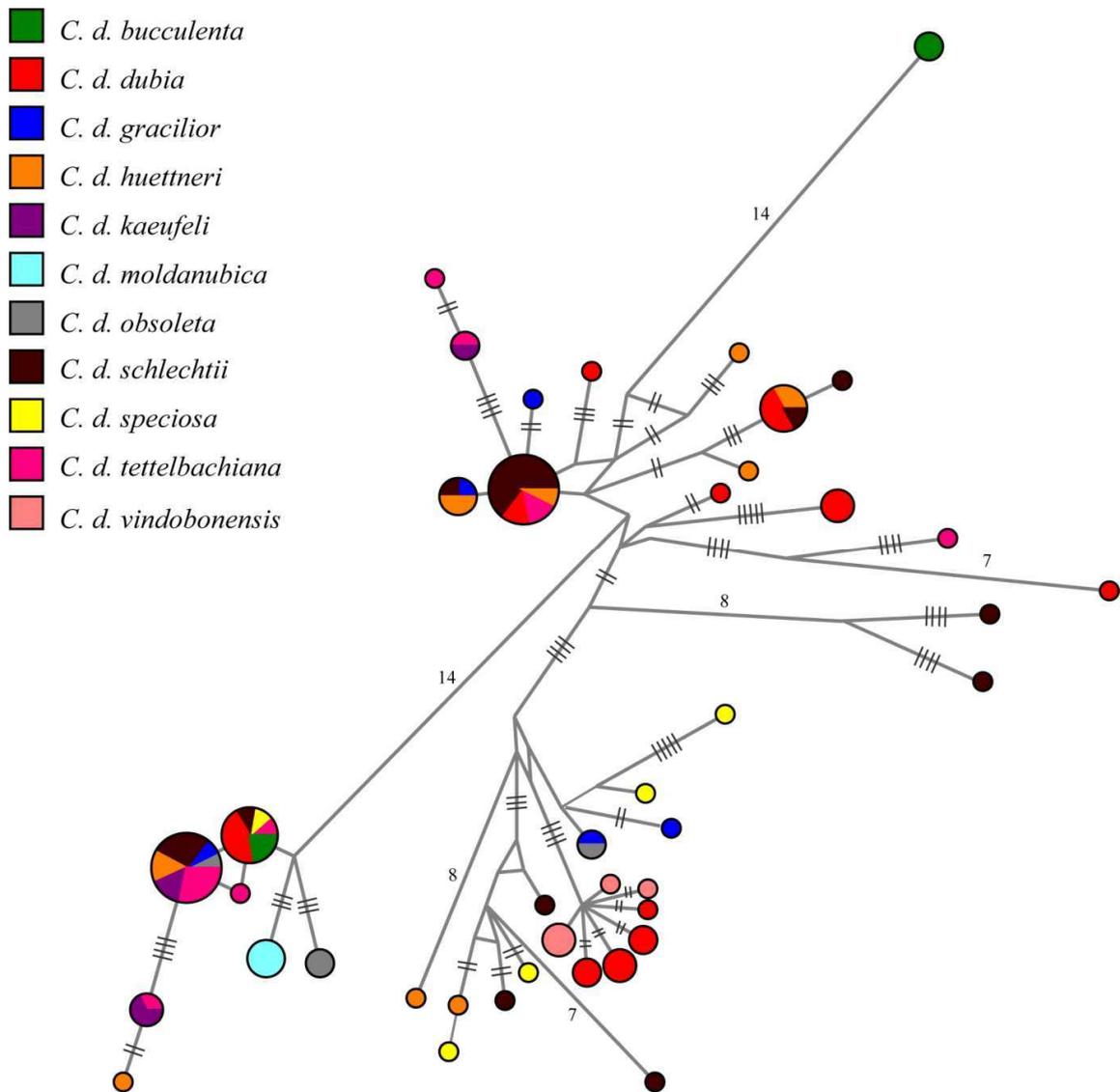
A



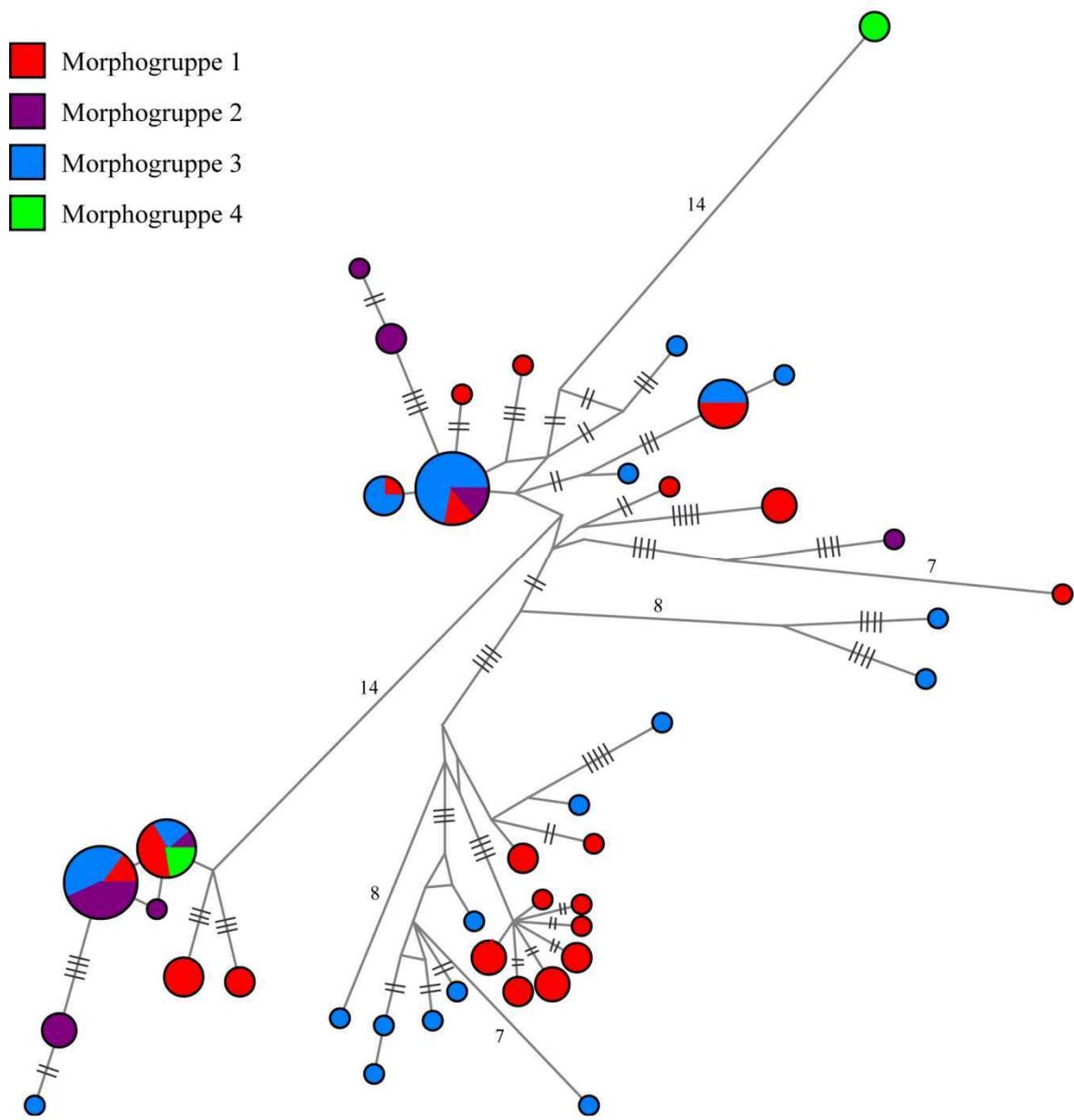
**Abbildung 19 A-B:** BI-Baum der COI-Sequenzen der *C. dubia*-Unterarten. Farbcodierung entspricht den morphologisch bestimmten Unterarten (A) bzw. den definierten Morphogruppen (B). Bootstrap-Werte der NJ- und ML-Bäume (in %) sowie die posterior probability-Werte der BI-Analyse befinden sich links neben den jeweiligen Knoten (NJ/ML/BI). Bootstrap-Werte unter 50%, werden nicht angegeben. Weisen alle drei Analysen eine 100% Unterstützung auf, sind diese Knoten mit einem Punkt markiert (●).

### 3.6. Netzwerke

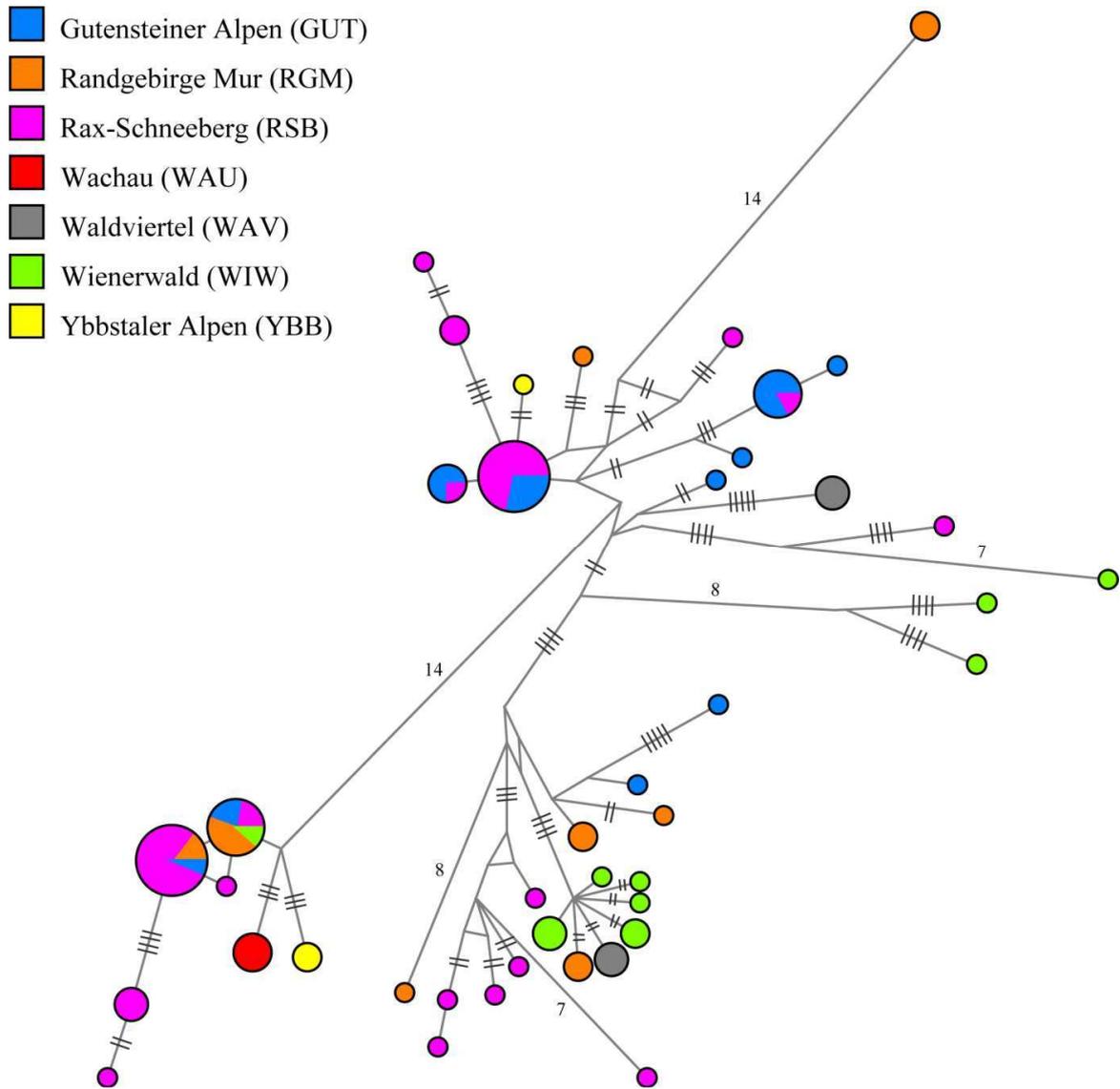
Die Analyse der Netzwerke der genetischen Clades 4 und 5 lieferte keine klaren Ergebnisse. Es lässt sich kein ursprünglicher Haplotyp ausmachen oder eine Entwicklungslinie der vorhandenen Haplotypen erkennen. Die Haplotypen der beschriebenen Unterarten kommen mehrmals an unterschiedlichen Stellen im Netzwerk vor, isoliert erscheinen nur wenige Unterarten, z. B. *C. d. moldanubica* (Abb. 20). Beim Vergleich der Morphogruppen zeigt sich ebenfalls, dass die Haplotypen über das Netzwerk verteilt sind und keine Morphogruppe abgegrenzt erscheint (Abb. 21). Weiters lässt sich auch kein geographisches Muster erkennen (Abb. 22).



