

Rebut el 14 de maig de 2007; Acceptat el 15 de setembre de 2007



# The recent Laminiferinae (Gastropoda: Clausiliidae): The reproductive tract and the radula redescribed and illustrated

EDMUND GITTEBERGER

National Museum of Natural History 'Naturalis', P.O. Box 9517, NL 2300 RA  
Leiden, The Netherlands. E-mail: gittenberger@naturalis.nm.nl

**Abstract.**—The recent Laminiferinae (Gastropoda: Clausiliidae): The reproductive tract and the radula redescribed and illustrated. The reproductive tract and the radula of the two extant species of the clausiliid subfamily Laminiferinae Wenz, 1923, *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) and *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897), are redescribed and illustrated. Additional remarks on the ecology of the latter species are also provided on the basis of specimens collected in Catalonia (Spain). In agreement with conchological differences between the two species, their reproductive tracts are also shown to differ considerably, including differences in the bursa copulatrix, the diverticulum, the vagina and oviduct, and the penis. These findings require an amendment of the previously available description of this subfamily.

**Key words.**—Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Laminiferinae, *Neniatlanta*, *Bofilliella*, Pyrenees, Catalonia.

**Resum.**—Els Laminiferinae (Gastropoda: Clausiliidae) actuals: El tracte reproductiu i la ràdula redescrita i il·lustrats. El tracte reproductiu i la ràdula de les dues espècies actuals de la subfamília de clausilids Laminiferinae Wenz, 1923, *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) i *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897), són redescrits i il·lustrats. També es fan algunes observacions addicionals sobre l'ecologia d'aquesta darrera espècie, en base a espècimens recol·lectats a Catalunya (Espanya). En consonància amb les diferències conquiliològiques entre aquestes dues espècies, es mostra que els seus tractes reproductius també difereixen considerablement, incloent diferències en la bossa copulatriu, el diverticle, la vagina i l'oviducte, i el penis. Aquestes troballes requereixen una esmena de la descripció prèviament disponible d'aquesta subfamília.

**Paraules clau.**—Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Laminiferinae, *Neniatlanta*, *Bofilliella*, Pirineus, Catalunya.

**Resumen.**—Los Laminiferinae (Gastropoda: Clausiliidae) actuales: El tracto reproductivo y la rádula redescritos e ilustrados. El tracto reproductivo y la rádula de las dos especies actuales de la subfamilia de clausilidos Laminiferinae Wenz, 1923, *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) y *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897), son redescritos e ilustrados. También se realizan algunas observaciones adicionales sobre la ecología de esta última especie, en base a especímenes recolectados en Cataluña (España). En consonancia con las diferencias conquiliológicas entre estas dos especies, se muestra que sus tractos reproductivos también difieren considerablemente, incluyendo diferencias en la bolsa copulatrix, el divertículo, la vagina y el oviducto, y el pene. Estos descubrimientos requieren una enmienda de la descripción previamente disponible de esta subfamilia.

**Palabras clave.**—Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Laminiferinae, *Neniatlanta*, *Bofilliella*, Pirineos, Cataluña.

## INTRODUCTION

The two extant species of Laminiferinae Wenz, 1923 (Clausiliidae J.E. Gray, 1855), known from different parts of the Pyrenees, are among the most intriguing European land snails. They are the only relics of a subfamily which is known from the Late Paleocene on (Nordsieck, 1978: p. 84, 2005: p. 21).

*Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) occurs in the western part of the Pyrenees, on trees and rocks. Its shell was figured by Germain (1930: Figs. 389-390, Pl. 13), Zilch (1960: Fig. 1586, p. 447), Kerney & Cameron (1979: left fig., p. 155, 1980: left fig., p. 169, 1999: left fig., p. 154), and Kerney *et al.* (1983: left fig., p. 210). Despite the fact that this species is not rare where it occurs, its anatomy is still insufficiently known. Germain (1930: Fig.

309, p. 368) published a figure of the genitalia with a short epiphallic flagellum, a structure that was also mentioned by Wiegmann (1893: p. 241). However, in what is by far the most complete description of the reproductive system, Nordsieck (1978: p. 84) denied the presence of a regular flagellum.

*Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897) is known from the eastern Pyrenees. For a long time it was supposed to live in caves (Nordsieck, 1979: p. 254), but more recently shells and even live snails were collected at other places as well. Dance (2004), in an attractively illustrated, detailed account, reported and illustrated live specimens, collected in leaf litter (see Dance, 2004: bottom left fig., p. 4). For figures of the colourless shells, which are curved and without upper whorls ('decollate') when fully grown, see Kerney *et al.* (1983: left fig., p. 297), Bech (1990: Fig. 47, p. 138), Kerney & Cameron (1999: right fig., p. 154), Dance (2004: top fig., p. 4, Fig. 1, p. 7; both showing juvenile and fully grown shells), Haas (1991: Fig. 123a-c, p. 338, Fig. 123a-c, p. LIII), and Zilch (1960: Fig. 1587, p. 447). Juvenile shells are straight in profile.

On the basis of only a single specimen, Loosjes & Altimira Aleu (1970) described and figured the structure of the genitalia and the radula of *B. subarcuata*, without going into details.

