

Archiv für Molluskenkunde

der

Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Herausgegeben von Dr. W. WENZ und Dr. A. ZILCH

Die Beziehungen der gehäusetragenden Landschnecken Südwestdeutschlands zum Kalkgehalt des Bodens.

Von Robert Lais, Freiburg i. Br.

I.

Allgemeines.

Einer der wichtigsten von den zahlreichen Umweltfaktoren, von denen das Leben und Gedeihen der Schnecken abhängt, ist der Boden, d. h. die Verwitterungsdecke der Gesteine, auf und in der die Tiere einen großen Teil ihres Daseins verbringen.

Es ist unbestritten, daß die kalkreichen Böden der Kalkgebirge ein reicheres Molluskenleben tragen als die Urgesteinsmassive. Darüber aber, ob der Chemismus des Bodens selbst, oder die durch ihn bedingten physikalischen Unterschiede die Ursache sind, herrscht keine Einigkeit.

Ohne zunächst auf diese Frage einzugehen, sollen hier als erstes die Bodentypen gekennzeichnet werden, auf denen eine verschiedenartige Entfaltung des Molluskenlebens festgestellt werden kann.

- I. Der Boden ist reich an Calciumkarbonat, sei es daß die Feinerde karbonatreich ist, wie etwa bei kalkhaltigem Sand oder Löß, oder in und auf dem Boden kalkreiche Gesteinsstücke liegen.
- II. Der Boden enthält kein oder nur sehr wenig Kalkkarbonat, jedoch eine gewisse Menge von Calcium, vor allem in den unverwitterten Gesteinsstücken. Hierher gehört die Mehrzahl der Urgesteinsböden.

III. Der Boden ist frei oder sehr arm an Calcium. Hierher gehören die völlig ausgelaugten und verarmten steinfreien Böden mancher Urgesteine und Sandsteine, ferner Rohhumus- und Torfböden.

Diesen drei Bodentypen lassen sich folgende Schnecken-
gruppen zuordnen:

Gruppe A. Sie umfaßt die Arten, die innerhalb eines gewissen Gebietes an die Böden der Art I streng gebunden sind. Sie meiden die Böden der Art II und III offensichtlich. Sie fehlen also den Stellen, die durch Klima, Exposition, Feuchtigkeit, Art des Pflanzenwuchses und der Deckungsmöglichkeiten, also die gesamte Ökologie, gute Lebensbedingungen bieten würden, wo also die Art mit Bestimmtheit zu erwarten wäre, wenn der Boden Kalk¹⁾ enthielte. In der Literatur werden solche Arten als kalkstet oder kalkfordernd, hier als „calcicol“²⁾ bezeichnet.

Gruppe B. Ihr gehören die Arten an, die zwar nicht auf karbonatische Böden angewiesen sind, aber eines gewissen Calciumgehaltes im Boden nicht entbehren können. Sie besiedeln außer den Böden der Art II auch die der Art I. Hierzu gehören die meisten der Gehäuseschnecken, die nicht als kalkstet zu gelten haben. Ich nenne sie „ambicol“.

Gruppe A/B. Zwischen die beiden Gruppen A und B schaltet sich Gruppe A/B, die der kalkholden oder „calciphilen“ Arten ein. Sie umfaßt die Arten, die geringere Ansprüche an den Kalkgehalt des Bodens stellen, also in Gebieten leben können, in denen das Calcium als Karbonat in ganz geringen Mengen oder in Form von Calciumsilikaten vorhanden ist. Solche Arten wagen sich von den Kalkgebieten aus, aber nur gelegentlich, in die Gebiete der Silikatböden hinein. Hier sind sie nicht allgemein verbreitet, sondern nur an Stellen, die den sonstigen Umweltsprüchen besonders entgegenkommen, ausnahmsweise zu finden. Dieser kalkholden Arten sind es immer nur wenige.

¹⁾ Als „Kalk“ wird hier immer nur der kohlen saure Kalk bezeichnet. Für andere Verbindungen des Calciums wird nur der Name des Elementes Calcium gebraucht.

²⁾ Um die Beziehungen der Schnecken zum Kalkgehalt des Bodens kurz und eindeutig zum Ausdruck zu bringen, ließ es sich nicht vermeiden, zum Teil neue Bezeichnungen zu prägen. Den schon früher gebrauchten und hier in ihrer Bedeutung scharf umrissenen Bezeichnungen „calcicol“ und „calciphil“ werden die neuen „ambicol“ (= Böden beiderlei Art bewohnend) und „omnicol“ (= Böden aller Art bewohnend) hinzugefügt.

Gruppe C. Es sind dies die Bewohner der Böden von der Art III, die frei oder sehr arm an Calcium sind; sie bewohnen auch Böden der Art I und II und werden daher als „omnicol“ bezeichnet. Dazu gehören in der Hauptsache nur Nacktschnecken.

Kalkfeindliche Schnecken, oder solche, die nur auf Urgesteinsböden leben können, gibt es im Gebiet nicht.

Über die Gründe des Zusammenhangs zwischen dem Molluskenreichtum und dem Kalkgehalt des Bodens waren beinahe von der Zeit an, da man die Verbreitung der Mollusken zu erforschen begann, die Meinungen geteilt, und sie sind es heute noch. Da die Schale, der Pfeil und die Eihülle der Landschnecken Kalk enthalten, war es ganz natürlich, daß man zunächst den Kalkgehalt des Bodens an sich, d. h. den Kalk als chemischen Stoff für den Schneckenreichtum der Kalkgebirge verantwortlich machte. Aber schon im Jahre 1855 hat E. v. MARTENS in seiner Dissertation die Überzeugung ausgesprochen, daß neben der chemischen Wirkung auch die „physikalischen Feuchtigkeitsverhältnisse“ den Schneckenreichtum bedingen. Sein Landsmann D. GEYER hat später diesen Gedanken, dem man auch heute noch durchaus beipflichten muß, wieder aufgenommen und zu der Hypothese ausgestaltet, daß der Chemismus der Gesteine für das Leben der Schnecken bedeutungslos, daß die physikalischen Verhältnisse des Untergrundes allein entscheidend seien.³⁾

1909 schrieb GEYER: „Man darf wohl annehmen, daß Schnecken unter allen Umständen genügendes Material zum Bau ihrer Gehäuse mit ihrer Nahrung und dem Wasser aufnehmen können“ und 1927: Daß die Schnecken vom Kalkgehalt des Bodens „chemisch beeinflusst“ seien, ist lediglich Vermutung: Untersuchungen über den Einfluß des Kalkes auf das Gedeihen der Schnecken liegen nicht vor.“

Nun hat aber K. KÜNKEL in einer geradezu klassischen Studie über *Vitrina brevis* FÉR. (1929) diese Untersuchung durchgeführt. Er weist nach, daß der Eihülle dieser Art Kalkspatrhomboider eingelagert sind, aus denen die Schnecke im Embryonalzustand, solange noch keine Nahrungsaufnahme erfolgen kann, den für das Gehäuse notwendigen Kalk bezieht. Wenn er *Vitrina brevis* nicht mit Kalk fütterte, so fehlte der Eihülle die Einlagerung der Kalkspatrhomboider, und bei *Helix pomatia* trat eine

³⁾ Weitere Literatur über die Beziehungen der Schnecken zum Kalkgehalt des Bodens ist bei RENSCH (1932 a) zu finden.

deutliche Verminderung ein. Diese Feststellungen sind umso bemerkenswerter, als bei diesen erwachsenen Tieren das Gehäuse vollendet und daher aller mit der Nahrung aufgenommene Kalk für die Bildung der Eihülle verfügbar war.

Eine ganze Reihe älterer und neuerer Beobachtungen lehrt, daß gewisse Arten einen Kalkhunger haben, der offenbar durch die Nahrungsaufnahme allein nicht befriedigt werden kann. So berichtet STEENSTRUP in Naturhist. Tidskrift B. II, daß er auf sandigen Hügeln einer Gegend Dänemarks *Helix nemoralis* in außerordentlicher Menge antraf, alle in Ballen zu 3—5 Stück gehäuft. „Bei näherer Untersuchung zeigte sich, daß die Tiere damit beschäftigt waren, sich einander das Gehäuse zu benagen; sie schienen nach dem Kalk zu trachten, wegen Mangels des Kalkes an der Stelle, sie schabten einander das Gehäuse so dünn wie Seidenpapier oder sie nagten auch Löcher in eine Windung.“⁴⁾

E. DEGNER hat das Benagen von Schneckenschalen durch *Cepaea nemoralis* im Terrarium beobachtet (1928). Es dient der Gewinnung des Kalkes.

Aus neuester Zeit seien die Beobachtungen von B. RENSCH (1932a) wiedergegeben: „So konnte ich ein intensives Benagen von Eierschalen (auf der konkaven Seite), leeren Schneckenschalen und Kalkstücken bei folgenden Arten feststellen: *Helix aspersa* MÜLL., *H. mazullii* JAN., *Murella sicana* FBR., *M. platychela* MKE., *M. globularis* ZIEGL., *M. muralis* MÜLL., *M. surrentina* SCHN., *M. scabriuscula* DK., *Euparypha pisana* MÜLL., *Cepaea nemoralis* L., *Arianta arbustorum* L. u. a. Daß es sich dabei nicht etwa um ein planloses Benagen handelt, wie man es gelegentlich auch an sauberen Glasscheiben beobachten kann, geht daraus hervor, daß manche Arten ohne Kalkgaben sich überhaupt nicht aufziehen lassen. So versuchte ich z. B. frisch geschlüpfte *Murella globularis* ZIEGL. ohne jede Kalkzugabe aufzuziehen, erhielt aber nur Tiere mit seidenpapierartig dünnen Schalen, die in noch nicht halberwachsenem Zustande abstarben, während parallel mit Kalkzugabe aufgezogene Individuen normale (nur etwas leichtere) Schalen entwickelten und geschlechtsreif wurden.“

Die kalkhungrigen Mollusken nehmen den Kalk aber nicht nur mit dem Mund auf, sondern wahrscheinlich auch mit der Sohle. BROCKMEIER (1903) spricht von Sitzungen, die solche Schnecken auf Kalksteinen veranstalteten, um ihren Kalkhunger zu be-

⁴⁾ Zitiert nach LEYDIG in Horae zoologicae, 1902, S. 82, Anm. 2.

friedigen. Der Schleim der Sohle reagiert sauer und vermag Kalk aufzulösen. Mit blauem Lakmuspapier läßt sich das eine, mit poliertem Marmor das andere leicht nachweisen. Hatte z. B. eine *Fruticicola villosa* einige Zeit auf der polierten Oberfläche des Marmors gesessen, so beobachtete ich nachher, daß an dieser Stelle die polierte Oberfläche weggeätzt war. Der Umriß der Sohle war als matte Stelle sehr klar zu erkennen. Man darf wohl aufgrund dieser Tatsachen in der Sohle des Schneckenkörpers nicht nur ein Organ zur Fortbewegung sondern auch zur Kalkaufnahme sehen. Ein solches Organ hat aber nur dann Sinn, wenn die Beziehungen der Schnecke zum Kalkgehalt des Bodens nicht physikalischer sondern chemischer Art sind.

Durch diese Beobachtungen wird bewiesen,

1. daß manche Schneckenarten mit ihrer pflanzlichen oder sonstigen Nahrung nur ungenügende Mengen von Kalk aufnehmen können;
2. daß sie durch Benagen stark kalkhaltiger Substanzen, vielleicht auch mit der Sohle, den fehlenden Kalk aufnehmen;
3. daß der Kalkmangel schädigend nicht nur auf den Bestand des Individuums sondern auch der Art einwirkt.

Über die physikalischen Vorteile, die das Leben der Schnecken innerhalb der Kalkgebirge und auf kalkreichen Böden begünstigen, schreibt E. v. MARTENS folgendes:

„Die Kalkgebirge zeigen erstens viel kühnere und schroffere Felsenbildungen, daher viel mehr der Sonne zugängliche, wärmere Stellen, ohne daß es an Schatten fehlt, und zweitens viel mehr Humusbildung als Urgebirge und Sandstein, wo die Verwitterung nur trockenen Sand zurückläßt“

Noch viel ausführlicher und entschiedener sprach sich GEYER (1927) über den Gegensatz zwischen den Urgesteins- und Kalkgebieten aus:

„Es ist in den mechanischen und physikalischen Zuständen der Kalkformation begründet, daß dort die schaffenden Kräfte reicher und stärker ausströmen als auf anderem Untergrund. Der klüftige Bau eignet sich zur Aufnahme und Speicherung von Wasser und Luft und damit auch von Wärme Die Erosion erzeugt enge und tiefe, dunstige Schluchten, schattige Täler; in der Verwitterung reißen die Felsen auf und bröckeln, Stufen bildend ab; die Trümmer häufen sich an; aus dem Gefüge sproßt eine reiche

Pflanzenwelt hervor und legt sich wie eine Decke über das Gestein; Verwitterungserzeugnisse und Zersetzungsrückstände sammeln sich als feiner Humus zwischen den Gesteinstrümmern an; auch bei Zutritt von Sonne und Wind wird das Wasser in der Bodenrinde festgehalten. An jeder Ruine wiederholen sich dieselben Vorgänge im kleinen. Dem Kalkgestein, das der klimatischen Beeinflussung geöffnet ist, stehen die festgefügtten Massen der Urgebirge und der Sandsteine gegenüber. Sie sind abgeschlossen gegen die Einwirkungen von außen, und auf der Oberfläche wirken sich diese in scharfen Umschlägen aus. Es erfolgt keine Speicherung und kein Ausgleich. Die Erosion arbeitet an der Oberfläche, schleift ab und rundet, gibt die Täler frei für die Austrocknung. Der Abbruch der Gesteine erfolgt in groben Brocken, auf großen Flächen. Die Verwitterung hinterläßt rohen, trockenen Sand, sodaß auch im Zustand des Zerfalls das Gestein sich nicht öffnet zur Aufnahme der an den Boden sich klammernden Tiere.“

Es ist kaum nötig, zu sagen, daß die Morphologie der Kalkgebirge anders ist als die der Urgesteinsmassive. Aber darauf kommt es hier nicht an. Entscheidend ist die Frage, ob die für die Lebenstätigkeit der Mollusken wesentlichen physikalischen Umweltsbedingungen wirklich so verschieden sind, wie GEYER meint.