**Abbildung 20:** Median-Joining-Netzwerk der COI-Sequenzen der beschriebenen Unterarten von *C. dubia* der Clades 4 und 5. Anzahl der Substitutionen bis 5 als Striche dargestellt ( | ), bei mehr als 5 als Zahl.



**Abbildung 21:** Median-Joining-Netzwerk der COI-Sequenzen der beschriebenen Unterarten von *C. dubia* der Clades 4 und 5. Anzahl der Substitutionen bis 5 als Striche dargestellt ( | ), bei mehr als 5 als Zahl. Farbcode entspricht den definierten Morphogruppen.



**Abbildung 22:** Median-Joining-Netzwerk der COI-Sequenzen der beschriebenen Unterarten von *C. dubia* der Clades 4 und 5. Anzahl der Substitutionen bis 5 als Striche dargestellt ( | ), bei mehr als 5 als Zahl. Farbcode entspricht den geographischen Regionen der Standorte.

## 4. Diskussion

### 4.1. Zusammenfassung und Diskussion der Fragen

Eine der zentralen Fragen dieser Arbeit war, ob die Gliederung von *Clausilia dubia* in 12 Unterarten des östlichen Österreichs nachvollziehbar ist. Die Ergebnisse zeigen, dass eine morphologische Unterscheidung nach den Beschreibungen von Klemm durchaus möglich ist, auch wenn es dafür einer längeren Einarbeitungsphase bedarf.

Zur Bestimmung der Unterarten von *C. dubia* gibt es mit Ausnahme der Arbeit von KLEMM (1960) und den jeweiligen Originalbeschreibungen der Unterarten nur wenig Literatur. Dies erschwerte das Bestimmen des Materials zusätzlich. Problematisch war Klemms inkonsequente Verwendung von Begriffen zur Beschreibung der Morphologie. Die in der vorliegenden Arbeit vorgenommene Erstellung eines Bestimmungsschlüssels für die niederösterreichischen Unterarten von *C. dubia* diene somit der Vereinheitlichung und Vereinfachung der taxonomischen Bestimmung. Die Zuordnung zu den jeweiligen Unterarten ist so besser nachvollziehbar. Zur Unterscheidung der Unterarten wurden in erster Linie sehr einfache Merkmale der Schale, wie Schalenhöhe oder –breite, Lage und Dichte der Strichelzeichnung oder die Ausprägung des Gaumencallus verwendet. In einigen Fällen ist mit solchen Merkmalen die morphologische Differenzierung leicht möglich, zum Beispiel scheint sich *C. d. bucculenta* auf den ersten Blick gut anhand der sehr weit und scharf gerippten Schale von den anderen Unterarten zu unterscheiden. Allerdings ist zum Beispiel auch *C. d. vindobonensis* häufig sehr weit gerippt, was aber aufgrund der flacheren Rippen dem Betrachter nicht so auffällig erscheint. In anderen Fällen war die Zuordnung zu einer bestimmten Unterart erst durch eine Kombination mehrerer Merkmalsausprägungen möglich.

Die Variation der Clausiliarstrukturen ist bedeutend geringer, so dass anhand dieser Merkmale alleine eine Unterscheidung der 12 Unterarten keinesfalls möglich ist, wie auch schon NORDSIECK (2002) anmerkte. Da die Verwendung zahlreicher qualitativer Merkmale durchaus sinnvoll scheint, kann auch die Einteilung von Nordsieck in nur zwei „Hauptunterarten“ nicht unterstützt werden. Weiters sind die von Nordsieck hauptsächlich herangezogenen morphologischen Unterschiede der Platte des Clausiliums keine eindeutig differenzierenden Merkmale: Sie sollen bei der westlichen

„Hauptunterart“ *C. d. dubia* s. l. (sensu NORDSIECK, 2002) nicht oder nur schwach, bei der östlichen „Hauptunterart“ *C. d. vindobonensis* s. l. (sensu NORDSIECK, 2002) hingegen aufgebogen sein. Im Zuge dieser Untersuchung wurden aber auch Individuen aus dem Westen, zum Beispiel *C. d. obsoleta* (sensu KLEMM, 1960), gefunden, die eine stark aufgebogene Spitze der Clausiliumsplatte aufweisen und demnach zur östlichen „Hauptunterart“ gehören würden.

Die Auswertung der morphometrischen Daten zeigte, dass die Merkmale stark variieren und mit jenen anderer Unterarten bzw. Morphogruppen überlappen. Das bedeutet, dass sich weder die einzelnen Unterarten noch die vier Morphogruppen anhand der vermessenen Parameter unterscheiden lassen. Eine Unterscheidung anhand quantitativer Merkmale ist also nicht möglich. Weiters lassen die Daten auch keine Korrelation mit den geographischen Regionen der Fundorte erkennen.

Die Unterschiede in der Morphologie der Individuen, die die Basis für die Zuordnung der Unterarten darstellten, spiegeln sich in keiner Weise in den molekularen Ergebnissen wider. Zwischen den genetisch abgesetzten Clades konnten keine signifikanten Unterschiede in der Schalenhöhe, dem Volumen oder einem anderen morphometrischen Parameter gefunden werden. Besonders deutlich macht dies die Darstellung der Morphogruppen im phylogenetischen Stammbaum, wo keine der Morphogruppen genetisch differenziert erscheint.

Für keine der 12 beschriebenen Unterarten von *C. dubia* konnte eine genetische Differenzierung gezeigt werden. Ein Großteil der Unterarten kommt in mehr als zwei verschiedenen Clades vor. Sowohl die genetischen Distanzen zwischen den fünf Clades, als auch innerhalb dieser Clades sind relativ hoch. Die Distanzen zur Außengruppe, also zu Vertretern anderer Arten und Gattungen, sind nur geringfügig höher als jene zwischen den *C. dubia* Clades. Die einzelnen *C. dubia* Clades sind in der phylogenetischen Analyse allerdings monophyletisch.

Die von mir vorgenommene vereinfachte Zusammenfassung morphologisch ähnlicher Unterarten in Morphogruppen erweist sich zwar als praktisch und übersichtlich, leider unterstützen die morphometrischen Ergebnisse aber keine klare Abgrenzung dieser Morphogruppen zueinander. Ebenso zeigen die genetischen Daten keine Korrelation mit Unterarten oder Morphogruppen.

## 4.2. Verschneidung der morphologischen und genetischen Daten mit der Geographie

Die bei KLEMM (1960) beschriebenen Verbreitungsgebiete der einzelnen Unterarten konnten in der vorliegenden Analyse bestätigt und zum Teil ergänzt werden. Im untersuchten Probenmaterial zeigte sich jedoch teilweise eine sympatrische Verbreitung mancher Unterarten sowie in manchen Fällen sogar ein syntopes Vorkommen. Die von Klemm angedeutete vertikale Auftrennung der Verbreitungsgebiete von *C. d. huettneri* im Tal, *C. d. schlehtii* und *C. d. gracilior* in mittleren Höhenlagen und *C. d. tettelbachiana* auf den Berggipfeln konnte nicht bestätigt werden, da Vertreter dieser Unterarten an mehreren Standorten (und Seehöhen) syntop gefunden wurden.

In der morphometrischen Analyse konnte nur eine geringe Korrelation zwischen morphologischer Variation der Individuen und geographischer Verbreitung festgestellt werden. Ähnlich verhält es sich mit den Morphogruppen, wo allerdings grob zusammengefasst werden kann, dass Individuen der MG1 und MG4 eher im Flachland, MG2 in den Gipfelregionen und MG3 im Übergangsbereich vorkommen. Dies hängt vermutlich mit der generellen Korrelation zwischen Schalengröße und Seehöhe zusammen (siehe unten).

Vergleicht man die Fundorte der Individuen innerhalb eines genetischen Clades, so zeigt sich hier keinerlei geographisches Muster. Die Individuen innerhalb eines Clades stammen von sehr unterschiedlichen Standorten und Individuen desselben Standorts finden sich in verschiedenen Clades wieder.

## 4.3. Methodenkritik

Die gesamte Probenanzahl der untersuchten Individuen stellt mit 142 eine gute Stichprobengröße dar. Bei manchen Unterarten war das Datenset jedoch sehr klein und lässt daher keine statistisch abgesicherten Aussagen zu. So konnten beispielsweise von *C. d. bucculenta* nur vier Individuen untersucht werden, die alle von demselben Standort stammen. Bei *C. d. moldanubica* und *C. d. vindobonensis* ist die Probenanzahl ebenfalls sehr gering und auch diese wurden jeweils an einem Standort gesammelt. Dies liegt allerdings an den sehr begrenzten Verbreitungsgebieten dieser Unterarten, wodurch nicht mehr Individuen an unterschiedlichen Standorten gefunden werden konnten. In weiteren

Untersuchungen sollte auf ein ausgeglichenes Verhältnis der Probenanzahlen der Unterarten geachtet werden, indem zum Beispiel Material aus der Sammlung des NHMW hinzugezogen wird. Darauf wurde in dieser Arbeit verzichtet, da so kein direkter Vergleich der Morphologie mit dem Genotyp eines Individuums angestellt werden könnte.

Eine eindeutige Klassifizierung einer Unterart bzw. einer Morphogruppe anhand der untersuchten morphometrischen Merkmale ist nicht möglich. Deutlichere Ergebnisse hätten eventuell mit einer größeren Anzahl an Parametern, zum Beispiel durch eine morphometrische Analyse der Clausiliarstrukturen, erreicht werden können. Es bleibt jedoch zweifelhaft, ob quantitative Merkmale alleine ausreichen, um eine Klassifizierung der Unterarten bzw. Morphogruppen zu ermöglichen. Insbesondere da es innerhalb der quantitativen Merkmale immer wieder Ausreißer gibt, also Werte die deutlich über oder unter den Mittelwerten der jeweiligen (aufgrund qualitativer Merkmale bestimmten) Unterart liegen. Die Form und der Eindruck der äußeren Morphologie entsprechen in solchen Fällen jedoch einer anderen Unterart, so dass die quantitativen Werte bei der Bestimmung in den Hintergrund rücken. Wie auch aus den Beschreibungen der einzelnen Unterarten in dieser Arbeit deutlich hervorgeht, ist eine Bestimmung hauptsächlich anhand qualitativer Merkmale möglich. Solche Merkmale, wie z.B. die Form der Rippen, wurden in die morphometrische Analyse jedoch nicht miteinbezogen, so dass zum Beispiel *C. d. bucculenta* und *C. d. vindobonensis* in der statistischen Analyse der quantitativen Schalenmerkmale weder von einander noch von anderen Unterarten differenziert erschienen. Eine Kombination der qualitativen und quantitativen Merkmale könnte auch in der Statistik eine Unterscheidung der beschriebenen Unterarten liefern. Die Ergänzung der Ergebnisse durch qualitative Merkmale soll daher das Ziel einer weiteren Arbeit sein.

