Band 94 31. März 1965 Nummer 1/2

Archiv für Molluskenkunde

der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Organ der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft

Begründet von Prof. Dr. W. KOBELT

Weitergeführt von Dr. W. WENZ und Dr. F. HAAS

Herausgegeben von Dr. A. ZILCH

Arch. Moll. | 94 | 1/2 | 1—45 | Frankfurt am Main, 31. 3. 1965

Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Bernsteinschnecken (Succineidae). I.

Von

ULRICH HECKER,
Universität Mainz.

Die Bernsteinschnecken (Succineidae, Stylommatophora) sind eine weltweit verbreitete Schneckengruppe, deren Vertreter in allen Erdteilen beheimatet sind. Die Succineidae werden systematisch in zwei Subfamilien, die Catinellinae und Succineinae unterteilt. Erstere ist mit nur einer Art in Mitteleuropa vertreten und bleibt hier unberücksichtigt. Diese Arbeit befaßt sich mit Vertretern mitteleuropäischer Succineinae des Genus *Succinea*. Untersucht werden die Arten *putris, oblonga, elegans* und *sarsi*[1]).

Über die Succineen finden sich zahlreiche Arbeiten. Man befaßte sich vor allem mit ihrem Vorkommen, der geographischen Verbreitung, Anatomie, Taxionomie, Systematik, Biologie und Ökologie. Zu nennen sind vor allem Autoren wie MOQUIN-TANDON (1855), LEHMANN (1873), BAUDON (1877), CLESSIN (1880), RIEPER (1913), GERMAIN (1930), QUICK (1933), BOETTGER (1939, 1947), FISCHER (1939) und FRÖMMING (1931-1960).

Die älteren Autoren befaßten sich hauptsächlich mit der Verbreitung und den konchyologischen Merkmalen der Arten, der Aufstellung von Faunenlisten und der Unterart-, Varietät- sowie Formabgrenzung. Da die Anatomie wenig oder gar nicht berücksichtig wurde, gelangte man zu keinen eindeutigen Ergebnissen.

[1]) Eine weitere in der mitteleuropäischen Fauna vertretene Art, *Succinea dunkeri* L. PFEIFFER, bleibt unberücksichtigt. Mir standen nicht genügend Tiere zur Verfügung. Eine Untersuchung soll später erfolgen.

Rieper (1913) untersuchte die Anatomie und Biologie recht eingehend, beschränkte sich jedoch weitgehend auf *Succinea putris*. Quick (1933) unterzog die Bernsteinschnecken der Britischen Inseln einer gründlichen Revision auf anatomischer Grundlage und setzte Maßstäbe für weitere Bearbeitungen dieser Gruppe. Frömming widmete sich besonders der Fortpflanzungs- und Ernährungsbiologie der Succineen. Ungeachtet dieser Arbeiten bestehen noch zahlreiche Unklarheiten und Fragen. So ist beispielsweise über die Biologie von *Succinea oblonga* und *sarsi* nahezu nichts bekannt. Eine vergleichende Biologie der mitteleuropäischen Arten fehlt.

Ziel dieser Arbeit ist es, die Kenntnis der Biologie und Ökologie, aber auch der vergleichenden Anatomie zu vervollständigen. Neben anatomischen Merkmalen ging es mir darum, die biologisch-ökologischen Unterschiede der Arten herauszustellen, aber auch grundlegende Gemeinsamkeiten des Genus deutlich zu machen.

Herrn Prof. Dr. R. Braun bin ich für die ständige Betreuung und viele Anregungen zu dieser Arbeit zu großem Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. H. Mislin danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im I. Zoologischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität[2]).

Material und Methoden.

Vom Frühjahr 1961 bis Sommer 1963 sammelte ich Succineen aus verschiedenen Teilen Deutschlands. Zahlreiches Tiermaterial ist mir auf meine Bitte von Mitgliedern der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft bereitwilligst geschickt worden[3]). Zu vergleichend-anatomischen Untersuchungen und Variabilitätsstudien wurde darüber hinaus Tiermaterial aus Dänemark, Frankreich, Griechenland, Italien, den Niederlanden, Österreich und der Schweiz herangezogen.

Die biologisch-ökologischen Beobachtungen wurden während des gesamten Zeitraumes im Freiland gemacht. Um die Fortpflanzungsbiologie zu untersuchen, hielt ich Tiere im Labor bei Zimmertemperatur (18-25°C). Die Schnecken wurden hierzu, je nach Größe, in Petri-Schalen (9 cm ϕ), Einmachgläsern (0·750 l) und durchsichtigen Kunststoffbehältern (9×9×6 cm) gehalten und nachgezogen. Nähere Angaben finden sich in den jeweiligen Kapiteln. Tiere für anatomisch-systematische Untersuchungen wurden nach der herkömmlichen Methode in Wasser abgetötet, um die Tiere ausgestreckt in 70% Alkohol fixieren zu können. Bewährt hat sich ferner die Abtötung mit Menthol (Zusatz einer alkoholischen Menthollösung zu Wasser). Die Tiere starben dadurch bedeutend schneller als in sauerstoffarmen Wasser.

---

[2]) Allen denen, die meine Arbeit durch Anregung und Diskussionen gefördert haben, insbesondere Herrn Dr. A. Zilch (Senckenberg-Museum Frankfurt/Main), der mir auch die Sammlung zugänglich machte, Herrn Prof. Dr. C. Boettger (Braunschweig) und Herrn Prof. Dr. F. Schaller (Braunschweig), sei an dieser Stelle ebenfalls gedankt.

[3]) Den Herren Dr. Ant (Hamm), Aten (Zaandam/Holland), Hässlein (Lauf/Pegnitz), Prof. Kofler (Lienz/Österreich), Dr. Mandahl-Barth (Charlottenlund/Dänemark), Meier-Brook (Falkau), Rademacher (Regensburg), Dr. Schütt (Düsseldorf), Vielhauer (Weiden) und Wüthrich (Ostermundingen/Schweiz), danke ich für ihre Freundlichkeit und Unterstützung.

Zur Herstellung der mikroskopischen Präparate wurden Weichkörper in Alkohol oder Bouin fixiert und nach DELAFIELD mit Haematoxilin-Eosin gefärbt. Die Schnittdicke beträgt 5-7 μm.

Biologischer Teil.

Succinea (Succinea) putris (LINNAEUS 1758).

I. Geographische Verbreitung.

A. Horizontale Verbreitung.

Succinea putris ist eine europäisch-asiatische Art. Ihre Verbreitung erstreckt sich über Europa mit Ausnahme von Teilen der drei südlichen Halbinseln. Auf Ibiza ist sie nachgewiesen (JAECKEL 1952). Im Norden Europas erstreckt sich ihr Vorkommen über den Polarkreis hinaus. In Norwegen erreicht sie etwa den 65°, in Schweden den 67° und in Finnland den 70° nördlicher Breite (ODHNER 1945). Sie bevölkert die Kola-Halbinsel, Estland (KRAUSP 1936) und Litauen (SCHLESCH & KRAUSP 1938) sowie Zentralrußland (MELNITSCHENKO 1935). Ihr Vorkommen reicht über Nordasien bis zum Amur und der Ostküste Asiens.

In Kroatien und dem Krain ist sie nachgewiesen (JAECKEL, KLEMM, MEISE 1957). Sie ist heimisch auf den Britischen Inseln, den Niederlanden, Belgien, Frankreich, Dänemark, Österreich, Ungarn, der Schweiz und Griechenland. Auf Island ist *putris* nicht nachgewiesen. In Deutschland ist sie allgemein verbreitet.

B. Vertikale Verbreitung.

Succinea putris kommt vom Meeresspiegel bis in Gebirgslagen vor. In den Alpen erreicht sie Höhen bis zu 1800 m im Oberengadin (BOLLINGER 1909), in den westlichen Karpaten bis 1000 m, im Erzgebirge 640 m, in den Sudeten 600 m (JAECKEL 1942) und in Schweden (Härjedalen) noch 500-560 m (ODHNER 1945).

II. Der Biotop.

Gute Biotopbeschreibungen gibt FISCHER (1939). Spezielle Fundortcharakterisierungen vom Darß und Schleswig-Holstein macht JAECKEL (1936, 1954).

Der typische Biotop von *putris* ist durch seine Wassernähe bzw. Feuchtigkeit gut gekennzeichnet. Typisch sind Ufer stehender Gewässer und Flüsse, Bach- und Grabenränder, feuchte Wiesen und lichte Auwälder. Allgemein kann man den Biotop gut durch spezifische Pflanzengesellschaften charakterisieren. Nachfolgend seien die wichtigsten pflanzensoziologischen Einheiten aufgeführt, in denen *putris* angetroffen werden kann. Die Einteilung erfolgt nach OBERDORFER (1957):

Chenopodieta (Bidentalia: Bidention; Onopordetalia acanthii: Convolvulion sepii).
Litorelletea (Litorelletalia: Litorellion, Helodo-Sparganion).

Phragmitetea (Phragmitetalia: Phragmition, Scirpeto-Phragmitetum, Glycerietum maximae, Oenantho-Rorippetum, Phalaridetum arundinaceae; Sparganio-Glycerion; Magnocaricion).
Montio-Cardaminetea (Montio-Cardaminetalia: Cardamino-Montion, Cratoneurion commutati).
Scheuchzerio-Caricetea fuscae (Scheuchzerietalia palustris: Rhynchosporion alba, Eriophorion gracilis; Caricetalia fuscae: Caricion canescenti-fuscae; Tofieldietalia: Caricion davallianae).
Molinio-Arrhenatheretea (Molinietalia: Calthion, Filipendulo-Petasition, Molinion; Arrhenatheretalia: Arrhenatherion).
Quercetea robori-petraeae (Quercetalia robori-petraeae: Quercion robori-petraeae).
Alnetea glutinosae (Alnetalia glutinosae: Alnion glutinosae).
Querceto-Fagetea (Populetalia: Alno-Ulmion; Fagetalia: Carpinion, Stellario-Carpinetum, Carici-Aceretum).

Ein sehr typischer Biotop entsteht, wenn die Gesellschaften der Phragmitetalia, Molinietalia und Alnetalia-glutinosae ineinander übergehen. Nachfolgend seien die Pflanzen eines sehr individuenreichen Biotopes genannt, wie er sich auf der Rheininsel Nonnenau bei Mainz vorfindet. Die wichtigsten Pflanzen, ihrer Häufigkeit nach aufgeführt sind hier:

Phragmites communis, Glyceria maxima, Phalaris arundinacea, Typha latifolia, Iris pseudacorus, Arrhenatherum elatius, Alisma plantago-aquatica, Caltha palustris, Rumex acetosa und *palustris, Symphytum officinale, Senecio paludosus, Rubus caesius, Rorippa amphibia, Urtica dioica, Galium palustris, Polygonum amphibium, Lythrum salicaria, Lysimachia vulgaris, Filipendula ulmaria, Valeriana officinalis, Lolium perenne, Calystegia sepium, Butomus umbellatus, Populus nigra, Salix* sp., *Alnus glutinosa.*

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Biotope weiträumig und umfassend sind. Eine Bindung an Wassernähe ist stets vorhanden. Die einzelnen Fundorte sind in ihrer Beschaffenheit recht unterschiedlich. Es werden sowohl kalkhaltige, saure (Moore) als auch schwach salzige Gebiete besiedelt, doch können letztere Bereiche nicht als typische Biotope betrachtet werden.

III. Populationsdichte.

Schon LEHMANN (1873) berichtet, daß *putris* sehr gesellig lebe. BOETTGER (1939) gibt an, daß auf geeigneten Nährpflanzen wie *Alisma, Sagittaria,* Tiere verschiedenen Alters oft in „Unmassen" auftreten.

Die Populationsdichte ist unterschiedlich aber hoch. In günstigen Biotopen kann die Individuenzahl pro m² 150 übersteigen. Neben Einzelbesiedlungen mit wenigen Individuen findet man sporadisch auf engstem Raum Massenvorkommen (bedingt durch bevorzugte Nahrungspflanzen), die für ein weiteres Areal nicht typisch sind. So zählte ich bei Ingelheim/Rhein auf einem Haufen verwesenden Krautes von *Urtica dioica* 163 Tiere/m², während die Populationsdichte in den angrenzenden *Phragmites*-Beständen nur 5-30 Individuen/m² betrug. Fraßbilder an Pflanzen geben oft einen Hinweis auf die Besiedlungsdichte.

IV. Begleitfunde.

Folgende hygrophile Schneckenarten findet man vielfach in Begleitung von *Succinea putris,* die zu einer Fundortcharakterisierung beitragen: *Helicigona*

arbustorum, Monacha cartusiana, Arion rufus, Deroceras laeve und *reticulatus, Cepaea nemoralis* und *hortensis, Helix pomatia, Perforatella incarnata, Trichia sericea, Zonitoides nitidus*, daneben aus dem gleichen Genus: *Succinea elegans* und stellenweise *Succinea oblonga.*

V. Lebensweise.

Die Lebensweise wurde von zahlreichen Autoren wie RIEPER (1913), FRÖMMING (1931-60) und FISCHER (1939) untersucht. Besonders die Arbeit von FISCHER, die ich erst nach Abschluß meiner Beobachtungen erhalten habe, beschäftigt sich sehr eingehend mit der Lebensweise von *putris*. FISCHER's Ergebnisse wurden voll bestätigt.

Wie aus der Beschreibung der Biotope hervorgeht, halten sich die Tiere meist auf Pflanzen auf. Das Verhalten an Pflanzen läßt sich präzisieren:

Während der Sommermonate halten sich die Tiere im Allgemeinen nicht direkt am Boden auf sondern kriechen an Pflanzen empor. Dabei werden Pflanzen bis zu einer Höhe von maximal 2 m besiedelt, hauptsächlich jedoch in Bereichen zwischen 30 und 80 cm über dem Erdboden. Die Witterungsverhältnisse spielen dabei keine entscheidende Rolle. Jungtiere dagegen halten sich in Bodennähe oder geschützt an abgestorbenen Pflanzenteilen auf.

Im Frühjahr und Herbst ist die Aufenthaltshöhe bedeutend niedriger, das Leben in Bodennähe häufiger. Die durchschnittliche Höhe liegt jetzt bei 0 bis 40 cm.

Wie ersichtlich sein wird, ist dieser spezielle Lebensraum anders als bei den auch untersuchten Arten. Die Pflanzendichte spielt für den Aufenthalt von *putris* keine Rolle. Die Schnecke ist sowohl in sehr dichter Vegetation als auch in verhältnismäßig locker bewachsenen Pflanzenbeständen anzutreffen. Voraussetzung ist hier jedoch eine gewisse Beschattung. Generell kann gesagt werden, daß in schattigen (nicht dunklen!) Bereichen die Individuenzahl höher liegt als bei Orten mit großer Insolation. An Baumstämmen ist *putris* nur selten anzutreffen.

VI. Ernährung.

LEHMANN (1873) berichtet, daß sich Succineen in erster Linie von Pflanzenstoffen ernähren. Er fand sie jedoch auch „unter faulenden Pflanzen- und Tierstoffen kriechend" Genauere Untersuchungen verdanken wir FRÖMMING (1931, 1954, 1962). Er fütterte *putris* mit verschiedenen Pflanzen und Pflanzenteilen und faßte seine Ergebnisse in einer Tabelle zusammen (1954).

Succinea putris ist in Beziehung auf ihre Nahrung recht anspruchslos. Nur wenige Pflanzen frißt sie nicht. Hervorzuheben ist aber, daß gewisse Pflanzen mit Vorliebe gefressen werden. Dies zeigen einerseits die Besiedlungsdichte, zum anderen die Fraßspuren. Bevorzugte Nahrungspflanzen sind *Phalaris arundinacea, Acorus calamus, Rumex*-Arten und wohl speziell *Iris pseudacorus.* Auf *Iris* fand ich mit Abstand die größten Individuenzahlen in einem Biotop. FRÖMMING's Ausführungen, die sich in erster Linie mit lebendpflanzlicher Nahrung beschäftigen, sind dahingehend zu ergänzen, daß sich *putris* auch häufig von toten Pflanzenstoffen ernährt. So fand ich sie zahlreich an faulender *Urtica dioica* am Boden und verwesendem Heu. Pappellaub stellt ebenfalls eine wichtige Nahrung dar. Besonders im Frühjahr und Herbst kann man von Pappellaub

mühelos sammeln, während sich zur gleichen Zeit nur wenige Individuen an grünen Pflanzen finden lassen. Dank dieses Umstandes lassen sich Succineen (das gilt ebenso für die anderen Arten) auch im Winter sehr leicht halten.

Tierische Kost, d. h. Fleischreste, tote Tiere, tote Artgenossen werden nur sehr selten angenommen. Wichtig ist das Vorhandensein von Kalk in der Nahrung. Sowohl im Zuchtbehälter als auch im Biotop kann man oft beobachten, daß bei Kalkmangel das eigene Gehäuse angefressen wird. An den Schalen verbleiben deutliche und charakteristische Fraßspuren (Abb. 1).

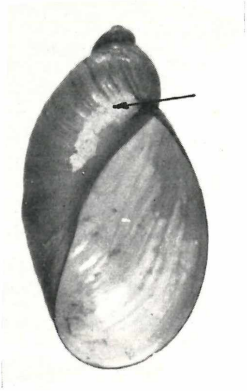


Abb. 1. *Succinea elegans:* Fraßspuren am Gehäuse.