Betrachten wir die Großformen: „Die Erosion erzeugt enge und tiefe dunstige Schluchten, schattige Täler“. Aber nicht nur in den Kalkgebirgen! Im Schwarzwald finden sich sowohl in den Gebieten des Gneises, vor allem des Eruptivgneises, als auch der Granite und Porphyre, die gleichen Schluchten, ebenso eng und tief, ebenso dunstig und schattig. Ihre Wasserführung übertrifft sogar vielfach die der Schluchten im Kalk, von denen heute viele ganz oder während mehrerer Monate trocken liegen. Der Schnecken-sammler, der etwa das Höllental und die Ravennaschlucht bei Freiburg oder das oberste Wutachtal unterhalb von Neustadt, das Wehra-, Schlücht- oder Albtal in seinen untersten Teilen durchwandert hat, weiß bestimmt, daß er hier überall auf einen großen Schneckenreichtum gestoßen wäre, wenn der Boden nicht aus Urgestein sondern aus Kalk bestände.

Auch die von der Erosion und Verwitterung geschaffenen Kleinformen sind die gleichen. In den Urgesteinsgebieten häufen sich die Gesteinstrümmer ebenso zu Schutthalden an, die auf der Schattenseite üppig bewachsen, auf der Sonnenseite kahl sind, wie etwa im molluskenreichen Donautal die Halden aus Kalkschutt.

Auch im kristallinen Schwarzwald und dem Sandstein-Odenwald sprießen aus den Ritzen und Klüften des Gesteins die Pflanzen, und der feine Humus erfüllt in den oberflächlichen Bodenschichten die Zwischenräume zwischen den Gneis- und Granitstücken nicht anders als zwischen den Kalksteinen. Mit rundlichen Formen verwittern im Boden manche grobkörnige Granite ebenso wie manche Kalksteine, mit mehr prismatischen eckigen Formen die Porphyre und Gneise ebenso wie die dünn-schichtigen Kalke. Und wenn auch zugegeben werden muß, daß manche grobkörnige Granite und Sandsteine bei der Verwitterung zu einem rasch austrocknenden scharfen Grus zerfallen, so muß doch auch betont werden, daß der Gneis, vor allem der Sedimentgneis und manche Sandsteine ähnlich lehmige Böden wie die Kalksteine liefern.

Es läßt sich aber auch im Einzelnen zeigen, daß sich calcium- oder kalkführende Böden, die von Arten der calcicolen oder ambicolen Gruppe besiedelt sind, durch ihre physikalischen Verhältnisse nicht von kalkärmeren Böden unterscheiden.

Über *Fruticicola villosa* vom Alpersbacher Stollen im südlichen Schwarzwald schrieb ich 1931: Sie „besiedelt das eigentliche Gebiet des anstehenden Kalkes und den kalkhaltigen Gehängeschuttstreifen unterhalb davon aber auch nur diese etwa 6 000 m² große Fläche. Schon 100 m westlich davon fehlt sie an einer Stelle, die sonst die gleichen ökologischen Bedingungen aufweist, völlig“. Sie ist in der mit Kalkstücken überstreuten Rinne, die steil zum Höllental hinabzieht, außerordentlich häufig. An einzelnen faustgroßen Kalkstücken sitzen oft ein halbes Dutzend oder mehr Exemplare, und ich zählte einmal auf einer 1 m² großen Fläche nicht weniger als 148 lebende Exemplare aller Altersstufen. Nirgends geht *Fruticicola villosa* über den kalkdurchsetzten Schuttstreifen hinaus. Auch *Ena montana* ist hier weit häufiger als im anstoßenden kalkfreien Gelände. Dieser steile Nordhang wird nie von einem Sonnenstrahl beschienen. Die Bodentemperatur wird also lediglich durch die Lufttemperatur, nicht aber durch Insolation bestimmt; die Bodenfeuchtigkeit ist in dem von einzelnen Kalkstücken durchsetzten aus Gneis bestehenden Schuttstreifen nicht anders, als da, wo diese fehlen, ja hier finden sich Stellen, wo der Humus stärker liegt, lockerer ist, die Krautvegetation üppiger sprießt als dort. Und doch ist an solchen Stellen auch nicht ein einziges Exemplar von *Fruticicola villosa* zu entdecken. Es ist hier nichts anderes, als der Kalkgehalt des Bodens, der die Schnecke wie auf einer Insel festhält.

Ähnliche Beobachtungen konnte ich an *Fruticicola villosa* auch in der Lothenbachklamm, einem Seitental der oberen Wutach machen. Hier findet sich auch *Clausilia parvula* nur an den Urgesteinsfelsen, die von kalkhaltigem Wasser überrieselt sind.

Außerordentlich wichtig sind in diesem Zusammenhang die sehr sorgfältigen Beobachtungen, die W. REICHERT im Gebiet von Berggießhübel auf der nördlichen Abdachung des östlichen Erzgebirges angestellt hat (1927).

Hier ist am Hochstein der natronkalkhaltige Diabastuff von dem sehr kalkarmen Labiatusquadersandstein überlagert. „Bei alleiniger Berücksichtigung des allgemeinen Habitus ließ sich die Grenze zwischen den beiden Gesteinsarten nicht feststellen. Erst eine Prüfung des anstehenden Gesteins schaffte Klarheit“. Auf dem Diabastuff fand REICHERT 8 Arten von Gehäuseschnecken, auf dem Sandstein nur 5 Arten Nacktschnecken.

Ähnliches stellt er in der Gneislandschaft bei Gottleuba fest. Hier lieferten die aus dem Biotitgneis (mit bis zu 3% Kalk) hervorgegangenen Böden 5 Gehäuseschnecken, dagegen die des völlig kalkfreien Muskowitgneises nur 4 Nacktschnecken.

Schließlich seien noch REICHERTS Ausführungen über einen dritten derartigen Fall wiedergegeben. Er bezieht sich auf einen Kalksteinbruch von Borna, der von einem über 2 m mächtigen Lamprophyrgang durchzogen ist. „Er zeigte eine ähnlich wilde, spaltenreiche Zerklüftung wie die benachbarten Kalksteinwände und war wie diese spärlich, aber von den gleichen Pflanzen bewachsen. Auch die Feuchtigkeit speicherte er wie der Kalkstein. Auffällig unterschieden sie sich jedoch dadurch, daß nur die Kalksteinwände von einer Unmenge von Gehäuseschnecken besiedelt waren. Eine *Clausilia biplicata* MONT. und *Chilotrema lapicida* L. hing neben der andern. Der Lamprophyr wies hingegen nicht einen einzigen Vertreter auf, wiewohl er seinem mechanischen wie physikalischen Zustand nach sehr wohl hätte Gastropoden beherbergen können.“

Aufgrund dieser Beobachtungen zieht REICHERT den Schluß, daß GEYERS Hypothese nicht zutreffen kann.

Die beiden bisher besprochenen Argumente, mit denen GEYER seine Hypothese stützt, stehen demnach auf schwachen Füßen. Schwerer wiegt scheinbar der Hinweis auf die Tatsache, daß die Kalkstetigkeit einer ganzen Anzahl von Schnecken nur regional

ausgeprägt ist, also nicht für ihr ganzes Verbreitungsgebiet gilt. Dies trifft aber nur für manche wärmeliebende Arten zu, die in Deutschland und den übrigen nördlichen Ländern kalkstet, in den warmen Mittelmeergebieten aber gleichgültig gegen den Untergrund sind.

Die Beweiskraft dieses Grundes wird jedoch schon durch den Hinweis darauf bedeutend abgeschwächt, daß auch in den Mittelmeerländern die Kalkgebirge reich, die kristallinen aber arm an Mollusken sind. ROSSMÄSSLER berichtet dies von Spanien, MORELET von Portugal, FORBES von Kleinasien (s. E. v. MARTENS 1855), KOBELT aus den Küstengebieten Nordafrikas (1884 und 1886). Von unseren kalksteten Arten schreibt GEYER (1927) ausdrücklich: „Die sog. „Kalksteten Arten“ sind zu dieser Bezeichnung in Deutschland gekommen, wo der Kalkboden allein den Wärmegrad gewährleistet, den sie nach ihrer Anlage nötig haben. In den warmen Gebieten am Mittelmeer sind sie gleichgültig gegen den Untergrund.“

Spielte der Kalk nur diese Rolle, so müßte daraus der Schluß gezogen werden, daß diese Arten innerhalb der kristallinen Gebiete am Mittelmeer in größerem Umfang auf die Aufnahme von Kalk verzichten können. Wir wissen jedoch, daß sie auch dort ihre Gehäuse, ihren Pfeil und die Eihülle aus Kalk bauen, ja daß sie im allgemeinen stärkere Schalen und in der Mündung zahlreichere Lamellen tragen als bei uns. Hier versagt GEYERS Hypothese völlig.

Die weitere Beobachtung, daß sich auch schon innerhalb Deutschlands einzelne Arten zum Kalkgehalt des Untergrundes verschiedenartig verhalten, ermöglicht es, von den bisherigen mehr negativen Feststellungen zu positiven überzugehen und damit der Lösung des Problems um einen weiteren Schritt näher zu kommen.

Theba carthusiana lebt nach STEUSLOFF (1937) in der kalkhaltigen Rheinaue am Niederrhein, am Oberrhein aber auch auf den kalkarmen Niederterrassenschottern aus Schwarzwaldmaterial (LAIS, 1928).

Nach JAECKEL (1934) ist *Helicodonta obvoluta* im Weserbergland nur auf Kalk zu finden, während sie in Süddeutschland, z. B. im Schwarzwald auch auf Urgestein lebt.

Im Münsterland scheint nach LOENS (1891) *Chilotrema lapicida* zu diesen Arten zu gehören.

Von *Helix pomatia* schreibt E. v. MARTENS (1888): „Auch in den Kalksteinbrüchen von Rüdersdorf ist sie nicht selten. Sie scheint

demnach in Norddeutschland, als an der Grenze ihrer Verbreitung befindlich, wählerischer in Bezug auf den Boden zu sein, als in Mittel- und Süddeutschland. Sand und Kiefernwälder meidet sie, aber im Laubholz und auf Kalk ist sie zu finden, mag das nun von der Natur oder von den Menschen (Parkanlagen, Mauern mit Kalkmörtel) geboten werden“.

Es ist sicher kein Zufall, daß die vier genannten Arten (deren Zahl sich wahrscheinlich noch vermehren ließe) in Nord- und Nordwestdeutschland schon an der Grenze ihrer Verbreitungsgebiete leben. Sie sind alle mehr oder weniger wärmeliebend.

Nehmen wir noch die bereits erwähnte Beobachtung hinzu, daß eine Anzahl der nur die wärmsten Gebiete Deutschlands, vor allem Süddeutschland, bewohnenden und hier an Kalkböden gebundenen xerothermen Arten in den Mittelmeerländern auch auf Böden der Art II leben, so ergeben sich folgende Zusammenhänge:

Eine Anzahl Schnecken der (süddeutschen) ambicolen Gruppe B lebt in Norddeutschland nur auf Böden der Art I, während sie in Süddeutschland auf Böden der Art I und II lebt.

Schnecken der Gruppe A (calcicole Arten) leben in Süddeutschland nur auf Böden der Art I, in den Mittelmeerländern aber auf Böden der Art I und II.

Oder, anders gefaßt:

Ein Teil der Schnecken, die in Süddeutschland als ambicol gelten müssen, sind in Norddeutschland calcicol; ein Teil der Arten, die in Süddeutschland calcicol sind, gehört in den Mittelmeerländern zur Gruppe der ambicolen Arten.

Diese von Nord nach Süd gestaffelte Gliederung lehrt, daß der biologische Faktor „Kalkgehalt des Bodens“ nicht für sich wirksam, sondern mit einem zweiten, der durch das Klima bedingten „Allgemeintemperatur“, gekoppelt ist. Die beiden Faktoren können sich bis zu einem gewissen Umfang vertreten: bei höheren Temperaturen ist manchen Arten das Leben auf kalkärmeren Böden, bei tieferen nur auf kalkreichen Böden möglich.