Landschnecken wurden in den letzten Jahren häufig für molekulargenetische Untersuchungen herangezogen, da sie eine gute Modellgruppe für den Vergleich der morphologischen Variation zwischen Populationen mit genetischen Daten darstellen. Für eine molekularsystematische Untersuchung der Unterarten von *C. dubia* wurde ein Stück des COI-Gens des mitochondrialen Genoms ausgewählt. Mt-DNA eignet sich wegen der höheren Mutationsrate im Vergleich zur Kern-DNA und der fehlenden Rekombination aufgrund der maternalen Vererbung besonders gut für Untersuchungen einer intraspezifischen Klassifizierung (WILSON & BROWN, 1953; BALL & AVISE, 2011).

Bei Landschnecken wurde in verschiedenen Gattungen eine sehr hohe innerartliche Variation im mt-Genom festgestellt (z.B. DUDA et al. 2011). So sind Distanzwerte von 10% bis 30% zwischen DNA-Sequenzen innerhalb einer Art keine Seltenheit (DAVISON, 2002). Die Distanzen zwischen den gefundenen *C. dubia*-Clades reichen von 9% bis 23,4%. Es steht fest, dass man sich mit diesem für die Untersuchung verwendeten mt-Marker zum Teil bereits im Sättigungsbereich der Mutationsrate befindet, trotzdem weisen die phylogenetischen Ergebnisse eine gute Auflösung auf. Das COI-Gen wurde als mt-Marker also gut gewählt, die Ergebnisse sollten jedoch durch weitere Untersuchungen mit einem nukleären Marker ergänzt werden.

Populationen sind oft durch Habitatfragmentierung und/oder mangelnde Möglichkeit zur Ausbreitung in ihrer genetischen Vielfalt reduziert. Durch genetische Drift kann es in solchen Populationen sehr schnell zu einer genetischen Differenzierung kommen. Landschnecken sind in ihrer Mobilität besonders eingeschränkt. Studien an *Albinaria* beispielsweise zeigten, dass der Aktionsradius eines adulten Tieres im Verlauf seines Lebens zwischen 2 und 5 Metern beträgt (SCHILTHUIZEN & LOMBAERTS, 1994). Da auch *C. dubia* eine sehr fragmentierte Verbreitung aufweist, könnte dies eine Erklärung für die große genetische Diversität innerhalb dieser Art sein. Allerdings lässt sich zwischen den Teilpopulationen von *C. dubia* keine geographische Trennung erkennen und es kommen mehrere genetische Linien sympatrisch vor.

Die Untersuchungen in dieser Arbeit haben weder eine statistisch abgesicherte morphometrische Abgrenzbarkeit noch eine molekulargenetische Differenzierung einer der 12 Unterarten zugelassen, trotzdem ist eine Zuordnung zu den beschriebenen Unterarten durch Kombination aller quantitativer und qualitativer Schalenmerkmale und auf der Basis einer guten Formenkenntnis der bereits bekannten Unterarten möglich. Eine gröbere Einteilung anhand deutlich unterscheidbarer Merkmale, wie die hier beschriebenen Morphogruppen, erscheint auf den ersten Blick sinnvoll. Da diese jedoch ebenfalls weder morphometrisch noch genetisch abgegrenzt sind, bleibt zweifelhaft, ob dies eine praktikable taxonomische Lösung ist. Möglicherweise würde eine statistische Analyse qualitativer Merkmale in Kombination mit den quantitativen Merkmalen zu einem eindeutigeren Ergebnis und somit einer klaren Auftrennung der Unterarten führen. Daher sollen in einer weiteren Studie die qualitativen Merkmale der Schalen näher untersucht werden.

#### 4.4. Definition des Begriffs "Unterart"

Der Begriff „Unterart“ wird von Taxonomen sehr unterschiedlich verwendet und sorgt somit oft für Verwirrung. Um über die Gültigkeit bzw. genaue Klassifizierung der Unterarten von *C. dubia* diskutieren zu können, müssen die dieser Arbeit zugrundeliegenden Definitionen dieses Begriffs geklärt werden.

Bereits die Definition der „Art“ kann auf verschiedene Weise erfolgen, dies soll jedoch nicht Thema dieser Arbeit sein. Da Individuen innerhalb einer Art aufgrund natürlicher Variation aber oft eine unterschiedliche Morphologie aufweisen, wurde schon bald nach einer weiteren Kategorie unterhalb des Artstatus gesucht. Linné bezeichnete diese Einheit als „Varietät“ und definierte sie als morphologische Abweichung von der „Norm“ aufgrund einer zufälligen Ursache, wie zum Beispiel veränderten Faktoren des Klimas, Bodens oder der Temperatur, die auf das Individuum während der Entwicklung einwirken. Würde ein Individuum wieder den ursprünglichen Bedingungen ausgesetzt werden, so würde es auch wieder die ursprüngliche Morphologie aufweisen, es handelt sich also um eine nichtgenetische Modifikation des Phänotyps (MAYR, 1967). Der Begriff der Varietät wurde in der Folge sehr häufig von Taxonomen verwendet, jedoch unterscheidet dieser Begriff nicht zwischen individueller und geographischer Variation. Da dies zu Verwirrungen und fälschlichem Gebrauch führte, wurde der taxonomische Begriff Variation 1894 von ROTHSCILD et al. abgeschafft (MAYR, 1967). Stattdessen führten sie den Begriff der „Unterart“ ein, welcher eine geographische Variation beschreibt. Die Unterart wird formal ähnlich wie die Art auf Basis einer publizierten und gültigen Beschreibung sowie mindestens eines Typusexemplares definiert und trägt einen trinären Namen, in dem der Unterartname auf den Artnamen folgt. Da eine morphologische Variation innerhalb einer Art sehr häufig auftreten kann (wobei dies z.B. durch schnelle Umweltveränderungen oder durch langfristige Isolation bedingt sein kann) und keine genaue Definition über den möglichen Grad der Abweichung vorlag, führte dies zu einem rapiden Anstieg der Anzahl der Unterarten. Schnell geriet die Unterart daher in Misskredit und eine klare Definition wurde gesucht.

MAYR (1967) definierte die Unterart schließlich folgendermaßen: „Eine Subspezies ist die Zusammenfassung phänotypisch ähnlicher Populationen einer Art, die ein geographisches Teilgebiet des Areals der Art bewohnen und sich taxonomisch von anderen Populationen der Art unterscheiden.“ Er betont somit eine gewisse geographische

Abgrenzung verschiedener Unterarten gegeneinander und die taxonomische Unterscheidbarkeit dieser Unterarten. Letzteres bedeutet, dass ausreichend morphologische Differenzen zwischen zwei Unterarten festzustellen sind. Wie groß dieser Unterschied sein muss, kann schwer vorgegeben werden und unterliegt somit letztendlich der Willkür des Taxonomen (MAYR, 1967).

Ein weiterer Ansatz zur Definition einer Unterart ist die sogenannte 75%- Regel (AMADON, 1949). Diese Regel besagt, dass mindestens 75% einer Population morphologisch deutlich von einer anderen Population unterscheidbar sind. Nur dann spricht man von einer gültigen Unterart. Im Vergleich zur Definition nach Mayr ist diese wesentlich konkreter formuliert und lässt auch genügend Raum (25%) für eine natürliche Variation innerhalb einer Population. Ein weiterer Vorteil dieser Definition ist die Unterbindung von Unterartbeschreibungen, die nur auf einzelnen Individuen beruhen. Im Falle von *C. dubia* könnte man bei *C. d. bucculenta* demnach eindeutig von einer Unterart sprechen, da sich mindestens 75% der untersuchten Individuen eindeutig von den anderen Individuen eines Standortes unterscheiden lassen.

Weiters darf nicht vergessen werden, dass der Prozess der Artbildung kein abrupter Vorgang ist, der ohne Zwischenstufen erfolgt (BÖRNER, 1982). Es ist eher ein langsamer, gradueller Vorgang, weshalb es schwer abzuschätzen ist, in welchem „evolutionsbiologischen Moment“ man gerade auf diese Organsimen blickt. Der Unterartbegriff kann daher auch als Art in *statu nascendi* verstanden werden, quasi als Vorstufe einer selbstständigen Art.

Legt man die häufig verwendete Definition nach MAYR (1967) nun auf *C. dubia* um, so stößt man auf einige Diskussionspunkte. So wurde beispielsweise in der Arbeit von KLEMM (1960) der Eindruck erweckt, dass die Verbreitungsgebiete der einzelnen Unterarten bis auf kleine Übergangszonen deutlich voneinander abgegrenzt sind und sie außerdem durch eine vertikale Abfolge unterstützt werden, was jedoch nicht bestätigt wurde (EDLINGER, 2000). Auch EDLINGER (1997) konnte bereits feststellen, dass sich zwar teilweise regionale Unterschiede in der Schalenmorphologie erkennen lassen, die Übergänge zwischen den Populationen jedoch fließend sind und so keine deutliche Abgrenzung möglich ist. Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, dass die Verbreitungsgebiete von Unterarten besonders in Grenzbereichen überlappen, in diesen Fällen sollte dann allerdings eine taxonomisch eindeutige Unterscheidbarkeit dieser Hybrid-Populationen gegeben sein (SUDHAUS & REHFELD, 1992). Auch MAYR

(1967) gibt eine plausible Erklärung für überschneidende Verbreitungsgebiete. Würden diese tatsächlich überlappen und es zu keiner Kreuzung der Vertreter der zwei Populationen kommen, so würde es sich um zwei eigenständige Arten handeln. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für das sympatrische bzw. syntope Vorkommen wären die sogenannten Semispezies. Unter einer Semispezies versteht man eine Gruppe von Populationen, die noch nicht den Artstatus erreicht hat, da die endgültige Fortpflanzungsisolation fehlt (BÖRNER, 1982). Häufig überlappen mehrerer solcher Semispezies geographisch, wobei teilweise Isolationsmechanismen vorhanden sein, teilweise aber auch fehlen können. So kommen diese zwar geographisch gemeinsam vor, jede Semispezies besitzt aber bereits ihren eigenen Genpool, der aber über transitorische Semispezies in Verbindung steht und es so weiterhin zu genetischem Austausch zwischen den Semispezies kommen kann.

Im Falle von *C. dubia* spricht die geringe morphologische Unterscheidung der „Unterarten“ gegen die Möglichkeit von eigenständigen Arten. Allerdings fehlen Daten, die Aussagen über das Kreuzungspotential der einzelnen Unterarten zulassen würden. Kreuzungsversuche und/oder die Untersuchung nukleärer Markersequenzen könnten die Frage klären, ob einzelne Unterarten oder auch genetische Clades eigenständige Arten darstellen.

Zusammenfassend lassen die vorliegenden Ergebnisse an der derzeit gültigen Unterartklassifikation von *C. dubia* zweifeln und es stellt sich die Frage, ob eine intraspezifische Unterteilung dieser Art, zumindest für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Unterarten, hinfällig ist.