## MATERIAL AND METHODS

Within the scope of a project aiming at a molecular phylogeny reconstruction of the Clausiliidae, samples of *L. (N.) pauli* from Navarra (Yanci [UTM 30T XN0586] and Etxalar [UTM 30T XN1087]) were kindly provided by Dr. Benjamín J. Gómez. Taking advantage of the possibility, some specimens of this species were used to redescribe and illustrate the genitalia. To obtain live *B. subarcuata* for DNA sequencing, the author and Mr. B. Kokshoorn visited the eastern Pyrenees of Catalonia, guided by the distributional data published by Dance (2004) and personal advice from Mr. Dance. *B. subarcuata* was found once more along the Llierca river between Montagut and Sardenes, 0.4 km north of the ancient Pont de Llierca, at the eastern side of the valley (municipal term of Tortellà, region of la Garrotxa) [UTM 31T DG6777]. Some specimens were collected

and used for dissection, so that the structure of the genitalia could be redescribed and illustrated, and compared with that of *L. (N.) pauli*. The reproductive tracts of the snails were dissected in ethanol 70%, forced with small needles into the most illustrative position, and hardened by transferring them via ethanol 96% into Euparal. The tissue was coloured with cochineal while in ethanol 70%.

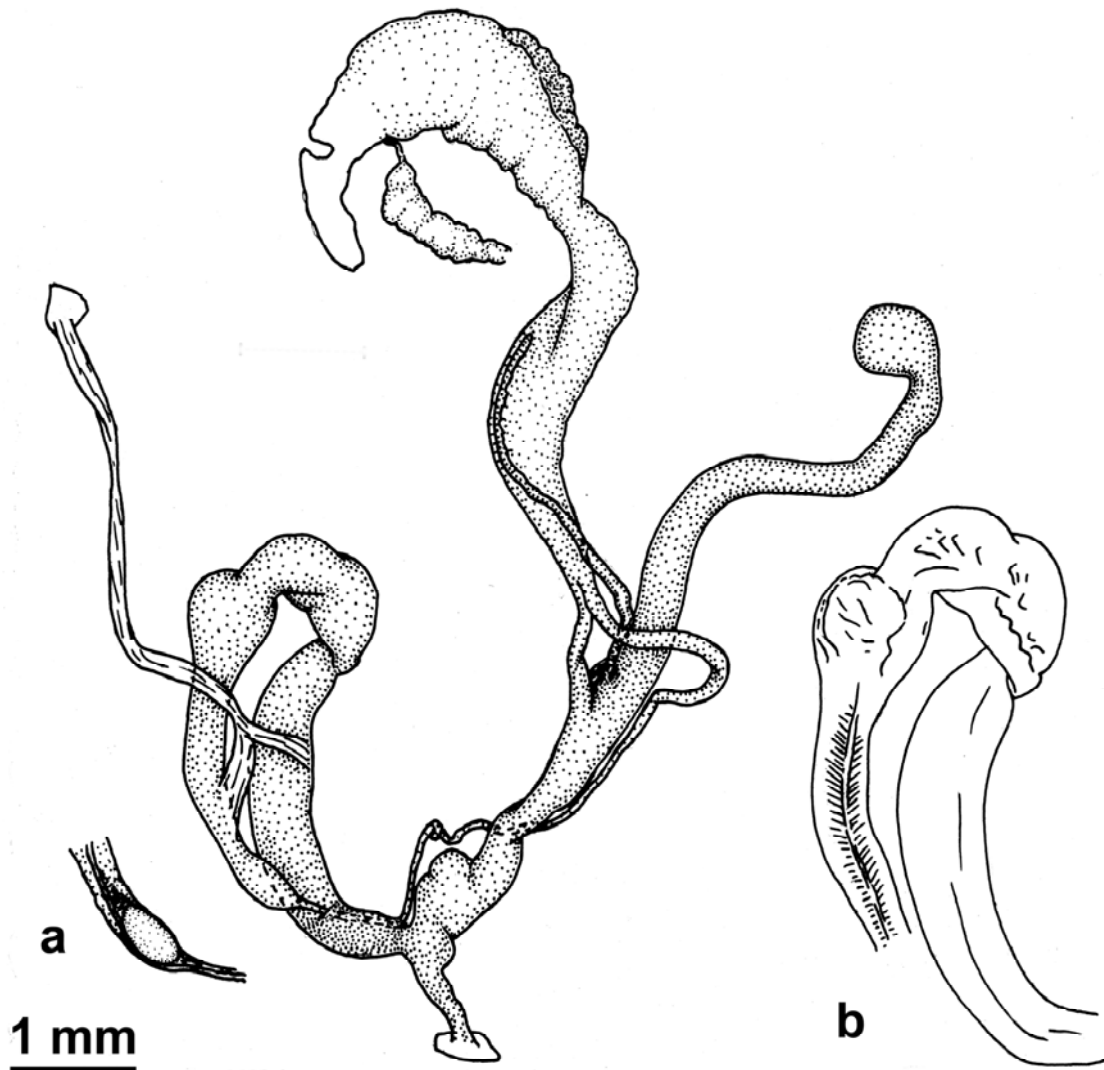
## RESULTS

### *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865)

**Ecology.**—According to the literature (Kerney & Cameron, 1979: p. 154), *L. (N.) pauli* is found at "shaded places in woods and among rocks". Bertrand (1999 in Kerney & Cameron, 1999: p. 153) added that the species occurs in and outside limestone areas.