Unter dem Einfluß eines wärmeren Klimas muß es demnach gewissen Arten leichter möglich sein, den für die Schale, den Pfeil und die Eihülle notwendigen Kalkbedarf zu decken, also z. B. aus nicht sehr kalkreichen oder nur Kalksilikate führenden Böden. Wir

schreiben diese Fähigkeit einer durch die höhere Wärme hervorgerufenen stärkeren Vitalität zu.⁵⁾

In diesem Sinn lassen sich zwei Beobachtungen deuten, die RENSCH (1932) mitteilt. Seine von ihm im Terrarium in Berlin mit Kalkzugabe aufgezogenen *Murella globularis* ZIEGL. bauten dort leichtere Schalen als in ihrer warmen südlichen Heimat; auch *Murella sicana* aus der Gegend von Palermo erzielte trotz reichlicher Kalkgabe in Berlin nur ein relatives Schalengewicht von 11,0 g, während sie in ihrer Heimat ein relatives Schalengewicht von 20,5 g, also fast das Doppelte erreichte.

Die unter einem wärmeren Klima auftretende höhere Vitalität findet auch in der übrigen Schalenmorphologie ihren Ausdruck.

Südlich der Alpen finden wir bei zahlreichen Gehäuseschnecken eine erstaunliche, der Abgrenzung der Arten oft äußerst hinderliche Mannigfaltigkeit der Gehäuseformen, der Oberflächenskulptur, der Größe, Bänderung und Mündungszähne, die zu der Gleichförmigkeit in den Randgebieten nördlich der Alpen in krassem Gegensatz steht. Diese Tatsache ist so bekannt, daß sie des Nachweises im Einzelnen kaum bedarf. Für die Charakteristik der in Deutschland lebenden südeuropäischen Arten ist in den Faunenwerken der Satz beinahe stereotyp geworden: „Nördlich der Alpen wenig veränderlich“. Um ein Einzelbeispiel zu bringen, sei wiedergegeben, was P. EHRMANN von der Gattung *Chondrina* REICHENB. sagt. Er konnte für sie eine Grenzlinie festlegen, die vom Golf von Biscaya am Nordfluß der Pyrenäen, an der französischen Mittelmeerküste und am Alpenkamm entlang bis zum Brenner läuft, dann durch das obere Drautal, die Hauptkette der Karnischen Alpen, das obere Savetal zum Karst und schließlich zum Großen Balkan zieht. „Nur südlich dieser Grenzlinie finden wir die reiche Differenzierung der Chondrinen, die zur Aufstellung der zahlreichen Arten, Unterarten, Varietäten und Rassen, die in der Literatur verzeichnet sind, mit mehr oder weniger Recht Veranlassung gegeben hat. Im Gegensatz zu dieser Mannigfaltigkeit finden wir nördlich unserer Grenzlinie eine merkwürdige Einförmigkeit der Chondrinen.“

Einen besonders merkwürdigen Beleg liefert auch unser süd-

⁵⁾ Ein Zusammenhang zwischen der Außentemperatur und der Vitalität der Schnecken ist experimentell für ihre Herzstätigkeit festgestellt. Bei höherer Temperatur steigt die Zahl der Herzschläge und damit die Geschwindigkeit des Blutkreislaufs bei *Helix pomatia* und anderen Arten sehr erheblich. Siehe MEISENHEIMER 1912 und WEBER 1929.

deutsches Gebiet. Hier ist *Cepaea hortensis* in den Rheinwäldern und Schwarzwaldvorbergen von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit der Gehäusegrundfarbe und der Bänderkombinationen, während sie in den höheren Teilen des Schwarzwaldes auffallend einheitlich aussieht. Von da kenne ich nur die Bänderformen 00000, 12345 und, recht selten, 10305. Vor allem fehlt im Gebirge die in den tiefliegenden wärmeren Gebieten so überaus häufige Form 00300. Diese hat nahezu die Bedeutung einer geographischen Rasse; denn ihr Verbreitungsgebiet läßt sich nicht weniger deutlich umschreiben, als das vieler Arten. Sie findet sich häufig nur in Südwestdeutschland, in der Westschweiz und in Frankreich.⁶⁾

Abida secale, die in der Umgebung von Freiburg auf den Kalkvorbergen des Schwarzwaldes sehr häufig ist, die auf zwei Schwarzwaldruinen (Kybfelsen bei Freiburg und Falkenstein im Höllental, LAIS 1928) sowie in der Baar hochliegende Fundstellen hat, weist an den tiefliegenden wärmeren Standorten zumeist eine ganze Anzahl überzähliger Mündungsfalten auf; nur an den hochliegenden Fundstellen sind typische Exemplare mit sieben Falten die Regel.

Wenn sich die beiden biologischen Faktoren „Kalkgehalt des Bodens“ und „höhere Temperatur der Umgebung“ gegenseitig vertreten können, dann muß bei manchen Arten das Leben auf Kalk eine stärkere Vitalität hervorbringen, als das auf Urgestein.

Sie äußert sich am auffallendsten in dem biologischen Verhalten zahlreicher Arten. Diese bekunden auf kalkarmen Böden eine auffallende Scheu, aus der Deckung herauszutreten, oder sich ungünstigen klein- und großklimatischen Umweltsbedingungen auszusetzen.

Chilotrema lapicida ist an Granitmauern der Landstraße zwischen Nußbach und Sommerau im mittleren Schwarzwald sehr häufig, kommt aber nur bei anhaltendem Regen zum Vorschein, während sie sich an den Kalkmauern und Kalkfelsen der Vorbergzone und den Bäumen in den Lößgebieten auch bei weniger feuchtem Wetter zeigt.

Succinea oblonga findet sich im Schwarzwald ausschließlich an feuchten Stellen, etwa an Uferrändern in feuchten schattigen

⁶⁾ Die Bindung der Bänderform 00300 an ein großes umschreibbares Gebiet lehrt, daß für ihr Zustandekommen außer den Vererbungsgesetzen auch noch klimatische Faktoren wirksam sind. Es lag offenbar in dem besonderen künstlichen Klima begründet, das in R. LANGS Zuchtkästen herrschte, daß er gerade die Bänderform 00300 nie erzielte. R. LANG (1908).

Schluchten oder tief im lockeren Gesteinsschutt, während ich sie auf Kalkböden vielfach in Gesellschaft von Xerothermen gefunden habe; so z. B. bei Wahlwies unweit von Stockach im Bodenseegebiet auf ganz dürrtig bewachsenen Schotterfluren zusammen mit *Helicella obvia*, *ericetorum*, *candidula* und *Truncatellina cylindrica* oder im Kaiserstuhl auf heißen trockenen Lößabhängen zusammen mit *Abida frumentum* und *Jaminia quadridens*.

Arianta arbustorum tritt im kristallinen Schwarzwald niemals aus der feuchten Kühle des Waldes heraus und besiedelt dort mit Vorliebe nasse Quellbezirke oder feuchte Bachränder. In den Kalkgebieten der Baar, des Jura, der Vorberge und des Kaiserstuhls und, außerhalb unseres Bezirks, auch der Alpen aber begnügt sie sich mit der geringen Deckung der Krautpflanzen an kleinen Gräben und auf Matten.

Über ihr Auftreten in der Landschaft Davos schreibt z. B. J. P. WOLF (1934): In den Höhenlagen über der Baumgrenze belebt *Arianta arbustorum* in größerer Zahl nur die Dolomitgipfel und steigt in der zierlichen Form *alpicola* FÉR. bis zur Schneeregion bei 2700 m auf. Die Gneisberge werden nur auf fetten Alpweiden und Mädern gleich oberhalb der Waldgrenze von wenigen Exemplaren besiedelt, während die höheren Regionen völlig gemieden werden.“

In diesen Zusammenhang gehört wohl auch die Beobachtung, daß die Schnecken auf kalkreichen Böden weit höher in die Gebirge hinaufsteigen. Sie prägt sich vor allem im gegensätzlichen Verhalten des westlichen Schwarzwaldes und des östlichen aus Kalkgesteinen aufgebauten Schwarzwaldvorlandes, der Baar, aus. Hier finden wir z. B. *Cepaea nemoralis* und *Eulota fruticum* noch in 750 m Höhe, während sie auf dem kristallinen Gestein des westlichen Schwarzwaldrandes schon in Höhen von über 450 m nicht mehr gefunden werden. *Helicodonta obvoluta* erreicht in der Baar noch Höhen von gegen 900 m (Eichberg b. Blumberg 880 m, Vogtsbuck bei Gündelwangen 870 m), auf der Westseite des Schwarzwaldes geht sie nicht über 600 m hinaus.

Auf Kalk bekunden also manche Arten eine größere Anpassungsfähigkeit an verschiedenartige, ja geradezu gegensätzliche Umweltfaktoren. Mit ihr ist vielfach eine starke Veränderung des Schneckenkörpers verknüpft, die in der Gestalt der Schale einen leicht feststellbaren und meist sogar der Messung zugänglichen Ausdruck findet: Die Umwelt formt das Gehäuse. So entstehen die ökologischen Formen und geographischen Rassen, Unterarten

und endemischen Arten, an denen manche Gattungen außerordentlich reich sind. Es gehören dazu, um nur einige zu nennen, die Genera *Vallonia*, *Pupilla*, *Fruticicola* s. str. und *Arianta*. Bei *Arianta arbustorum*, einer äußerst anpassungsfähigen Art, ist der auf Kalkboden auftretende Formenreichtum größer als bei irgend einer andern.

Wir fassen zusammen:

Der von GEYER vertretenen Hypothese widerspricht

1. das biologische Experiment im Terrarium. Manche Arten lassen sich ohne Darreichung vom mineralischem Kalk nicht aufziehen.
2. Die Tatsache, daß manche Arten an ihrem natürlichen Standort streng an das Vorkommen von Kalk gebunden sind, obwohl die sonstige Umwelt nicht anders ist als auf den benachbarten kalkarmen Böden.
3. Die Beobachtung, daß die wärmeliebenden Arten im Süden dickere Schalen und zahlreichere und stärkere Mündungszähne bauen als bei uns, also den Kalk als chemischen Stoff dort noch weniger entbehren können, auch wenn sie auf kristallinen Böden leben.

Wir denken uns die Beziehungen der Mollusken zum Kalkgehalt des Bodens folgendermaßen:

1. Der Kalk als chemischer Stoff kann von den kalksteten Arten unseres Gebietes mit der pflanzlichen Nahrung nicht in ausreichender Menge aufgenommen werden. Diese müssen ihren Kalkbedarf durch Benagen von Kalkstücken oder mittels der Sohle ergänzen.
2. Die Kalkgebirge bieten manchen Schnecken zuweilen günstigere physikalische Umweltsbedingungen als die Urgesteins- und Sandsteingebirge. Dieser Einfluß ist aber bisher teilweise stark überschätzt worden.
3. Auf den kalkreichen Böden Mitteleuropas entfalten viele Arten eine stärkere Vitalität als auf den kalkarmen Böden. Dies befähigt die wärmeliebenden südeuropäischen Arten dazu, unter dem wesentlich ungünstigeren Klima Mitteleuropas leben zu können.
4. In Süddeutschland und noch viel mehr in den Mittelmeerlandern verleiht das wärmere Klima vielen Arten eine stärkere

Vitalität, die sie dazu befähigt, dort auf den kalkfreien aber calciumhaltigen Böden der Art II den nötigen Kalk aufzunehmen.

II.

Wir versuchen nunmehr, die Beziehungen der gehäusetragenden Landschnecken des südwestdeutschen Gebietes zum Kalkgehalt des Bodens zu ermitteln.

Es umfaßt die Rheinebene, den Schwarzwald mit seinen westlichen Vorbergen, seine Ostabdachung, den Hegau und das Bodenseegebiet, den westlichen Teil des Jura, die Muschelkalk- und Keuperlandschaften zwischen Schwarzwald und Neckar, den Kraichgau, Odenwald und sein Hinterland. Durch zahlreiche ältere und neuere faunistische Untersuchungen kann es als gut durchforscht gelten.

Die geologische Karte liefert die ersten Hinweise dafür, wo kalkhaltiges Gestein und kalkhaltige Böden überhaupt gefunden werden können.