#### **4.5. Woher kommen morphologische und genetische Variabilität?**

Trotz der nicht vorhandenen Differenzierung der Unterarten mittels morphometrischer Messwerte, ist eine gewisse morphologische Gruppierung mancher Unterarten erkennbar. Zum Beispiel lässt sich eine Abnahme der Schalenhöhe mit ansteigender Seehöhe des Lebensraumes eindeutig feststellen, was innerhalb der Landschnecken ein bekanntes Phänomen darstellt (BAUR & RABOUD, 2012). Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass die größten Individuen zu *C. d. vindobonensis* zählen, welche im Wienerwald vorkommen, was auch EDLINGER (1997) bereits

festhielt. Weiters reduziert sich im Vergleich der in den höchsten Lagen verbreiteten Form *C. d. kaeufeli* mit der im Tiefland vorkommenden *C. d. vindobonensis* das theoretische Schalenvolumen beinahe um die Hälfte. Ein ähnliches Phänomen wurde auch bei *Arianta arbustorum* beschrieben (BAUR & RABOUD 1988).

Phänotypische Plastizität ist bei Landschnecken ein sehr häufiges Phänomen. Aufgrund ihrer geringen Mobilität bilden sie nicht selten lokale Formen in isolierten Gebieten aus (DUDA et al. 2010). Die Auswirkungen der ökologischen Faktoren auf die Morphologie wurden biometrisch bereits bei zahlreichen verschiedenen Schneckenarten untersucht, wobei jedoch nur bei manchen Arten eine eindeutige Korrelation mit ökologischen Bedingungen festgestellt werden konnte (NICA et al. 2011). Man unterscheidet dabei abiotischen Faktoren, wie Temperatur oder Niederschlagsmenge, und biotische Faktoren, wie die durchschnittliche Populationsdichte (ANDERSON, WEAVER & GURALNICK, 2007). Mögliche abiotische Faktoren im Fall der Landschnecken sind zum Beispiel die durchschnittliche Jahrestemperatur oder der Kalziumgehalt des Substrates (je höher der Kalziumgehalt, desto größer die Schalenhöhe der Schnecken) (GOODFRIEND, 1986). Weiters zeigte GOODFRIEND (1986) eine negative Korrelation zwischen Populationsdichte und Schalenhöhe.

Ein wichtiger abiotischer Faktor scheint die Feuchtigkeit zu sein. Sie hat Einfluss auf die Schalenhöhe der Schnecken: Individuen in einer feuchten Umgebung weisen eine größere Schalenhöhe auf als in trockenen Regionen (GOODFRIEND, 1986). Weiters vermutet GOODFRIEND (1986) einen Zusammenhang zwischen der Feuchtigkeit und der relativen Windungsanzahl in Relation zur Schalenhöhe. Seiner Ansicht nach sind Individuen mit einer höheren Windungsanzahl besser an Trockenheit angepasst, da sie sich tiefer in die Schale zurückziehen können und so geschützt sind. Dieser Zusammenhang konnte im Rahmen meiner Untersuchung jedoch nicht bestätigt werden. Ein Großteil der Flachlandformen wies zwar tatsächlich eine eher geringe Anzahl an Windungen auf, jedoch liegen die Werte mancher Gipfformen sehr nahe bzw. sogar unter diesen.

Die Rippung der Schale hat für die Unterarten einen sehr hohen taxonomischen Wert. Die morphometrischen Daten lassen auf eine positive Korrelation der Rippendichte und der Seehöhe schließen. Von anderen Clausiliiden war bereits bekannt, dass Individuen der alpinen Regionen eher dicht gerippt sind, und jene des Flachlandes eher weitgerippt (KEMPERMANN & GITTENBERGER, 1988). Die Rippen der Schale haben

eine wichtige mechanische Funktion für die Schnecke, da die Schale den Weichkörper schützt. Durch den Aufbau der Schale mit einer Rippenstruktur kann der Schale eine höhere Festigkeit verliehen werden, insbesondere durch zusätzliche Querrippen. Bei dieser Bauweise wird weniger Schalenmaterial benötigt als bei der Ausbildung einer einheitlichen, dickwandigen Schale. Im Gebirge herrscht für die Schnecken ständige Steinschlaggefahr, weshalb es wichtig ist, eine möglichst stabile Schale zu haben. Daher scheint eine dichtere Rippung in diesen Gebieten sinnvoll (BOETTGER, 1932). Für die Individuen des Flachlandes wäre es wiederum ein zu hoher Energieaufwand, zahlreiche Rippen zu produzieren, wenn die mechanische Gefahr nicht so groß ist, weshalb diese vermehrt weitgerippt sind. Abgesehen von der mechanischen Stabilität wäre auch die bessere Wärmeisolation eine Erklärung für die dichtere Rippenstruktur in den Berggebieten. Mit zunehmender Rippendichte nimmt auch die Dicke der Schale zu und bildet so einen besseren Isolationsschutz gegen die Kälte (GIOKAS, 2008). Aufgrund der dichteren Rippung erscheinen diese Individuen weiters meist auch heller und reflektieren das Sonnenlicht besser, wodurch sie vor der stärkeren UV-Strahlung im Gebirge geschützt sind. Bei *C. dubia* lässt sich dieser Anstieg der Rippendichte mit dem Anstieg der Seehöhe sehr gut zeigen, da jene Unterarten, die in den tiefsten Regionen Niederösterreichs vorkommen, die wenigsten Rippen aufweisen (*C. d. bucculenta*, *C. d. vindobonensis*) und die beiden Gipfformen die meisten. Vergleicht man die durchschnittlichen Seehöhen der Morphogruppen, welche zum Teil an der Rippendichte zu unterscheiden sind, so lässt sich der Gradient gut beschreiben: MG 4 kommt bis maximal 550 m Seehöhe vor und MG 1 ist hauptsächlich zwischen 200 bis 700 m Seehöhe verbreitet. Die beiden Gruppen nehmen also die flachen Regionen ein, insbesondere das nördliche Niederösterreich und weisen eher eine geringe Rippendichte auf. Die MG 3, welche eine mitteldichte Rippung aufweist, ist zum Großteil in Regionen zwischen 450 und 1500 m Seehöhe angesiedelt. Die zwei Gipfformen der MG 2 kommen ab 1400 bis zu 2100 m Seehöhe vor und sind am dichtesten gerippt. Am Übergang von der geringen zur höheren Rippendichte ist der Überlappungsbereich relativ groß. Individuen mit wenigen Rippen sind jedoch augenscheinlich an das Flachland gebunden, Individuen mit einer größeren Anzahl an Rippen können sowohl im Flachland als auch in den Gipfelregionen vorkommen.

Die Evolution der ebenfalls sehr diversen Rippenstruktur der *Albinaria*-Arten wurde bereits des Öfteren auf der Basis von phylogenetischen Daten untersucht. Mehrere

dieser Studien wurden von GIOKAS (2008) unter diesem Aspekt verglichen und er konnte zeigen, dass die Rippenstruktur innerhalb der Gattung mehrmals unabhängig voneinander entstanden sein muss. Dies spricht dafür, dass die Rippung der Schale ein konvergentes Merkmal darstellt und somit zu falschen phylogenetischen Schlussfolgerungen führen kann (GIOKAS, 2008).

Zusammenfassend scheinen besonders die äußeren Merkmale der Schale sehr variabel zu sein. Gerade diese Merkmale sind auch am stärksten der Umwelt ausgesetzt und werden durch diese vermutlich am meisten beeinflusst. Deutlich wurde das durch einen Zuchtversuch unter Laborbedingungen an *C. dubia*, bei dem die Struktur der äußeren Schale der Individuen bereits in der ersten Tochtergeneration verloren bzw. stark verändert waren (SULIKOWSKA-DROSZD, pers. Mitt.). So ist es denkbar, dass zwei als unterschiedliche Unterarten beschriebene Gruppen nur eine ökologische Variation darstellen, da die Jungtiere bei unterschiedlichen Bedingungen herangewachsen sind, beispielsweise eine Gruppe in einer besonders feuchten und die andere während einer eher trockenen Periode. Außerdem legt *C. dubia* in der Regel einmal im Frühjahr und einmal im Herbst Eier ab, so dass aufgrund der jahreszeitlich bedingten Unterschiede der Ökologie eine andere Schalenmorphologie ausgebildet werden könnte. Dies würde jedenfalls das syntope Vorkommen dieser „Unterarten“ erklären.

Zusätzlich zur hohen phänotypischen Variabilität weisen Landschnecken auch eine sehr hohe genetische Variabilität auf. Versucht man dann biometrische (morphologische und/oder anatomische) mit genetischen Daten zu vergleichen, so stimmen diese häufig nicht überein, wie eine Untersuchung bei Heliciden deutlich zeigte (FIORENTINO et al. 2008). Eine mögliche Erklärung dafür liegt in der Geschwindigkeit, mit der Veränderungen in der mt-DNA bzw. des Phänotyps passieren. Phänotypische Plastizität, also von der Umwelt beeinflusste morphologische Veränderungen, kann sehr schnell zu sichtbaren Unterschieden führen. Dies hat das Zuchtbeispiel gezeigt, in dem sich die veränderten Umweltbedingungen bereits in der ersten Tochtergeneration ausgewirkt haben. Eine erbliche Veränderung des mt-Genoms hingegen, wo zumeist neutrale Mutationen zur Differenzierung führen, geht in der Regel nicht so schnell von statten. Die Differenzierung der Schale kann somit deutlicher schneller erfolgen, als die eines mt-Gens (HAASE et al. 2003). Somit ist es auch im Falle von *C. dubia* nicht weiter verwunderlich, dass die Ergebnisse der genetischen Daten nicht bzw. nur mäßig mit jenen der morphologischen Daten korrelieren. Außerdem erklärt dies die Tatsache, dass am

selben Ort verschiedene morphologische Varianten angetroffen werden, welche aber genetisch nicht unterschiedlich sind. Bei der Analyse der Haplotypen zeigte sich ebenfalls, dass einige Individuen denselben Haplotyp aufweisen, jedoch morphologisch verschiedenen Unterarten zuzuzählen sind.

#### **4.6. Taxonomische Schlussfolgerungen**

Nachdem die beschriebenen Unterarten von *C. dubia* in dieser Arbeit hinsichtlich ihrer Morphologie und ihrer Genetik untersucht wurden, kann man daraus taxonomische Überlegungen über die Gültigkeit dieser Unterarten anstellen. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse wird die derzeitige Unterartklassifikation stark angezweifelt. Obwohl die morphologische Zuordnung (wenn auch schwierig) möglich ist, lässt sich schlussendlich keine der „Unterarten“ morphometrisch, geographisch oder genetisch abtrennen. Weiters widersprechen einige Fakten der klassischen Unterartdefinition nach MAYR (1967). Demnach könnten die meisten der zwölf untersuchten Unterarten als obsolet angesehen werden.

Es stellt sich die Frage, ob eine Einteilung in vier Unterarten, die im Wesentlichen den Morphogruppen entsprechen, welche vor allem anhand morphologischer Merkmale und geographischem Vorkommen differenzierbar sind, nicht sinnvoller wäre. Die MG1 umfasst derzeit fünf Unterarten, wobei die Unterschiede vor allem zwischen *C. d. dubia*, *C. d. moldanubica* und *C. d. vindobonensis* sehr gering sind und daher eine Zusammenfassung zu einer einzigen Unterart naheliegend wäre. Unterstützt wird dies durch die komplette Überschneidung der Verbreitungsgebiete dieser drei Unterarten. *C. d. obsoleta* differenziert sich etwas stärker von den vorangegangenen, sowohl morphologisch als auch in der geographischen Region. Hier wäre eventuell das Beibehalten der Unterart möglich. Dasselbe gilt für *C. d. gracilior*, welche vor allem aufgrund der auffälligen Strichelzeichnung gut differenzierbar ist.