**Reproductive tract.**—See Figure 1. Three specimens were dissected. The bursa copulatrix has no muscular retractor. Its bursa is not in line with the pedunculus but turned off and, therefore, not positioned against the spermoviductus. The diverticulum is a fragile, very narrow, glandular strand, inserting basally at the pedunculus, which is somewhat longer; it runs initially along the basal part of the pedunculus and is embedded in the prostata more distally. The vagina is nearly three times longer than the oviduct. The penis is much longer than the vagina; its proximal part and a part of the vas deferens are surrounded by a joint sheath. The proximal half of the penis is a straight, regular tube with a relatively simple lumen. The distal half is strongly curved and twisted, and far more irregular in shape, with some zigzag elements in the lumen; its distal end has an asymmetrically inflated part with a blunt papilla inside. The epiphallus is shorter than the penis; it has a fine, transverse sculpturing in the lumen. At the distal end of the epiphallus there is a strange, oval cavity (Figure 1a), unlike any structure in other pulmonate snails. The penial retractor muscle is bifurcate, with one branch inserting halfway the epiphallus and the other branch next to it on the penis.

**Radula.**—See Figure 3. One specimen was investigated. Next to the tricuspid central tooth, there are 11 bicuspid lateral teeth and 10 marginal teeth in half a row.



**Figure 1.** Genital tract of *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) from Etxalar (Navarra, Spain) [UTM 30T XN1087], B.J. Gómez Moliner leg. (a) Detail of the transition site between epiphallus and vas deferens; (b) Internal structure of the male part, after a transparent specimen.

**Figura 1.** Tracte genital de *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) d'Etxalar (Navarra, Espanya) [UTM 30T XN1087], B.J. Gómez Moliner leg. (a) Detall del lloc de transició entre l'epifal·lus i el vas deferent; (b) Estructura interna de la part masculina, a partir d'un espècimen transparent.

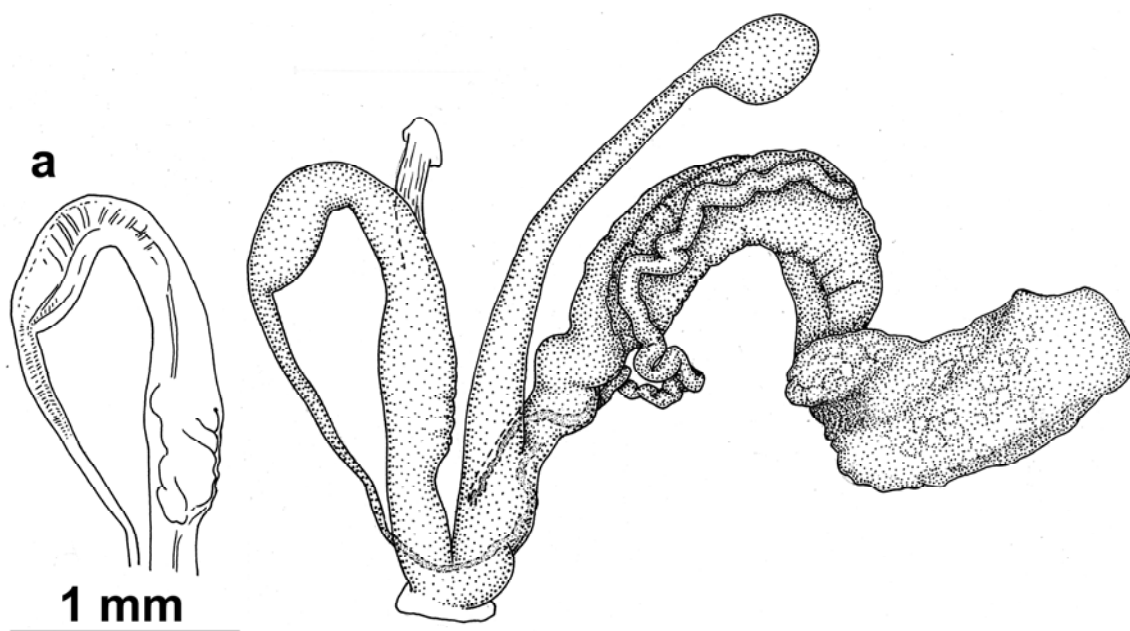
The central and nearly all lateral teeth have prominent basal plates with inter-row support ridges. The ectocones of the marginal teeth have up to four cusps, whereas the main cusp may be accompanied by an endocone, so that these teeth are more comb-like.

***Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897)**

**Ecology.**—The specimens were collected at the eastern slope of the river valley, which is covered by luxuriant vegetation, “a damp wood containing turkey oaks and clumps of box and holly” (Dance, 2004: p. 5). Dance (*ibid.*) found live specimens there, in “a large quantity of leaf litter”, but we hardly noticed any shells in the thick surface layer of leaves and litter.