VII. Biologie des Wasserhaushalts.

A. Verhalten gegenüber Trockenheit.

Frömming (1954) gibt an, daß *putris* empfindlich gegen Wasserverdunstung sei und trockene Wärme schlecht vertragen könne. Beim gleichen Autor heißt es jedoch (1935) „... ich konnte sie ohne jeden weiteren Schutz in Pappschachteln 5 Monate am Leben halten." Rieper (1913) verweist lediglich auf Trockenempfindlichkeit juveniler Tiere. Künkel (1916) gibt eine Wasserverdunstungsquote von täglich 9% an. So verlor z. B. ein Tier mit einem Gewicht von 0·610 g in drei Tagen 0·165 g Wasser oder 27·5% des Körpergewichts. Es fehlen freilich Angaben über Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Künkel folgert daraus, daß *putris* nur 5-10 Tage Trockenheit auszuhalten vermag. Die Resistenz gegen Trockenheit wird jedoch nach Künkel durch Verkriechen in die Erde erhöht. Bollinger (1909) betont gleichfalls die große Trockenempfindlichkeit.

Diesen Aussagen stehen Befunde Frömming's (1935, 1960) nahe, der beobachtete, daß sich die Tiere bei Trockenheit in die Blattachseln der Pflanzen zurückziehen, oft bis auf die Wasseroberfläche oder das feuchte Genist am Boden. Einen wirksamen Verdunstungsschutz gewährleistet die von Clessin (1876) beobachtete Ausbildung eines Trokkenhäutchens aus Schleim. Fischer (1939) beschäftigt sich eingehend mit dem Verhalten bei Trockenheit und der Schutzreaktion der Tiere.

Succinea putris ist als hygrophile Schnecke zu betrachten. Das geht aus der Beschreibung ihres Biotopes hervor. Dennoch handelt es sich um eine Schnecke, die in der Lage ist, Trockenheit gut zu vertragen. Als Verdunstungsschutz dient in erster Linie ein Trockenhäutchen aus verfestigtem Schleim, mit dem sich die

Tiere an Blätter, Pflanzenstengel oder Holzstücke festsetzen. Diese Haut ist äußerst dünn und durchsichtig.

Die Aktivität von *putris* ist, wie Versuche ergaben, von der Luftfeuchtigkeit nicht abhängig. Entscheidend ist die direkte Feuchtigkeit des Untergrundes. Ist der Wasservorrat verbraucht, so erfolgt die Ausbildung der Schutzmembran, selbst bei einer Luftfeuchtigkeit von über 90% (Abb. 2). Die Ruhephase wird erst wieder beendet, wenn das Tier mit Wasser benetzt wird und Wasser aufgenommen hat.

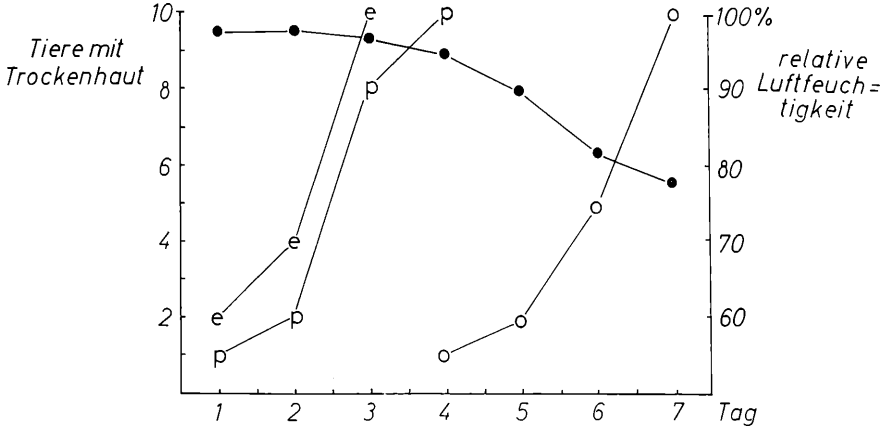


Abb. 2. Ausbildung der Trockenhaut bei *Succinea putris* (p), *oblonga* (o), *elegans* (e). • rel. Luftfeuchtigkeit (%).

Succinea putris sucht sich für die Trockenruhe im Allgemeinen vor zu großer Luftbewegung und Insolation geschützte Orte aus. Bevorzugt werden Blattunterseiten, Blattwinkel und -knicke (z. B. an *Iris*, wo man in einem Blattknick oft mehrere Individuen antrifft).

Reicht die Reservefeuchtigkeit im Tier nicht mehr für eine Fortbewegung zu einer geschützten Stelle aus, so findet die „Einkapselung" an Ort und Stelle statt. Man findet nicht selten auf der Sonne stark ausgesetzten Flächen Succineen in Ruhelage, freilich meist tot. Ein Verkriechen in den Erdboden, wie KÜNKEL es beschreibt, konnte ich nicht feststellen. Es handelt sich bei seinen Angaben wohl um Tiere, die sich am Erdboden befanden. Auffällig ist, daß Succineen in Ruhelage oft dicht beieinander sitzen. Das trifft besonders für Jungtiere zu, die man im Terrarium hält. Die gegenseitige Annäherung dürfte die Verdunstung herabsetzen.

Während Jungtiere, besonders in den ersten Tagen nach dem Schlüpfakt, so gut wie keine Trockenheit vertragen, halten adulte Tiere mit wohlausgebildeter Verdunstungsschutzmembran recht gut Trockenheit für mehrere Wochen aus, wie ich es oft beobachten konnte. Zerstört man diese Trockenhaut, so wird eine neue gebildet, selbst bei Tieren, die schon viel Wasser verloren haben. Mehrere Membranen hintereinander, wie bei vielen xerophilen Pulmonaten, werden von Succineen nicht gebildet.

Während der Ruhephase färben sich selbst fast schwarze Tiere hellbraun bis hellgelb. Auch das — eine Verminderung der Lichtabsorption — wirkt sich wohl sekundär als Verdunstungsschutz aus.

B. Verhalten gegenüber Feuchtigkeit.

Frömming (1960) wies nach, daß *putris* unter Wasser nach 4-6 Stunden stirbt. Raffy & Fischer (1934) fanden, daß der Tod nicht infolge Erstickens, sondern durch Quellung (bis zu 60%) und dem Verlust der Lokomotionsfähigkeit eintritt. Succineen sind aufgrund von Untersuchungen beider Autoren durchaus in der Lage im Wasser Sauerstoff aufzunehmen[4]).

Diesen Befunden stehen die Angaben einiger Autoren (Jaeckel 1936; Wesenberg-Lund 1939; Brohmer 1953; Frey 1957) gegenüber, die bereits Frömming (1960) kritisiert hat. Nach ihren Angaben besteht für *putris* zumindest zeitweise die Möglichkeit einer amphibischen Lebensweise. Raffy & Fischer (1934) beobachteten, daß junge Succineen von 6-7 mm Größe ab und zu ins Wasser gingen und sich auch unter Wasser gut fortbewegten.

Fröming's Ausführungen (1960) kann ich vollauf bestätigen. Während der gesamten Beobachtungszeit habe ich nie — weder im Labor noch im Biotop — Succineen im Wasser gefunden. Setzte ich Tiere, gleich welcher Größe, ins Wasser, versuchten sie sofort an Land zu kriechen. Von amphibischer Lebensweise kann daher nicht die Rede sein. Ins Wasser gelegter Laich entwickelte sich hingegen normal. Die geschlüpften Jungtiere krochen alle alsbald aus dem Wasser. Wenn auch Wasser gemieden wird, so entfalten Succineen nach Niederschlägen doch große Aktivität. Sie verlassen die Schlupfwinkel und kriechen lebhaft umher, sei es „um" einen Kopulationspartner „zu" finden oder die Futterpflanze zu wechseln.

VIII. Biologie der Fortpflanzung.

A. Zeitpunkt der Kopula.

Nach Hazay (1881) und Benthem-Jutting (1933) finden Kopulationen zweimal im Jahr statt. Frömming (1954) bezweifelt dies, da er praktisch das ganze Jahr über kopulierende Tiere antraf. Lehmann (1873) berichtet von mehreren Begattungen im Jahr. Rieper (1913) gibt als Kopulationszeit die Monate April—August an. In den Monaten Mai—Juli fänden Begattungen gleichmäßig häufig statt. Spätestens im September hörten sie auf.

Auf Grund eigener Beobachtungen kann ich sagen, daß die Kopulationszeit nicht jahreszeitlich bedingt ist, sondern von den Witterungsverhältnissen abhängt. Ich fand kopulierende Tiere (bei Mainz) bereits Anfang April, aber auch noch vereinzelt Ende September und Anfang Oktober. In Laborzuchten kann man Kopulationen das ganze Jahr über beobachten, wenn auch in den Wintermonaten in geringerer Zahl. Eine häufigere Begattung während bestimmter Monate konnte nicht festgestellt werden.

---

[4]) Sauerstoffverbrauch bei 20°C in g/h: in Luft 0·044-0·120 cm^3, in einer isotonischen Wasserlösung: 0·007-0·131 cm^3.

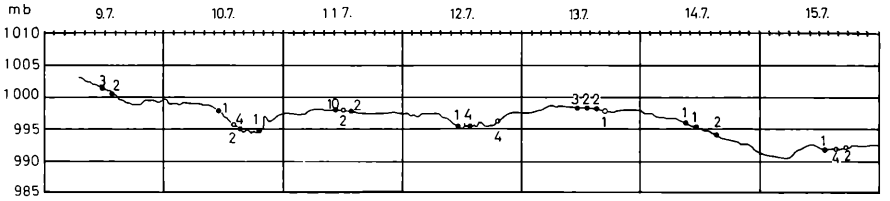


Abb. 3. Luftdruckkurve für die Woche vom 9.-15. Juli 1962 in Millibar (Universität Mainz). Eingezeichnet ist die Anzahl der jeweils kopulierenden Paare. • *putris.* o *elegans.* Auf der Abszisse bedeutet jeder Teilstrich einen zeitlichen Abstand von 2 Stunden (genaue Zeitangaben in Abb. 4 und 18).

B. Kopulationsbedingungen.

Rieper (1913) stellt fest, daß die Kopula sehr witterungsabhängig ist. Sie findet gehäuft vor warmen Regen statt. Von größerem Einfluß sind Gewitter. Erste Angaben hierüber macht Baudon (1877). Die Tageszeit ist nach Rieper ohne Bedeutung. Er stellte jedoch eine Häufung in den Nachmittagsstunden fest.

Wie ich beobachten konnte, wirkt nicht der Regen als solcher auslösend (eine größere Aktivität der Tiere ist damit zweifellos verbunden), sondern die elektrische Spannung scheint von Einfluß zu sein. Dieses Phänomen wird durch Laborbeobachtungen gut gestützt. Bei gleichbleibender Temperatur, gleichmäßiger Feuchtigkeit konnte beobachtet werden, wie zu Beginn eines Gewitters (nicht

	2.7. 1962	3.	4.	5.	6.	7.	8/9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.7.
1	a 14 30				a 20 00				a 14 45														b 18 00			
2	a 15 25				b 20 00				b 15 00																	
3	a 14 30												b 20 00													
4	a 14 30															b 16 20									b 19 30	
5	a 14 30																									
6										a 21 00			b 17 00		b 21 00											
7						a 16 30					b 18 15									a 19 00						
8			a 17 45										b 17 00							b 16 30						
9			a 18 00							a 20 30										b 18 15						
10																				a 16 30						
11					a 20 00					b 20 30			a 17 10							a 16 30						
12								a 16 20												b 16 45						a 18 15
13										a 21 00			a 17 00													b 18 15
14	a 14 30				b 20 10															b 17 00						
15	a 15 00							a 17 00					b 19 00			b 16 30							a 18 00			

Abb. 4. *Succinea putris:* Tageszeitliche Kopulationen und Kopulationshäufigkeit isoliert gehaltener Paare. Ordinate: Nummer des Paares. a = primär aktives, b = primär passives Tier. In der Tabelle ist nur das jeweils aktive Tier (a oder b) angegeben, siehe Text.

so deutlich bei Regen) die Tiere spontan kopulierten. Wie Beobachtungen ergaben, ist der Luftdruck dabei ohne sichtbare Beeinflussung. Auffällig ist zumindest das gleichzeitige Kopulieren zahlreicher Tiere (Abb. 3).

Die Begattungen finden in erster Linie in den Nachmittags- und Abendstunden statt. Bei Freilandbeobachtungen, wo keine konstanten Bedingungen gegeben sind, ist eine genügende Feuchtigkeit, oft verbunden mit Niederschlägen, ausschlaggebend. Ergebnisse aus Laboruntersuchungen sind in Abb. 4 wiedergegeben. Vormittags fand ich im Biotop nur vereinzelt kopulierende Tiere.

C. Die Kopula.

Die ersten Untersuchungen verdanken wir RIEPER (1913). Er unterscheidet bei der Begattung ein aktives und ein passives Tier, Termini, die ich übernehme. Nach RIEPER findet die Kopula in mehr oder weniger abgeschrägter bis senkrechter Lage, nicht jedoch am Erdboden statt.

Meine Beobachtungen hinsichtlich der Kopulationsstellung stehen im Widerspruch zu RIEPER's Aussage. Im Biotop traf ich sich begattende Tiere in jeder Lage an, sowohl am Erdboden als auch in schräger oder senkrechter Lage an Grashalmen, Pflanzenstengeln oder Blättern. In der Regel findet die Kopula in Erdbodennähe, seltener auf höhergelegenen Pflanzenteilen statt. Im Zuchtbehälter begatten sich die Tiere dort, wo sie sich gerade antreffen, selbst auf der Unterseite der Behälterdeckel.

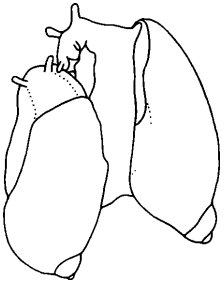


Abb. 5. *Succinea putris:* Kopulationsstellung in Aufsicht. Zeichnung nach Foto.

Das begattungsbereite, aktive Tier, nähert sich dem passiven Partner meist von hinten. Es kriecht an der rechten Schalenseite des Partners nach vorn, bis die Kopfregionen beider Tiere dicht beieinander liegen. Um zu erreichen, daß die Geschlechtsatria, die sich bei beiden Tieren auf der rechten Seite befinden, aufeinander zu liegen kommen, muß das aktive Tier seinen Vorderkörper um 180° drehen (Abb. 5-6). Beide Tiere vollführen dabei Runzelbewegungen im Bereich des Genitalatriums. Die Geschlechtsöffnung vergrößert sich allmählich und stülpt sich vor. Die Geschlechtsöffnungen (Vagina und Penis münden in ein kleines und kurzes Geschlechtsatrium) werden weiter vorgestülpt und aufeinander gepreßt. Die Anschwellung ist sehr stark. Die Ränder des Atrium genitale vergrößern sich rundlich-lappig und nehmen eine hellblaue Farbe, hervorgerufen durch Blutzuführung und Blutstau an. Nach etwa 1-2 Stunden geht diese Schwellung leicht zurück. Nach drei Stunden ist sie nicht mehr zu sehen, die Umgebung des Atriums nimmt wieder einen hellen, weiß-grauen Farbton an.

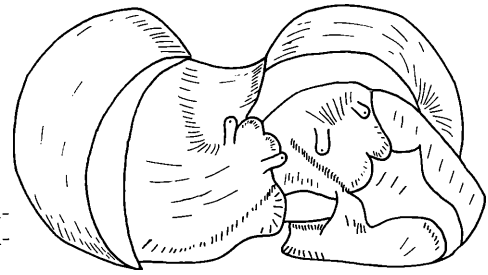


Abb. 6. *Succinea putris:* Kopulationsstellung, Frontalansicht. Zeichnung nach Foto.

Tritt die Berührung der beiden Geschlechtsatria ein, so werden die Ommatophoren beider Tiere weit über die Hälfte eingezogen. RIEPER zufolge beträgt der Winkel beider Tiere zueinander während der Kopula 90°. Das ist nur sehr selten der Fall. In der Regel sitzt der Fuß des aktiven Tieres auf der rechten Schalenseite des Partners, so daß eine solche Abwinkelung nicht möglich ist (Abb. 5). Nur wenn, wie in Ausnahmefällen, der Fuß des aktiven Partners auf dem Substrat verbleibt, kann ein Winkel von 90° auftreten. Die Kopulationsstellung bleibt für die Dauer der Begattung unverändert. Während der Kopula sind die Partner gegenüber äußeren Vorgängen recht unempfindlich. So kann man kopulierende Tiere vom Substrat lösen (wie ich es um sie zu photographieren tat) ohne daß eine Trennung beider Partner eintritt. Sich begattende Tiere, die gesammelt wurden, trennten sich selbst beim Transport nicht.

Die Kopulationsdauer beträgt 1½ bis 7½, im Durchschnitt 6-7 Stunden (Abb. 15). Das passive Tier versucht als erstes eine Trennung, äußerlich durch Bewegungen und Einziehen des Vorderkörpers erkennbar. Die Ommatophoren werden dabei wieder ausgestreckt, eines der sichtbarsten Anzeichen für die Beendigung der Kopula. Solche „Trennungsversuche" (RIEPER) können über eine Stunde andauern. Die Schwellung der Genitalregion nimmt ab. Daß das aktive Tier länger als das passive in einem „apathischen Zustand" verharrt (RIEPER), kann ich nicht bestätigen. Nach der Kopula trennen sich beide Partner und kriechen ohne Nachspiele sofort davon. Beide Partner zeigen aber nach der Begattung wenig Aktivität. Meist sitzen sie bewegungslos. Die Genitalöffnung ist noch nach 1-2 Stunden als weißliche Vorwölbung sichtbar.