In der MG2 finden sich nur die zwei Gipfformen *C. d. kaeufeli* und *C. d. tettelbachiana*, welche in ihrer äußerlichen Gestalt extrem ähnlich sind und eine Unterscheidung kaum möglich ist. Außerdem kamen sie beinahe an jedem Standort syntop vor, wodurch es bei diesen beiden Unterarten wohl auch zu den meisten

Fehlbestimmungen kam. Da auch hier die Verbreitungsgebiete so gut wie ident sind, wäre eine Zusammenlegung zu einer einzigen Unterart denkbar.

Die zur MG3 zählenden Unterarten *C. d. huettneri*, *C. d. schlehtii* und *C. d. speciosa* könnten möglicherweise ebenfalls zu einer Unterart zusammengefasst werden. Die Schalenform ist sehr ähnlich, *C. d. speciosa* unterscheidet sich hauptsächlich in der Größe, und *C. d. huettneri* ist an der auffälligen Strichelzeichnung zu erkennen. Ihr geographisches Vorkommen überlappt sehr stark, so dass ohnehin nicht nur von einer Überlappungszone gesprochen werden kann. Innerhalb dieser Morphogruppe fanden sich die zweithäufigsten syntopen Vorkommen zweier Unterarten.

*C. d. bucculenta* (MG4) nimmt eine Sonderposition ein. Sie ist morphologisch eindeutig differenzierbar und sogar signifikant von anderen Unterarten anhand der Rippendichte zu unterscheiden (EDLINGER 1997). Ihr Verbreitungsgebiet weist außerdem nur sehr schmale Überlappungszonen mit anderen Unterarten auf. Die zweite Unterart in dieser Morphogruppe (*C. d. runensis*) ist *C. d. bucculenta* sehr ähnlich. Sie hat ein sehr kleines Verbreitungsgebiet, das von jenem von *C. d. bucculenta* vollständig eingenommen wird. Daher wäre auch hier eine Angliederung dieser Unterart an *C. d. bucculenta* möglich.

Wollte man taxonomische Konsequenzen ziehen und die Unterarten, entsprechend den vier Morphotypen, auf vier reduzieren müssten noch weitere Studien durchgeführt werden, um dies zu untermauern. Es bleibt jedoch fraglich, ob eine Reduzierung der Unterarten grundsätzlich angebracht ist, da dadurch auch ein Teil der Information über morphologische Differenzierungen verloren geht. Die Anzahl der Unterarten einer Art repräsentiert nämlich auch das evolutionäre Potential dieser Art (HAIG et al. 2006). Evolution passiert laufend und das in sehr kleinen Schritten. Es wäre möglich, dass wir bei *C. dubia* gerade den Beginn einer Speziation beobachten. Jede einzelne „Unterart“ könnte theoretisch der Vorläufer einer eigenen Art sein. Die genaue Kenntnis der Variation innerhalb einer Art gibt uns auch Aufschluss über Migration, Verbreitung, Adaptierung und lokale Selektion der Individuen dieser Population (PATTEN & UNITT 2002). Außerdem ist eine Gruppierung einzelner Population häufig sehr hilfreich für den Schutz dieser Populationen. Unterarten beispielsweise werden in zahlreichen Schutz-Richtlinien (z.B. Rote Liste) geführt. Eine Reduzierung der Zahl an Unterarten von *C. dubia* von zwölf in Niederösterreich und Wien auf vier würde zu keinen größeren Schutz-Problemen führen. Trotzdem sollten die klassischen taxonomischen bzw.

nomenklatorischen Bestimmungen nicht missachtet werden. Erfüllt also eine Unterart offensichtlich nicht die Kriterien des Begriffs, so sollte sie nicht aus taxonomisch nicht nachvollziehbaren Gründen künstlich erhalten bleiben.

## Anhang

### I. Diagnose der *Clausilia*-Arten Österreichs

#### *Clausilia cruciata* (STUDER 1820)

Das Gehäuse ist eher klein, gedrungen und spindelförmig. Die Größe reicht von 9 bis 11 mm (gelegentlich 14 mm). Sie ist ziemlich weit gerippt und von bräunlicher Färbung mit sehr feiner weißer Strichelzeichnung. Die Mündung ist klein und rhombisch. Der Gaumencallus ist meist stark ausgeprägt. Die Spindel ist zum Mündungsrand hin gegabelt und erscheint in Schrägansicht in der Form eines Andreaskreuzes. Interlamellar weist sie 1 bis 2 Falten auf; die Unterlamelle endet in einem ausgeprägten Doppelknötchen (nach KERNEY et al., 1983).

#### *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805

Deutlich größer als *C. cruciata* mit einer durchschnittlichen Größe von 11 bis 14 mm (gelegentlich sogar 16 mm). In Frontalansicht erscheint die Columellarlamelle gestuft, da sie in einem Doppelknötchen endet. Interlamellar weist *C. dubia* keine weiteren Falten auf. Das Gehäuse ist deutlich stärker gerippt und weist gut sichtbare weiße Strichelzeichnung auf (nach KERNEY et al., 1983).

#### *Clausilia pumila* C. PFEIFFER 1828

Größe ähnlich *C. dubia* mit 12 bis 13 mm. Die Form des Gehäuses unterscheidet sie jedoch deutlich voneinander: *C. pumila* ist nicht spindel- sondern keulenförmig aufgrund einer sehr schlanken Spitze. Die letzten fünf Windungen verjüngen sich nur noch sehr wenig und sind beinahe gleich breit, wodurch dieser konkave Umriss entsteht. Die Unterlamelle weist auch hier ein leichtes Doppelfältchen auf, zusätzlich findet man 2 bis 3 Interlamellarfalten. Der Gaumencallus ist meist nur sehr schwach ausgebildet oder fehlt. Sie ist eher weit gerippt, ähnlich *C. cruciata*, eine Strichelzeichnung fehlt aber meist (nach KERNEY et al., 1983).

#### *Clausilia rugosa* (DRAPARNAUD 1801)

Die kleinste Art dieser Gattung mit einer Größe von 9 bis 10,5 mm. Das Gehäuse ist sehr schlank und zart. Die Basalrinne ist im Mündungsinneren sehr stark ausgeprägt. Die

Unterlamelle liegt sehr tief und endet in einem zarten Doppelknötchen. Gelegentlich treten interlamellare Falten auf. Der Gaumencallus ist mittelmäßig ausgeprägt und beschränkt sich meist auf den oberen Teil. Sie ist sehr stark gerippt und erscheint dem freien Auge meist glatt. Eine weiße Strichelzeichnung ist fast immer vorhanden. (nach KERNEY et al., 1983).

## II. Übersicht der untersuchten Individuen

**Tabelle I:** Übersicht aller in der molekularsystematischen Untersuchung verwendeten Individuen, sortiert nach Unterart. IndID = Individualnummer, genID = genetische Identifikationsnummer, spID = Nummer des Standortes, Reg. = Region des Fundortes

IndID	genID	spID	Reg.	Großregion/Gebiet	Standortname
<b><i>C. d. bucculenta</i> n = 4 (MG 4)</b>					
6288	Clsp31	575	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Scheiblingkirchen
6289	Clsp32	575	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Scheiblingkirchen
6290	Clsp33	575	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Scheiblingkirchen
6292	Clsp35	575	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Scheiblingkirchen
<b><i>C. d. dubia</i> n = 34 (MG 1)</b>					
5928	Clsp9	315	GUT	Gutensteinalpen, Berndorf	Grabenweg
6076	Cldub67	282	RGM	Bucklige Welt, Thernberg	Ruine Thernberg
6095	Cldub69	315	GUT	Gutensteinalpen, Berndorf	Grabenweg
6110	Cldub79	300	GUT	Ternitz, Gösing	Flatzerwand
6111	Cldub80	300	GUT	Ternitz, Gösing	Flatzerwand
6112	Cldub81	300	GUT	Ternitz, Gösing	Flatzerwand
6121	Cldub84	481	RGM	Bucklige Welt, Grimmenstein	Burgruine Grimmenstein
6525	Cldub1	602	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Neustift
6526	Cldub2	602	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Neustift
6527	Cldub3	602	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Neustift
6528	Cldub4	603	RGM	Bucklige Welt, Seebenstein	Türkensturz
6529	Cldub5	603	RGM	Bucklige Welt, Seebenstein	Türkensturz
6530	Cldub6	603	RGM	Bucklige Welt, Seebenstein	Türkensturz
6547	Cldub23	609	GUT	Piestingtal, Pernitz	Hirschwände
6549	Cldub25	609	GUT	Piestingtal, Pernitz	Hirschwände
6550	Cldub26	609	GUT	Piestingtal, Pernitz	Hirschwände
6551	Cldub27	609	GUT	Piestingtal, Pernitz	Hirschwände
6552	Cldub28	610	WIW	Triestingtal, Berndorf	Berndorf
6553	Cldub29	610	WIW	Triestingtal, Berndorf	Berndorf
6554	Cldub30	610	WIW	Triestingtal, Berndorf	Berndorf
6737	Cldub47	627	WIW	Wienerwald, Halterbachtal	Spitalwiese
6738	Cldub48	627	WIW	Wienerwald, Halterbachtal	Spitalwiese

IndID	genID	spID	Reg.	Großregion/Gebiet	Standortname
6739	Cldub49	627	WIW	Wienerwald, Halterbachtal	Spitalwiese
6740	Cldub50	629	WIW	Wienerwald, Gainfarn	Ruine Merkenstein
6747	Cldub57	670	WAV	Waldviertel, Raabs/Thaya	Ruine Kollmitz
6748	Cldub58	670	WAV	Waldviertel, Raabs/Thaya	Ruine Kollmitz
6749	Cldub59	670	WAV	Waldviertel, Raabs/Thaya	Ruine Kollmitz
6750	Cldub60	671	WAV	Waldviertel, Irnfritz-Messern	Ruine Grub
6751	Cldub61	671	WAV	Waldviertel, Irnfritz-Messern	Ruine Grub
6752	Cldub62	671	WAV	Waldviertel, Irnfritz-Messern	Ruine Grub
6753	Cldub63	672	WIW	Triestingtal, Peilstein	Peilsteinwände
6754	Cldub64	672	WIW	Triestingtal, Peilstein	Peilsteinwände
6755	Cldub65	672	WIW	Triestingtal, Peilstein	Peilsteinwände
6756	Cldub66	477	GUT	Piestingtal, Waldegg	Waldegg
<b><i>C. d. gracilior</i> n = 9 (MG 1)</b>					
5999	Clsp65	51	RGM	Semmering, Breitenstein	Adlitzgraben
6000	Clsp66	51	RGM	Semmering, Breitenstein	Adlitzgraben
6003	Clsp67	51	RGM	Semmering, Breitenstein	Adlitzgraben
6011	Clsp68	52	RGM	Semmering, Breitenstein	Adlitzgraben-Bach
6191	Clsp27	129	YBB	Lunz, Herdengl	Herdenglhöhle
6293	Clsp36	576	RGM	Semmering, Mariaschutz	Mariaschutz Wasserreservoir
6296	Clsp39	576	RGM	Semmering, Mariaschutz	Mariaschutz Wasserreservoir
6297	Clsp40	576	RGM	Semmering, Mariaschutz	Mariaschutz Wasserreservoir
6298	Clsp41	578	GUT	Hohe Wand, Große Kanzel	Springlessteig_2
<b><i>C. d. huettneri</i> n = 15 (MG 3)</b>					
5920	Clsp1	6	RGM	Semmering, Sonnwendstein	Pollereshütte
5927	Clsp8	300	GUT	Ternitz, Gösing	Flatzerwand
6019	Clsp72	79	RSB	Rax-Schneeberg, Rax	Bismarcksteig
6028	Clsp76	83	RSB	Rax-Schneeberg, Rax	Thörlweg
6101	Cldub70	449	GUT	Ternitz, Gösing	Gösing Talfuss Sieding
6104	Cldub71	449	GUT	Ternitz, Gösing	Gösing Talfuss Sieding
6295	Clsp38	576	RGM	Semmering, Mariaschutz	Mariaschutz Wasserreservoir
6299	Clsp42	578	GUT	Hohe Wand, Große Kanzel	Springlessteig_2
6302	Clsp45	578	GUT	Hohe Wand, Große Kanzel	Springlessteig_2
6303	Clsp46	582	RSB	Schneeberg, Sierningtal	Stixenstein Schlosspark
6317	Clsp60	586	RSB	Schneeberg, Waxriegel	Niederer Hengst
6535	Cldub11	605	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Naßwald
6544	Cldub20	608	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Gutenstein
6545	Cldub21	608	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Gutenstein
6548	Cldub24	609	GUT	Piestingtal, Pernitz	Hirschwände
<b><i>C. d. kaeufeli</i> n = 9 (MG 2)</b>					
5925	Clsp6	172	RSB	Schneeberg, Fadensteig	Fadenwände_1562
5926	Clsp7	178	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel
5936	Clsp14	177	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Ochsenboden
6314	Clsp57	585	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	unterhalb Fischerhütte