However, several empty shells and about two live specimens of *B. subarcuata* per square meter were found while laying at full length for some time and ‘digging’ tens of centimetres into the earth below the organic surface layer, carefully removing (and searching) loose, small, limestone rocks, mixed with humus and roots. Taking the extensiveness of the slope into account, the future for *B. subarcuata* might after all be brighter than was feared, at least along the Llierca river. Their habitat is not a rare one, but it is poorly accessible.

Obviously the snails feed on dead vegetable material, as could also be concluded on the basis of the contents of intestine and stomach. Maybe they follow a zone of optimal humidity, so that they are



**Figure 2.** Genital tract of *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897) from the Llierca river between Montagut and Sadernes, 0.4 km north of the ancient Pont de Llierca, at the eastern side of the valley (Catalonia, Spain) [UTM 31T DG6777]. (a) Internal structure of the male part, after a transparent specimen.

**Figura 2.** Tracte genital de *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897) del riu Llierca entre Montagut i Sadernes, 0,4 km al nord de l'antic Pont de Llierca, a la part oriental de la vall (Catalunya, Espanya) [UTM 31T DG6777]. (a) Estructura interna de la part masculina, a partir d'un espècimen transparent.

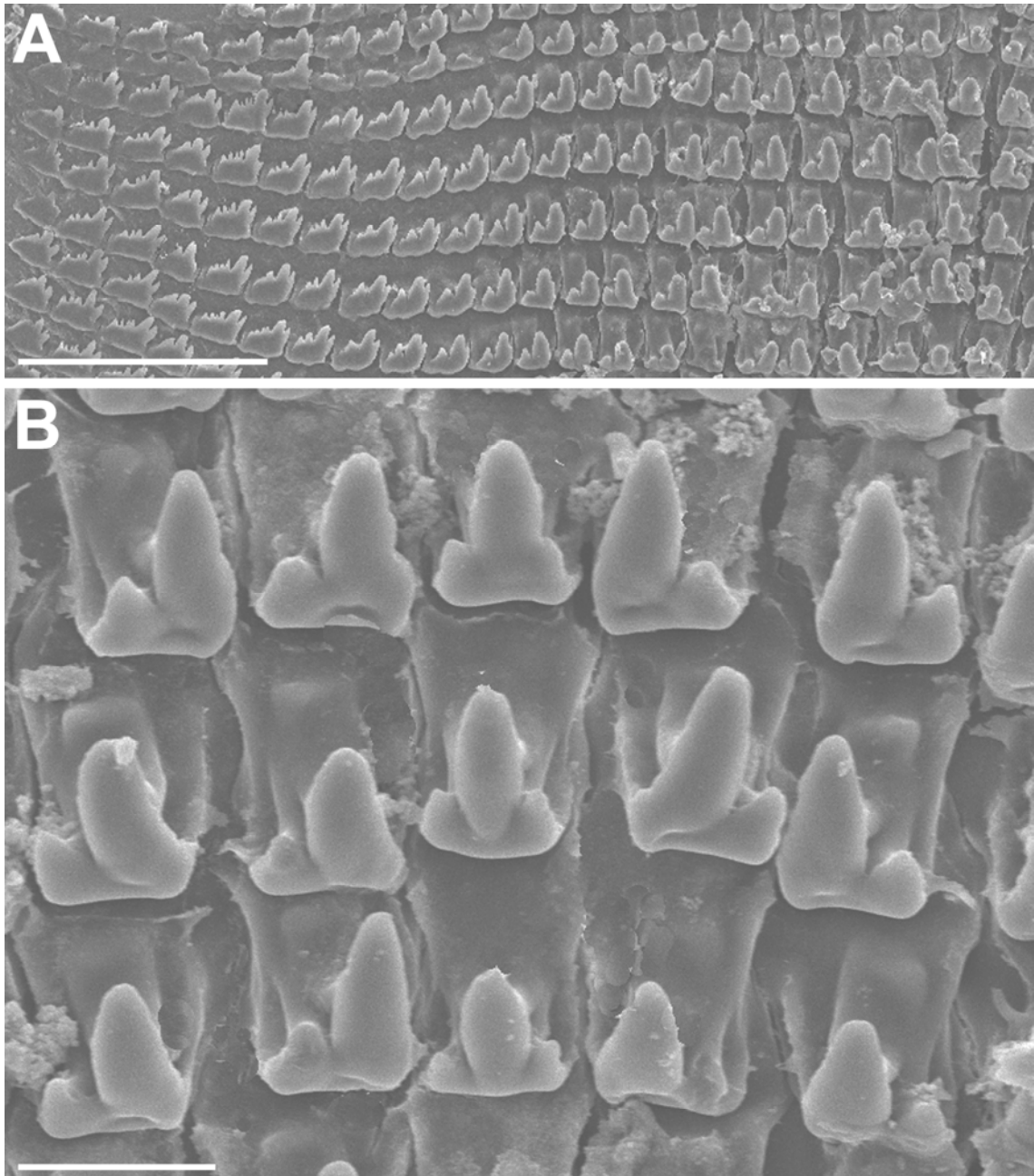
found alive at various depths in the interstices of the rocky substrate, depending upon a combination of weather and season. Since the snails have no eyespots, they have to be considered blind (Dance, 2004: p. 4; own obs.), suggesting that they will usually be found in the dark. Curved shells are known from other snails that live allegedly in caves, as for example certain species of Serrulininae (Clausiliidae) (e.g. Gittenberger, 2000: Figs. 2-4). Maybe these animals live subterraneously in the first place, in an environment of narrow crevices. The curvature of the shells may be considered an adaptation to facilitate the mobility within the substrate. Deliberate truncation, i.e. losing the upper whorls, as in *Rumina decollata* (Linnaeus, 1758), may be seen as an additional adaptation, serving the same goal. In *B. subarcuata* only the fully grown snails show the adaptations, whereas the juvenile ones, without a clausilial apparatus anyway, are more poorly adapted.