Nicht selten ist zu beobachten, daß das aktive Tier auf einen Partner trifft, der nicht zur Kopula bereit ist. In diesem Falle (so auch RIEPER) kriecht das aktive Tier auf der rechten Schalenseite des passiven Partners von hinten nach vorn und an der linken Seite, oder parallel zum Partner, wieder nach hinten zurück. Dieser Vorgang kann sich mehrere Male wiederholen. Meist wird der passive Partner hierdurch stimuliert und zeigt sich zur Kopula bereit.

Wenn diese Stimulation (Abb. 7) auch kein ausgeprägtes Vorspiel darstellt (wie es bei anderen Pulmonaten vorhanden ist), so läßt dieses Verhalten doch auffallende Gleichförmigkeit erkennen. Da jedoch nicht jede Kopulation hiermit eingeleitet wird, die Stimulation folglich nicht obligatorisch ist, sondern nur in Ausnahmefällen stattfindet, kann man dieses Verhalten als unterdrückte oder noch nicht ausgeprägte Form eines spezifischen Vorspiels auffassen, dessen Auslöser eine negative Kopulationsbereitschaft ist. Dieses Verhalten zeigen alle hier untersuchten Arten.

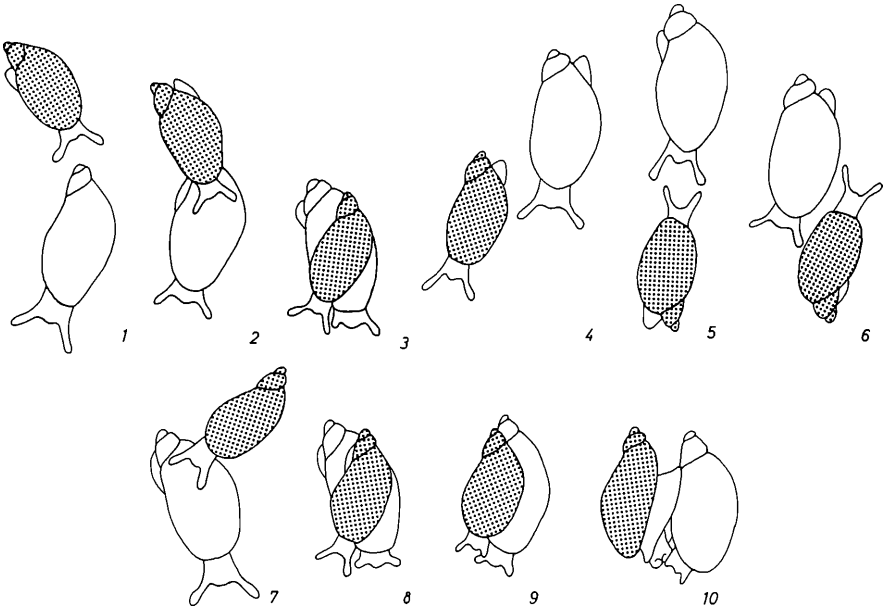


Abb. 7. Stimulierungsverhalten der Succineen *(elegans)*. Punktiert: aktives Tier.

D. Spermienübertragung und Häufigkeit der Begattungen.

RIEPER (1913) beobachtete, daß das aktive Tier oft das kleinere war. Seine Frage, ob bei einer Begattung beiderseitig Sperma übertragen wird, bleibt unbeantwortet. RIEPER fand weiter, daß eine Begattung mehrere Male hintereinander erfolgen kann, daß dabei die aktive Rolle der Partner wechselt. Nach seinen Angaben beteiligen sich passive Tiere zwar öfter an Kopulationen, übernehmen jedoch nie mehr als einmal die aktive Rolle.

Die Größe der beiden Kopulationspartner ist jahreszeitlich verschieden. Im Frühjahr ist der aktive Partner zugleich auch der kleinere. Vom Frühsommer bis Herbst trifft dies nicht mehr streng zu. Das aktive Tier kann kleiner, gleichgroß oder größer sein als sein Partner[5]).

Bei der Kopula werden die Penes beider Partner in die korrespondierenden Vaginen eingeführt. Abbildung 8 zeigt die anatomischen Verhältnisse bei während der Begattung abgetöteten Tieren. Um zu ermitteln, ob auch eine beiderseitige Spermaübertragung — Spermatophoren werden bei den Succineiden nicht ausgebildet — stattfindet, wurden Jungtiere getrennt aufgezogen, so daß eine unbeobachtete Kopula die Ergebnisse nicht verfälschen konnte. Es zeigte sich, daß die Spermaübertragung wechsleseitig ist, d. h. beide Partner geben Sperma ab und nehmen Sperma auf. Bei einer Kopulationsdauer von 5-7 Stunden waren beide Receptacula semines gefüllt. Auch das Volumen beider war gleich. Beide Tiere legten Eier aus denen sich Jungtiere entwickelten.

---

[5]) Fragen, die sich aus der relativen und absoluten Kleinheit des aktiven Partners ergeben, werden im entsprechenden Kapitel bei *S. elegans* behandelt.

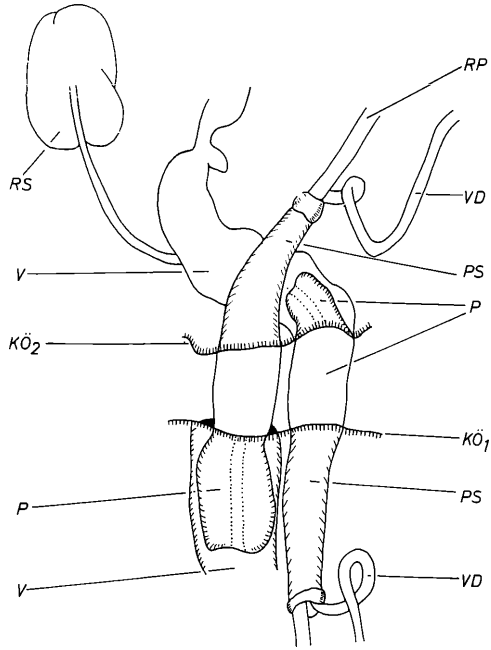


Abb. 8. *Succinea elegans:* Gleichzeitige Ausstülpung der Penes während der Kopula (Zeichnung nach in Kopula fixierten Tieren. $K\ddot{O}_{1,2}$ = Körperbegrenzung der Partner; PS = Penisscheide; RP = Penisretraktor; RS = Receptaculum seminis; V = Vagina; VD = Vas deferens.

Es wurden auch aktive Tiere gefunden, bei denen das Receptaculum seminis leer war. In keinem Falle betrug die Kopulationsdauer hier mehr als drei Stunden. Das Receptaculum des passiven Tieres war hingegen stets gefüllt. Daraus läßt sich schließen, daß die Spermienübertragungen nicht unmittelbar gleichzeitig, wenn auch innerhalb e i n e s Kopulationsaktes erfolgen.

In unmittelbar nach der Kopula abgetöteten Tieren ist das Sperma im Receptaculum seminis als gewundene, schlauchförmige Masse, die das erweiterte Lumen des Stieles des Rec. seminis widerspiegelt, enthalten. Bereits nach wenigen Stunden löst es sich dort zu einer homogenen, flüssigen Masse auf. Den Penis durchwandern die Spermien als kontinuierlich langsam fließende Masse. RIEPER's Angaben betreffs der aktiven bzw. passiven Rolle der Kopulationspartner hintereinanderfolgender Begattungen, scheinen die Annahme bestätigen zu wollen, daß nur jeweils ein Partner Sperma überträgt. Seine Ausführungen kann ich, gestützt auf zahlreiche Beobachtungen, auch bei den anderen Arten, nicht bestätigen. Wie aus Abb. 4 unschwer zu erkennen ist, lassen sich spätere Kopulationen seinem Schema nicht zuordnen. Aktive Tiere können mehrere Male ausschließlich die aktive Rolle übernehmen; entsprechendes gilt für passive Tiere. Daraus resultiert ein ungeregelter Wechsel zwischen aktiver und passiver Rolle eines Partners. Dies wird bei den häufiger stattfindenden Begattungen von *S. elegans* (Abb. 18) besonders deutlich.

Der Zeitraum zwischen zwei Kopulationen ist sehr unterschiedlich. Er hängt vom Ernährungszustand und Umweltbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit usw.) ab. Eine zweite Kopula kann schon nach 2-5 Tagen erfolgen, das Intervall kann sich aber auch auf über drei Wochen ausdehnen.

E. Zeitraum: Kopula — Eiablage.

In der Literatur sind Angaben hierfür nicht vorhanden.

Die Zeitspanne zwischen Kopula und Eiablage ist sehr unterschiedlich. Sie beträgt in der Regel 5-10 Tage. Der Spermienvorrat reicht — wie auch RIEPER feststellte — für die Befruchtung mehrerer Eiablagen aus (Abb. 9). So legte beispielsweise eines meiner Tiere noch 56 Tage nach der letzten Kopula insgesamt 433 Eier.

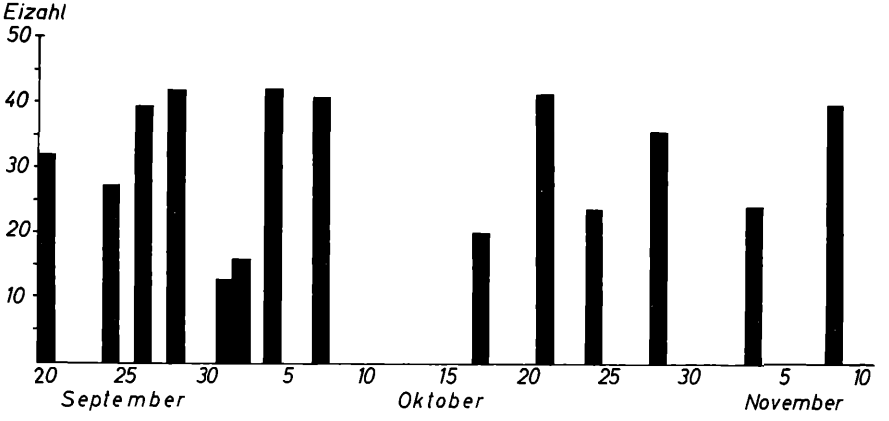


Abb. 9. *Succinea putris:* Eiablagen eines Tieres nach einer Kopula.

Die Eiablage kann sich aber auch verzögern. Ein Zeitraum zwischen Kopula und Eiablage von 30-40 Tagen kann ohne weiteres eintreten. Das war der Fall, wenn Tiere infolge Trockenheit keine Aktivität zeigten. Vielleicht ist auch zum Zeitpunkt der Begattung die Eireifung noch wenig weit fortgeschritten.

F. Die Gelege.

Die Eizahl im Gelege ist von Alter, Größe und Ernährungszustand der Tiere abhängig (RIEPER 1913; FRÖMMING 1931, 1935, 1954). LEHMANN (1873) gibt eine Eizahl von 25-30/Gelege an. RIEPER (1913) bezweifelt das. Er beschreibt ferner die Körperhaltung der Schnecken bei der Eiablage, Eigröße und Eiform sowie die Form der Gelege. FRÖMMING (1935, 1954) untersuchte die Folgen einer Eintrocknung der Eier sowie deren Entwicklung im Wasser. Orte der Eiablage beschreibt FISCHER (1939).

Die Eier werden nicht einzeln, sondern in Paketen abgelegt. Die Eizahl schwankt sehr. Bei jüngeren Individuen ist sie geringer als bei ausgewachsenen Tieren (Abb. 10-11). Sie betrug bei Tieren von 11-14 mm Größe im Durchschnitt 20/Gelege, bei ausgewachsenen Tieren 40-80. Gelege mit über 100 Eiern sind keine Seltenheit. Im größten Gelege wurden 163 Eier gezählt.

Die Eipakete werden an Orten konstanter Feuchtigkeit abgelegt, wo ein Austrocknen vermieden ist. Besonders häufig findet man sie in Erdbodennähe an Pflanzenstengeln, Laub, Moos und unter am Boden liegender Baumrinde und

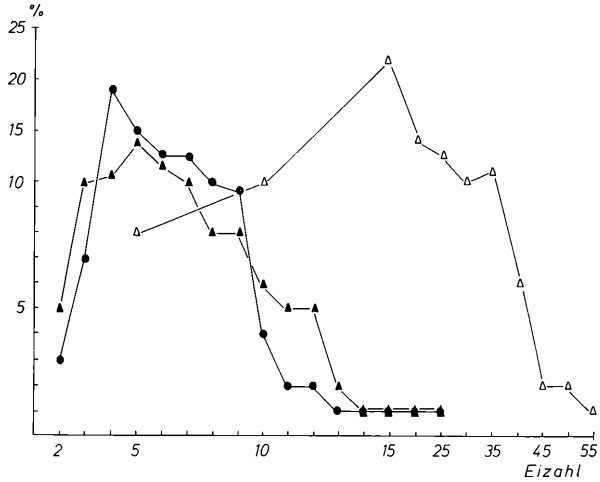


Abb. 10. Eizahl/Gelege jüngerer Tiere von *S. putris* (△), *elegans* (▲), *sarsi* (●). Ordinate: Gelege in %.

Borke. Daß Eier häufig unter Rinde und Borke abgelegt werden, konnte ich zeigen, indem ich Pappelborke an verschiedenen Stellen im Biotop auslegte und nach Tagen Gelege verschiedenen Alters daran finden konnte, stets jedoch an der Unterseite der Borke selbst, nicht am Erdboden. Der Grund dafür mag in der guten Wasserspeicherung der Borke liegen.

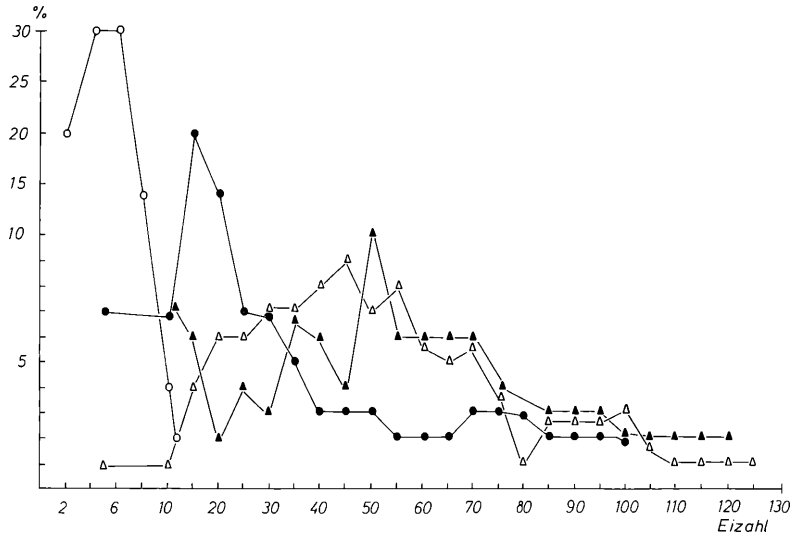


Abb. 11. Eizahl/Gelege ausgewachsener Tiere von *S. putris* (△), *oblonga* (o), *elegans* (▲) und *sarsi* (●). Ordinate: Gelege in %.

Im Labor werden die Eier am Boden der Zuchtgefäße auf feuchtem Fließpapier oder am Futter abgelegt. Bei der Eiablage nimmt das Tier eine charakteristische Haltung ein, wobei ich RIEPER's Angaben bestätigen kann. Die Schnecke sitzt ruhig, mit weit ausgestrecktem, abgeplatteten Vorderkörper. Die Ommatophoren sind über die Hälfte eingezogen, die Genitalöffnung vorgestülpt. Je nach Eizahl dauert die Ablage ein bis mehrere Stunden.

Die Form der Eipakete richtet sich nach dem Untergrund und der Eizahl. An glatten Oberflächen werden die Eier stets in einer Schicht, auf Lücke aneinander gereiht, abgelegt. Die Regel ist jedoch eine mehrschichtige, unregelmäßige Anordnung (Abb. 12). RIEPER's Angabe, die Eipakete wiesen stets 4 übereinanderliegende Schichten auf, kann ich nicht bestätigen. Das widerspricht auch dem von ihm beschriebenen traubenförmigen Aussehen.

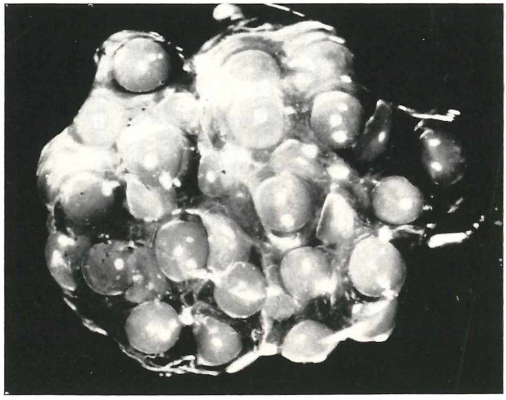


Abb. 12. *Succinea putris:* 9 Tage alter Laich (22°C).

Stets werden die Eier durch eine gallertige Masse verbunden, die die Eier gut zusammenhält. Diese gallertige Substanz, die die Eier gleichsam elastisch miteinander verklebt, ist farblos bis schmutzig-gelb. Der Gehalt an Gallerte schwankt sehr, ist aber höher als bei den anderen untersuchten Arten. Im Wasser quillt die Gallerte stark und drückt die Eier eines Geleges auseinander. Selbst eingetrocknete und abgestorbene Gelege besitzen das Vermögen noch nach Monaten Wasser aufzunehmen und die ursprüngliche Form äußerlich wiederherzustellen. Die Gallerte stellt somit für die Eier einen wirksamen Verdunstungsschutz dar. Auch die Eier selbst besitzen eine gewisse Quellfähigkeit.