Kalkfrei sind im Gebiet Südwestdeutschlands die Granite, Porphyre und Gneise, der größte Teil der Konglomerate, Arkosen, Sandsteine, Schiefer und Tone des Karbons, der Dyas und des Buntsandsteins, ferner die aus der Aufbereitung dieser Gesteine hervorgegangenen Schuttmassen, also der Gehängeschutt, die Moränen, Schotter und Sande diluvialen und alluvialen Alters. Demnach umfaßt das kalkfreie Gebiet den größten Teil des Schwarzwaldes und der Vogesen, ferner den nordwestlichen Teil des Odenwaldes und die Schuttmassen, welche die Schwarzwaldtäler erfüllen und sich noch an ihrer Mündung in die Rheinebene deltaartig ausbreiten. All diese Gesteine enthalten Calcium in Form silikatischer Verbindungen, liefern also Böden der Gruppe II. Der Calciumgehalt wechselt bei den einzelnen Gesteinen nicht unerheblich, sinkt aber nach den bei DEECKE, Geologie von Baden (1916) wiedergegebenen Analysen bei den Gneisen, Graniten und Porphyren nie unter 0,5% CaO. Er steigt bei diesen Gesteinen bis auf etwa 4% an. Dem Sedimentgneis sind häufig in geringer Flächenausdehnung calciumreichere Gesteine (Augitgneise, Kalksilikatfelse, Amphibolite usw.) eingelagert, die zwischen 8% und 20% CaO enthalten. Dabei darf aber nicht außer acht gelassen werden, daß innerhalb der genannten Gebiete Stellen vorkommen, an denen der Kalk als kohlenaurer Kalk oder Dolomit immerhin in Mengen auftritt, die auch die Ansprüche kalksteter Mollusken befriedigen.

Zunächst muß hier auf das Beispiel des Alpersbacher Stollens am Südrand des Höllentals bei Freiburg verwiesen werden, einer etwas ausgedehnteren tertiären Kalkinsel, auf der *Fruticicola villosa* massenhaft lebt, während sie dem ganzen übrigen kristallinen Schwarzwald fehlt (LAIS 1931). Ferner wurde im Lauf der letzten Jahrzehnte im Urgesteinsgebiet des Schwarzwaldes an einer ganzen Reihe von Orten festgestellt, daß Klüfte, vor allem des Gneises, mit mehr oder weniger dicken Calcithäuten überzogen sind. Derartiges wurde vor allem im Gebiet des Höllentals, des Feldbergs und auch in der Umgebung des Schluchsees gefunden und damit die den Botanikern längst bekannte Tatsache erklärt, daß in diesen Gebieten kalkholde Pflanzen vorkommen. Die neueren Untersuchungen WILSERS (1933) im Karbonzug Oberweiler-Schönau-Lenzkirch des südlichen Schwarzwaldes haben gezeigt, daß auch seine Gesteine, vor allem die Konglomerate und Sandsteine, stellenweise kalkreich sind. Insbesondere hat WILSER in der Nähe des Belchens ein bis dahin völlig unbekanntes Vorkommen von Kohlenkalk entdeckt. Damit wird wiederum die Erscheinung erklärt, daß sich in diesem Gebiet des Schwarzwaldes ein zweitesmal kalkholde Pflanzen, vor allem Moose, auffallend häufen. Schließlich muß noch darauf hingewiesen werden, das auch im sonst kalkfreien Rotliegenden da und dort Dolomitknollen auftreten, daß auch der Buntsandstein karbonatreichere Bänke enthält.

Es ist also zunächst falsch, aus dem Vorkommen einer sonst kalksteten Schnecke in den kristallinen oder Sandsteingebieten den Schluß zu ziehen, daß sie hier nicht kalkstet sei. Es sind vielmehr in einem solchen Fall die lokalen Verhältnisse eingehend zu prüfen, wobei die Flora oft sehr wertvolle Fingerzeige liefert.

Vorsicht ist vor allem auch geboten an den Rändern der kristallinen und Sandsteingebiete, wo eine triadische Kalkdecke den weiter unten anstehenden Sandstein oder das kristalline Gebirge mit Kalk versorgt, sei es, daß kalkiger Gehängeschutt die Hänge oder kalkiger Schotter die Talsohlen bedeckt oder kalkhaltiges Wasser die Felsen überrieselt und Tuff absetzt. So geht *Fruticicola villosa* noch aus dem Muschelkalkgebiet des Wutachtals in die in den Granit eingeschnittene Lotenbachklamm hinein, die mit Muschelkalkbrocken bestreut ist, und gleiches konnte ich an der Südabdachung des Schwarzwaldes bei der Rohrmühle (Gem. Bierbronnen) unweit Waldshut beobachten.

Schließlich muß noch auf die Fälscherrolle hingewiesen werden, die das kalkreiche Gemäuer von Ruinen, vor allem mittelalterlicher

Burgen spielt. Im Schwarzwald beherbergen sie fast ausnahmslos die eine oder andere, manchmal mehrere kalkstete Schneckenarten, die unabsichtlich dorthin verschleppt, dem Urgesteinsgebiet, das sie umgibt, völlig fehlen (LAIS, 1931). Ruinen dürfen niemals zur Feststellung der einem Urgesteins- oder Sandsteingebiet eigentümlichen Fauna herangezogen werden. Einem solchen Irrtum ist noch E. v. MARTENS zum Opfer gefallen. Er schrieb 1855 in seiner sonst auch heute noch sehr wertvollen Dissertation: „Lange war ich daher geneigt, *Clausilia parvula* für kalkstet zu halten, bis ich sie in Schloß Eberstein bei Baden auf Porphyr, auf dem Drachenfels am Rhein gefunden“.

Kalkreich sind alle übrigen Gesteine unseres Gebietes, also die des Muschelkalks und Keupers, des Jura und Tertiärs und die aus ihrer Zerstörung hervorgegangenen Moränen, Schotter und Sande diluvialen und alluvialen Alters. Insbesondere enthalten bei uns alle Ablagerungen alpinen Ursprungs, also die Moränen des Bodenseegebietes und Hegaus und die vom Rhein verfrachteten Gerölle, Sande und Schlickmassen reichlich Kalk. Auch die Tone des Keupers, Jura und Tertiärs machen keine Ausnahme. Sie sind, wie die Kalkschalen ihrer Fossilien beweisen, an sich schon kalkhaltig und werden, von mächtigen Kalksteinschichten fast immer überlagert, im Gelände mit kalkigem Gehängeschutt überstreut. Ebenso sind die vulkanischen Gesteine des Kaiserstuhls und Hegaus sowie die basaltischen und phonolithischen Gänge, die in der Umgebung von Freiburg das Grundgebirge durchsetzen, mehr oder weniger kalkreich. Der Löß ist, wenn nicht von der Oberfläche her völlig verlehmt, ein sehr kalkreiches Gestein.

Demnach besteht aus kalkreichen Gesteinen die ganze Rheinebene, soweit sie nicht von Schwarzwaldschotter und -sand bedeckt ist, ihre löbtragenden Inselberge (Kaiserstuhl, Tuniberg, Nimberg, Lehener Hügel und noch andere kleinere), ferner die meist ebenfalls von Löß bedeckte Vorbergzone des Schwarzwaldes mit dem Dinkelberg in der äußersten Südwestecke Badens, das an den Schwarzwald im Osten anstoßende Muschelkalk- und Keupergebiet, der Hegau, Jura (Randen, Donaudurchbruch usw.), das Bodenseegebiet, im Norden der Kraichgau und östliche Odenwald (Bauland, Taubergrund usw.).

Die geologischen Karten geben das Auftreten kalkreicher Gesteine wieder und liefern damit eine erste Auskunft darüber, wo kalkstete Mollusken überhaupt gefunden werden können. Aber sie

sind keine Bodenkarten, stellen also den für das Leben der Mollusken wichtigsten Teil der Umwelt, den Boden, nicht dar. Aus kalkreichen Gesteinen gehen schließlich durch Verwitterung kalkfreie Lehmböden hervor. So kommt es, daß man inmitten von Kalkgebieten gar nicht selten auf äußerst schneckenarme Stellen stößt. Derartiges läßt sich vielfach im Kaiserstuhl beobachten. Hier sind die höchsten vulkanischen Kuppen von Löß entblößt und die Basalte und Essexite (an sich nicht sehr kalkreiche Gesteine) durch die Verwitterung derartig entkalkt, daß Böden von saurer Reaktion entstanden sind. Hier finden sich dann Charakterpflanzen saurer Böden wie die Heidelbeere und das Heidekraut und die entsprechende arten- und individuenarme Schneckenfauna. So sammelte ich am Nordhang des Neunlindenberges an einer solchen Stelle nur 13 Arten in geringer Individuenzahl, weniger, als eine entsprechende Stelle im kristallinen Schwarzwald geliefert hätte (LAIS, 1933). Auch am Hochbuck bei Achkarren im Kaiserstuhl ist der Gegensatz zwischen den von Löß entblößten und entkalkten Stellen am Kamm und den lößbedeckten tieferen Gebieten stellenweise sehr auffallend. Hier kann das Fehlen von *Pomatias elegans* geradezu als Indikator für kalkfreie Böden benutzt werden. In den Muschelkalkgebieten des östlichen Kraichgaues habe ich ebenfalls derartiges beobachtet. Dort tragen innerhalb der Wälder die ebenen Hochflächen, z. B. der Rohnstock bei Adelsheim im badischen Hinterland eine kalkfreie Lehmdecke, auf der eine ganz kümmerliche Molluskenfauna lebt, während sich auf den steileren Hängen, wo die fortdauernde Abtragung immer wieder den kalkigen Untergrund entblößt, das Molluskenleben reich entfaltet.

Noch ist eine Tatsache zu erwähnen, die der Beurteilung, welche Mollusken kalkstet sind, in unserem Gebiet Schwierigkeiten bereitet. Es gibt Arten, die zu ihrem Gedeihen einer gewissen Wärme bedürfen und darum nicht hoch in die Gebirge hinaufsteigen, sondern sich mehr an die Ebenen halten. Da, im Großen gesehen, die kristallinen Gesteine die höheren Teile des Schwarzwaldes aufbauen, die kalkreichen Gesteine aber auf die Rheinebene und die niederen Vorberge beschränkt sind, täuschen manche wärmeliebenden Arten Bindung an Kalkböden vor. So tritt *Cepaea nemoralis* im eigentlichen Gebirge des Schwarzwaldes nirgends auf. Daß sie trotzdem nicht kalkstet ist, wird durch ihr gelegentliches Eindringen in die Schwarzwaldtäler bewiesen, deren Boden aus kalkfreien kristallinen Schottern besteht. Ich fand sie z. B. bei der Station Himmelreich im Dreisamtal, unmittelbar am Fuß des Ge-

birges. Ähnliches gilt für *Eulota fruticum*, die unmittelbar bei Freiburg noch auf den niederen Gneisbergen lebt, aber nicht weiter ins Gebirge eindringt.

All diese Tatsachen lehren, daß auch für ein nicht allzugroßes Gebiet die Feststellung, welche Arten kalkstet sind, ganz erheblichen Schwierigkeiten begegnet. Vor allem ist der Schluß, daß eine im allgemeinen kalkgebundene Art, die aber irgendwo innerhalb eines kristallinen oder Sandsteingebietes einzelne Standorte hat, deswegen nicht kalkstet sein könne, abwegig. Es ist der Kalkgehalt des Bodens oder Gesteins an diesen Fundstellen jeweils erst zu untersuchen.

Daß die Kalkgebiete im Gegensatz zu den kristallinen und Sandsteingebieten ein überaus reiches Molluskenleben beherbergen, weiß jeder Schneckensammler. Es ist unnötig, die Richtigkeit dieser Erfahrung für unser Gebiet besonders zu belegen. Es muß aber doch darauf hingewiesen werden, daß der Eindruck des großen Molluskenreichtums der Kalkgebiete noch durch zwei Erscheinungen verstärkt wird.

In Kalkgebieten ist der Boden mit den gebleichten und darum besonders auffallenden Schalen abgestorbener Schnecken vielfach geradezu übersät. An den Südhängen des Badberges, eines lößbedeckten kristallinen Kalkklotzes inmitten des Kaiserstuhls, liegen tausende von Häusern von *Zebrina detrita*, *Helicella ericetorum* und *candidula*, *Chilotrema lapicida* und *Abida frumentum*. Da ist der Raum zwischen den Pflanzen ein wahrer Schneckenfriedhof. In den Gebieten der kalkfreien Böden aber findet man nur selten leere Gehäuse; hier fallen die ohnehin dünneren Schalen schneller Auflösung im kalkarmen Wasser anheim, während sie sich auf Kalkböden oft erstaunlich lange erhalten. So findet man auf Lößboden in manchen Hochwäldern des Kaiserstuhls Gehäuse von *Zebrina detrita* häufig, die rasch ausstirbt, wenn das Gebüsch und die Kronen der Bäume dem Licht den Zutritt verwehren. Sie stammen aus einer Zeit, in der das Gelände noch unbewaldet war und haben sich in dem kalkreichen Lößboden bis heute erhalten. Noch nie ist in postglazialen oder diluvialen Ablagerungen des kristallinen Schwarzwaldes auch nur eine einzige Molluskenschale gefunden worden, während die verrutschten Lößmassen des Kaiserstuhls sie aus allen Zeiten zu Tausenden enthalten.

Die zweite Ursache, die den größeren Molluskenreichtum des Kalkgebirges noch stärker hervortreten läßt, ist die geringere Scheu,

die manche Arten hier an den Tag legen. Auf diese Besonderheit wurde schon oben in einem anderen Zusammenhang hingewiesen.