**Reproductive tract.**—See Figure 2. Three specimens were dissected. The bursa copulatrix has no muscular retractor; its bursa is not turned off but in line with the pedunculus and positioned against both the basal part of the glandula albuminifera and the adjoining spermoviductus. The fragile diverticulum is very long; it inserts as a very

narrow, glandular strand, basally at the pedunculus, which is much shorter. Shortly running parallel with the basal part of the pedunculus at first, it then disconnects and starts meandering conspicuously, while widening very slowly and gradually until it has reached four- to fivefold its initial width; without changing its diameter again, it then continues, winding still, attached to the surface of the prostata, reaching to as far as ca. two thirds of the spermoviductus.

The oviductus is very short and shorter than the vagina, which measures less than one third of the penial length. More than the distal half of the penis is filled with a penial papilla; inside the penis the luminal surface is simple. There is an undivided penial retractor muscle. The epiphallus is shorter than the penis; it has a far more complicated luminal surface with some longitudinal and an increasing number of transverse elements, which continue inside the 'vas deferens' (Figure 2). The presence of a penial sheath, as in *L. (N.) pauli*, could not be ascertained. The glandula albuminifera is large; it has a conspicuous furrow, indicating where the intestinal loop runs.

**Radula.**—See Figure 4. Two specimens were investigated. The radula formula published by Loosjes & Altimira Aleu (1975:



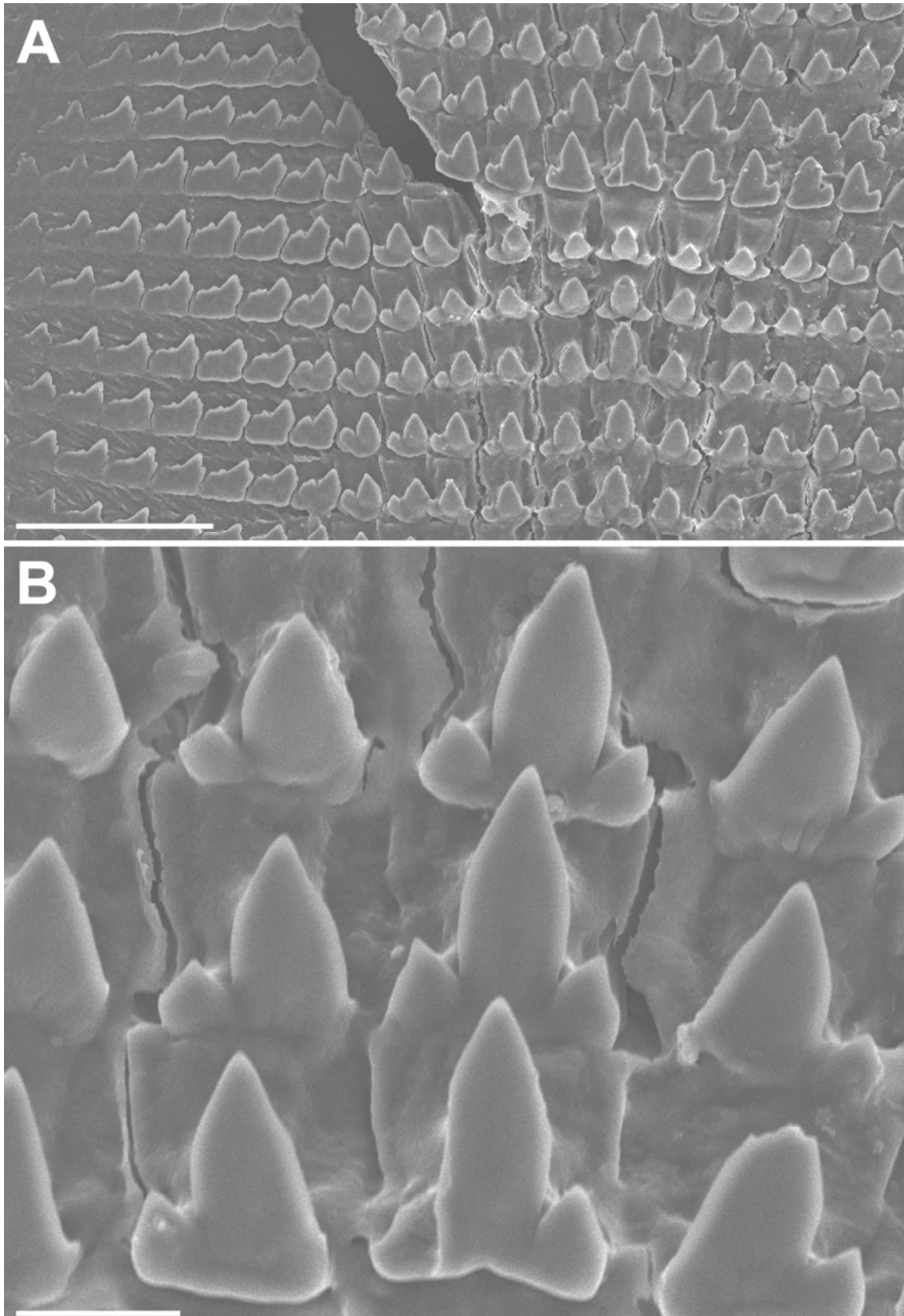
**Figure 3.** Radula of *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) from Etxalar (Navarra, Spain) [UTM 30T XN1087], B.J. Gómez Moliner leg.: (A) Half row; scale bar: 50 µm; (B) Central tooth with adjoining lateral teeth; scale bar: 10 µm.