Die Eier sind rund und haben einen Durchmesser von 1-1·9 mm. Sie sind von drei Hüllen umgeben. Auf den Dotter entfallen etwa 1·2 mm. Bei größeren Gelegen kann mit der Zeit eine Abplattung erfolgen, d. h. die Eier nehmen eine mehr oder weniger kantige Form an, dadurch, daß sie durch Wasserverlust der Gallerte dichter aneinandergelagert sind (Abb. 12).

FRÖMMING's Aussage (1935), völlig ausgetrocknete Eier durch Benetzen mit Wasser nach 1-2 Tagen lebensfähig zu halten, konnte nicht bestätigt werden. Bei mir starben die Eier bei allen Austrocknungsversuchen ab. Zwar vertragen die Eier einen relativ hohen Wasserverlust von über 50%, ohne daß dadurch

die Entwicklung beeinträchtigt wird. Eine, wenn auch kurzzeitige völlige Eintrocknung läßt die Eier dagegen absterben.

Im Wasser entwickelten sich die Eier normal. Eine Verkürzung der Entwicklungszeit, wie sie FRÖMMING (1935) hierbei feststellte, konnte ich nicht bestätigen.

Im Gegensatz zu *Succinea elegans* und *sarsi* werden bei *putris* die Eier an einem Tage stets nur in einem Paket abgelegt. Mehrere Gelege pro Tag wurden nicht festgestellt. Die Zeitspanne zwischen zwei Eiablagen beträgt mindestens 24 Stunden.

G. Zeitpunkt der Eiablage und Entwicklung der Eier.

Nach GEYER (1927) und BOLLINGER (1909) finden Eiablagen 2-3mal jährlich statt: nach dem „Winterschlaf" im zeitlichen Frühjahr und Mitte bis Ende Juli. RIEPER (1913) berichtet von gleich zahlreichen Ablagen in den Monaten Mai—Juli. Im August seien sie weniger zahlreich und fänden im September nur noch vereinzelt statt. Nach FRÖMMING (1954) finden Eiablagen im Terrarium „praktisch das ganze Jahr über" statt. Die Entwicklungsdauer der Eier beträgt nach RIEPER (1913) 18, nach FRÖMMING (1954) bei höherer (?) Temperatur 11-12, bei kühlerer (?) Temperatur 3 Wochen.

Die Eiablage ist witterungsbedingt. Ich fand frische Gelege in der ersten Aprilhälfte und auch noch häufig im August. Bei milder Witterung erfolgt die Eiablage auch noch im September. Am 31. 10. 1962 fand ich unter Baumrinde ein Gelege von 18 Eiern, die etwa 10 Tage alt waren.

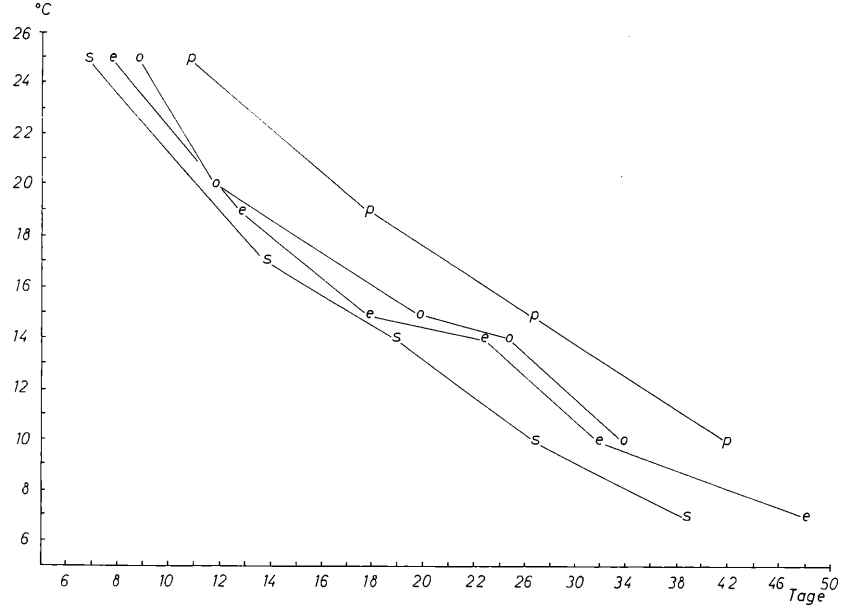


Abb. 13. Entwicklungsdauer der Eier von *S. putris* (p), *oblonga* (o), *elegans* (e) und *sarsi* (s).

Ein jahreszeitlich-endogener Rhythmus ist nicht feststellbar. Auch in meinen Zuchten konnte ich während des ganzen Jahres Eiablagen feststellen. Einzig die Witterung, insbesondere Wärme und Feuchtigkeit, ist ausschlaggebend.

Die Entwicklungsdauer der Eier ist temperaturabhängig, wie Abb. 13 erkennen läßt.

Der Schlüpfakt erstreckt sich je nach Gelegegröße auf 1-3 Tage. Es schlüpfen zuerst die äußeren Tiere im Gelege, zuletzt die innersten. In einem Gelege mit 41 Eiern bei einer Temperatur von 25°C schlüpften die ersten Tiere nach 10 Tagen, die letzten nach 13 Tagen. Auch bei niedriger Temperatur, z. B. 15°C, tritt eine Verzögerung gegenüber den erstgeschlüpften Tieren von 2 Tagen auf. Ich vermute, daß die Entwicklungshemmung der inneren Eier auf einen Sauerstoffmangel zurückzuführen ist, da bei kleineren Gelegen, oder bei Gelegen, bei denen die Eier flächig ausgebreitet wurden, keine Verzögerung auftrat.

H. Die Entwicklung der Jungtiere.

Über dieses Kapitel werden nur wenige Aussagen gemacht. HAZAY (1881) beobachtete die Organfärbung, FRÖMMING (1931) stellte Fütterungsversuche mit Jungtieren an. Die ersten Eiablagen konnte er nach 7 Monaten feststellen.

Die geschlüpften Jungtiere, etwa 1·1-1·5 mm groß, beginnen sofort umherzukriechen. Sie sind zunächst farblos bis weiß. Lediglich die Spitze der Ommatophoren ist durch das Augenpigment schon in den letzten Tagen im Ei (Abb. 12) schwarz gefärbt. Die Schale ist vollständig durchsichtig und fein gestreift. Die Ommatophoren sind sehr kurz und wirken dadurch dick. Bereits nach 3 Tagen beginnt sich als erstes Organ die Mitteldarmdrüse zu färben. Sie ist zuerst weißlich-gelb, später rotbraun. Nach 5 Tagen färbt sich die Schale schwach hellgelb. Nach 14 Tagen hebt sich die Niere gut ab, die Tentakelregion beginnt sich zu pigmentieren. Nach drei Wochen sind die Vorderkörperoberseite, die Ommatophoren und das Lungendach pigmentiert, die Ommatophoren sind gestreckt und schlank. Der Fuß ist noch völlig farblos.

Die gegen Trockenheit empfindlichen Jungtiere zeigen eine sehr ausgeprägte Ombrophilie. Sie halten sich stets in schattiger Bodennähe oder an Blattunterseiten auf, die ihnen auch als Nahrung dienen. Die Nahrung besteht aus abgestorbenen, weichen Pflanzenteilen. Grüne, lebende Pflanzen werden nicht angenommen. Mit zunehmender Größe geht das ambrophile Verhalten zurück. Die Tiere verlassen die schattigen Aufenthaltsorte und kriechen auf höhergelegene Pflanzenteile und ernähren sich nun auch von lebenden Pflanzen. Bei einer Körpergröße von 10-12 mm sind sie geschlechtsreif.

IX. Das Verhalten im Winter.

LEHMANN (1873) schreibt: „Im Winter verbirgt sie [*putris*] sich in Lauberde, unter Moos und schließt das Gehäuse mit einer glashellen Membran indurirten Schleims". RIEPER (1913) bestätigt ebenfalls ein Trockenhäutchen. Die Winterruhe beginnt im November und dauert bis Anfang April. Auch FISCHER (1939) beschreibt Orte der Winterruhe.

Die Winterruhe beginnt mit dem Auftreten der ersten Fröste. Die Tiere haben sich schon vorher in Bodennähe zurückgezogen. Da es sich um keinen Winterschlaf handelt, wird die Ruhe bei milder Witterung unterbrochen.

Ich fand *putris* im Gebiet von Mainz stets unter Laub und abgestorbenen Pflanzenteilen (*Phalaris, Rubus,* Pappellaub) oder unter am Boden liegenden Borkenstücken. Charakteristisch ist, daß die Überwinterungsorte so gewählt werden, daß sie möglichst wasser- und eisfrei liegen. Tiere die an ausgesprochen nassen Stellen überwinterten, waren ausnahmslos tot. Ebenso wie nasse werden auch trockene Stellen gemieden.

Im Winter bilden die Succineen stets ein Trockenhäutchen aus, das die gleiche Struktur hat, wie das im Sommer gegen Verdunstung gebildete. Die Tiere heften sich damit an eine Unterlage an. Das Gehäuse ist vom Weichkörper voll ausgefüllt.

Typisch ist die Lage der überwinternden Tiere: stets kleben sie mit nach oben gerichteter Gehäuseöffnung am Substrat fest. Auf diese Weise wird erschwert, daß aufsteigendes Wasser in das Tier eindringen kann und gefriert (und die Schnecke somit eineist). Das Substrat schützt das Häutchen von oben her und damit die Schnecke vor Wasser. Die gleiche Überwinterungsstellung fand ich bei Clausilien und *Helicigona arbustorum* in unmittelbarer Nähe.

Im Erdboden habe ich *putris* nie finden können, wohl aber ist der Überwinterungsplatz erdnah. Das von LEHMANN geschilderte Verkriechen in die Erde scheint mir allein schon deshalb zweifelhaft, da ja die Funktion des zarten Trockenhäutchens aufgehoben sein würde, die in einer engen Bindung an das Substrat, Abschluß gegen die Außenwelt und Verdunstungsschutz besteht, durch Wasser oder feuchte Erde aber zerstört würde. Die Membran müßte dazu schon die Struktur des Winterdeckels von *Helix* aufweisen. Der Ruheplatz ist nicht unbedingt vor Frost geschützt. Viele Tiere fand ich im eingefrorenen Substrat. Im Labor wurden sie bald wieder mobil und nahmen Nahrung auf.

X. Generationen, Alter.

CLESSIN (1880) gibt ein Alter von 2-3, TRÜBSACH (1934) 3 Jahre an.

Jungtiere aus Gelegen des Frühjahrs werden im Spätsommer und Herbst geschlechtsreif und können Eier ablegen. Die Geschlechtsreife erfolgt nach etwa 5 bis $5^1/_2$ Monaten. Zwei Generationen sind möglich: Die meisten Nachkommen erlangen ihre Geschlechtsreife erst im kommenden Frühjahr. *S. putris* wird maximal 3 Jahre alt. Allgemein überwintern die Tiere zweimal. Alte Tiere sterben im Juli—August. Damit ist *putris* die Art, welche nicht nur am größten wird, sondern auch das höchste Alter erreicht.

XI. *Leucochloridium*-Befall.

Nach HECKERT (1889) ist etwa jede 70. *Succinea putris* von *Leucochloridium macrostomum* RUDOLPH befallen. RIEPER (1913) gibt einen Befall von etwa 0·3% an.

Die Sporocyste des Trematoden *Leucochloridium macrostomum* RUDOLPH wurde auch von mir in *S. putris* gefunden. Im Gebiet von Mainz kommen sowohl die braune als auch grüne Form vor, letztere wurde nur einmal gefunden (Ingelheim/Rhein). Insgesamt wurden etwa 20 infizierte Schnecken gesammelt. Ein Prozentsatz ließ sich nicht aufstellen. Nach grober Schätzung war 1962 in einem Biotop bei Mainz (Rheininsel Nonnenau) das Verhältnis zwischen von

außen sichtbar infizierten und gesunden Tieren 1:2000. Die infizierten Tiere waren durch ihre typisch exponierte Lage leicht zu erkennen. Infizierte Schnekken kriechen auf höhergelegene Pflanzenteile, die dem Licht besonders ausgesetzt sind. Dort verharren sie meist regungslos mit ausgestrecktem Vorderkörper. Die pulsierenden Bewegungen der Sporocystenschläuche sind in den Schneckenfühlern schon aus größerer Entfernung gut zu erkennen.

Succinea (Succinella) oblonga DRAPARNAUD 1801.

I. Geographische Verbreitung.

A. Horizontale Verbreitung.

Succinea oblonga ist eine europäisch-westasiatische Art. Ihre Verbreitung erstreckt sich auf Europa mit Ausnahme von Teilen der südlichen Halbinseln. Auf Mallorca ist sie nachgewiesen (JAECKEL 1952). In SO-Europa kommt sie in Kroatien, dem Krain, Herzegowina, Montenegro, Bosnien, Serbien, Mazedonien und Bulgarien vor (JAECKEL, KLEMM, MEISE 1957). BOETTGER (1939) erwähnt sie von der Küstenzone der Adria.

Skandinavien wird von ihr im wesentlichen nur in den südlichen Teilen besiedelt. In sporadischen Vorkommen erreicht sie in Norwegen den 67°, in Schweden den 61° nördlicher Breite. Allgemein ist ihre Verbreitung dort nur sehr lückenhaft, lediglich in S-Schweden ist sie häufiger. In Finnland fehlt sie anscheinend ganz. Auf Öland und Gotland ist sie vertreten (ODHNER 1945). JAECKEL (1962) bezeichnet sie für diese Inseln als fehlend.

In den Baltenländern ist das Vorkommen von *oblonga* ebenfalls nur sporadisch (Nordgrenze ist die Glintküste Estlands; JAECKEL 1962). Nach SCHLESCH & KRAUSP (1938) ist sie über ganz Litauen verbreitet. LICHARJEW & RAMMELMEIER (1952) geben sie für Teile der europäischen und asiatischen UdSSR bis zum Fernen Osten an. Während sie in N-Asien fehlt, erstreckt sich ihre Verbreitung über den Kaukasus nach Transkaukasien im Süden. Auf den Britischen Inseln ist sie sporadisch bis Perth und Stirling im Norden anzutreffen. Auf Irland ist sie verbreitet, fehlt jedoch auf Island. In Mitteleuropa ist *oblonga* fast überall verbreitet, auch in den Alpenländern mit Ausnahme der Zentralschweiz (BOLLINGER 1909).

B. Vertikale Verbreitung.

S. oblonga kommt vom Meeresspiegel bis in Gebirgslagen vor. In den Alpen erreicht sie am Mt. Cenis 1915 m (KOBELT), im Wallis 1350 m, in Südtirol fast 2000 m. In der Babia Gora (W-Karpaten) findet man sie noch in Höhen von 850-1150 m (URBANSKI 1932; JAECKEL 1962: 1400-1600 m), im Erzgebirge 760 m und in den Sudeten 600 m (JAECKEL 1942).

II. Der Biotop.

LEHMANN (1873) erwähnt *oblonga* von grasigen Orten und an Ufern von Bächen. CLESSIN (1876) hebt ihr Vermögen, auch weit entfernt vom Wasser zu leben, hervor.

Bollinger (1909) zählt als Biotop sowohl feuchte Grabenränder als auch trockene Hänge und südlich exponierte Gelände auf. Jaeckel (1938, 1954) fand sie in Schleswig-Holstein in der Nähe des Meeres auf überrieselten Kliffs.

Die Biotopansprüche von *oblonga* sind im Gegensatz zu denjenigen von *putris* sehr schwer abzugrenzen. Von allen Bernsteinschnecken hat sie das geringste Feuchtigkeitsbedürfnis

Bei Mainz habe ich *oblonga* sowohl auf feuchten Wiesen als auch auf trockenem Sandboden unter Grasbüscheln gefunden. Eine Standortcharakterisierung nach Pflanzengesellschaften ist kaum durchführbar, da sich *oblonga* sowohl im Phragmitetea, Alnetea, Querceto-Fagetea als auch im Festuco-Brometea finden läßt. Gern besiedelt sie Laubwälder, Hecken, Gebüsche und Wiesen. Allgemein werden kurzgrasige Orte bevorzugt. Vertreter der Art können jedoch auch an Mauern, unter Steinen, Steinhalden und Orten mit spärlicher Vegetation angetoffen werden. Anders als *putris* meidet sie salzige und moorige Biotope ganz.

III. Populationsdichte.

Nach Clessin (1912) ist die Art, die in diluvialen Lößen häufig war, im Aussterben begriffen. Sie lebt nirgends in großer Individuenzahl beieinander (Clessin 1876). Auch Frömming (1954) erwähnt, daß die Populationen nicht individuenreich sind.

S. oblonga zeigt von den einheimischen Succineen die niedrigste Besiedlungsdichte. Auf dem Quadratmeter fand ich auf der Rheininsel Nonnenau/Mainz 1-5, bei Bischofsheim (Fundort seit 1962 durch Straßenbau nicht mehr vorhanden) 3-8, in einem Straßengraben bei Ingelheim/Rhein hingegen 20-50 Individuen, doch war hier die Ausdehnung der Population nicht groß (ca. 5 m²). Nie erreicht *oblonga* so hohe Individuenzahlen pro Quadratmeter wie die anderen Succineen.

Im Herbst 1961 und 1962 wurden auf der Insel Nonnenau unter zerstreut liegendem Pappellaub auf einer Wiese bis zu 4 Tiere unter einem Blatt gefunden. Hierbei handelt es sich um eine Anhäufung auf kleinsten Raum ohne daß dabei die Individuenzahl/m² höher liegt.