Bereits im Jahre 1863 hat A. GYSSER die damals bekannten badischen Mollusken zusammen mit Angaben über ihr Vorkommen in den Gebieten der „quarzreichen Gebilde“, der „Kalkformationen“ und der „Alluvial- und Diluvialgebilde“ aufgezählt und damit wichtige Vorarbeit geleistet. Hier soll nun die Fauna der gehäusetragenden Landschnecken Südwestdeutschlands nach ihren Beziehungen zum Kalkgehalt des Bodens aufgrund des Schrifttums⁷⁾ und eigener teilweise noch unveröffentlichter Beobachtungen dargestellt werden. Den einzelnen Arten sind kurze Angaben über ihre Gesamtverbreitung, fast durchweg nach EHRMANN (1919), beigelegt. Diese werden später zur Aufdeckung wichtiger Zusammenhänge benutzt werden.

A. Die calcicolen Arten Südwestdeutschlands.

- | | |
|--|---|
| 1. <i>Helicella ericetorum</i> MÜLL. W. | West- und Mitteleuropa. |
| 2. <i>Helicella obvia</i> HARTM. W. | Südost- und Mitteleuropa. |
| 3. <i>Helicella geyeri</i> SÓOS. W. | Mitteleuropa? |
| 4. <i>Helicella candidula</i> STUDER. W. | West- und Mitteleuropa. |
| 5. <i>Helicella striata</i> MÜLL. W. | West- und Mitteleuropa. |
| 6. <i>Fruticicola cobresiana</i> v. ALT. | Ostalpin und karpathisch. |
| 7. <i>Fruticicola villosa</i> STUD. | Nordwestalpin. |
| 8. <i>Fruticicola striolata</i> C. PFR. | Nordwesteuropäisch-nordwestalpin. |
| 9. <i>Euomphalia strigella</i> DRAP. W. | Ost- und Mitteleuropa. |
| 10. <i>Cepaea silvatica</i> DRAP. | Westalpin. |
| 11. <i>Graciliaria corynodes</i> HELD. | Alpin. |
| 12. <i>Vallonia enniensis</i> GREDL. | Mediterran und mitteleuropäisch. |
| 13. <i>Vallonia suevica</i> GEYER. | Nur in Württemberg beobachtet. |
| 14. <i>Vallonia adela</i> WSTLD. | Süd- u. Mitteldeutschland, Ostpreußen, Asien. |
| 15. <i>Vallonia alamannica</i> GEYER. | Nur in Württemberg gefunden. |
| 16. <i>Vallonia jurassica</i> GEYER. | Nur in Württemberg gefunden. |
| 17. <i>Pyramidula rupestris</i> DRAP. | Mediterran-westeuropäisch und alpin. |
| 18. <i>Abida frumentum</i> DRAP. W. | Vorwiegend südalpin. |
| 19. <i>Abida secale</i> DRAP. W. | Westeuropäisch und alpin. |
| 20. <i>Chondrina avenacea</i> BRUG. W. | Westeuropäisch-alpin. |
| 21. <i>Truncatellina cylindrica</i> FÉR. W. | Von Nordafrika durch Europa bis Asien. |
| 22. <i>Pupilla cupa</i> JAN. W. | Kalkalpen, Jura, Karpathen. |
| 23. <i>Orcula dolium</i> DRAP. | Alpin und karpathisch. |
| 24. <i>Orcula doliolum</i> BRUG. | Mittel-, Süd- und Nordosteuropa. |
| 25. <i>Zebrina detrita</i> MÜLL. W. | Mediterran-südalpin. |
| 26. <i>Jamnia quadridens</i> MÜLL. W. | Mediterran-westeuropäisch. |
| 27. <i>Jamnia tridens</i> MÜLL. W. | Kontinental-osteuropäisch. |
| 28. <i>Carychium tridentatum</i> RISSO. W. | Mediterran, südliches Mitteleuropa. |
| 29. <i>Cochlostoma septemspirale</i> RAZ. W. | Mediterran, Südalpin. |
| 30. <i>Pomatias elegans</i> MÜLL. W. | Mediterran-westeuropäisch. |
| 31. <i>Pupula sublineata</i> ANDR. | Alpen- und Alpenvorland. |
| 32. <i>Pupula lineata</i> DRAP. | Alpin-westeuropäisch. |

⁷⁾ BOLLINGER (1909), EHRENFELD (1935), GASCHOTT (1923, 1925), GEYER (1909 b, 1927), GYSSER (1863), HAAS (1930), KREGLINGER (1864), LAIS (1925, 1928, 1929, 1931 a, 1931 b, 1933), LAUTERBORN (1921, 1922), LEHMANN (1884), SANDBERGER (1891), STERKI (1880, 1881).

Bemerkungen:

Die wärmeliebenden Arten sind mit **W** gekennzeichnet.

Zu *Fruticicola striolata*: Der Typus dieser Art, der zusammen mit der Form *montana* C. PFR. vorkommt, findet sich nur im Kalkgebiet östlich des Schwarzwaldes an der oberen Wutach und Donau. Die Form *subcarinata* CL. besiedelt das Sandsteingebiet des unteren Neckartales oberhalb von Heidelberg. Diese darf nicht als calcicol gelten. Da der Typus die Westgrenze des Kalkes nicht erreicht, muß es auch als unsicher gelten, ob dieser in unserem Gebiet den calcicolen Arten zugerechnet werden darf. Im übrigen Verbreitungsgebiet ist sie nach EHRMANN (1933) an den Kalk gebunden.

Zu *Vallonia enniensis*, *suevica* usw.: Die hier aufgezählten Vallonien, deren Artberechtigung zweifelhaft ist, sind innerhalb unseres Gebietes bisher nur von GEYER im Bereich des schwäbischen Juras und des Neckartals gefunden worden. Daß sie calcicol sind, kann daher nicht mit Sicherheit behauptet werden.

Auf dem Umweg über die Nahrung sind die Schnecken an den Kalk gebunden, die sich ausschließlich von kalkbewohnenden endolithischen Flechten ernähren (SCHMID, 1929). Dazu gehören in unserem Gebiet nur *Chondrina avenacea* und *Pyramidula rupestris*. Sie nehmen beim Abweiden der Flechtenrasen große Mengen von Kalk auf, die nicht zum Bau der Gehäuse usw. verarbeitet sondern mit dem Kot wieder ausgeschieden werden. Auch andere Arten, die nur das in der Nahrung enthaltene Calcium aufnehmen, verbrauchen es nach der Vollendung der Schale nicht etwa zu ihrer weiteren Verstärkung, sondern scheiden es wieder aus. Sie müßten sonst mit zunehmendem Alter immer dickere Schalen erhalten. Bei einzelnen Arten, z. B. bei *Helix pomatia*, finden sich abnorm dickschalige Exemplare in den Kalkgebirgen nicht allzuseiten (s. z. B. BUCHNER 1899, LAIS 1928). Diese entstehen vermutlich infolge einer pathologischen Unfähigkeit, den überschüssigen Kalk anders als durch Anbau an die Schale loszuwerden.

B. Die calciphilen Arten Südwestdeutschlands.

- | | |
|-------------------------------------|-------------------|
| 1. <i>Marpessa fimbriata</i> ROSSM. | Alpin. |
| 2. <i>Clausilia parvula</i> STUDER. | Mitteleuropäisch. |

Marpessa fimbriata wird von EHRMANN, offenbar aufgrund ihrer alpinen Verbreitung, als kalkhold bezeichnet. Die Schnecke ist in unserm Gebiet sehr selten, auch in den Kalkgebieten östlich des

Schwarzwaldes. Ich habe sie im Donautal in der Nähe des Wildensteins und im Bodenseegebiet bei Heiligenberg gefunden (LAIS 1929). Schon länger ist sie aus dem Kanton Schaffhausen bekannt (STOLL 1899). Aus dem kristallinen Schwarzwald kenne ich sie von einer Ruine bei Freiburg, wo sie von Herrn Dr. E. SCHMIDT (jetzt in Hamburg) entdeckt wurde. Außerhalb dieses „künstlichen Kalkgebietes“ ist sie auf kristallinem Boden bisher nur an zwei Stellen gefunden worden, bei Säckinggen (BOLLINGER 1909) und im Schlüchtal bei der Witznauer Mühle, wo ich sie auf Porphyrschutt festgestellt habe. Beide Fundorte liegen auf der Südabdachung des Schwarzwaldes, und an beiden hat sich zusammen mit *Marpessa fimbriata* auch *Clausilia parvula* gefunden.

Clausilia parvula ist in den Kalkgebieten rund um den Schwarzwald verbreitet und häufig. An den Ruinen innerhalb des Gebirges ist sie, vom Menschen eingeschleppt, ein fast regelmäßiger Gast. In ihrer Nähe wagt sie sich aus dem Bereich des kalkreichen Gemäuers hinaus an Felsen, die nur Kalksilikate enthalten. So habe ich sie im Höllental bei Freiburg an einer Felswand unterhalb der Ruine Falkenstein und bei Waldkirch unterhalb der Kastelburg an einer Trockenmauer gefunden. In den nach Süden geöffneten Tälern des Schwarzwaldes lebt sie auch gelegentlich außerhalb der kalkreichen Böden. Zwei solcher Stellen sind oben bei *Marpessa fimbriata* erwähnt. Im warmen Neckartal fand ich sie auch auf Buntsandsteinfelsen.

C. Die ambicolen Arten Südwestdeutschlands.

- | | |
|---|------------------------------------|
| 1. <i>Phenacolimax pellucidus</i> MÜLL. | Holarktisch. |
| 2. <i>Phenacolimax diaphanus</i> DRAP. | Alpin-mitteuropäisch. |
| 3. <i>Vitrina major</i> FÉR. | Westeuropäisch. |
| 4. <i>Vitrinopugio elongatus</i> DRAP. | Alpin-mitteuropäisch. |
| 5. <i>Vitrinopugio brevis</i> FÉR. | Südwestdeutsch u. südalpin. |
| 6. <i>Polita cellaria</i> MÜLL. | Europäisch. |
| 7. <i>Polita alliaris</i> MILL. | Nordwesteuropäisch-alpin. |
| 8. <i>Polita draparnaldi</i> BECK. W. | Mediterran-westeuropäisch. |
| 9. <i>Polita glabra</i> FÉR. | Südöstlich-mitteuropäisch. |
| 10. <i>Retinella nitens</i> MICH. | Mittel- u. südeuropäisch. |
| 11. <i>Retinella nitidula</i> DRAP. | Nordwest- u. mitteleuropäisch. |
| 12. <i>Retinella pura</i> ALDER. | Mitteleuropäisch. |
| 13. <i>Vitrea diaphana</i> STUD. | Alpin-südeuropäisch. |
| 14. <i>Vitrea subrimata</i> REINH. | Vorwiegend alpin, in ganz Italien. |
| 15. <i>Vitrea crystallina</i> MÜLL. | Europäisch. |
| 16. <i>Zonitoides nitidus</i> MÜLL. | Holarktisch. |
| 17. <i>Zonitoides hammonis</i> STROM. | Mittel- u. nordeuropäisch. |
| 18. <i>Daudebardia rufa</i> DRAP. | Südost- u. mitteleuropäisch. |
| 19. <i>Daudebardia brevipes</i> DRAP. | Südost- u. mitteleuropäisch. |
| 20. <i>Euconulus trochiformis</i> MONT. | Holarktisch. |
| 21. <i>Goniodiscus rotundatus</i> MÜLL. | West- u. mitteleuropäisch. |