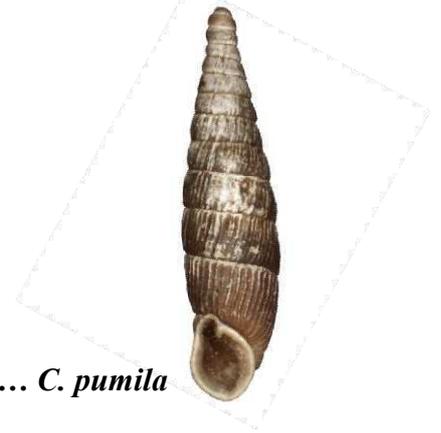
IndID	genID	spID	Reg.	Großregion/Gebiet	Standortname
6315	Clsp58	585	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	unterhalb Fischerhütte
6316	Clsp59	585	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	unterhalb Fischerhütte
6724	Cldub34	623	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_2
6728	Cldub38	624	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_3
6735	Cldub45	626	RSB	Schneeberg, Kaiserstein	Fischerhütte
<b><i>C. d. moldanubica</i> n = 4 (MG 1)</b>					
5924	Clsp5	81	WAU	Wachau, Mautern	Stift Göttweig
6023	Clsp75	81	WAU	Wachau, Mautern	Stift Göttweig
6024	Clsp74	81	WAU	Wachau, Mautern	Stift Göttweig
6025	Clsp73	81	WAU	Wachau, Mautern	Stift Göttweig
<b><i>C. d. obsoleta</i> n = 6 (MG 1)</b>					
5975	Clsp18	5	RGM	Semmering, Mariaschutz	Bach
6056	Clsp79	112	YBB	Dürrenstein, Gipfelregion	Zwillingsdoline
6057	Clsp80	112	YBB	Dürrenstein, Gipfelregion	Zwillingsdoline
6116	Cldub82	316	GUT	Gutensteinalpen, Halbbachtal	Kleinzell
6118	Cldub83	316	GUT	Gutensteinalpen, Halbbachtal	Kleinzell
6294	Clsp37	576	RGM	Semmering, Mariaschutz	Mariaschutz Wasserreservoir
<b><i>C. d. runensis</i> n = 4 (MG 2)</b>					
6105	Cldub72	480	RGM	Bucklige Welt, Seebenstein	Türkensturz
6291	Clsp34	575	RGM	Bucklige Welt, Schlattenbachtal	Scheiblingkirchen
6741	Cldub51	629	WIW	Wienerwald, Gainfarn	Ruine Merkenstein
6742	Cldub52	629	WIW	Wienerwald, Gainfarn	Ruine Merkenstein
<b><i>C. d. schlehtii</i> n = 27 (MG 3)</b>					
5922	Clsp3	59	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Krummbachgraben
5930	Clsp11	449	GUT	Ternitz, Gösing	Gösing Talfuss_Sieding
5979	Clsp22	58	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Weichtalklamm
5996	Clsp63	4	RGM	Semmering, Mariaschutz	Marterl
6012	Clsp69	59	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Krummbachgraben
6017	Clsp71	79	RSB	Rax-Schneeberg, Rax	Bismarcksteig
6058	Clsp81	125	RSB	Rax-Schneeberg, Rax	Jakobskogel - Große Kanzel
6300	Clsp43	578	GUT	Hohe Wand, Große Kanzel	Springlessteig_2
6301	Clsp44	578	GUT	Hohe Wand, Große Kanzel	Springlessteig_2
6304	Clsp47	582	RSB	Schneeberg, Sierningtal	Stixenstein Schlosspark
6305	Clsp48	582	RSB	Schneeberg, Sierningtal	Stixenstein Schlosspark
6306	Clsp49	582	RSB	Schneeberg, Sierningtal	Stixenstein Schlosspark
6307	Clsp50	582	RSB	Schneeberg, Sierningtal	Stixenstein Schlosspark
6312	Clsp55	584	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6313	Clsp56	584	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6531	Cldub7	604	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Abbrennbrücke
6533	Cldub9	604	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Abbrennbrücke
6534	Cldub10	604	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Abbrennbrücke
6536	Cldub12	605	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Naßwald
6537	Cldub13	605	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Naßwald

IndID	genID	spI D	Reg.	Großregion/Gebiet	Standortname
6539	Cldub15	606	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Kornbrandmauer
6555	Cldub31	610	WIW	Triestingtal, Berndorf	Berndorf
6556	Cldub32	610	WIW	Triestingtal, Berndorf	Berndorf
6732	Cldub42	625	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6733	Cldub43	625	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6743	Cldub53	669	GUT	Gutensteinalpen, Halbachtal	Rossbachklamm_2
6744	Cldub54	669	GUT	Gutensteinalpen, Halbachtal	Rossbachklamm_2
<b><i>C. d. speciosa</i> n = 6 (MG 3)</b>					
5982	Clsp25	58	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Weichtalklamm
5983	Clsp26	58	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Weichtalklamm
6065	Clsp86	175	RSB	Schneeberg, Fadensteig	Kaiserstein2
6093	Cldub68	313	GUT	Schwarzatal, Tiefental	Ochbauer
6745	Cldub55	669	GUT	Gutensteinalpen, Halbachtal	Rossbachklamm_2
6746	Cldub56	669	GUT	Gutensteinalpen, Halbachtal	Rossbachklamm_2
<b><i>C. d. tettelbachiana</i> n = 21 (MG 2)</b>					
5931	Clsp12	530	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
5935	Clsp13	177	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Ochsenboden
6016	Clsp70	79	RSB	Rax-Schneeberg, Rax	Bismarcksteig
6059	Clsp82	170	RSB	Schneeberg, Fadensteig	Fadenwände_1393
6060	Clsp83	171	RSB	Schneeberg, Fadensteig	Fadenwände_1525
6062	Clsp84	172	RSB	Schneeberg, Fadensteig	Fadenwände_1562
6064	Clsp85	175	RSB	Schneeberg, Fadensteig	Kaiserstein2
6106	Cldub73	530	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6285	Clsp28	574	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Hahnriegel
6286	Clsp29	574	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Hahnriegel
6287	Clsp30	574	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Hahnriegel
6308	Clsp51	583	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel Nord-Ost
6309	Clsp52	583	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel Nord-Ost
6310	Clsp53	583	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel Nord-Ost
6311	Clsp54	584	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6546	Cldub22	608	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Gutenstein
6723	Cldub33	623	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_2
6725	Cldub35	623	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_2
6726	Cldub36	623	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_2
6727	Cldub37	624	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_3
6729	Cldub39	624	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_3
6730	Cldub40	624	RSB	Schneeberg, Damböckhaus	Waxriegel_3
6731	Cldub41	625	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6734	Cldub44	625	RSB	Schneeberg, Hochschneeberg	Klosterwappen
6736	Cldub46	626	RSB	Schneeberg, Kaiserstein	Fischerhütte
<b><i>C. d. vindobonensis</i> n = 5 (MG 1)</b>					
6885	Cldub74	679	WIW	Wienerwald, Wien	Leopoldsberg
6886	Cldub75	679	WIW	Wienerwald, Wien	Leopoldsberg

<b>IndID</b>	<b>genID</b>	<b>spID</b>	<b>Reg.</b>	<b>Großregion/Gebiet</b>	<b>Standortname</b>
6887	Cldub76	679	WIW	Wienerwald, Wien	Leopoldsberg
6888	Cldub77	679	WIW	Wienerwald, Wien	Leopoldsberg
6889	Cldub78	679	WIW	Wienerwald, Wien	Leopoldsberg
<b><i>C. cruciata</i></b>					
5994	Clsp62	2	DON	NP Donauau, Stopfenreuth	Schanzelhaufen
<b><i>C. pumila</i></b>					
6920	Clpum1	504	TUL	Tullner Feld, Donau-Au	Zwentendorf
<b><i>Neostyriaca corynodes</i></b>					
6541	Cldub17	607	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Saurüsselbrücke
6543	Cldub19	607	RSB	Rax-Schneeberg, Höllental	Saurüsselbrücke

### III. Bestimmungsschlüssel zu den Arten der Gattung *Clausilia* in Österreich

- 1) **Schale keulenförmig:**  
die letzten 5 Windungen gleichbleibend dick,  
nicht verjüngend → konkaver Umriss  
Unterlamelle mit Doppelknötchen  
2-3 interlamellare Falten  
Gaumencallus schwach bis fehlend  
weit gerippt, keine Strichelzeichnung



... *C. pumila*

- **Schale spindelförmig:**  
Spitze stetig verjüngend

... 2

- 2) **weit gerippt**, Abstand zwischen den Rippen  
deutlich breiter als eine Rippe  
Schale **gedrungen und klein**  
Spindelfalte zum Mündungsrand hin gegabelt  
1-2 interlamellare Falten  
Gaumencallus stark ausgeprägt



... *C. cruciata*

- **dichter gerippt**, Abstand zwischen den Rippen  
etwa so breit wie eine Rippe

... 3

- 3) **Interlamellar keine Falten**  
eher **groß** (10 mm bis 18 mm)  
Unterlamelle gestuft, in Doppelknötchen endend  
weiße Strichelzeichnung

... *C. dubia*

- **Interlamellar gelegentlich 1-2 Falten**  
**sehr klein** (9 mm bis 11 mm)  
Unterlamelle liegt sehr tief innen, zartes Doppelknötchen  
Schale schlank und zart  
Basalrinne sehr stark ausgeprägt  
weiße Strichelzeichnung