IV. Begleitfunde.

Da *oblonga* sowohl in feuchten als auch trockenen Bereichen zu finden ist, lassen sich andere Pulmonaten nicht zu einer Standortcharakterisierung heranziehen. So fand ich *oblonga* einerseits in unmittelbarer Nachbarschaft von *Succinea elegans* und *Succinea putris, Zonitoides nitidus, Cochlicopa lubrica, Trichia sericea,* andererseits jedoch mit *Helicella itala, Abida frumentum, Pupilla muscorum, Chondrula tridens.*

V. Lebensweise.

Bollinger (1909) erwähnt eine verborgene Lebensweise. Nur bei nasser Witterung kämen die Tiere hervor, dann oft mit Erde bedeckt. Ehrmann (1937) berichtet auch von einer, durch getrockneten Schleim befestigten Erdkruste auf der Schale. Rieper (1913) betont, er habe *oblonga* niemals in der Nähe von Wasser gefunden.

S. oblonga ist eine ausgesprochene Bodenform, die sich nur wenige Zentimeter vom Erdboden entfernt. Die größte gemessene Höhe war 25 cm, meist sind es 0-10 cm. Die Tiere steigen nur selten an Pflanzen empor, sondern sitzen meist auf am Boden liegenden Blättern von Bäumen und abgestorbenen Grasblättern. Typisch ist ihre Ombrophilie. Nur bei genügender Feuchtigkeit verläßt *oblonga* ihren geschützten und schattigen Aufenthaltsort. Gern kriecht sie an Spülsäumen schattiger Gewässer. Die bevorzugtesten Standorte scheinen Grasbüschel zu sein, wo sie sich unter den abgestorbenen Blättern aufhält.

Im Zuchbehälter verläßt sie den Boden nur selten und hält sich die überwiegende Zeit unter den Futterblättern verborgen. Dieser Lebensweise verdankt es *oblonga* wohl, daß sie nur selten gefunden und daher oft übersehen wird.

VI. Ernährung.

LEHMANN (1873) nennt Pflanzenblätter in Erdbodennähe, BOLLINGER (1909) pflanzliche Verfallsprodukte, FRÖMMING (1954) Grünalgen als Hauptnahrung sowie zarte Blätter von Kräutern.

S. oblonga ernährt sich während des ganzen Jahres von abgestorbenen, noch wenig zersetzten Pflanzenteilen, vorwiegend von abgefallenen Blättern und abgestorbenen Gras. Mit Vorliebe werden Pappelblätter, von der Unterseite her angenagt, jedoch, vor allem bei Jungtieren, keine Löcher ausgefressen (wie bei *putris*) sondern nur Zellschichten abgeraspelt. Auf lebenden Pflanzen wurden zwar Tiere angetroffen, nie fanden sich dort aber Fraßspuren. Daß Grünalgen die Hauptnahrung bilden sollen, scheint mir aufgrund der Fraßbilder unwahrscheinlich.

VII. Biologie des Wasserhaushalts.

Über die Biologie des Wasserhaushalts bei *oblonga* ist bisher nichts bekannt.

S. oblonga ist weder eine ausgesprochen hygrophile noch xerophile Art. Sie dürfte eher als mesophil zu bezeichnen sein. Sie verträgt besser als andere Succineen Trockenheit, wie das schon aus dem Biotop hervorgeht. Ihre Aktivität wird jedoch vom Feuchtigkeitsgehalt ihrer Umgebung beeinflußt. Sie kriecht nur bei genügender Feuchtigkeit umher, obwohl sie auch in trockenen Gebieten vorkommt.

Bei Trockenheit zieht sich *oblonga* in unmittelbare Bodennähe zurück und heftet sich einer Unterlage an. Der Ausbildung des Trockenhäutchens geht, anders als bei *putris,* ein Ruhestadium voraus (Abb. 2).

Das Vermögen in trockenen Gebieten leben zu können, verdankt sie ihrer Ombrophilie. Die Tiere sind so tagsüber vor zu großer Insolation geschützt, indem sie sich unter Laub, Pflanzenteilen und Steine verkriechen. *S. oblonga* ist nach meinen Beobachtungen die einzige einheimische Bernsteinschnecke, die sich bei Trockenheit in die Erde bzw. Erdspalten verkriecht.

Dennoch ist die Schnecke besonderen Belastungen ausgesetzt. Die Temperatur ist in Trockengebieten, vor allem in solchen ohne dichte Vegetation, in Bodennähe bei starker Insolation sehr hoch. *S. oblonga* steigt dennoch nicht an Pflanzen empor. Einen Verdunstungsschutz — neben der Tarnung — kann das

artcharakteristische Bekleben des Gehäuses mit Erde und Exkrementen sein. Diese Schicht vermag Wasser aufzunehmen.

S. oblonga verträgt weit weniger Feuchtigkeit als die anderen Succineen. Aus dem Wasser versucht sie schnell zu entkommen. Jungtiere halten sich zwar mit Vorliebe in feuchten, keinesfalls aber nassen Bereichen auf. Im Wasser sterben sie sehr schnell. Ist *oblonga* auch an Ufern stehender Gewässer zu finden, so doch niemals unmittelbar an der Wasserlinie.

VIII. Biologie der Fortpflanzung.

A. Zeitpunkt der Kopula.

Nach LEHMANN (1873) finden Kopulationen im Mai und August statt. BOLLINGER (1909) und HAZAY (1881) geben die Monate April und Juli an. Weitere Angaben liegen nicht vor.

Die bei *putris* gemachten Angaben lassen sich hier übertragen. Bedingt durch die verborgene Lebensweise ist es schwer, Kopulationen im Biotop zu beobachten. Ich konnte Begattungen vom zeitigen Frühjahr bis zum Spätsommer feststellen, aber nur jeweils bei wenigen Tieren. Im Labor kopulierten die Tiere während des ganzen Jahres, was wiederum auf das Fehlen eines festgelegten Rhythmus' schließen läßt.

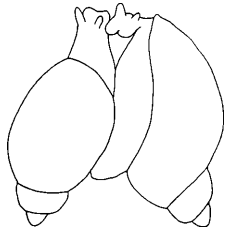


Abb. 14. *Succinea oblonga:* Kopulationsstellung in Aufsicht.

Wie auch bei *putris* kopulieren die Tiere in Perioden erhöhter Aktivität, in denen sie umherkriechen und leichter einen Partner finden. Die Partner begatten sich sowohl in den Vormittags- als auch Nachmittagsstunden. Am Abend oder in der Nacht wurden keine Kopulationen beobachtet.

B. Die Kopula.

Ältere Befunde liegen nicht vor.

Die Kopula findet in der Regel auf dem Erdboden oder daraufliegendem pflanzlichen Substrat statt. Im Versuchsbehälter wurde sie stets auf dem Boden der mit Fließpapier ausgelegten Schale ausgeführt. War das Papier zu naß oder stand Wasser im Behälter, krochen die Tiere auf die Unterseite des Deckels und begatteten sich dort.

Das Kopulationsverhalten gleicht dem von *putris*. Während der Begattung verändern die Tiere ihre Haltung nicht (Abb. 14). Sie sind jedoch gegen äußere Störungen weit weniger passiv als *putris*: Bei Störung kann die Kopula vorzeitig abgebrochen werden.

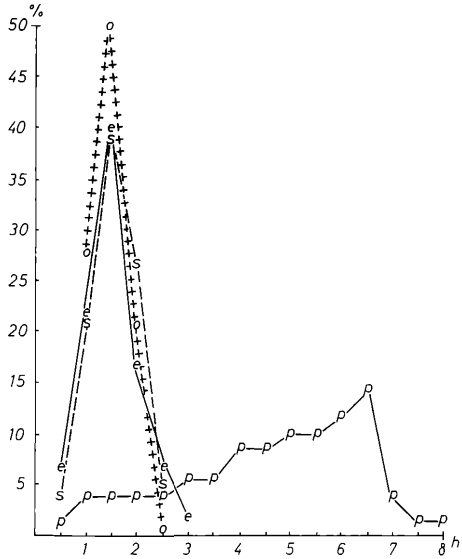


Abb. 15. Kopulationsdauer bei *S. putris* (p), *oblonga* (o), *elegans* (e) und *sarsi* (s) Ordinate: Anzahl der Paare in %.

Die Kopulationsdauer beträgt 40-135 Minuten. Sie liegt im Mittel bei 75-100 Minuten (Abb. 15), ist also bedeutend kürzer als bei *S. putris*. Die Trennungsversuche beider Partner dauern bis zu 20 Minuten. Sofort nach Beendigung der Kopula kriechen die Tiere davon.

C. Spermaübertragung und Häufigkeit der Begattungen.

In der Regel werden bei einer Kopula von und an beide Partner Spermien übertragen. Nach beendigter Kopulation sind die Receptacula semines beider Partner mit Sperma gefüllt. Nur in zwei Fällen (Kopulationsdauer 65 und 85 Minuten) war das Receptaculum des aktiven Partners leer. Es handelte sich um eine Erstkopula gleichgroßer Tiere. Auch bei *oblonga* scheint die Spermienübertragung von beiden Tieren zwar während einer Begattung, nicht jedoch gleichzeitig zu erfolgen.

Die Begattung erfolgt während einer Fortpflanzungsperiode wie bei *putris* mehrere Male. Von 12 Versuchstieren fanden nach einer ersten Kopula bereits nach 5 Tagen (4 Tiere), 8 Tagen (2 Tiere) und 12 Tagen (6 Tiere) weitere Kopulationen statt. Bei drei Paaren erfolgten keine neuen Begattungen innerhalb eines Monats (Juli 1962).

D. Zeitraum: Kopula — Eiablage.

Die Zeitspanne zwischen Kopula und Eiablage ist sehr variabel. Die Werte schwanken zwischen 4 Tagen und 4 Wochen. In der Regel erfolgt die Eiablage nach 5-10 Tagen.

E. Die Gelege.

LEHMANN (1873) verdanken wir die einzige Angabe: Eigröße 0·5 mm.

Das Ei mißt etwa 0·8-1·1 mm im Durchmesser, wobei die Durchschnittsgröße bei 0·9 mm liegt. LEHMANN's Angabe scheint von Eiern zu stammen, die infolge Eintrocknung an Volumen verloren haben. Die Eier werden zu mehreren, nebeneinander, selten aufeinander abgelegt. Eine die Eier verbindende Gallerte fehlt. Die Eier verkleben sich aber gegenseitig. Die Eizahl ist schwankend, aber niedriger als bei den anderen untersuchten Arten, was bei der Kleinheit der Tiere nicht verwundert und liegt bei 1-15 je Gelege. Gelege mit 3-5 Eiern überwiegen. Ablagen jüngerer Tiere unterscheiden sich in der Eizahl nicht von ausgewachsenen Tieren (Abb. 11).

Anders als bei *putris* werden die Eier nicht zu einem einzigen Gelege pro Tag vereinigt, sondern können in mehreren kleinen Streugelegen, mehrere Zentimeter weit entfernt abgelegt werden. Dabei werden zu älteren Eiern oft neue gelegt, so daß Gelege von über 20, unterschiedlich weit entwickelten Eiern, entstehen, die auch von verschiedenen Tieren stammen können. Die Eier werden grundsätzlich am Erdboden, in Erdspalten oder unter Substrat abgelegt. Infolge ihrer Kleinheit und das Fehlen der Gallerte sind sie mehr als die Eier von *putris* der Gefahr der Austrocknung ausgesetzt. Die Eiablage dauert nur wenige Minuten bis zu einer halben Stunde, wobei die typische, bei *putris* beschriebene Haltung eingenommen wird. Der Zeitraum zwischen mehreren, hintereinanderfolgenden Ablagen geht aus Abb. 16 hervor.

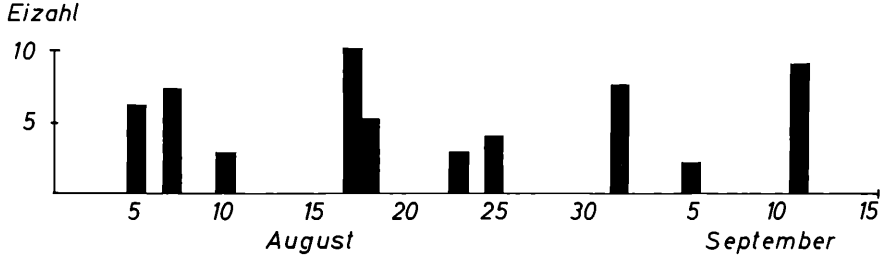


Abb. 16. *Succinea oblonga:* Eiablagen eines Tieres nach einer Kopula.

F. Zeitpunkt der Eiablage und Entwicklung der Eier.

LEHMANN (1873) verdanken wir die bisher einzige Angabe: Die Eier werden im Mai und August abgelegt. Die Entwicklungsdauer beträgt 14 Tage.

Die Eiablage richtet sich nach den gleichen Faktoren wie bei *putris*. Im Biotop habe ich während dreier Jahre keine Eier finden können. Aufgrund gesammelter Jungtiere und Beobachtungen von Freilandzuchten kann ich sagen, daß die ersten Eier im April, die letzten im Oktober abgelegt werden. Aus der Zahl und Größe der untersuchten Tiere ist zu schließen, daß die Hauptfortpflanzungszeit in die Monate August und September fällt. Im Oktober sammelte ich die meisten Tiere mit einer Größe von 1-2 mm. Die Eier sind durchsichtig farblos

bis weiß. Sie büßen ihre Form auch im Laufe der Entwicklung nicht ein. Dank ihrer Durchsichtigkeit läßt sich die Furchung gut beobachten. Bei 8 Tage alten Eiern (21°C) sind Kopf, Fuß und Eingeweidesack gut zu sehen. Die Pigmentierung des Weichkörpers mit Ausnahme der Augen erfolgt erst außerhalb des Eies.

Die Entwicklungsdauer der Eier ist wiederum temperaturabhängig (Abb. 13). Die Eier eines Geleges entwickeln sich gleichmäßig. Gleichzeitig verläuft auch der Schlüpfakt aller Tiere.

G. Die Entwicklung der Jungtiere.

Die Jungtiere sind farblos bis weiß und etwa 1 mm groß. Die Schale ist durchsichtig und nur sehr schwach gestreift. Nach 5 Tagen färbt sich als erstes Organ die Mitteldarmdrüse. Die Pigmentierung des Weichkörpers beginnt erst nach drei Wochen. Die Schale ist nach 8-10 Tagen gelb gefärbt.

Abb. 17. *Succinea oblonga:* Jungtier (4 Wochen alt) mit kotverkrusteter Schale.

Bereits nach 3-4 Tagen ist das Gehäuse mit einer Schicht von Exkrementen und Erde bedeckt (Abb. 17), so daß sich die Tiere kaum von der Umgebung abheben. Nach 3-3½ Wochen sind die Tiere ausgefärbt und etwa 2 mm groß.

IX. Das Verhalten im Winter.

Die einzige Angabe stammt von Bollinger (1909): Im März verläßt *Succinea oblonga* ihre winterliche Behausung.

Sucht man an Überwinterungsorten von *putris*, so wird man auch *elegans*, nur sehr selten aber *oblonga* finden. *S. oblonga* sucht für die Überwinterung Erdspalten und Erdlöcher auf und ist nur selten unter Laub und Rinde zu finden. Wie *putris* bildet auch sie ein Trockenhäutchen aus, mit dem sie sich am Substrat festheftet. Die Lage, die dabei eingenommen wird, ist die gleiche wie bei *putris*.

S. oblonga zieht sich später als die anderen einheimischen Arten in die Schlupfwinkel zurück, die sie in der ersten Zeit bei warmer Witterung noch häufig verläßt. Im zeitigen Frühjahr ist sie die erste Art, die die Winterruhe beendet, etwa im März—April.

X. Generationen, Alter.

HAZAY (1881) gibt ein Lebensalter von 1½ bis 1¾ Jahren an.

Die Tiere werden bei einer Größe von 5-6 mm nach 5-6 Monaten geschlechtsreif. Die meisten Jungtiere überwintern im juvenilen Stadium und erlangen ihre Geschlechtsreife erst im kommenden Jahr. Jungtiere des Frühjahres werden im gleichen Jahr fertil. *S. oblonga* erreicht ein Alter von 1½ bis 2 Jahren.

XI. *Leucochloridium*-Befall.

Eine Infizierung dieser Art ist bisher nicht bekannt und wurde auch von mir in keinem Falle, weder äußerlich noch anatomisch, festgestellt.

Succinea (Oxyloma) elegans RISSO 1826.

I. Geographische Verbreitung.

A. Horizontale Verbreitung.

S. elegans ist eine europäisch-asiatische Art. Ihre Verbreitung erstreckt sich im Norden auf die Britischen Inseln, Dänemark (NILSSON 1933; SCHLESCH 1934-1936; ODHNER 1948/49), Island, Skandinavien und Grönland. In Norwegen ist sie bis zum 69° nördlicher Breite nachgewiesen. In Schweden und Finnland folgt sie der Ostseeküste (ODHNER 1945). Auf Gotland und Öland ist sie vertreten. Im Osten kommt *elegans* in den Baltenländern bis Estland vor (KRAUSP 1936; SCHLESCH & KRAUSP 1938). In der Sowjetunion ist sie im europäischen und asiatischen Teil beheimatet und erreicht Sibirien (MELNITSCHENKO 1935; LICHAREW & RAMMELMEIER 1952). Im Südosten Europas ist die Art in Kroatien, dem Krain, Dalmatien, Herzegowina, Montenegro, Bosnien, Mazedonien, Thrazien, Albanien und Bulgarien nachgewiesen (JAECKEL, KLEMM, MEISE 1957). Ihre Verbreitung erstreckt sich über die Krim nach Kleinasien. Im Süden ist *elegans* in den Mittelmeerländern (mit Ausnahme von Teilen der drei Südhalbinseln Europas) bis Nordafrika und Unterägypten beheimatet. In Europa ist *elegans* allgemein verbreitet. Sie fehlt auf Sylt, Amrum, Föhr und den nordfriesischen Marschinseln (JAECKEL 1954). In Deutschland kommt sie fast überall vor.