**Figura 3.** Ràdula de *Laminifera (Neniatlanta) pauli* (Mabille, 1865) d'Etxalar (Navarra, Espanya) [UTM 30T XN1087], B.J. Gómez Moliner leg.: (A) Mitja filera; escala: 50 µm; (B) Dent central amb les dents laterals adjacents; escala: 10 µm.

p. 57) was confirmed. The tricuspid central tooth is accompanied by 5 bicuspid lateral teeth in half a row; all these teeth have prominent basal plates with inter-row support ridges. There are 7-8 marginal teeth in which the ectocones are increasingly more irregular and more obsolete towards the radular margin; the basal plates of these teeth are hardly or not visible from above, and without any inter-row contact.

## DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Conchologically, *L. (N.) pauli* and *B. subarcuata* are extremely different, except for the characters that are considered diagnostic for the subfamily Laminiferinae, i.e. the peculiar shape of the protruding, 'apostrophic' aperture (see Nordsieck, 1978: Fig. 3, p. 71). The reproductive tracts of both species are also very different, so that the description of the subfamily by



**Figure 4.** Radula of *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897) from the Llierca river between Montagut and Sadernes, 0.4 km north of the ancient Pont de Llierca, at the eastern side of the valley (Catalonia, Spain) [UTM 31T DG6777]: (A) Half row; scale bar: 50 µm; (B) Central tooth with adjoining lateral teeth; scale bar: 10 µm.

**Figura 4.** Ràdula of *Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897) del riu Llierca entre Montagut i Sadernes, 0,4 km al nord de l'antic Pont de Llierca, a la part oriental de la vall (Catalunya, Espanya) [UTM 31T DG6777]: (A) Mitja filera; escala: 50 µm; (B) Dent central amb les dents laterals adjacents; escala: 10 µm.

Nordsieck (1978: p. 84, 2005: p. 21) has to be amended. The bursa of the bursa copulatrix is turned off in *L. (N.) pauli*, but not so in *B. subarcuata*. The diverticulum inserts, very narrow and fragile, basally at the pedunculus; it widens more distally and is extremely long and meandering only in *B. subarcuata*. The vagina and the oviduct are very short and about equally long only in *B. subarcuata*, whereas the vagina is nearly three times longer than the oviduct in *L. (N.) pauli*. The penis is also very different in both species, as becomes obvious when the descriptions are compared.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due especially to Peter Dance, who provided most relevant information on the occurrence of *B. subarcuata*. Furthermore I want to thank Benjamín J. Gómez Moliner, who presented specimens of *L. (N.) pauli* for dissection; Jordi Corbella Alonso and Manuel Vilella Tejedó, who sent me their data on the occurrence of *B. subarcuata*; and last but not least, Bas Kokshoorn, my companion during the fieldwork.

#### REFERENCES

- BECH, M. (1990). Fauna malacològica de Catalunya. Molluscs terrestres i d'aigua dolça. *Treb. Inst. Catalana Hist. Nat.*, 12: 1-229.
- DANCE, P. (2004). Spain's disappearing door-snail. *Mollusc World*, 6: 4-5, 7.
- GERMAIN, L. (1930). Mollusques terrestres et fluviatiles (première partie). *Faune de France*, 21: 1-477, i-viii, pls. 1-13.
- GITTENBERGER, E. (2000). Serrulininae in Greece, there may be more (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae). *Basteria*, 64: 81-87.
- HAAS, F. (1991, 1929). Fauna malacològica terrestre y de agua dulce de Cataluña. Facsímil de l'edició de l'any 1929. *Treb. Mus. Zool.*, 5: 1-491, xxv-lxv. [Facsimile of: HAAS, F. (1929) Fauna malacològica terrestre y de agua dulce de Cataluña. *Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona*, 13: 1-491, with reproduction of the original figures, some of which (p. LXIV-LXV) not published before].
- KERNEY, M.P. & CAMERON, R.A.D. (1979). *A field guide to the land snails of Britain and North-west Europe*. Collins, London.
- KERNEY, M.P. & CAMERON, R.A.D. (Ed. E. GITTENBERGER). (1980). *Elseviers*

*Slakkengids*. Elsevier, Amsterdam & Brussel.