... *C. rugosa*



## VI. Bestimmungsschlüssel zu den Unterarten von *Clausilia dubia* in NÖ

- |    |   |                             |
|----|---|-----------------------------|
| 1) | <b>sehr wenig und scharf gerippt</b>  | ... 2                       |
| -- | deutlich <b>mehr gerippt</b>  | ... 3                       |
| 2) | <b>groß, sehr bauchig, keulenförmig</b><br>Rippen stehen sehr weit auseinander<br>Rippen sehr scharf und mit weißem Schmelzbelag<br>Mündung sehr breit birnförmig                             | ... <i>C. d. bucculenta</i> |
| -- | <b>eher klein, zierlich</b><br>rotbraun, sehr glänzend<br>Rippen sind deutlich abgegrenzt, nicht so scharf<br>ersten drei Umgänge sehr bauchig,<br>nehmen fast die Hälfte der Gesamtgröße ein | ... <i>C. d. runensis</i>   |
| 3) | eher <b>dicht gerippt</b> ,<br>beinahe <b>glatt</b> erscheinend   | ... 4                       |
| -- | eher <b>wenig gerippt</b><br>(Zwischenraum in etwa so breit wie eine Rippe)   | ... 8                       |
| 4) | eher <b>kurz</b><br>Rippen sehr <b>dicht und flach</b> ,<br>fast <b>nicht</b> voneinander abgrenzbar  | ... 5                       |
| -- | <b>lang bis sehr lang</b><br>Rippen voneinander abgrenzbar  | ... 6                       |



5) **sehr kurz, dick, gedrungen**

mäßig glänzend  
spärlich gestrichelt  
Basalkiel mäßig stark

... *C. d. kaeufeli*



-- **kurz bis mittellang, nicht so gedrungen**

matt bis glänzend  
ungestrichelt  
Basalkiel sehr kräftig

... *C. d. tettelbachiana*



6) **Rippen gut abgegrenzt**

Naht äußerst fein  
mittellang, hellbraun-rötlich  
Strichelung sehr fein und kurz am oberen Windungsrand  
Querstruktur mehr oder weniger deutlich  
Umgänge fast gar nicht gewölbt  
Unterlamelle häufig in Doppelknötchen  
Gaumencallus höckerartig  
kräftiger Basalkiel, weiß

... *C. d. huettneri*



-- **Rippen abgeflacht**

... 7

7) **Umgänge flach, sehr schlank**

nicht oder sehr spärlich gestrichelt  
wenn Strichel, dann deutlich länger als bei *huettneri*  
Naht fein  
zartes Doppelknötchen der Unterlamelle  
Mündung meist sehr schmal

... *C. d. schlehtii*



-- **Umgänge ziemlich bis sehr stark gewölbt**

Mündungsrand dick, plump  
Naht tief eingeschnitten und derb  
mittellang bis lang, braun  
Querstruktur meist sehr deutlich  
kräftiger Basalkiel  
zartes Doppelknötchen der Unterlamelle

... *C. d. speciosa*



8) Unterlamelle deutlich in **zwei Knötchen** endend, ... 9  
weit vom Mundsaum abgesetzt

-- Unterlamelle in zwei **zarte** Doppelknötchen endend ... 11

- 9) **mittellang bis kurz**  
**sehr bauchig**  
 rundliche und ziemlich schräge Mündung  
 in Büscheln gestrichelt  
 Umgänge mäßig gewölbt  
 Naht ziemlich fein, weiß  
 kräftiger, weißer Basalkiel; hebt sich deutlich von dunkler Umgebung ab  
 ... *C. d. moldanubica*



- **lang bis mittellang**  
**eher schlank**  
 glänzend  
 Umgänge mäßig bis kräftig gewölbt  
 dicht, zum Teil unregelmäßig oder in Büscheln gestrichelt ... 10



- 10) **Naht tief eingeschnitten**  
 Gaumenwulst höckerartig  
 Basalkiel stark und weiß  
 ... *C. d. dubia*

- meist **kleiner und heller** gefärbt als *dubia*  
**Naht nicht so tief eingeschnitten, weiß**  
 Gaumenwulst höckerartig  
 Basalkiel stark und weiß  
 Gaumenfalte sehr kräftig  
 ... *C. d. vindobonensis*



- 11) **lang bis mittellang**  
**eher dick, plump**  
 dunkelbraun  
 Strichelung oft sehr spärlich, teilweise aber auch in Büscheln  
 grobe Rippen, Querstruktur sehr deutlich  
 Naht tief eingeschnitten  
 Basalkiel oft eher zart ausgeprägt  
 Gaumencallus meist dunkel  
 Unterlamelle im Inneren ebenfalls dunkel  
 ... *C. d. obsoleta*



- **mittellang**  
**eher schlank**  
 hell- bis dunkelbraun  
 reichlich in Büscheln gestrichelt,  
 Stricheln nehmen fast gesamte Rippe ein  
 grobe Rippen, Querstruktur deutlich  
 Naht relativ tief, stellenweise weiß  
 Basalkiel kräftig  
 Gaumencallus sehr stark, weiß  
 ... *C. d. gracilior*



## Literaturverzeichnis

- AMADON, D. (1949). The Seventy-Five Per Cent Rule for Subspecies. *The Condor*, 51(6), 250–258.
- ANDERSON, T. K., WEAVER, K. F., & GURALNICK, R. P. (2007). Variation in adult shell morphology and life-history traits in the land snail *Oreohelix cooperi* in relation to biotic and abiotic factors. *Journal of Molluscan Studies*, 73(2), 129–137. doi:10.1093/mollus/eym006
- BALL, R. M., & AVISE, J. C. (1992). Mitochondrial DNA Phylogeographic Differentiation among Avian Populations and the Evolutionary Significance of Subspecies. *The Auk*, 109(3), 626–636.
- BAUR, B., & RABOUD, C. (1988). Life History of the Land Snail *Arianta arbustorum* along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology*, 57(1), 71–87.
- BOETTGER, C. (1932). Die funktionelle Bedeutung der Rippung bei Landschneckengehäusen. *Zoologischer Anzeiger*, 98(7/8).
- BÖRNER, A.-R. (1982). Der Artbegriff und seine Bedeutung für die Klassifikation der Echsen ( Reptilia : Sauria ). *Acta Biotheoretica*, 88, 69–88.
- CLESSIN, S. (1887). Die Molluskenfauna Österreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg. (Bauer & Raspe).
- COOKE, A. H. (1915). Presidential address. The Genus *Clausilia*: A Study of its geographical distribution, with a few notes on the habits and general economy of certain species and groups. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 11, 249–269.
- DAVISON, A. (2002). Land snails as a model to understand the role of history and selection in the origins of biodiversity. *Population Ecology*, 44(3), 129–136.
- DRAPARNAUD, J.-P.-R. (1805). Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de la France. Paris, Montpellier (Plassan, Renaud).
- DUDA, M., KRUCKENHAUSER, L., HARING, E. & SATTMANN, H. (2010). Habitat requirements of the pulmonate land snails *Trochulus oreinos oreinos* and *Cylindrus obtusus* endemic to the Northern Calcareous Alps , Austria. *Ecomont*, 2(2), 5–12.
- DUDA, M., SATTMANN, H., HARING, E., BARTEL, D., WINKLER, H., HARL, J. & KRUCKENHAUSER, L. (2011). Genetic differentiation and shell morphology of *Trochulus oreinos* ( Wagner , 1915 ) and *T. hispidus* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Hygromiidae) in the northeastern alps. *Journal of Molluscan Studies*, 77, 30– 40. doi:10.1093/mollus/eyq037
- EDLINGER, K. (1997). Morphological and biometrical researches on Austrian Clausiliids. Shell morphology and variability in *Clausilia dubia*, DRAPARNAUD 1805. *Iberus*, 15(2), 95–121.
- EDLINGER, K. (2000). *Clausilia dubia steinbergensis* n. ssp.: Eine neue Unterart von *Clausilia dubia* Draparnaud 1805 aus dem östlichen Österreich. *Club Conchylia Information*, 32(4/6), 39–44.
- EDLINGER, K. & FISCHER, W. (2000). Zur Variabilität von *Clausilia dubia*. *Nachr. bl. Erst. Vorarlb. Malakol. Ges.*, 8, 1–14.
- EHRMANN, P. (1933). *Mollusca (Weichtiere)*. Leipzig: in: Die Tiere Mitteleuropas.

- FALKNER, G., BANK, R. A. & von PROSCHWITZ, T. (2000). Check-list of the non-marine Molluscan Speciesgroup taxa of the states of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). *Heldia. Münchner malakologische Mitteilungen*, 4, 1–76.
- FIorentino, V., SALOMONE, N., MANGANELLI, G. & GIUSTI, F. (2008). Phylogeography and morphological variability in land snails : the Sicilian Marmorana (Pulmonata , Helicidae). *DNA Sequence*, 809–823.
- FISCHER, W. (2010). Checklist of Austrian Mollusca. Retrieved from [http://ipp.boku.ac.at/private/wf/Check\\_List\\_of\\_Austrian\\_Mollusca.html](http://ipp.boku.ac.at/private/wf/Check_List_of_Austrian_Mollusca.html)
- FRANK, C. (1997). Studien an *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805 ( Stylommatophora : Clausiliidae ). *Wiss. Mitt. Niederösterreich. Landesmuseum*, 10, 163–189.
- FRANK, C. (2006). *Plio-pleistozäne und holozäne Mollusken Österreichs* (Teil 1.). Wien: Verlag der ÖAW.
- FRÖMMING, E. (1954). *Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden*. Berlin: Duncker & Humblot.
- GIOKAS, S. (2008). Shell surface adaptations in relation to water management in rock-dwelling land snails , *Albinaria* (Pulmonata: Clausiliidae). *Journal of Natural History*, 37–41. doi:10.1080/00222930701835407
- GITTENBERGER, E., PIEL, W. H. & GROENENBERG, D. S. J. (2004). The Pleistocene glaciations and the evolutionary history of the polytypic snail species *Arianta arbustorum* ( Gastropoda , Pulmonata , Helicidae ) q. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 64–73. doi:10.1016/S1055-7903(03)00182-9
- GOODFRIEND, G. A. (1986). Variation in Land-Snail Shell Form and Size and its Causes : A Review. *Systematic Biology*, 35(2), 204–223.
- HAASE, M., MISOF, B., WIRTH, T., BAMINGER, H. & BAUR, B. (2003). Mitochondrial differentiation in a polymorphic land snail: evidence for Pleistocene survival within the boundaries of permafrost. *Journal of evolutionary biology*, 16(3), 415–28. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14635841>
- HAIG, S. M., BEEVER, E. A., CHAMBERS, S. M., DRAHEIM, O. M., DUGGER, B. D., DUNHAM, S., ELLIOTT-SMITH, E. et al. (2006). Review: Taxonomic Considerations in Listing Subspecies under the U . S . Endangered Species Act. *Conservation Biology*, 20(6), 1584–1594.
- HALL, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp.*, 41, 95–98.
- KEMPERMANN, C. M. & GITTENBERGER, E. (1988). On morphology, function and taxonomic importance of the shell ribs in Clausiliidae (Mollusca: Gastropoda pulmonata), with special reference to those in *Albinaria*. *Basteria*, 52, 77–100.
- KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. & JUNGBLUTH, J. H. (1983). *Die Landschnecken Nord-und Mitteleuropas*. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
- KLEMM, W. (1960). *Clausilia dubia* DRAPARNAUD und ihre Formen in Österreich. *Arch. Moll.*, 89(1/3), 81–109.
- KLEMM, W. (1974). Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse- Schnecken in Österreich. *Denkschriften der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse)*, 117, 1–503.