B. Vertikale Verbreitung.

S. elegans kommt vom Meeresspiegel bis in Gebirgslagen vor. In den Alpen erreicht sie bei Davos 2000 m (WOLF 1934), im Engadin 1800 m (BOLLINGER 1909), in den galizischen Karpaten 700 m, im Erzgebirge 425 m (JAECKEL 1962), in Schweden (Jämtland) 292 m (ODHNER 1945) und in Norwegen noch über 500 m (ÖKLAND 1925).

II. Der Biotop.

Biotopbeschreibungen geben LEHMANN (1873), BOLLINGER (1909) und FRÖMMING (1954). Norddeutsche Biotope analysiert JAECKEL (1954, 1962). Danach kommt *S. elegans* (f. ventricosa PICARD 1840) auch an Ufern von Brackgewässern der Nord- und Ostsee bei einem Salzgehalt bis 14‰ vor. Dänische Biotope charakterisiert ODHNER (1948/49).

S. elegans ist eine zönophile, hygrophil-eurytope Art. Der Biotop ist noch mehr als der von *putris* durch seine unmittelbare Wassernähe gekennzeichnet. Charakteristische Biotope sind die Ufer stehender Gewässer und Flüsse, sehr feuchte Wiesen und Auwälder. Im Gegensatz zu *putris* findet man diese Art auch auf im Wasser stehenden Pflanzen, sowie unmittelbar an der Wassergrenze im Ufergenist, an angeschwemmten Holz- und Pflanzenteilen. Nachfolgend seien wiederum die wichtigsten pflanzensoziologischen Einheiten aufgeführt:

Plantaginetea (Plantaginetalia: Agropyro-Rumicion crispi).
Litorelletea (Litorelletalia: Litorellion, Helodo-Sparganion).
Phragmitetea (Phragmitetalia: Phragmition, Scirpo-Phragmitetum, Glycerietum maximae, Oenantho-Rorippetum, Phalaridetum arundinaceae; Sparganio-Glycerion; Magnocaricion).
Montio-Cardaminetea (Cardaminetalia: Cardamino-Montion).
Molinio-Arrhenatheretea (Molinietalia: Calthion, Filipendulo-Petasition, Molinion).
Alnetea (Alnetalia glutinosae: Alnion glutinosae).
Fagetea (Populetalia: Alno-Ulmion).

Die aufgeführten pflanzensoziologischen Einheiten zeigen eine beträchtliche Einschränkung durch den Faktor Wasser. Die Abgrenzung des Biotopes ist bei *elegans* einfacher und genauer als bei *putris*.

III. Populationsdichte.

CLESSIN (1876) und FRÖMMING (1954) berichten von einer großen Populationsdichte.

Die Populationsdichte ist größer als bei *oblonga* und auch *putris*. Sie unterliegt aber großen Schwankungen. Auf dem Kühkopf bei Guntersblum/Rhein zählte ich am Ufer eines beschatteten Gewässers 57 Tiere/m², auf der Insel Nonnenau in einem *Glyceria*-Bestand 21 Tiere/m² und an einem mit *Phragmites* bestandenem Tümpelrand (sehr schattig!) 12/m². Auf einem schlammigen Wiesenweg bei Heidesheim/Rhein sammelte ich hingegen 128 Tiere/m². Oft findet eine lokale Häufung statt, während in unmittelbarer Nähe kaum Tiere anzutreffen sind. Die angegebenen Zahlen sind also jeweils auf einen engen Fundort begrenzt.

IV. Begleitfunde.

Nach JAECKEL (1962) findet man im Habitat von *S. elegans* häufig *Vertigo moulinsiana* (DUPUY).

Als typische Schnecken, die im gleichen Biotop wie *elegans* leben, fand ich: *Galba palustris, Succinea sarsi* und *putris, Arion rufus, Perforatella incarnata, Deroceras laeve* und *reticulatus, Trichia sericea, Lacinaria biplicata.* Oft bildet *elegans* ausschließlich Mischpopulationen mit *sarsi.*

V. Lebensweise.

ODHNER (1948/49) schreibt, *elegans* halte sich an offenen Seen und Flüssen dicht am Wasserrand auf. BOLLINGER (1909) und CLESSIN (1912) machten bereits früher entsprechende Angaben.

Mit Vorliebe hält sich *elegans* in halbschattigen Bereichen auf. Sie meidet dichte Vegetation und Dunkelheit. Auf kurzhalmigen Wiesen ist sie auch stärkerer Insolation ausgesetzt, hält sich dann aber immer auf dem feucht-nassen Untergrund auf.

S. elegans ist mehr als *putris* eine Bodenform. Auf schlammigem Boden von Flußufern, Gräben und Tümpelrändern ist sie häufig und individuenreich vertreten. Diese Uferstellen sind manchmal auch vegetationslos. Man kann *elegans* im Gegensatz zu *putris* als limicole Art bezeichnen. Häufig fand ich sie ausschließlich auf unmittelbar an das Wasser grenzenden Schlamm und vom Wasser nur bis zu einem halben Meter entfernt.

Die Tiere besteigen aber auch Pflanzen, vor allem nach Niederschlägen. Nie kriechen sie aber so hoch wie *putris* es tut. In den Sommermonaten fand ich sie meist bis zu einer Höhe von 35-50 cm. Im Frühjahr und Herbst halten sich die Tiere nur am Erdboden auf.

VI. Ernährung.

FRÖMMING (1954, 1962) gibt vergilbte und verrottete Pflanzenteile, weniger lebende Pflanzen als Nahrung an.

S. elegans ernährt sich sowohl von lebenden als auch abgestorbenen Pflanzenteilen. Sie sitzt häufig an *Acorus calamus, Iris pseudacorus, Typha, Phalaris* und *Glyceria*. Diese Pflanzen sind zugleich Futterpflanzen. Die Hauptnahrung bilden jedoch abgestorbene und verwesende Pflanzenteile sowie schlammiger Detritus. Die meisten Individuen finden sich auf fast vegetationslosem Boden vor und suchen keine Pflanzen zur Nahrung auf. An angespülten Blättern, die in Verwesung begriffen und naß sind, sammeln sie sich oft so dicht an, daß man die Nahrung selbst kaum sieht. In Fundorten von *elegans* tragen die Pflanzen weit weniger Fraßspuren als an solchen von *putris*.

Die Zuchttiere im Labor wurden nur mit abgestorbenen Pflanzenteilen, vor allem Pappellaub, gefüttert. Diese einseitige Ernährung scheint Wachstum und Fortpflanzung in keiner Weise zu beeinträchtigen.

Vereinzelt konnte ich beobachten, daß tote Schnecken (*Planorbarius* und *Galba*) die angespült waren, benagt wurden. Bei Kalkmangel benagen die Tiere, wie bereits von *putris* erwähnt, das eigene Gehäuse (Abb. 1). Solche Fraßspuren lassen sich bei sehr vielen Tieren feststellen. Jungtiere ernähren sich ausschließlich von weichen, abgestorbenen Pflanzenstoffen.

VII. Biologie des Wasserhaushalts.

Mit einigen Autoren (CLESSIN 1876; DORSMAN & DE WILDE 1929; SCHMIDT (bei NEUMANN 1929)), die *elegans* eine amphibische Lebensweise zusprechen, hat sich FRÖMMING (1960) auseinandergesetzt. Er stellte fest, daß *elegans* nach 5-6 Stunden Wasseraufenthalt (19·8-21·3°C) stirbt.

S. elegans schützt sich gegen Trockenheit auf zweierlei Art und Weise. Im vegetationsarmen Habitat — Schlammufer von Teichen und Flüssen — ist ein besonderer Schutz nicht notwendig. Die Tiere leben hier in unmittelbarer Wassernähe. Bei Trockenheit folgen sie dem sinkenden Wasserspiegel.

Im vegetationsreichen Biotop steigt *elegans* bei Trockenheit an Pflanzen bis zu 35-40 cm Höhe empor. Dort suchen die Schnecken geschützte Stellen wie *putris* auf, bilden ein Trockenhäutchen und überdauern so das ihnen ungünstige Wetter. So wurden am 30. 6. 1962 an einem meiner Fund- und Sammelplätze auf der Rheininsel Nonnenau während einer Trockenperiode Tiere nur in einer Höhe von 35-40 cm an *Phalaris, Glyceria* und *Iris* gefunden. Ein Kriechen zum Wasser war für die Tiere nicht möglich, da das isoliert liegende sumpfige Gelände völlig ausgetrocknet war.

S. elegans verträgt im Versuch fast oder ebensoviel Trockenheit wie *putris*. Eine Trockenruhe von 3 Monaten überstanden 3 von 20 Versuchstieren bei 20°C und 45-50% rel. Luftfeuchtigkeit. Das Trockenhäutchen, das schon nach sehr kurzer Zeit gebildet wird (Abb. 2) wirkt auch bei *elegans* stark verdunstungshemmend. Bei Beschädigung oder Verlust dieser Haut trocknen die Tiere in kürzester Zeit aus und sterben. Bei 21°C und 90% rel. Luftfeuchtigkeit starben 3 von 10 Tieren nach 36 Stunden, nachdem die Trockenheit entfernt wurde, obwohl die Tiere am Ort und in Ruhe verblieben. Die restlichen Tiere starben nach 4 (4 Tiere) bzw. 5 (3 Tiere) Tagen.

S. elegans ist eine extrem hygrobionte Art, die aber keinesfalls als amphibisch zu bezeichnen ist. Ich habe sie während dreier Jahre nie lebend im Wasser finden können. Ins Wasser gesetzte Tiere versuchten schneller als *putris* an Land zu kriechen.

VIII. Biologie der Fortpflanzung.

A. Zeitpunkt der Kopula.

Erste Angaben macht HAZAY (1881): Kopulationen finden in den Monaten April und Juli statt. FRÖMMING (1954) stellt eine so kurze „Brunstzeit" in Frage.

S. elegans wurde im Gebiet von Anfang April (vereinzelt) bis zum August in Kopula angetroffen. Dabei nimmt die Häufigkeit in den Monaten Mai und Juni zu, um im Juli ihren Höhepunkt zu erreichen. Die letzten Kopulationen konnten bei Mainz (Rheininsel Nonnenau) am 27. 8. (1962) (3 Paare) beobachtet werden. Im Labor kopulierten die Tiere während des ganzen Jahres.

B. Die Kopula.

Ältere Befunde existieren nicht.

Über die Abhängigkeit der Kopula von äußeren Faktoren gilt das über *putris* gesagte. Unter konstanten Laborbedingungen wurde wiederum eine Häufigkeit der Kopulationen zu bestimmten Zeiten beobachtet (Abb. 3, 18). Abbildung 18 zeigt, daß die Kopulationen in den Vormittags- und Nachmittagsstunden stattfinden. Bei Dämmerung oder Dunkelheit wurden — mit einer Ausnahme (Paar Nr. 8 in Abb. 18) — keine Begattungen festgestellt.

	1.7. 1962	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19	20
1	a 10 25			b 8 20	a 10 40		nicht	beobachtet			a 14 45		b 15 15				a 18 30		a 13 30	
2	a 9 45				a 11 25						b 15 30								a 15 00	
3	a 9 20	b 15 00		a 8 20							a 15 05			b 12 45						a 13 10
4	a 11 30		b 8 50		b 9 30				a 12 20	a 18 10	a 16 35		a 14 00	b 17 00						
5	a 11 25		b 9 30		a 8 35	b 13 45				b 17 45							a 13 20	b 17 00		
6	a 11 30		a 10 00							b 16 55	a 14 45	a 15 40	a 17 00					a 16 50		
7	a 9 35				b 13 45				a 12 20	a 13 15	a 14 45	a 15 20					b 12 00	b 16 00	a 14 15	
8	a 10 00	a 14 55			a 14 40	a 14 25				a 21 15	a 16 15	a 15 50						a 16 00		a 11 30
9	a 10 10				a 10 40				b 12 30		b 14 45	a 15 35	b 17 30			a 15 30			a 17 00	
10		a 13 50			a 10 40						a 15 00							a 15 00		a 12 00
11		a 14 30								a 17 45	a 14 45		a 13 30		b 14 45		a 18 30		a 17 00	a 16 40
12		a 16 10			a 15 00	a 14 25				a 13 15	a 14 45		a 15 30	a 17 00					a 13 10	
13		a 16 10							b 15 00		a 14 45	a 12 40	a 13 30	a 11 00		a 14 45	b 17 10	a 15 00		
14	a 9 40		b 13 20						a 14 40								b 18 15			

Abb. 18. *Succinea elegans.* Text wie bei Abb. 4.

Die Kopula findet meist auf dem Erdboden statt. Das Kopulationsverhalten ist dabei das gleiche wie bei *putris*. Die Anschwellung im Bereich des Atrium genitale erreicht jedoch nicht die Intensität wie bei *putris*. Die Passivität gegenüber der Umwelt ist die gleiche wie bei *putris*.

Die Kopulationsdauer beträgt 30-190 Minuten. Der durchschnittliche Wert liegt bei 90-120 Minuten (Abb. 15). Wie bei *putris* versucht das aktive Tier den (selten) nicht begattungsbereiten Partner zu stimulieren.

C. Spermienübertragung.

Rieper (1913) sprach die Vermutung aus, daß bei der Kopula der Succineen nur das passive Tier Sperma empfangen würde. Die Kleinheit des aktiven Partners sowie Rieper's Vermutung wurden von Simroth und Hoffmann (1928) als Proterandrie gedeutet. Es heißt hierzu: „... Ausnahmslos ist der aktive Partner kleiner als der passive. Das heißt aber nichts anderes, als daß hier die ausgesprochenste Proterandrie vorherrscht". Rieper selbst hatte lediglich beobachtet, daß der aktive Partner meist kleiner als der passive, oft gleichgroß und nur selten größer sei als der passive!

Bei *elegans* ist — wie auch bei *putris* und *sarsi* — die Größe (als Maß dient die Schalengröße) des aktiven und passiven Partners jahreszeitlich unterschiedlich. Gleich Rieper konnte ich beobachten, daß in den Monaten April und Mai der aktive Partner überwiegend kleiner ist als der passive. Die graphische Darstellung in Abb. 19 zeigt dies in der Ausbildung zweier Maxima.

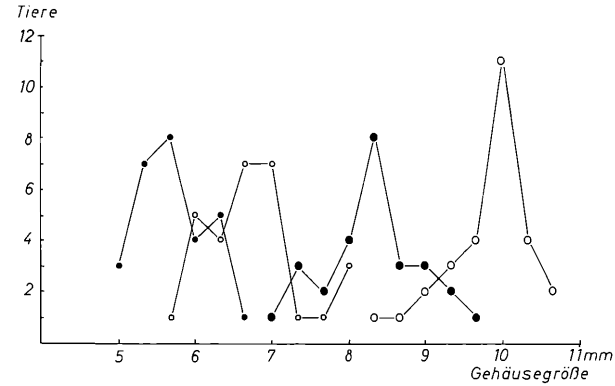


Abb. 19. *Succinea elegans:* Größe der Kopulationspartner (Rheininsel Nonnenau) während der Winterruhe (● = später aktives Tier, ○ = später passives Tier) und bei den ersten Kopulationen am 26. 4. 1963 (● = aktiv, ○ = passiv).

In den Sommermonaten ergibt sich hingegen ein anderes Bild (Abb.20). Die aktiven Partner sind nicht nur größer als die Vergleichstiere des Frühjahrs, sondern oft auch größer als ihre passiven Partner. Im April ergab sich eine durchschnittliche Schalenlänge (Mittelwert von jeweils 28 Individuen) von 7·9 mm (aktiv) und 9·6 mm (passiv). Die entsprechenden Werte lagen im August (Mittelwert von jeweils 36 Individuen) bei 15·3 und 15·4 mm. Ein Unterschied in der Körpergröße zwischen aktiven und passiven Tieren ist damit kaum mehr vorhanden.

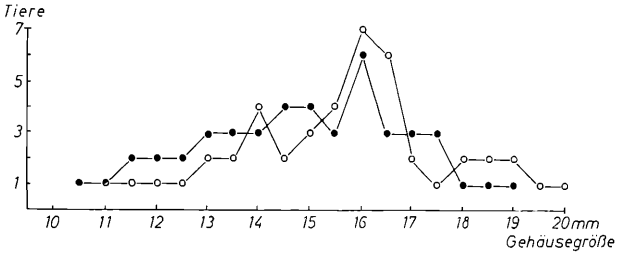


Abb. 20. *Succinea elegans:* Größe der Kopulationspartner am 12. 8. 1963 (Rheininsel Nonnenau) (● = aktives, ○ = passives Tier).

Unmittelbar nach der Kopula abgetötete Tiere wiesen bei beiden Partnern ein gefülltes Receptaculum seminis auf, gleich, ob es sich um Tiere vom April oder August handelte.

Zur Kontrolle wurden Jungtiere getrennt aufgezogen. Bei der ersten Kopulation wurde wechselseitig Sperma übertragen. Hier hatten beide Partner nicht nur das gleiche Alter, die gleiche Größe, sondern waren auch gleichen Bedingungen ausgesetzt. Die Eiablage der Partner erfolgte zur gleichen Zeit.