- KERNEY, M.P. & CAMERON, R.A.D. (Ed. A. BERTRAND). (1999). *Guide des escargots et limaces d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lausanne & Paris.
- KERNEY, M.P.; CAMERON, R.A.D.; JUNGBLUTH, J.H. (1983). *Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas*. Verlag Paul Parey, Hamburg & Berlin.
- LOOSJES, F.E. & ALTIMIRA ALEU, C. (1970). Notes concernant *Laminifera (Bofilliella) subarcuata* (Bofill). *Basteria*, 34: 55-57.
- NORDSIECK, H. (1978). Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien. *Arch. Moll.*, 109: 67-89.
- NORDSIECK, H. (1979). Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien. *Arch. Moll.*, 109: 249-275.
- WIEGMANN, F. (1893). Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels. In: M. Weber (Ed.) *Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien*, 2: 224-251. Leiden.
- ZILCH, A. (1960). Euthyneura [part.]. In: W. Wenz, Gastropoda. In: O.H. Schindewolf (Ed.) *Handb. Paläozool.*, 6 (2): 401-600. Berlin.

#### VERSIÓ CATALANA ABREUJADA

**Introducció.**—Les dues espècies actuals de Laminiferinae (Clausiliidae), conegudes de diverses parts dels Pirineus, són un relict de d'una subfamília que es coneix ja des del Paleocè Superior (Nordsieck, 1978, 2005).

*Laminifera (Neniatlanta) pauli* es troba a la part occidental dels Pirineus, en arbres i roques. La seva conquilla ha estat figurada repetidament (German, 1930; Zilch, 1960; Kerney & Cameron, 1979, 1980, 1999; Kerney *et al.*, 1983), però malgrat que aquesta espècie no és rara allà on viu, la seva anatomia encara no és prou coneguda (vegeu Germain, 1930; Wiegmann, 1893; Nordsieck, 1978).

*Bofilliella subarcuata* (Bofill, 1897), al seu torn, és coneguda dels Pirineus orientals; durant molt de temps es va creure que vivia en coves (Nordsieck,

1979), però recentment se n'han recol·lectat exemplars també en d'altres indrets (Dance, 2004). Aquest autor ha figurat exemplars vius; la conquilla (sense color, i decolorada en els adults) ha estat il·lustrada per diversos autors (Zilch, 1960; Kerney *et al.*, 1983; Bech, 1990; Haas, 1991; Kerney & Cameron, 1999; Dance, 2004), però la genitàlia i la ràdula només han estat descrites breument a partir d'un únic exemplar (Loosjes & Altimira Aleu, 1970).

**Materials i mètodes.**—Material de *L. (N.) pauli* de Navarra (Yanci [UTM 30T XN0586] i Etxalar [UTM 30T XN1087]) foren proporcionats pel Dr. Benjamín J. Gómez, mentre que els espècimens de *B. subarcuata* foren recol·lectats per l'autor i el Sr. B. Kokshoorn a Catalunya, guiats per les dades de distribució publicades (Dance, 2004) i per l'assessorament personal del Sr. Dance. Els exemplars es trobaren al llarg del riu Llierca entre Montagut i Sadernes, 0,4 km al nord de l'antic Pont de Llierca, a la part oriental de la vall (terme municipal de Tortellà, la Garrotxa) [UTM 31T DG6777].

Els tractes reproductius foren dissecats en etanol al 70%, forçats amb petites agulles a la posició més il·lustrativa, i endurits transferint-los via etanol al 96% a Euparal. El teixit fou tenyit amb cotxineal dins d'etanol al 70%.

**Resultats: *Laminifera (Neniatlanta) pauli*.**—Segons la literatura, *L. (N.) pauli* es troba en indrets ombrívols en fustes i roques (Kerney & Cameron, 1979), en zones calcàries o no calcàries (Bertrand, 1999).

Quant al tracte reproductiu (Figura 1), la bossa copulatriu no té retractor muscular, i la seva bossa no és en línia amb el peduncle sinó girada i, per tant, no disposada en front de l'espermoviducte. El diverticle, fràgil i molt estret, és una porció glandular que s'insereix basalment al peduncle, el qual és una mica més llarg; inicialment transcorre al llarg de la part basal del peduncle i més distalment es troba incrustat a la pròstata. La vagina és gairebé tres vegades més llarga que l'oviducte. El penis és molt més llarg que la vagina; la seva part proximal i una part del vas deferent estan envoltats per una beina comuna. La meitat proximal del penis és un tub recte i tubular amb una llum

relativament simple. La meitat distal és fortament corbada i girada, i de forma molt més irregular, amb alguns elements en ziga-zaga a la llum; el seu extrem distal té una part distal asimètricament inflada amb una papil·la roma a l'interior. L'epifal·lus és més curt que el penis; té una fina escultura transversa a la llum. A l'extrem distal de l'epifal·lus hi ha una estranya cavitat oval (Figura 1), diferent de qualsevol estructura en d'altres cargols pulmonats. El múscul retractor del penis és bifurcat, amb una branca que s'insereix a mig camí de l'epifal·lus, i l'altra al costat seu en el penis.