22. <i>Goniodiscus ruderatus</i> STUD.	Holarktisch.
23. <i>Punctum pygmaeum</i> DRAP.	Paläarktisch.
24. <i>Eulota fruticum</i> MÜLL.	Europäisch-nordasiatisch.
25. <i>Fruticicola hispida</i> L.	Europäisch.
26. <i>Fruticicola sericea</i> DRAP.	Alpin-mitteleuropäisch.
27. <i>Fruticicola edentula</i> DRAP.	West- u. nordwestalpin.
28. <i>Monacha incarnata</i> MÜLL.	Mitteleuropäisch.
29. <i>Monacha umbrosa</i> C. PFR.	Ostalpin.
30. <i>Theba carthusiana</i> MÜLL.	Mediterran-westeuropäisch.
31. <i>Helicodonta obvoluta</i> MÜLL. W.	Süd- u. mitteleuropäisch.
32. <i>Chilotrema lapicida</i> L.	West- u. mitteleuropäisch.
33. <i>Arianta arbustorum</i> L.	Mittel- u. nordeuropäisch.
34. <i>Isognomostoma isognomostoma</i> GM.	Alpin-karpathisch.
35. <i>Cepaea nemoralis</i> L.	Mittel- u. westeuropäisch.
36. <i>Cepaea hortensis</i> MÜLL.	Mitteleuropäisch.
37. <i>Helix pomatia</i> L.	Mittel- u. südosteuropäisch.
38. <i>Balea perversa</i> L.	Westmediterran u. westeuropäisch.
39. <i>Marpessa laminata</i> MONT.	Große Teile Europas.
40. <i>Marpessa orthostoma</i> MENKE	Nordosteurop. u. karpathisch-alpin.
41. <i>Clausilia dubia</i> DRAP.	Große Teile Europas.
42. <i>Clausilia bidentata</i> STROM.	Nordisch-ozeanisch.
43. <i>Clausilia cruciata</i> STUD.	Nordisch-alpin.
44. <i>Iphigena ventricosa</i> DRAP.	Weit verbreitet in Europa.
45. <i>Iphigena lineolata</i> HELD.	Westeuropäisch.
46. <i>Iphigena plicatula</i> DRAP.	Ganz Mitteleuropa.
47. <i>Laciniaria plicata</i> DRAP.	Mitteleuropa.
48. <i>Laciniaria biplicata</i> MONT.	Ganz Mitteleuropa.
49. <i>Laciniaria cana</i> HELD	Kontinental-osteuropäisch.
50. <i>Succinea putris</i> L.	Europäisch.
51. <i>Succinea oblonga</i> DRAP.	Größter Teil Europas.
52. <i>Vallonia pulchella</i> MÜLL.	Ganz Europa.
53. <i>Vallonia excentrica</i> STERKI.	Weit verbreitet, vielleicht holarktisch.
54. <i>Vallonia costata</i> MÜLL.	Holarktisch.
55. <i>Acanthinula aculeata</i> MÜLL.	Fast ganz Europa.
56. <i>Vertigo antivertigo</i> DRAP.	Ganz Europa u. Westasien.
57. <i>Vertigo moulinsiana</i> DRAP.	Zerstreut in versch. Teilen Europas.
58. <i>Vertigo pygmaea</i> DRAP.	Ganz Europa.
59. <i>Vertigo substriata</i> JEFFR.	Nordisch-alpin im weiteren Sinn.
60. <i>Vertigo alpestris</i> ALDER.	Nordisch-alpin im engeren Sinn.
61. <i>Vertigo pusilla</i> MÜLL.	Europa.
62. <i>Vertigo angustior</i> JEFFR.	In den mittleren Breiten Europas.
63. <i>Columella edentula</i> DRAP.	Holarktisch.
64. <i>Pupilla muscorum</i> MÜLL.	Holarktisch.
65. <i>Pupilla bigranata</i> ROSSM.	Südwest- und westeuropäisch.
66. <i>Ena montana</i> DRAP.	Mitteleuropäisch.
67. <i>Ena obscura</i> MÜLL.	Im größten Teil Europas.
68. <i>Caecilioides acicula</i> MÜLL.	Mediterran-mitteleuropäisch.
69. <i>Cochlicopa lubrica</i> MÜLL.	Holarktisch.
70. <i>Carychium minimum</i> MÜLL.	Nördliche Teile Europas.
71. <i>Acme polita</i> HARTM.	Alpin-mitteleuropäisch.

Bemerkungen:

Zu *Monacha umbrosa*: Diese Schnecke erreicht die Westgrenze der östlich des Schwarzwaldes liegenden Kalkgebiete nicht. Aus ihrem Fehlen auf kristallinem Boden darf daher nicht geschlossen werden, daß sie calcicol ist. Ihr Vorkommen im Elbsandsteingebirge, Erzgebirge und Vogtland spricht dagegen.

Zu *Marpessa orthostoma*: Diese Art ist im Schwarzwald bisher nur an Ruinen gefunden worden. Sie besiedelt die Kalkgebiete östlich des Schwarzwaldes, ohne hier jedoch die Westgrenze der Kalkverbreitung zu erreichen. Ihre Zugehörigkeit zur Gruppe der calcicolen oder calciphilen Arten ist daher zweifelhaft.

Zu *Laciniaria cana*: Für sie gilt das Gleiche wie für *Marpessa orthostoma*. An Ruinen ist sie im kristallinen Schwarzwald bisher nicht gefunden worden.

Diese drei Arten wurden unter die Gruppe der ambicolen eingereiht. Auch bei andern ambicolen Arten scheint das Kalkbedürfnis auf vielen kristallinen Böden des Schwarzwaldes gerade noch gedeckt werden zu können. Sie benutzen jede Gelegenheit, an kalk- oder calciumreicheren Stellen Kalk in größeren Mengen aufzunehmen. Aus diesem Grund suchen sie das Gemäuer mittelalterlicher Ruinen auf, wo viel kohlenaurer Kalk als Mörtel in den Mauerfugen und im Boden steckt. Sie finden sich auch, vor allem die Clausilien und *Chilotrema lapicida*, besonders häufig an der Rinde des Bergahorns, die einen recht beträchtlichen Calciumgehalt hat. Dort und an einigen kalkreichen Bodenstellen lebt im Schwarzwald auch das sonst dem Urgestein fehlende Lebermoos *Metzgeria pubescens* (MÜLLER 1935). Der CaO-Gehalt der frischen Rinde des Bergahorns beträgt 3,1%. Damit übertrifft er die CaO-Gehalte der übrigen im Schwarzwald stark vertretenen Bäume (Buche, an der sich Schnecken auch noch häufig finden, 2,58%, Eiche 2,21%, Birke 0,18 bis 0,43%, Fichte 0,26—1,22%, Tanne 0,29%).

Wie die Schnecken in den Urgesteinsgebieten das zum Bau der Schalen, Eihüllen, Pfeile usw. nötige Calciumkarbonat gewinnen, ist einstweilen völlig unbekannt. Daß sie es aus den Calciumsilikaten der Gesteine unmittelbar aufnehmen könnten, ist unwahrscheinlich. In der pflanzlichen Nahrung ist das Calcium wohl in der Hauptsache als Calciumoxalat vorhanden; dieses müßte dann im Schneckenkörper in Calciumkarbonat verwandelt werden können. Wichtig ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß die tiefwurzelnden Pflanzen, vor allem die Bäume, aus dem Gesteinsuntergrund Calcium aufnehmen, das sie beim Laubfall der Bodenoberfläche zuführen (KRAUSS 1928). Damit wird die Beobachtung erklärt, daß sich in den Urgesteinsgebieten zuweilen auch an Stellen, an denen mächtiger Humus das Gestein zudeckt, noch Gehäuseschnecken finden.

Die omnicoles Arten, zu denen in der Hauptsache nur Nacktschnecken gehören, sind im Gebiet Südwestdeutschlands noch nicht genau ermittelt. Gesteine, die an sich so kalkarm sind, wie gewisse Gneise des Erzgebirges, an denen REICHERT (1927) seine Untersuchungen angestellt hat, sind hier selten. Doch ließ sich immerhin beobachten, daß in humusreichen Nadelwäldern auf kristallinen, vor allem aber auf Sandsteinböden, insbesondere da, wo keine Gesteinsstücke an der Oberfläche liegen, sowie auf Hochmooren keine oder nur äußerst wenige Gehäuseschnecken leben.

Für die folgende vergleichende Betrachtung werden die zwei calciphilen Arten mit den calcicolen Arten zusammengenommen, die in ihrer Stellung ganz unsicheren Arten *Vallonia suevica*, *adela*, *alamannica* und *jurassica* weggelassen. Dann umfaßt die calcicole und calciphile Gruppe 30, die ambicole 71 Arten.

Der Vergleich der beiden Gruppen lehrt folgendes:

1. Unter den calcicolen und calciphilen Arten sind die wärme-liebenden sehr viel stärker vertreten als unter den ambicolen: 17=50% in der calcicolen und calciphilen Gruppe stehen nur 2=3% in der ambicolen gegenüber. Dies findet auch darin seinen Ausdruck, daß in der Gruppe der calcicolen und calciphilen Arten die als südeuropäisch oder mediterran bezeichneten Arten mit 30%, in der andern Gruppe aber nur mit 7% vertreten sind.
2. Arten, bei denen der Schwerpunkt der Verbreitung im Gebiet eines kühleren Klimas liegt, werden durch folgende Verbreitungsgruppen erfaßt: die holarktische, paläarktische, europäische, mitteleuropäische, mitteleuropäisch-kontinentale, nordwest- und mitteleuropäische, mittel- und nordeuropäische, ozeanisch-nordische und nordeuropäische. Diesen Gruppen gehören 40=56% ambicole, aber nur 4=13% calcicole und calciphile Arten an.
3. Unter den calcicolen und calciphilen Arten sind die alpinen weit stärker vertreten als unter den ambicolen. Wir rechnen zur alpinen Gruppe die auf die Alpen und Karpathen und ihre nächsten Vorländer beschränkten Arten. Es sind 9=30% calcicole und calciphile, 3=4% ambicole, oder, anders gefaßt: von den in unserem Gebiet vorkommenden alpinen Arten sind 75% calcicol und calciphil, 25% ambicol.
4. Nordisch-alpine Arten finden sich in unserem Gebiet unter den

calcicolen und calciphilen Arten überhaupt nicht; in der ambicolen Gruppe gehören dazu 3=4%.

Zunächst sei betont, daß diese Beziehungen nicht nur für die in unserem Gebiet vorkommenden, sondern ganz allgemein für die in Deutschland und im mittleren Teil der Alpen lebenden Arten gelten. Dies ergibt sich bei einer Durchsicht etwa der Fauna von EHRMANN (1933) ohne weiteres. Um nur ein Zahlenbeispiel anzuführen: Von den bei EHRMANN und MERMOD (1930) aufgeführten 36 alpinen Arten sind 27=75% calcicol und 9=25% ambicol.

Die längst bekannte Bindung der wärmeliebenden südeuropäischen Arten an unsere Kalkgebiete hat GEYER damit erklärt, daß ihnen innerhalb Deutschlands nur auf Kalkböden das Maß von Wärme geliefert würde, das sie brauchen. Unsere Meinung geht, wie oben dargelegt wurde, dahin, daß in den Kalkgebieten Deutschlands die leichter und in höherem Maß mögliche Kalkaufnahme diesen Arten die Vitalität verleihe, die es ihnen erlaubt, auch mit der geringeren Wärme unseres Klimas auszukommen.

Um die Beziehungen zu erklären, die zwischen den Kalkansprüchen der übrigen Arten und ihrer geographischen Verbreitung bestehen, ist es notwendig, in die geologische Vergangenheit Mitteleuropas zurückzugreifen.

Wir gehen von der Annahme aus, daß die heutigen Arten im Wesentlichen während des Pliozäns und Diluviums aus geographischen, vielleicht auch zum geringen Teil aus ökologischen Rassen entstanden sind oder bereits im Präglazial als „fertige“ Arten vorhanden waren. Damit bekennen wir uns in vollem Umfang zu der wohlbegründeten Hypothese von B. RENSCH (1932, 1933), wonach die zumeist durch Umweltfaktoren bedingte erbliche geographische Variabilität die Ursache für die Bildung geographischer Rassen ist und diese als Vorstufen der Arten angesehen werden müssen.

Die Herausbildung der alpinen Arten ist wohl auf die Besonderheiten des Hochgebirgsklimas zurückzuführen, das diese Gebiete bereits im Pliozän in einen scharfen Gegensatz zu ihren Vorländern stellte⁸⁾. Die edaphischen Unter-

⁸⁾ Nach W. ADENSAMER (1937) ist *Cylindrus obtusus* ein präglaziales Relikt, das die Eiszeiten in den Alpen überdauert hat. Diese erstmals von A. J. WAGNER für eine größere Anzahl alpiner und karpathischer Arten aufgestellte, später von R. F. SCHARFF für die Mehrzahl der alpinen Arten nochmals ausgesprochene Hypothese wird von ADENSAMER geteilt: „Doch die Mehrzahl der alpinen (hochalpinen) Formen wird, wenn auch zum überwiegenden Teil im alpinen (hochalpinen) Randgebiet der Alpen, so doch die Eiszeiten in den Alpen selbst überdauert haben.“

schiede, wenigstens zwischen den Alpen und ihrem nördlichen Vorland, waren damals erheblich größer als im Diluvium und in der Gegenwart. Deutschland war Festland, in dem eine starke chemische Verwitterung auch die Kalkgesteine an der Oberfläche großenteils völlig entkalkt hatte. Die Sedimente der damaligen Zeit sind (außer Braunkohlen) rot gefärbter Lehm und Ton, gebleichter Quarzsand und Schotter aus unverwitterbarem Quarz und Feuerstein. Die Gebirge waren nur schwach modelliert und der stark geneigten Hänge, an denen die frischen Gesteine an die Oberfläche treten, waren es sicher viel weniger als später. Daher können wir uns weite Gebiete Deutschlands nur mit einer ambicolen oder omnicolen Molluskenfauna besiedelt denken.

Im Gegensatz dazu müssen damals die steilaufgefalteten Alpen mit ihren Felsen und Schutthalden allen Mollusken, auch den calcicolen Arten, in ihren unteren und mittleren Teilen über große Strecken hin günstige Lebensbedingungen geboten haben. Daß sich hier schon damals aus ambicolen Arten in Anpassung an das Gestein der Kalkalpen calcicole Rassen oder Arten gebildet haben, ist wahrscheinlich.