Eine histologische Analyse des Zustands der Zwitterdrüse ergab sowohl bei aktiven als auch passiven Tieren ein einheitliches Bild. Abb. 21 zeigt den Ausschnitt eines Querschnittes durch die Zwitterdrüse eines aktiven Tieres, das Oocyten, Spermatocyten und Spermien zeigt.

Abb. 22 ist ein Ausschnitt eines Querschnittes der Zwitterdrüse des passiven Partners. Die Aufnahme zeigt, daß auch hier die männlichen Geschlechtsprodukte (Spermatocyten und Spermien) vorhanden sind, sich die Oocyten im gleichen Stadium der Entwicklung befinden. Die Acini der Zwitterdrüsen aktiver und passiver, kleinerer und größerer Tiere, beinhalten stets eine Menge reifer Spermien, die sich auch im Zwittergang in großer Menge vorfinden. Der physiologische Zustand der Zwitterdrüssen ist demnach bei allen Tieren, die an einer Kopula beteiligt sind, gleich. Die Größe der Oocyten beträgt im Durchschnitt 75 μm (gemessen wurde der kleinste und größte Durchmesser der größten Oocyten).

Diskussion.

Unter Proterandrie versteht man die Tatsache, daß bei zwittrigen Tieren die männlichen Keimzellen vor den weiblichen reifen. Das trifft für die meisten Pulmonaten zu. Diese Definition berücksichtigt das Kopulationsverhalten nicht. SIMROTH's und HOFFMANN's Begründung der Proterandrie, die auf einer Korrelation von Kleinheit der Individuen und aktivem Verhalten bei der Kopulation basiert, ist allein schon deshalb nicht richtig. Zudem trifft es ja nicht zu, daß nur das kleinere, aktive Tier bei der Kopula männlich funktioniert, sondern beide Partner Sperma aufnehmen und übertragen. Bei vielen Pulmonaten, zum Beispiel bei den Heliciden, tritt die Geschlechtsreife erst ein, wenn die Tiere die endgültige Größe erreicht haben, wenn die Ausbildung der Schale abgeschlossen ist (BOETTGER 1953). Bei einem kompliziert gestaltetem Mündungsrand ist dieser Zeitpunkt morphologisch fixiert. Bei den Succineen und Lymnaeen, Gruppen deren Vertreter nur eine einfach gebaute Schale ohne Sonderbildungen am Mündungsrand besitzen, tritt die Geschlechtsreife weit vor Erlangung der definitiven Körpergröße ein. Die Geschlechtsreife ist hier am Bau der Schale nicht zu erkennen; lediglich bei genauerer Kenntnis der Tiere an der Schalengröße.

Die Succineen sind proterandrisch. Der histologische Zustand der Zwitterdrüse ist bei den Kopulationspartnern, unabhängig von der Körpergröße zum Zeitpunkt der Begattung, gleich. Es finden sich sowohl in der Zwitterdrüse als auch im Zwittergang reife Spermien, doch keine reifen Eier vor. Die weiblichen Geschlechtszellen sind zwar nachweisbar, befinden sich aber noch im Oocytenstadium verschiedener Größe und Ausbildung. Eine morphologisch-physiologische Begründung der Aktivität eines Partners beim Kopulationsverhalten scheint nicht unmittelbar gegeben. Dennoch zeigen kleine, geschlechtsreife Tiere im Frühjahr ein aktives „männlicheres" Verhalten als größere Tiere, sind kopulationsfreudiger und suchen den Partner auf. Da in physiologischer Hinsicht keine Anhaltspunkte gegeben sind, könnte man von einer morphologischen Proterandrie sprechen, die der rein physiologisch bedingten Proterandrie der Succineen parallel läuft.

Die männliche Potenz geht bei den Succineen im Laufe der Individualentwicklung nicht verloren. Sie bleiben zeitlebens Simultanhermaphroditen. Der Grund für ein aktives Begattungsverhalten bei größeren Tieren (oder ausgewachsenen) im Sommer mag in der Tatsache begründet sein, daß in den Sommermonaten relativ weniger kleine geschlechtsreife Tiere vorhanden sind als größere. Selbst Schnecken, die bereits Eier abgelegt haben, können bei weiteren Kopulationen die aktive Rolle übernehmen und weiterhin Sperma übertragen. Der histologische Zustand der Zwitterdrüse — das Vorhandensein von Spermien und Oocyten — ist der gleiche wie bei kleineren Individuen (Abb. 23). Daraus ist zu schließen, daß innerhalb einer Fortpflanzungsperiode, die sich vom Frühjahr bis Spätsommer erstreckt, ein rhythmischer Wechsel von Spermien- und Eireife stattfindet, um eine Selbstbefruchtung auszuscheiden. Im Experiment läßt sich durch das Zusammensetzen von nur kleinen oder nur großen geschlechtsreifen Tieren des Frühjahrs beweisen, daß die Kopulationen nicht unterbleiben. Ebenso begatten sich isoliert aufgezogene kleine Tiere untereinander. Es bleibt somit ungeklärt, worin das „männlichere" Verhalten kleiner, eben geschlechtsreifer Tiere begründet liegt.

D. Häufigkeit der Begattungen.

Die Zahl der Begattungen ist bei *elegans* vergleichsweise hoch (Abb.18). Im Zeitraum von 20 Tagen kopulierten gleiche Partner 9 mal. Die Zahl dürfte zwar bei den gleichbleibend günstigen Bedingungen im Labor höher liegen als im Biotop, ein verzerrtes Bild wird dadurch nicht gegeben, da an verschiedenen Fundorten an vielen Tagen fast nur kopulierende Tiere vorgefunden wurden. Dafür mag die hohe Populationsdichte ebenfalls ein entscheidender Faktor sein.

Erstaunlich ist, daß einige Tiere vier Tage hintereinander kopulierten. Die Spermienübertragung kann in diesen Fällen nicht bedeutend sein. Daß Sperma übertragen wurde, konnte jedoch eindeutig festgestellt werden (am Präparat wiederholt kontrolliert).

E. Zeitraum: Kopula-Eiablage.

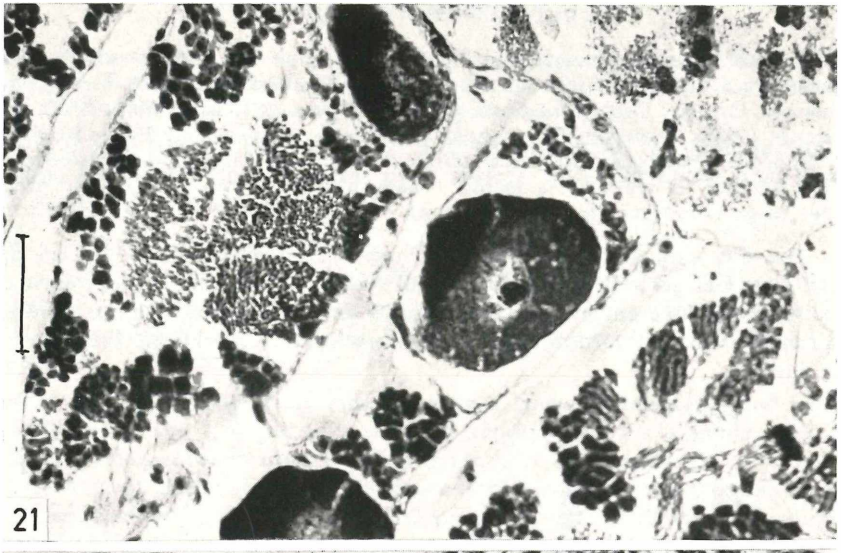
Der Zeitraum zwischen Kopula und Eiablage kann 5-25 Tage Tage bei gleichmäßigen, günstigen Bedingungen umfassen. Im Extrem (durch Trockenheit und damit bedingte Ruhephase) erfolgte die Eiablage 4 Wochen nach der Begattung. Ausschlaggebend scheint das jeweilige Reifungsstadium der Eizellen zu sein. Der Vorrat an Spermien reicht wieder für mehrere Eiablagen aus. Ein Tier legte nach einer Kopula innerhalb von 25 Tagen insgesamt 210 Eier (Abb. 24).

▶

Abb. 21. *Succinea putris:* Zwitterdrüse, Ausschnitt aus Querschnitt: aktives Tier. Gehäusegröße 15·6 mm.

Abb. 22. *Succinea putris:* Zwitterdrüse, Ausschnitt aus Querschnitt: passives Tier. Gehäusegröße 16·7 mm.

Abb. 23. *Succinea elegans:* Zwitterdrüse, Ausschnitt aus Querschnitt: Das Tier hat bereits Eier abgelegt (der Maßstab beträgt jeweils 50 μm).



21

22

23

F. Die Gelege.

Eier und Gelege beschreibt LEHMANN (1873). Die Eier von 1 mm ⌀ werden, verbunden durch eine eiweißartige Masse zu 10-20 abgelegt. GERMAIN (1930) macht gleiche Angaben. Orte der Eiablage beschreiben MOQUIN-TANDON (1855), GERMAIN (1930) und FISCHER (1939). FRÖMMING (1954) macht ausführliche Angaben über Ei- und Gelegegröße sowie Laichablage: Die Eizahl schwankt zwischen 6 und 150, die Eigröße zwischen 0·6 und 1·1 mm ⌀. Die Eigröße innerhalb eines Geleges kann unterschiedlich sein. Junge Tiere legen die Eier verstreut ab.

Die Eier sind kugelrund und im Durchmesser 0·8-1·3 mm groß. Daß die Eier eines Geleges verschiedene Größe aufweisen, konnte ich nicht feststellen, es sei denn, daß äußere Eier eines Geleges durch Verdunstung an Volumen verloren haben. Die durchschnittliche Größe der farblosen durchsichtigen Eier beträgt 1·0 mm.

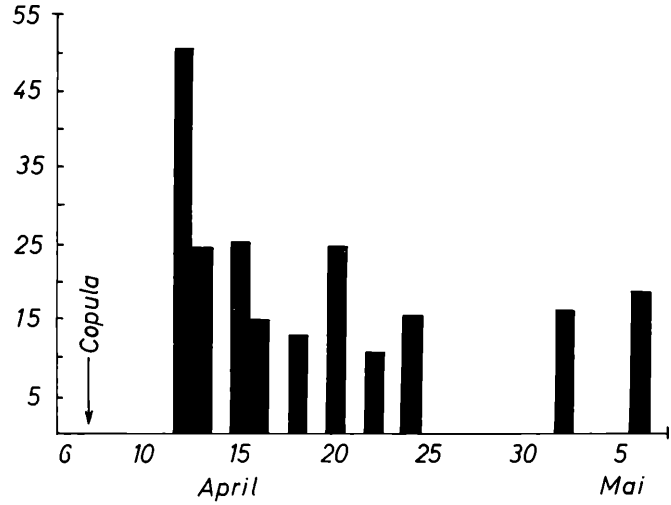


Abb. 24. *Succinea elegans:* Eiablagen eines Tieres nach einer Kopula.

Die Eier werden wie bei *putris* in Paketen abgelegt. Die Zahl ist äußerst variabel und schwankt in den Extremen zwischen 2 u. 169. Junge Tiere legen erheblich weniger Eier als ausgewachsene (Abb. 10-11). Die Durchschnittswerte liegen bei 7 bzw. 50.

Die Ablage erfolgt, besonders ausgeprägt bei jüngeren Tieren, in Streugelegen. Die Eier werden nur mit sehr wenig Gallerte verbunden, haften infolgedessen nur wenig aneinander. Das Aussehen der Gelege gleicht denen von *putris*. Die Ablage dauert 20 Minuten bis 3 Stunden.

Stets werden die Eier an sehr feuchte Orte abgelegt, die nicht selten Kontakt mit Wasser haben. Gegen Austrocknung sind die Eier sehr empfindlich. Stets sind die Orte schattig, Wind und Sonne wenig ausgesetzt. Daß Eier direkt ins Wasser abgelegt wurden, habe ich nicht beobachtet.

G. Zeitpunkt der Eiablage.

Nach GEYER (1927) werden zweimal jährlich Eier abgelegt, nach der Winterruhe und Mitte—Ende Juli. GERMAIN (1930) gibt die Monate Mai bis September an. FRÖMMING (1954) konnte Eiablagen von Mai bis August beobachten.

Im Biotop fand ich Eiablagen vom April bis September. Im Juni, Juli und Anfang August werden die meisten Eier abgelegt. Im Labor finden Eiablagen das ganze Jahr hindurch statt.

H. Entwicklung der Eier und Jungtiere.

Nach GERMAIN (1930) schlüpfen die Jungtiere nach 14-16 Tagen. FRÖMMING's Tabelle (1954) (ohne Temperaturangabe) ist eine Entwicklungszeit von 8-16 Tagen zu entnehmen.

Die Entwicklungsdauer ist auch bei *elegans* temperaturabhängig und geht aus Abb. 13 hervor. Die Eier entwickeln sich gleichmäßiger als bei *putris*. Selbst in großen Gelegen treten kaum Verzögerungen über 24 Stunden auf.

FRÖMMING's Beschreibung der Jungtiere (1954) kann bestätigt werden: Die Jungtiere sind farblos und etwa 1·0-1·2 mm groß. Die Schale ist durchsichtig und schwach gestreift. Die Streifung ist je nach Fundort unterschiedlich intensiv. Die Augen sind bereits im Ei pigmentert. Die Färbung sowie deren Intensitätszunahme verläuft wie bei *putris*, ist nur stärker.

Die Jungtiere sind ombrophil, wenn auch weniger als die von *oblonga*. Sie halten sich gern unter Blättern versteckt, die zugleich ihr Nährsubstrat sind. Die Ombrophilie nimmt mit Größe und Alter ab. Sie dürfte durch die größere Wasserverdunstung der kleinen Tiere bedingt sein.

Bei einer Schalengröße von etwa 7 mm erlangen die Schnecken die Geschlechtsreife.

IX. Verhalten im Winter.

HAZAY (1881) nennt Rasen und Moos, wassernahe Orte und hohle Röhrichtstengel als Überwinterungsorte. WOLF (1937) fand, daß „. die lebenden einjährigen Tiere sich an Halmen und Blättern zur Winterruhe festgekittet haben." HADDEN (1917) fand Tiere unter Rinde.

Die Winterruhe unterscheidet sich nicht von derjenigen von *putris* (siehe oben). *S. elegans* wurde fast immer in Begleitung dieser Art angetroffen.

X. Generationen, Alter.

Die Lebensdauer wird von HAZAY (1881) mit fast drei Jahren angegeben (eine dritte Überwinterung wird nicht erreicht). Laut CLESSIN (1912) ist *elegans* eine „einjährige Schnecke, die Mitte August ausgewachsen ist, ihre Eier ablegt und sich bis zur Winterruhe zu Gehäusen von 1½ bis 2 Umgängen entwickelt. Im kommenden Jahr erreichen sie im Monat Juli ihre volle Größe, um im Laufe des August abzusterben." WOLF (1934) gibt zwei Jahre an.

S. elegans wird nach 3-4 ½ Monaten geschlechtsreif. Nachkommen des zeitigen Frühjahrs können sich somit bereits im Juli bis Anfang August fortpflanzen, das entspricht zwei Generationen pro Jahr.

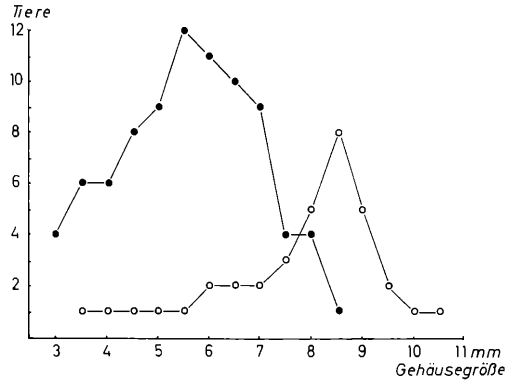


Abb. 25. *Succinea elegans:* Erlangte Gehäusegröße bei der Überwinterung in Les Eyzies/Frankreich (○) und Mainz (●).

Die Schalengröße (Länge) die bis zur Überwinterung erreicht wird, geht aus den Abb. 19 und 25 hervor. Die Größe der französischen Tiere aus Les Eyzies wird durch eine verlängerte Aktivität der Tiere im Herbst ermöglicht werden.

S. elegans überwintert nur einmal, erreicht also maximal ein Alter von 17 Monaten, da überwinterte Tiere Ende Juli bis Anfang September absterben. Im August findet man nur noch selten ausgewachsene Tiere. Im Labor konnte ich *elegans* bis zu 21 Monate am Leben halten. Diese Tiere entstammen Laborzuchten, hatten nicht kopuliert und des öfteren lange Zeit eine Trockenruhe durchgemacht. Im Biotop überwinterte Tiere konnten in keinem Fall länger als bis Mitte September am Leben gehalten werden. Früher als die beiden erstbehandelten Arten erlangt *elegans* ihre Geschlechtsreife, entsprechend kürzer ist ihr Lebensalter.

XI. *Leucochloridium*-Befall.

FRÖMMING (1954) erwähnt einen Fall einer mit *Leucochloridium macrostomum* infizierten *elegans*. Das gleiche berichtet 10 Jahre später VAN BENTHEM-JUTTING (zitiert nach FRÖMMING 1954). T. A. GINECINSKAJA fand unter 2850 untersuchten *elegans* im Wolga-Delta 37 infizierte Schnecken (Dokl. Akad. Nauk. SSSR, N.S. 1953, **88**: 177-179, zitiert nach FRÖMMING 1954).