Respecte la ràdula (Figura 3), al costat de la dent central tricúspide, hi ha 11 dents laterals bicúspides i 10 dents marginals en mitja filera. La dent central i pràcticament totes les laterals tenen làmines basals prominents amb crestes de suport entre les fileres. El ectocons de les dents marginals tenen fins a quatre cúspides, mentre que la cúspide principal pot estar acompanyada per un endocon, de forma que aquestes dents tenen més forma de pinta.

**Resultats: *Bofilliella subarcuata*.**—Els espècimens foren recol·lectats al pendent oriental de la vall del riu, que és coberta per vegetació exuberant. Dance (2004) hi trobà espècimens vius en fullaraca, però nosaltres pràcticament no localitzarem cap conquilla en l'espessa superfície de fullaraca. Tanmateix, diverses conquilles buides i uns dos espècimens de *B. subarcuata* per metre quadrat foren trobats "excavant" desenes de centímetres sota la superfície orgànica mitjançant l'extracció de petites roques calcàries soltes, mesclades amb humus i arrels. Donada l'extensió del pendent, el futur per *B. subarcuata* podria ser més brillant del que es temia, almenys al llarg del riu Llierca. El seu hàbitat no és rar, sinó poc accessible. Òbviament els cargols s'alimenten de material vegetal mort, com també es pot concloure en base als continguts intestinals i estomacals. Potser segueixen una zona d'humitat òptima, de manera que es troben vius a diverses fondàries en els intersticis del substrat rocós, segons la combinació de temps meteorològic i d'estació. Com que els cargols no tenen ulls, s'han de considerar cecs (Dance, 2004; obs. pròpies), cosa que suggereix que normalment es trobaran en la foscor. Es coneixen conquilles corbades d'altres cargols que segons diuen viuen en coves, com per exemple certes espècies de



Serrulininae (Clausiliidae) (p.ex. Gittenberger, 2000). Tal vegada aquests animals viuen principalment de forma subterrània, en un ambient de clivelles estretes. La curvatura de les conquilles es pot considerar una adaptació per a facilitar la mobilitat dins dels substrat. La truncació deliberada es pot veure com una adaptació addicional al mateix objectiu. En *B. subarcuata* només els cargols adults mostren les adaptacions, mentre que els juvenils, que tampoc no tenen aparell clausiliar, són menys adaptats.

Quant al tracte reproductiu (Figura 2), la bossa copulatriu no té retractor muscular; la seva bossa no està girada sinó alineada amb el peduncle, i situada en front tant de la part basal de la glàndula albuminífera com de l'espermiducte adjacent. El fràgil diverticle és molt llarg; s'insereix basalment al peduncle, que és molt més curt, en una porció glandular que és molt estreta. Després de transcórrer breument de forma paral·lela a la part basal del peduncle al principi, llavors es desconnecta i comença a serpentejar de forma conspicua, tot eixamplant-se molt a poc a poc i gradualment fins que ha assolit quatre o cinc vegades la seva amplària inicial; sense canviar el seu diàmetre altre cop, llavors continua, encara entortolligant-se, enganxant-se a la superfície de la pròstata, arribant fins a uns dos terços de l'espermoviducte. L'oviducte és molt curt i més curt que la vagina, que mesura menys d'un terç de la longitud peniana. Més de la meitat distal del penis és ocupada per una papil·la peniana; la superfície de la llum a dins del penis és simple. Hi ha un múscul retractor del penis no dividit. L'epifal·lus és més curt que el penis; té una superfície de la llum molt més complexa, amb alguns elements longitudinals i un nombre creixent

d'elements transversals, que continuen cap a dins del "vas deferent" (Figura 2). La presència d'una beina peniana, com en *L. (N.) pauli*, no es pogué constatar. La glàndula albuminífera és gran; té un solc conspicu, que indica per on transcorre la baga intestinal.

Respecte la ràdula (Figura 4), es confirmà la fórmula radular publicada per Loosjes & Altimira Aleu (1975). La dent central tricúspide és acompanyada per 5 dents laterals bicúspides en mitja filera; totes aquestes dents tenen làmines basals prominents amb crestes de suport entre fileres. Hi ha 7-8 dents marginals en què els ectocons són progressivament més irregulars i més obsolets cap al marge radular; les làmines basals d'aquestes dents des de dalt són difícilment visibles o no visibles en absolut, i no presenten cap tipus de contacte entre fileres.

**Discussió i conclusions.—** Conquiliològicament, *L. (N.) pauli* i *subarcuata* són força diferents, excepte pel que fa als caràcters diagnòstics de la subfamília Laminiferinae (vegeu Nordsieck, 1978). Els tractes reproductius de totes dues espècies també són molt diferents, de manera que la descripció de la subfamília de Nordsieck (1978, 2005) s'ha esmenar. La bossa de la bossa copulatriu està girada en *L. (N.) pauli*, però no en *B. subarcuata*. El diverticle, molt estret i fràgil, s'insereix basalment al peduncle; més distalment s'eixampla, i és serpentejant només en *B. subarcuata*. La vagina i l'oviducte són molt curts i aproximadament igual de llargs només en *B. subarcuata*, mentre que la vagina és pràcticament tres vegades més llarga que l'oviducte en *L. (N.) pauli*. El penis també és molt diferent en totes dues espècies.