ST. ZIMMERMANN vertritt (1932) diese Auffassung: „Jedenfalls müssen wir annehmen, daß schon zu Beginn der Eiszeit eine Differenzierung der alpenbewohnenden Stämme eingetreten war; es wird damit gleichzeitig zu einer Differenzierung, was die Abhängigkeit vom Kalkboden und felsigen Untergrund überhaupt anbelangt, gekommen sein.“

Jedenfalls war das Klima, ausgewiesen durch die damalige Flora, wärmer als das heutige und damit der Ausbildung geographischer Rassen günstig, da es die Vitalität der Arten steigerte, die nicht ausgesprochen kälteliebend sind.

Dies stimmt mit der Auffassung W ADENSAMERS völlig überein. Er schrieb 1937: „Wenn wir die Ahnenreihe einer Art betrachten, so wechselt sehr häufig eine Periode starker Variabilität gepaart mit Bildungen generisch fixierter Formen (Rassen etc.) mit Zeiläufen ruhiger, man könnte sagen gestaltlich gleichbleibender Entwicklung. Auslösende Momente einer Variabilitätsperiode sind aber auf keinen Fall Momente schwersten Existenzkampfes der betreffenden Art, wie leider so oft behauptet wird, sondern Zeiten mit optimalen Lebensbedingungen. In solchen Zeiten treten Rassenbildungen in den verschiedensten Richtungen hin auf!“

Das Herannahen der ersten Eiszeit brachte eine erhebliche Herabsetzung der Temperatur und eine Verschärfung der Trocken-

heit, also für viele Arten eine Verschlechterung der Lebensbedingungen. Dies führte für die wärmeliebenden Arten zu einer starken Einengung des Lebensraumes.

Zur Zeit des Hochstandes der ersten und aller übrigen Vereisungen war jedenfalls ein großer Teil der Arten, die die Alpen bewohnt hatten, aus dem Gebirge in seine Vorländer hinausgedrängt. Im nördlichen Vorland war zur Ausbildung klimatischer Inseln wenig Anlaß gegeben. Die stärkste Differenzierung des Klimas bestand in einer schärferen Trennung des ozeanischen Klimas der westlichen Gebiete von kontinentalen der östlichen, da die Ausgleichzone sehr verschmälert worden war (RENSCH 1933). Das eisfreie Gebiet nördlich der Alpen war daher sicher nicht der Raum, in dem sich Rassen oder Arten bildeten, die nur in kleinen Gebieten auftreten. Es bot den calcicolen Arten nicht nur in den heutigen Kalkgebirgen zusagende Lebensbedingungen, sondern auch in den Ebenen, die von den kalkhaltigen Moränen und fluvio-glazialen Bildungen bedeckt waren. Ihr Lebensraum wurde vor allem aber durch die Ablagerung des kalkreichen Lösses erweitert, der auch die kalkarmen Gebirge bis zu ansehnlichen Höhen bedeckte. Günstig wirkte weiterhin der Umstand, daß während der trocken-kalten Eiszeiten die chemische Verwitterung, d. h. in diesem Zusammenhang die Entkalkung der obersten Gesteinsschichten, stark verringert war, das Zerfriren der Felsen aber ungeheure Mengen frischen kalkhaltigen Grobsschuttes lieferte. So war denn dieser Raum von calcicolen und anderen Arten reich besiedelt. Aus der alpinen (und alpin-karpathischen) Gruppe seien folgende angeführt: *Fruticicola villosa*, *Fr. cobresiana*, *Fr. edentula*, *Cepaea silvatica*, *Graciliaria corynodes*, *Pupilla cupa*, *Orcula dolium*, *Pupula sublineata*, *Monacha umbrosa*; aus der nordisch-alpinen: *Clausilia cruciata*, *Vertigo substriata*, *V. alpestris*, *V. parcedentata*, *V. arctica*, *V. genesii*, *Columella edentula* f. *columella*.

Eine zweite Gruppe, die an die klimatischen Verhältnisse des Hochgebirges einseitig angepaßten Arten, flüchtete vor dem Eis in den Bereich der Nunatakr. In der kristallinen Zentralzone der Alpen waren diese wegen der bedeutenden Höhe und der Ungunst des Gesteins wohl kaum für Mollusken bewohnbar (wir wissen, daß die Vitalität auf kalkarmem Gestein bei ungünstigem Klima stark herabgesetzt ist). Wohl aber bestand auf den Nunatakr der nördlichen und südlichen Kalkalpen, vor allem in den weniger stark vergletscherten Ostalpen, für die angepaßten Mollusken die Mög-

lichkeit, weiterzuleben und die Eiszeiten zu überdauern.⁹⁾ In diesen isolierten Gipfelregionen haben sich die zahlreichen nur in beschränkten Gebieten vorkommenden Arten und Rassen halten können, an denen vor allem die Ostalpen so reich sind. Ich rechne dazu die Verwandten von *Orcula dolium*: *Orcula fuchsii*, *gularis* usw., ferner *Cylindrus obtusus*.

Während der Interglazialzeiten und im Postglazial schuf das wärmere und niederschlagsreichere Klima den nicht alpinen oder hochnordischen Arten neue Siedlungsräume in den immer eisfrei gebliebenen oder eisfrei gewordenen Gebieten. Die dem eiszeitlichen Klima angepaßten Arten aber zwang es zum Rückzug in die Nähe der noch vereisten Gebiete. Dabei konnten die irgendwann einmal calcicol gewordenen Arten nur das Neuland betreten, dessen Boden kalkhaltig war. Die starke chemische Verwitterung, die mit der Vermehrung der Niederschläge und Erhöhung der Temperatur, mit der Verdichtung der Pflanzendecke und vor allem der Ausbreitung der Wälder verbunden war, führte für diese Arten zu einer starken Einengung der Lebensräume und schuf vor allem in der norddeutschen Ebene ausgedehnte Verbreitungsschranken. Hier entstanden aus den kalkreichen Moränen, Schottern, Sanden und dem Löß kalkarme Böden. Von der Ungunst der edaphischen Verhältnisse wurden vor allem die alpinen Arten betroffen, deren weitaus größerer Teil calcicol ist. Sie wurden zum Rückzug in die den Alpen vorgelagerten Kalk- und Lößgebiete und in die Kalkalpen selbst gezwungen. Nur der ambicole Bestandteil der alpinen Fauna konnte dem Rückzug des Eises in den europäischen und asiatischen Norden folgen. So ist es zu verstehen, warum alle nordisch-alpinen Arten ambicol sind.

Während der Interglaziale und eines Teils der postglazialen Zeit waren das im Ganzen mehr atlantische Klima, die damit verbundene Ausdehnung und Verdichtung der Wälder und die oben dargelegten edaphischen Verhältnisse Nord- und Mitteldeutschlands der weiten Verbreitung aller der Arten günstig, die weder an das Klima noch an den Boden besondere Ansprüche stellen. Diese Gebiete waren also ganz überwiegend von Arten mit weiten Verbreitungsarealen, holarktischen, paläarktischen, europäischen, mitteleuropäischen usw. bewohnt, während die südeuropäischen Arten (und alpinen Arten, von denen schon die Rede war), fast aus-

⁹⁾ Vgl. dazu die Fußnote S. 58.

schließlich calcicol, nur vereinzelte klein-klimatisch und edaphisch besonders begünstigte Posten besetzt hielten.

Dem älteren Postglazial war die wärmere boreale Periode eingeschaltet, während der eine erste kraftvolle Invasion xerothermer Arten nach Süddeutschland stattgefunden hat (LAIS 1933 und 1937). Diese, fast durchweg calcicol, haben sicher im allgemeinen die Kalkgebirge und Lößgebiete als Wanderstraßen benutzt. Nachdem aber nachgewiesen werden konnte, daß sie unter dem Einfluß eines wärmeren Klimas auch kalkarme Böden besiedeln können, muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß sie sich während der borealen Zeit auch auf kristallinen oder Sandsteinböden weiter ausbreiten, daß sie also auch die niederen Teile des Schwarzwaldes, der Vogesen, des Odenwaldes und anderer kalkarmer Gebirge als Wanderwege benutzen konnten, die heute für sie als Wohngebiete ausgeschaltet sind. Damit würde auch für diese xerothermen Arten das heutige Vorkommen in den Randgebieten ihrer Verbreitung erklärt werden können, wo sie auf einzelnen beschränkten Kalkgebieten wie auf Inseln leben. Die Verbindung mit dem mehr oder weniger geschlossenen Verbreitungsareal wäre durch die Verschlechterung des Klimas im Atlantikum abgerissen, und sie hätten ihre Vorpostenstellungen nur dank der Gunst des Bodens (und vielleicht auch des lokalen Klimas) bis heute halten können.

Es darf hier noch daraufhingewiesen werden, daß das gleiche Problem auch die Botanik beschäftigt. Genau wie die Schnecken verhalten sich die Pflanzen, unter denen es kalkstete und nicht kalkstete Arten gibt. Und genau wie dort hat vielfach diese Unterscheidung nur regionale Bedeutung. Von den Arten, die bei uns kalkstet sind, binden sich viele im Süden nicht an die Kalkgebiete. Auch in diesem Reich der Natur geht seit langen Jahren der Kampf der Meinungen um die Frage, ob es die physikalische Besonderheit der Kalkböden oder ihr Chemismus ist, der die Scheidung bedingt. Heute neigt man der Anschauung zu, daß beides zusammenwirkt. Doch ist es, anders als bei den Schnecken, nicht der Kalkbedarf selbst, der viele Pflanzen an den Kalk bindet, sondern ihre Scheu vor Böden mit saurer Reaktion. Daß im Süden die Bindung an den Kalk weniger stark ist als in den nördlichen Ländern, wird damit erklärt, daß unter dem Einfluß des trockeneren und wärmeren Klimas auch aus Urgesteinen keine oder weniger saure Böden hervorgehen (ISSLER 1938). W. BRENNER (1930) vertritt die Auffassung, daß alle physikalischen und chemischen Faktoren des Bodens zu-

sammen den sog. Kalkfaktorenkomplex bilden und dabei der Kalk, obwohl einer der wichtigsten, durch andere, darunter die Wärme ersetzt werden kann, wenn nur der Boden genug Nährstoffe enthält.

Damit kommt die Auffassung BRENNERS, die ich erst vor kurzem kennen gelernt habe, unserer eigenen über die Gehäuseschnecken, die lange vorher niedergelegt war, außerordentlich nahe.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sehr gewichtige Gründe dafür sprechen, daß der Chemismus des Bodens zusammen mit physikalischen Umweltsbedingungen die Scheidung zwischen calcicolen, ambicolen und omnicolen Schnecken bewirken. Wenn weiter die Meinung vertreten wird, daß die Faktoren „Kalk“ und „Wärme“ des Kalkfaktorenkomplexes sich gegenseitig vertreten können, so will diese vor allem als Arbeitshypothese gewertet werden. Sie durch das biologische Experiment nachzuprüfen, wird eine notwendige und dankbare Aufgabe künftiger Forschung sein.

Nachtrag.

Im 1. Heft des Jahrgangs 1943 dieser Zeitschrift behandelt P. TRÜBSBACH die gleichen Fragen. Ich kann zu diesem Aufsatz nur in aller Kürze in Form dieses Nachtrags Stellung nehmen.¹⁾

TRÜBSBACH wiederholt und vertritt im wesentlichen Ansichten, die schon vor langer Zeit ausgesprochen worden sind. In einem nicht zu rechtfertigenden Umfang werden Beispiele aus der übrigen Tierwelt herangezogen, um zu beweisen, daß in der Nahrung mehr als genügend Kalk für den Aufbau der Molluskenschalen vorhanden sei. Doch scheint der Verfasser selbst der Beweiskraft derartiger Analogieschlüsse nicht ganz zu trauen, denn er bezieht von vornherein Abwehrstellung gegen alle die, die sie ablehnen. Ich gehöre auch dazu, obwohl ich mich dadurch der Gefahr aussetze, vom Verfasser für böswillig gehalten zu werden.

Des weiteren sucht TRÜBSBACH durch Erläuterung der chemischen Vorgänge im Tierkörper den Beweis zu erbringen, daß anorganischer Kalk in Form von Karbonat dem Schneckenkörper nicht zugeführt werden kann. Inwieweit diese Vorgänge am Körper der Schnecken ermittelt worden sind, ist aus seinen Ausführungen nicht entnehmbar. Falls sie aber auf Schnecken zutreffen, ist noch nicht bewiesen, daß der in Form des Calciumchlorids aufgenommene Kalk nicht doch irgendwie im Schneckenkörper wieder in Calciumcarbonat umgesetzt werden kann. Wenn TRÜBSBACH auf S. 9 sagt: „Durch einen wunderbar [es soll wohl heißen: wunder-

¹⁾ Er ging mir am 14. 1. 1943 zu, nachdem mein Aufsatz bereits in der Korrektur vorlag.

baren] physiologisch-chemischen Vorgang ist der tierische Körper in der Lage, von dem in wässriger Lösung in Ionen gespaltenen Chlornatrium- oder Chlorkaliummolekül das Anion Cl dem Magen, das Kation Na resp. K dagegen dem Darne zuzuführen“, so berührt er damit wesentliches. Wunderbar erscheint uns in der Natur das, was wir nicht zu erklären vermögen. Sollten sich nicht im Schneckenkörper noch mehr derartige wunderbare, d. h. einstweilen unerklärbare Vorgänge abspielen können? Ich teile die Meinung des Verfassers durchaus nicht, daß mit der einfachen Formel $\text{Ca Cl}_2 + \text{Na}_2 \text{CO}_3 = 2\text{Na Cl} + \text{Ca CO}_3$ die ganze Frage gelöst sei.