- KRUCKENHAUSER, L., HARL, J. & HARING, E. (2011). Optimized drowning procedures for pulmonate land snails allowing subsequent DNA analysis and anatomical dissections. *Ann. Naturhist. Mus. Wien, B*, 112, 173–175.
- LIBRADO, P. & ROZAS, J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25, 1451–1452.
- LICHAREV, I. M. (1962). *Klauziliidy (Clausiliidae). Fauna SSSR. Molljiski*. Moscow-Leningrad: Izdat. Akad. nauk SSSR.
- LOZEK, V. (1964). *Quartärmollusken der Tschechoslowakei*. Geologische Zentralanstalt.
- MAYR, E. (1967). *Artbegriff und Evolution*. Hamburg: Parey.
- NICA, D., FILIMON, M. N., BOROZAN, A. B. & VINTILĂ, D. (2011). Can the environment induce intra-variety changes of *Helix pomatia* conchological features? *Analele Universitatii din Oradea, Fascicula Biologie*, TOM XVIII(2), 140–145.
- NORDSIECK, H. (2002). The subspecies classification of *Clausilia dubia* DRAPARNAUD (Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae), a critical revision. *Mitt. dtsh. malakozool. Ges.*, 68, 37–44.
- NORDSIECK, H. (2007). *Worldwide Door Snails*. Hackenheim, Deutschland: ConchBooks.
- NORDSIECK, H. & NEUBERT, E. (2002). How to determine clausiliid species, I: Widespread species of *Clausilia* DRAPARNAUD (Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae). *Mitt. dtsh. malakozool. Ges.*, 68, 31–36.
- PATTEN, M. A. & UNITT, P. (2002). Diagnosability versus mean differences of sage sparrow subspecies. *The Auk*, 119(1), 26–35.
- PFENNINGER, M. & POSADA, D. (2002). Phylogeographic history of the land snail *Candidula unifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution*, 56(9), 1776–88.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. (2001). Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in ecology & evolution*, 16(1), 37–45.
- POSADA, David. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular biology and evolution*, 25(7), 1253–6. doi:10.1093/molbev/msn083
- PÁLL-GERGELY, B. (2011). The number of subspecies may be influenced by the complexity of shells. *The Malacologist*, 56.
- RAMBAUT, A. (2010). FigTree 1.3.1. available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A. J. (2007). Tracer v1.4. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- REISCHÜTZ, P. (1998). Vorschlag für deutsche Namen der in Österreich nachgewiesenen Schnecken- und Muschelarten. *Nachr. bl. Erst. Vorarlb. Malakol. Ges.*, 6, 31–44.
- ROHLF, J. F. (2010). tpsDig v2.16. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York.
- RONQUIST, F. & HUELSENBECK, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12), 1572–1574. doi:10.1093/bioinformatics/btg180

- ROSSMÄSSLER, E. A. (1838-1844). Iconographie der Land- und Süßwassermollusken, mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten. (1) 2. - pp. Heft 7/8: [1-4], 1-44, Heft 9/10: [1-4], 1-66, Heft 11: [1-4], 1-15, Heft 12: [1-4], 1-37, Taf. 31-60. Dresden, Leipzig. (Arnold).
- ROTHSCHILD, W., HARTERT, E. & JORDAN, K. (1894). Note of the Editors. *Novit. Zool.*, 1(1).
- SCHILTHUIZEN, M. & LOMBAERTS, M. (1994). Population Structure and Levels of Gene Flow in the Mediterranean Land Snail *Albinaria corrugata* ( Pulmonata : Clausiliidae ). *Evolution*, 48(3), 577–586.
- SCHMIDT, A. (1856). Die kritischen Gruppen der europäischen Clausilien. Leipzig: Hermann Costenoble.
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K. (1992). *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Stuttgart: Fischer.
- SULIKOWSKA-DROZD, A. (2008). Reproduction and growth of *Vestia elata* ( Rossmässler , 1836 ) ( Gastropoda , Clausiliidae ) kept under laboratory conditions. *Mollusca*, 26(1), 99–104.
- TAMURA, K., PETERSON, D., PETERSON, N., STECHER, G., NEI, M. & KUMAR, S. (2011). MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular biology and evolution*, 28(10), 2731–9. doi:10.1093/molbev/msr121
- TSCHAPECK (1883). Formen der *Clausilia dubia* Draparnaud in Steiermark. *Nachrichtenbl. dtsh. malakozool. Ges.* 14, 20-25
- WADE, C. M., MORDAN, P. B. & NAGGS, F. (2006). Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slugs ( Pulmonata , Stylommatophora ). *Environment*, 593–610.
- WELTER-SCHULTES, F. W. (2010). Revision of the genus *Albinaria* in Crete ( Greece ): presence of geographically variable monotypic and polytypic species. *Arch. Molluskenkunde*, 139(2), 143–246. doi:10.1127/arch.moll/1869-0963/139/143-245
- WILSON, E. O. & BROWN, W. L. jr. (1953). The Subspecies Concept and Its Taxonomic Application. *Systematic Zoology*, 2(3), 97–111.
- XIA, X. & XIE, Z. (2001). DAMBE: Software Package for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Journal of Heredity*, 371–373.

## Zusammenfassung

Die Familie der Clausiliidae (Schließmundschnecken) zählt zu den artenreichsten innerhalb der Landschnecken. In dieser Arbeit wurde die Unterartklassifikation von *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805 neu untersucht. Dazu wurden morphologische Analysen verschiedener Schalenmerkmale und zum ersten Mal auch molekulare Analysen (Teilsequenz des mitochondrialen Gens COI) durchgeführt. In Österreich kommen 17 Unterarten von *C. dubia* vor, 13 davon im Untersuchungsgebiet der Nördlichen Kalkalpen des östlichen Österreichs. Einige dieser Unterarten kommen sympatrisch in dieser Region vor und in einigen Fällen traten sie gar syntop auf.

Das Ziel dieser Arbeit war es herauszufinden, ob sich diese beschriebenen Unterarten genetisch und/oder morphologisch unterscheiden. Weiters sollte geprüft werden, ob die genetischen und morphologischen Ergebnisse übereinstimmen. Die Bestimmung der Unterarten ist schwierig, jedoch gibt es kleine, in erster Linie qualitative Merkmale, die eine Unterscheidung möglich machen. Dafür wurde ein neuer Bestimmungsschlüssel erstellt. Für eine einfachere Klassifizierung wurden die Unterarten in vier Morphogruppen eingeteilt. Letztendlich konnte weder morphometrisch noch genetisch eine klar abgegrenzte Gruppe ermittelt werden, welche mit einer der beschriebenen Unterarten oder einer Morphogruppe übereinstimmt. Die Gültigkeit der beschriebenen Unterarten ist daher zweifelhaft.

## Abstract

Clausilids are one of the most species-rich groups among landsnails. In this study the subspecies classification of *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805 was reassessed by morphological analyses (various shell characters) and for the first time by molecular analyses (partial sequences of the mitochondrial gene for COI). In Austria 17 subspecies of *Clausilia dubia* are described, 13 of them occur in the investigated area of the Northern Calcareous Alps of eastern Austria. The individual distribution areas of these subspecies often overlap and some of them occurred even syntopically in this region.

The aim of the present work was to find out whether the described subspecies are genetically and/or morphologically differentiated. Moreover I wanted to find out whether the morphological and the genetic results are in accordance. The determination of all the subspecies is very difficult, but there are some tiny characters, which distinguish them. Therefore a new key was generated. For an easier classification the subspecies can be merged in four morphogroups. In the end, I couldn't separate a clear distinct group, which corresponds solely to any of the described subspecies or morphogroup, neither with the morphometric analyses, nor with the molecular analyses. Hence the validity of the described subspecies is doubtful.

## Curriculum Vitae

Name: **Katharina Jaksch**  
Geburtsdatum: 28. April 1988  
e-mail: katharina.jaksch@nhm-wien.ac.at

### Ausbildung

- 06 / 2006 – Matura am Wirtschaftskundlichen Realgymnasium Rechte Krenmszeile, Krems/Donau
- 10 / 2006 – Beginn des Diplomstudiums *Biologie* (A 437) an der Universität Wien  
Studienschwerpunkt: *Zoologie* (A 439)  
Fachrichtung: Evolutionsforschung und Systematik
- 01/ 2011 – Beginn der Diplomarbeit “Phylogeographie und Unterartklassifikation von *Clausilia dubia* DRAPARNAUD, 1805 im östlichen Österreich (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae)” an der Universität Wien und am Naturhistorischen Museum Wien (3. Zoologische Abteilung bzw. Zentrale Forschungslaboratorien)

### Berufliche Erfahrung

- 05 / 2008 – 02 / 2009 – Ehrenamtliche Mitarbeit in der 3. Zoologischen Abteilung (Molluskensammlung) am Naturhistorischen Museum Wien
- seit 03 / 2009 – Freie Dienstnehmerin in der 3. Zoologischen Abteilung (Molluskensammlung) am Naturhistorischen Museum Wien

### Auszeichnungen und weitere wissenschaftliche Aktivitäten

- 01 / 2011 – Leistungsstipendium der Universität Wien
- 07.05.2011 – FameLab (Talking science): 2. Platz der Jurywertung und Gewinnerin des Publikumspreises
- 17.05.2011 – Science Slam Vienna
- 12 / 2011 – 05 / 2012 – FemTech Praktikum

### Auslandsaufenthalte zu Studienzwecken

- 15.04.2012 – 28.04.2012 – DEST (School of Taxonomy) Trainingskurs: “Basics of taxonomy: describing, illustrating and writing biodiversity” am Sven Löven Center for Marine Sciences in Kristineberg, Schweden (University of Gothenburg)

## Kongressteilnahmen

- Jaksch K., Sattmann H., Kruckenhauser L., Duda M., Harl J., Haring E. (2012): **Unterarten oder nicht? Neue Erkenntnisse zur Unterartklassifikation von *Clausilia dubia***. – Deutsche Malakologische Gesellschaft (DMG), Bad Ischl, Oberösterreich (Österreich) – Vortrag
- Jaksch K., Sattmann H., Kruckenhauser L., Duda M., Harl J., Haring E. (2011): **Nomen est omen: *Clausilia dubia* (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae) and its dubious subspecies classification**. – NOBIS 5 – Salzburg (Österreich) – Vortrag
- Jaksch K., Sattmann H., Kruckenhauser L., Duda M., Harl J., Haring E. (2011): ***Clausilia dubia* (Draparnaud, 1805) in the Eastern Alps: phylogeography and the subspecies classification (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae)**.- The Malacological Society of London, Molluscan Forum, London (UK). – Poster
- Jaksch K., Sattmann H., Kruckenhauser L., Duda M., Harl J., Haring E. (2011): **Nomen est omen: *Clausilia dubia* (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae) and its dubious subspecies classification**. Excursions and Workshop Johnsbad, Steiermark (Österreich) – Vortrag
- Jaksch, K., Kruckenhauser, L., Duda, M., Harl, J., Sattmann, H., Haring, E. (2011): ***Clausilia dubia* (DRAPARNAUD, 1805) in the Eastern Alps: phylogeography and subspecies classification (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae)**. – 6th Congress of the European Malacological Societies (CEMS) – Vitoria-Gasteiz (Spanien). – Poster
- Jaksch K., Kruckenhauser L., Duda M., Harl J., Sattmann H., Haring E. (2010): **Phylogeography and subspecies classification of the landsnail *Clausilia dubia* in Eastern Austria (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae)**.- The Malacological Society of London, Molluscan Forum, London (UK). – Poster

## Populärwissenschaftliche Artikel und Vorträge

- Jaksch, K., Zopp, L., Kirchner, S. (2012): **Schnecken checken** - Das Naturhistorische (Magazin des Naturhistorischen Museums Wien im Universum Magazin), Herbst 2012, pp 82-83
- Jaksch K. (2012): **Von der Ackerschnecke bis zur Zebrauschel – Die Weichtiere Österreichs von A – Z**. NGM Vereinsabend, 14. September, Scheibbs, Niederösterreich (Österreich) – Vortrag
- Jaksch K. (2012): **Mollusken in Österreich – eine bunte Vielfalt**. LANIUS Vereinsabend, 4. Mai 2012, St. Pölten, Niederösterreich (Österreich) – Vortrag

Wien, am 30.10.2012