Was aber schwerer wiegt: den theoretischen Ausführungen TRÜBSBACH stehen die Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen KÜNKELS (1929) und RENSCHS (1932a) gegenüber, die er nicht berücksichtigt hat. Auch geht er an den außerordentlich aufschlußreichen Feststellungen REICHERTS (1927) vorbei, die dieser im Erzgebirge gemacht hat; dies erscheint umso verwunderlicher, als dieses doch zum eigentlichen Sammel- und Forschungsgebiet TRÜBSBACHS gehört.

Was TRÜBSBACH über Ruinenschnecken sagt, trifft nicht zu. Vergl. dazu meine Ausführungen auf S. 48-49. Ich wiederhole hier, was ich schon 1931 (c) veröffentlicht habe. Die calcicolen und calciphilen an Ruinen der Urgesteinsgebiete lebenden Schnecken wurden dorthin vom Menschen verschleppt und zwar mit Stücken ungebrannten Kalks, der aus den Kalkgebieten zur Baustelle gebracht und dort zur Mörtelbereitung gebrannt wurde.

Wenn TRÜBSBACH auf den Unterschied in der Wärmeleitfähigkeit des kohlensauren Kalks und der kompakten kristallinen Gesteine hinweist, so ist dazu folgendes zu sagen: er ist, wie TRÜBSBACH selbst andeutet, nur bei Insolation wirksam. Wenn demnach Gesteinsbruchstücke oder Felsen von Pflanzenwuchs bedeckt sind oder nicht über Gebüsch und Hochwald hinausragen, muß er bedeutungslos sein. Die gleichwohl bestehenden Unterschiede der Schneckenfauna, die von REICHERT und mir nachgewiesen worden sind, lehren demnach, daß der Wärmeunterschied nicht die Ursache sein kann. Ganz ebenso wie Kalk ist (kalkfreier) Sand ein schlechter Wärmeleiter, sagt TRÜBSBACH. Warum leben dann auf kalkhaltigem Sand (etwa Löß) zahlreiche calcicole und und calciphile Schneckenarten, auf kalkfreiem Sand aber nicht? Wäre TRÜBSBACH nicht von der Meinung befangen, der anorganische

Kalk des Bodens sei für das Molluskenleben gleichgültig, so hätte er auch die Erklärung dafür gefunden, warum im Xerothermgebiet von Gohlis die trockenheits- und wärmeliebenden Molluskenarten fehlen. Einen Grund dafür, warum sie ausgerechnet dorthin in der langen seit dem Diluvium verflossenen Zeit nicht hätten gelangen können, vermag TRÜBSBACH nicht anzugeben. Ursache ihres Fehlens ist lediglich der allzugerings Kalkgehalt des Bodens; darum ist dieses Beispiel geradezu eine Stütze für meine Ansicht. Daß es keine kalkgebundenen Schmetterlinge gibt, glaube ich dem Verfasser gern. Für die Beziehungen der Schnecken zum Kalkgehalt des Bodens sagt dies aber nicht das mindeste aus.

Ohne auf die ebensowenig beweiskräftigen Beispiele aus der Pflanzenwelt einzugehen, die der Verfasser heranzieht, sei nur noch bemerkt, daß er, soweit ich weiß, bisher der einzige ist, der *Arianta arbustorum* für überdurchschnittlich wärmebedürftig hält. Von einer Art, die noch auf Island ziemlich häufig ist, in Norwegen über den 70. Breitengrad hinausgeht und in eiszeitlichen Ablagerungen des Diluviums zu den weit verbreiteten und häufigen Arten gehört, kann dies m. E. nicht behauptet werden.

Die Ausführungen TRÜBSBACH geben mir keinen Anlaß, in meiner Arbeit irgend eine Änderung vorzunehmen.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

- ADENSAMER, W. *Cylindrus obtusus* (DRAPARNAUD 1805), seine relikthafte Verbreitung und geringe Variabilität, sowie zoogeographisch-phylogenetische Betrachtungen über alpine Gastropoden überhaupt. — Arch. Moll., **69**, 1937.
- BOLLINGER, G.: Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung. — Diss. Basel 1909.
- BRENNER, W.: Beiträge zur edaphischen Ökologie der Vegetation Finnlands. — Acta Bot. Fennica, **7**, 1930.
- BROCKMEIER: Wie gewinnen unsere Landschnecken den Kalk für ihre Gehäuse? — Naturfreund. Witten a. d. R. Nr. 21 u. 22, 1903.
- BUCHNER, O.: *Helix pomatia* L. — Jahresber. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg, **53**, 1899.
- DEECKE, W. Geologie von Baden. 1916.
- DEGNER, E.: Über das Fleisch- und Kalkbedürfnis von *Cepaea nemoralis* L. — Arch. Moll. **60**, 1928.
- EHRENFELD, F. Die Landmollusken der Umgebung von Konstanz. — Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Naturschutz. N. F. **3**, 1935.
- EHRMANN, P.: Zur Kenntnis von *Chondrina avenacea* (BRUG.) und ihren nächsten Verwandten. — Arch. Moll., **63**, 1931.
- EHRMANN, P.: Mollusken (Weichtiere) in: BROHMER, EHRMANN, ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas. 1933.
- FUCHS, A.: Über die Verbreitung von *Cylindrus obtusus* DRAP. — Arch. Moll. **58**, 1926.

- GASCHOTT, O.: Die Schnecken des Heidelberger Schlosses. — Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Naturschutz, N. F. 1, 1923.
- GASCHOTT, O.: Malakologisches aus Süddeutschland. — Arch. Moll. 57, 1925.
- GEYER, D.: Die Weichtiere Deutschlands. — Stuttgart 1909 (a).
- GEYER, D.: Unsere Land- u. Süßwassermollusken, II. Aufl. Stuttgart 1909 (b).
- GEYER, D.: Unsere Land- u. Süßwassermollusken, III. Aufl. Stuttgart 1927.
- GYSSER, A.: Die Molluskenfauna Baden's. — Heidelberg 1863.
- HAAS, F.: Zur Kenntnis der Binnenmollusken des Oberrheingebietes (Hessen, Baden, Elsaß) und des Gebietes der mittleren Mosel (Lothringen, Luxemburg). — Beitr. naturw. Erforschung Badens, H. 4 u. 5/6, 1930.
- JAECKEL, S.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna des Weserberglandes. — Arch. Moll. 66, 1934.
- ISSLER, E.: Recherches sur la présence de plantes calciphiles dans les Vosges cristallines. — Bull. Association philomathique Alsace et Lorraine, 8, 1938.
- KÄUFEL, F.: Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und Formenbildung der Clausiliiden in den Südalpen. — Arch. Moll. 60, 1928.
- KOBELT, W.: Exkursionen in Nordafrika. — Nachr. Bl. 16, 1884; 17, 1885.
- KOBELT, W.: Das Molluskensammeln in den Mittelmeerländern. — Nachr. Bl. 18, 1886.
- KRAUSS, G.: Über die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenen Standorten. — Forstw. Centralbl. 48, 1926.
- KREGLINGER, K.: Verzeichniss der lebenden Land- und Süßwasserconchylien des Großherzogthums Baden. — Verh. Naturw. Ver. Karlsruhe, 1, 1864.
- KÜNKEL, K.: Experimentelle Studie über *Vittrina brevis* FÉR. — Zool. Jahrb. 46, 1929.
- LAIS, R.J.: Dr. HANS KAUFFMANN'S hinterlassene Schneckensammlung. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., 25, 1925.
- LAIS, R.: Bemerkenswerte Gehäuse der Weinbergschnecke aus dem Naturalienkabinett der F. F. Sammlungen in Donaueschingen. — Schr. Ver. Gesch. Naturgesch. d. Baar und der angrenzenden Landesteile, 17, 1928.
- LAIS, R.: Beiträge zur Kenntnis der Badischen Molluskenfauna I. — Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Naturschutz, N. F. 2, 1928.
- LAIS, R.: Beiträge zur Kenntnis der Badischen Molluskenfauna II. — Beitr. Naturw. Erforschung Badens, H. 2/3, 1929.
- LAIS, R.: Die Molluskenfauna des Alpersbacher Stollens im südlichen Schwarzwald. — Arch. Moll. 63, 1931 (a).
- LAIS, R.: Beiträge zur Kenntnis der Badischen Molluskenfauna, III. — Beitr. Naturw. Erforschung Badens, H. 7, 1931 (b).
- LAIS, R.: Schwarzwaldruinen und Gehäuseschnecken. — Der Schwarzwald, 1931 (c).
- LAIS, R.: Die Mollusken, in LAIS, LITZELMANN, MÜLLER usw.: Der Kaiserstuhl, Freiburg 1933.
- LAIS, R.: Mollusken und Vorgeschichte. — Ber. Röm.-Germ. Komm. 26. 1937.
- LANG, A.: Über die Bastarde von *Helix hortensis* MÜLL. und *Helix nemoralis* L. — Festschr. E. HÄCKEL, Jena 1908.
- LAUTERBORN, R.: Faunistische Beobachtungen aus dem Gebiete des Oberrheins und des Bodensees, 1.—3. Reihe. — Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Natursch. Freiburg i. Br. N. F. 1, 1921 u. 1922.
- LEHMANN, F. H.: Einführung in die Molluskenfauna des Großherzogtums Baden. — Karlsruhe 1884.
- LOENS, H.: Die Gastropodenfauna des Münsterlandes. — Malak. Bl. N. F. 11, 1891.

- MARTENS, E. v.: Über die Verbreitung der europäischen Land- und Süßwassermollusken. — Diss. Tübingen 1855.
- MARTENS, E. v.: Ist *Helix pomatia* in Norddeutschland einheimisch? — Nachr. Bl., **20**, 1888.
- MEISENHEIMER, J.: Die Weinbergschnecke *Helix pomatia* L. — Leipzig 1912.
- MERMOD, G.: Gastéropodes, in: Catalogue des Invertébrés de la Suisse, Genf, 1930.
- MÜLLER, K.: Über das Vorkommen von Kalkpflanzen im Urgesteinsgebiet des Schwarzwaldes. — Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Natursch. N. F., **3**, 1935.
- REICHERT, W.: Ökologische Beobachtungen über die positive Reaktionsfähigkeit der Gehäuseschnecken gegenüber Kalkboden. — Arch. Moll. **59**, 1927.
- RENSCH, B.: Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Schalengewichts und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. — Z. Morph. Ökol. Tiere, **25**, 1932 (a).
- RENSCH, B.: Über den Unterschied zwischen geographischer und individueller Variabilität und die Abgrenzung von der ökologischen Variabilität. — Arch. Naturgesch. N. F. **1**, 1932 (b).
- RENSCH, B.: Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. — Verh. D. Zool. Ges. 1933.
- SANDBERGER, F. v.: Verzeichnis der Conchylien des nördlichen Schwarzwaldes. — Malak. Bl. N. F. **11**, 1891.
- SCHARFF, R. F.: On the terrestrial Molluscs of the High Alps and their origin. — Contr. à l'étude du Peuplement des Hautes Montagnes. Soc. Biogéogr. II. 1928.
- SCHMID, G.: Pflanzen und Schnecken. — Arch. Moll. **61**, 1929.
- STERKI, V.: *Hyalinia depressa* n. sp. — Nachr. Bl. **12**, 1880.
- STERKI, V.: Zwischen Jura und Schwarzwald. — Nachr. Bl. **13**, 1881.
- STEUSLOFF, U.: Beachtenswerte Landschnecken in den Rheinauen um Kaiserswerth. — Die Natur am Niederrhein, **13**, 1937.
- STOLL, O.: Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Molluskenfauna. — Vierteljahresschr. Natf. Ges. Zürich, 1899.
- WAGNER, A. J. (& STURANY, R.): Über schalentragende Landmollusken aus Albanien und den Nachbargebieten. — Denschr. Akad. Wissensch., math.-nat. Kl. Wien, 1914.
- WEBER, A.: Einfluß der Temperatur auf die Herztätigkeit von Schnecken. — Arch. Moll. **61**, 1929.
- WILSER, J. L.: Kulmische Schlotbreccien und Crinoidenkalke im Südschwarzwälder Paläozoikumstreifen. — Centralbl. Min. usw. 1933.
- WOLF, J. P.: Die Gehäuseschnecken der Landschaft Davos und ihrer Zugängstäl. — Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens, N. F. **72**, 1934.
- ZIMMERMANN, St.: Über die Verbreitung und die Formen des Genus *Orcula* HELD in den Ostalpen. — Arch. Naturgesch. N. F. **1**, 1932.
-
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1943

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Lais Robert

Artikel/Article: [Die Beziehungen der gehäusetragenden Landschnecken Südwestdeutschlands zum Kalkgehalt des Bodens. 33-67](#)