S. elegans ist seltener von *Leucochloridium macrostomum* infiziert als *putris*. Innerhalb von 3 Jahren fand ich nur drei äußerlich sichtbar infizierte Schnecken. Bei einem dieser Tiere zählte ich in den Ommatophoren und im Vorderkörper 7 vollentwickelte, braune Sporocystenschläuche[6]), ein Beweis für die enorme Widerstandsfähigkeit der Schnecke.

Bei der Sektion von Alkoholmaterial aus Sipplingen erwiesen sich 4 von 7 Tieren als infiziert. Angaben über einen prozentualen Befall dieser Population können bei der geringen Anzahl mir zur Verfügung stehender Tiere freilich nicht gemacht werden.

---

[6]) HECKER, U. & THOMAS, E. „*Leucochloridium macrostomum* in Bernsteinschnecken (Succineidae), Encyclopaedia cinematographica, E 634, Farbfilm, Göttingen 1963.

Succinea (Oxyloma) sarsi Esmark 1886.

I. Geographische Verbreitung.

S. sarsi ist eine europäische Art. Jaeckel (1962) bezeichnet sie als boreal. Die Art ist auf Grund äußerer Merkmale nicht von *elegans* zu unterscheiden. Ältere Autoren (Moquin-Tandon 1855; Baudon 1877; Clessin 1882, 1887; Goldfuss 1900; Geyer 1927; Germain 1930) trennten beide Arten jedoch nach Schalenmerkmalen. Infolgedessen bleiben alle Verbreitungsangaben, die sich nicht auf Weichkörper-Merkmale beziehen, fraglich und sind zu überprüfen (in der Verbreitungskarte werden sie nicht berücksichtigt). Eine umfassende Verbreitungsangabe läßt sich heute noch nicht machen. Die Abb. 26 gibt europäische und deutsche Fundorte an.

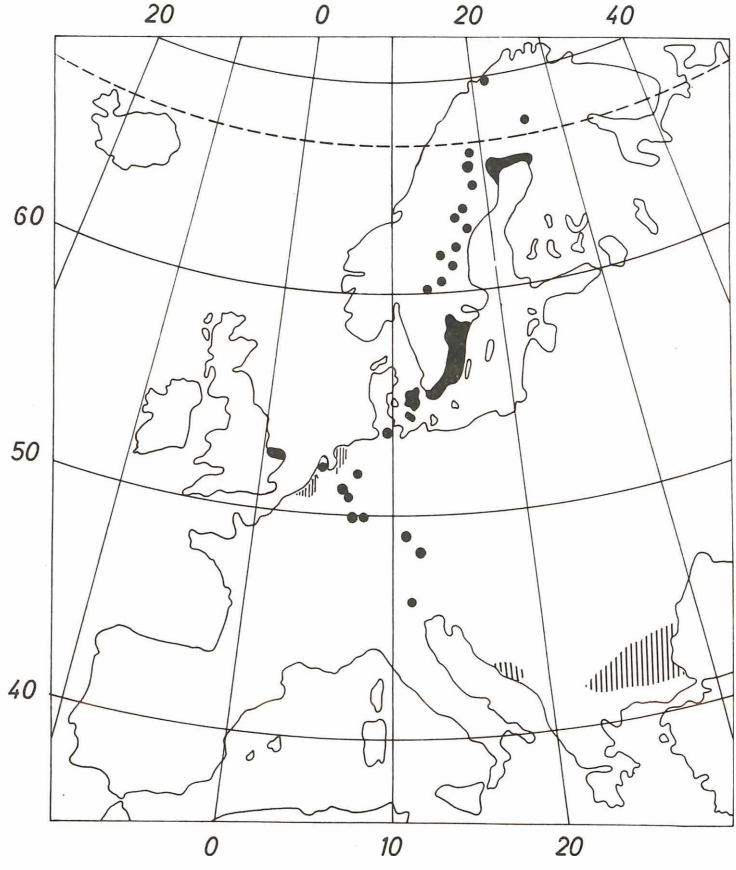


Abb. 26. *Succinea sarsi:* Geographische Verbreitung in Mitteleuropa; gestreift: keine genauen Fundpunkte.

Im Norden ist *sarsi* in Norwegen im Altadistrikt bis 70° nördlicher Breite anzutreffen (JAECKEL 1962). In Schweden ist die Art vom südöstlichen Schonen, Samland, Östergotland, Mittelschweden, Norrland, Norrbotten bis Pajala (67° n. Br.) verbreitet. In Finnland fehlt sie. LICHAREW & RAMMELMEIER (1952) erwähnen *sarsi* für die UdSSR nicht.

In England hat QUICK (1933) die Art in Norfolk sicher nachgewiesen. In Dänemark besiedelt sie in erster Linie die Insel Seeland (ODHNER 1945). Für Laaland konnte ich sie 1961 nachweisen[7]). Sie fehlt auf Bornholm, Öland und Gotland.

In den Niederlanden ist sie in Gelderland, Oberijssel, N-Brabant und N-Holland gefunden (ANT 1963). ADAM (1960) gibt sie für Belgien an. BOETTGER (1939) beschrieb *sarsi* aus Bozen. KLEMM (1963) bestätigt sie in Österreich im Drautal (Osttirol, Kärnten). Deutschland wird nur sehr lückenhaft besiedelt. Noch 1939 war *sarsi* nicht eindeutig nachgewiesen (BOETTGER 1939). JAECKEL (1954) fand sie erstmals in O-Holstein, ANT (1963) wies sie in N-Deutschland (Hamm, Münster, Thiene) nach. In S-Deutschland und SW-Deutschland ist sie bei Straubing, Nürnberg und Aschaffenburg gefunden worden[8]). Für die Umgebung von Mainz konnte ich sie 1963 nachweisen.

Vertikale Verbreitung.

S. sarsi scheint, zumindest im Norden, — Höhenangaben fehlen weitgehend — noch in größeren Höhen als *elegans* vorzukommen. JAECKEL (1962) gibt eine Höhe von 450 m im nördlichen Schwedisch-Lappland (Kopparåsen) an. Im Allgemeinen dürfte die Art größere Höhen meiden, da sie sich in erster Linie an den Ufern größerer Flüsse und Seen aufhält.

II. Der Biotop.

ODHNER (1948/49) beschreibt schwedische Biotope von *sarsi*, die denen von *elegans* gleichen. Genaue Angaben macht auch JAECKEL (1962). Danach bevorzugt *sarsi* „... die offenen Ufer an Seen und Flüssen, wobei sie sich in enger Bindung an die Wasserlinie, besonders an den Geniststreifen hält." Hervorgehoben werden „Seen mit flachen Ufern und ohne allzu dichte Vegetation." Der Biotop wird durch die pflanzensoziologischen Einheiten des Hydrochareto-Stratiotetum, Scirpeo-Phragmitetum, Magnocaricion elatae und Rumicion-crispi charakterisiert.

S. sarsi ist eine Schnecke des Epipelons. Der Biotop ähnelt dem von *elegans*, ist jedoch enger begrenzt. JAECKEL's Angaben finden eine genaue Bestätigung von Biotopen in S-Deutschland und der Umgebung von Mainz. Typisch sind die offenen Ufer stehender Gewässer und großer Flüsse (Abb. 28). Bevorzugt werden ausgesprochen nackte Uferzonen und Spülsäume. Pflanzengesellschaften kennzeichnen nicht den eigentlichen Biotop, sondern eher seine Umgrenzung. Als solche sind zu nennen: Hydrochareto-Stratiotetum, Litorellion; Plantaginetalia, Phragmitetalia.

---

[7]) Belegtiere verdanke ich Herrn Dr. MANDAHL-BARTH, Charlottenlund.

[8]) Fundortangaben und Belegtiere verdanke ich Herrn L. HÄSSLEIN, Lauf a. d. Pegnitz.

Biotopkennzeichnend ist ferner eine weitgehend ungehinderte Sonneneinstrahlung. Durch Bäume beschattete Orte werden selbst bei fehlender Strauch- und Krautschicht gemieden.

III. Populationsdichte.

Die Populationsdichte ist von Jahr zu Jahr und Biotop zu Biotop sehr unterschiedlich. Im Durchschnitt ist sie größer (!) als bei *putris* und auch *elegans*. Die Populationen zweier Fundorte seien aufgeführt.

1. Rheininsel Nonnenau bei Mainz, 16. 6. 1963. Uferstreifen des Altrheins, vegetationsloser Schlammboden mit Steinen der Uferbefestigung durchsetzt.
   a) unmittelbarer Uferstreifen 30×100 cm: 144 Tiere, davon allein auf einer Fläche von 10×15 cm: 40 Tiere.
   b) 50 cm vom Wasser entfernt, mit Beginn der Vegetation (*Rorippa*-Arten) waren kaum noch Tiere anzutreffen.
2. Budenheim bei Mainz 12. 8. 1963. Blinde Ausbuchtung des Rheins, fast stehendes Wasser.
   a) vegetationsloser flacher, Schlammstreifen unmittelbar am Wasser 1 m × 1 m: 252 Tiere, davon allein auf einer Fläche von 25 × 25 cm: 48 Tiere.
   b) zwei Meter vom Wasser entfernt, mit *Rorippa silvestris* locker bewachsene Fläche, sandig-schlammiger Boden 1 m × 1 m: 84 Tiere, davon 21 auf Pflanzen.
   c) vier Meter vom Wasser entfernt, dichter Bestand von *Rorippa amphibia*. Boden zu 100% von Vegetation bedeckt 1 m × 1 m: 13 Tiere, alle auf Pflanzen.

Hier zeigt sich deutlich, daß die Populationsdichte auf vegetationslosem Boden am größten ist. Je dichter der Pflanzenwuchs, je weiter entfernt vom Wasser, um so geringer ist die Anzahl der Tiere.

IV. Begleitfunde.

Schlüsselt man einen Fundort von *sarsi* nach dem Vorhandensein von Succineen auf, so kann man reine Populationen von *sarsi* und Mischpopulationen mit *elegans* unterscheiden. Die Fundorte Budenheim und Straubing enthielten reine Populationen von *sarsi*. Um Mischpopulationen handelte es sich (1963) auf der Insel Nonnenau (95% *sarsi*, 5% *elegans*) und Katzwang/Nürnberg (überwiegend *elegans*)[9]).

Schnecken, die im gleichen Biotop wie *sarsi* vorkommen sind: *Galba truncatula* und *palustris*, *Succinea putris* und *elegans*, *Radix peregra*, *Lymnaea stagnalis*, *Zonitoides nitidus* und *Deroceras laeve*.

V. Lebensweise.

Wenn Goldfuss (1900) schreibt, *sarsi* halte sich weniger am Boden, sondern mit Vorliebe in größeren Höhen an Schilf und Rohr auf, muß er von einer anderen Art sprechen. Geyer (1927) fand Tiere an Blättern von Wasserpflanzen. Nach Germain (1930) hält sich die Art unmittelbar am Wasser auf. Odhner (1949) und Jaeckel (1962) machen entsprechende, detaillierte Angaben.

---

[9]) Die Angabe verdanke ich Herrn L. Hässlein, Lauf a. d. Pegnitz.

Mehr als *elegans* ist *sarsi* an die unmittelbare Nähe des Wassers gebunden. Man kann sie als zönobiont, hygrophil-stenotope Art bezeichnen. Sie meidet Vegetation und Beschattung und kann im Gegensatz zur ombrophilen *oblonga* als photophil bezeichnet werden. Nur bei Regen entfernt sie sich bisweilen vom Erdboden um — stets nur vorübergehend — auf Pflanzen aufzusteigen, jedoch nicht höher als 15-20 cm. Aus den Angaben über die Populationsdichte geht dies eindeutig hervor. An Pflanzen sah ich sie stets kriechend, niemals in Ruhestellung.

Der Aufenthaltsort schwankt nur insoweit, als sich das Wasserniveau ändert. Vereinzelt ist sie auf schwimmenden Pflanzenteilen oder Pflanzen im Wasser anzutreffen, doch ist dieses Verhalten nicht typisch.

Hohe Temperaturschwankungen, wie sie sich in Wassernähe auf vegetationslosem, dunklen Boden im Sommer ergeben, machen ihr nichts aus. Durch die starke Pigmentierung ist sie ihrer Umgebung gut angepaßt.

VI. Ernährung.

S. sarsi ernährt sich nicht von lebenden Pflanzen. *Rorippa silvestris* und *R. amphibia,* auf denen sie sich nach einem Regen am Fundort Budenheim/Mainz aufhielten, zeigten keinerlei Fraßspuren. Auch auf anderen Pflanzen konnte ich keine Fraßspuren feststellen.

Die Schnecken ernähren sich von angeschwemmten und am Boden liegenden toten und verwesenden Pflanzenteilen und dem Substrat des Ufergenistes. Auf diesem Material sitzen sie oft dicht beisammen. Sehr dicht, zum Teil übereinander, saßen sie auf zerstörten *Planorbarius corneus,* deren Weichteile sie fraßen. Daß tote Artgenossen verzehrt wurden, konnte ich nicht beobachten. Im Labor fütterte ich die Schnecken wie *elegans* mit abgestorbenen Pappelfallaub.

VII. Biologie des Wasserhaushalts.

Im Biotop ist ein Verdunstungsschutz nicht notwendig, da der Untergrund genügend Wasser enthält. Bei Trockenheit folgen die Tiere dem sinkenden Wasserspiegel. Eine höhere Verdunstungsquote ist also nicht zu erwarten. Die Gefahr der Austrocknung des Biotops ist nicht gegeben, da Ufer von kleinen Teichen, Tümpeln oder Bächen mit schwankender Wasserführung nicht besiedelt werden. *S. sarsi* habe ich im Biotop nie in Trockenruhe an Pflanzen gefunden, wie es bei *putris* und *elegans* der Fall ist. Im Labor verträgt die Art dennoch anhaltende Trockenheit. Eine Austrocknung der Zuchtbehälter von 4 Wochen (20-25° C) vertrugen alle ausgewachsenen Tiere. Die Verdunstungsschutzmembran wird bei Trockenheit schon nach wenigen Stunden gebildet. Jungtiere sind jedoch äußerst empfindlich gegen Trockenheit.

Da die Feuchtigkeitsverhältnisse im Biotop annähernd konstant sind, ist der Aktivität der Tiere durch äußere Faktoren keine Grenzen gesetzt. Bei oder nach Regen beginnen die Tiere verstärkt umherzukriechen und verlassen häufig ihren engeren Aufenthaltsort, zudem sie mit beginnender Abtrocknung wieder zurückkehren. Wenn *sarsi* auch die am engsten ans Wasser gebundene europäische Succineenart ist, darf sie nicht als amphibische Schnecke betrachtet werden. Ins

Wasser selbst kriechen die Tiere freiwillig nie. Eine Überspülung durch Wellengang oder Hochwasser dürfte öfter vorkommen. Bei Budenheim fand ich viele Tiere, die von einer Schlammkruste überdeckt waren. Im Versuch zeigte sich, daß ins Wasser gelegte Schnecken sehr schnell wieder an Land krochen.

VIII. Biologie der Fortpflanzung.

S. sarsi wurde in der Umgebung von Mainz zuerst Mitte April in Kopula angetroffen. Wie bei *elegans* kopulieren die Tiere während des ganzen Sommers. Die letzten Tiere in Kopula traf ich Ende August (27. 8. 1963) an. Im August finden Begattungen nur noch vereinzelt statt.

Im Biotop kopulieren die Tiere tagsüber zu allen Zeiten, nicht aber bei Dämmerung und Dunkelheit. Bei Kontrolltieren zeigte sich, wie bei den bisher besprochenen Arten, daß unter konstanten Bedingungen Kopulationen oft zu gleicher Zeit erfolgten (Abb. 27).

	28.6. 1963	29.	30.	1.7.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14	15.
1	a 12 30				b 14 10	b 11 25			a 17 10				a 11 00				a 16 40	
2					a 12 40		b 14 55		b 16 50		aa 10 40 17 35			a 12 00		a 16 20		
3	a 13 10		b 17 00										b 10 40					a 9 30
4		a 13 10	a 16 55		a 14 10				a 17 00		b 11 20				a 13 40	a 9 30		
5			a 16 50		b 13 30		a 14 15						b 10 20					a 10 10
6	a 15 15	b 12 40						a 17 20	a 9 30		a 12 30		b 9 50	a 11 40				b 10 20
7	a 13 30	a 17 00			a 15 00		a 13 50		a 16 45									

Abb. 27. *Succinea sarsi:* Text wie bei Abb. 4.

Da sich die Kopula und das Kopulationsverhalten nicht von dem bei *elegans* und *purtis* beschriebenen unterscheiden, sei auf eine erneute Beschreibung verzichtet. Die Kopulationsdauer ist die gleiche wie bei *elegans*. Sie beträgt im Durchschnitt 100 Minuten (Abb. 15). Die Spermaübertragung ist auch hier wechselseitig. Die Zahl der Begattungen entspricht der von *elegans* (Abb. 27). Es konnte beobachtet werden, daß an einem Tage zwei Tiere (Paar No. 8 in Abb. 27) zweimal kopulierten.

Die Eier sind kugelrund und im Durchmesser 0·7-1·2 mm groß. Sie unterscheiden sich nicht von *elegans*. Sie werden in Paketen abgelegt und nur mit sehr wenig Gallerte verbunden. Ein Gelege enthält 2-95 Eier. Es handelt sich auch hier um typische Streugelege. Gelege junger Tiere enthalten im Durchschnitt 5-10 Eier (Abb. 10), die älterer und ausgewachsener Tiere 30-40 Eier (Abb. 11).

Die Eier werden an feuchten Orten abgelegt, ohne jedoch in der Regel direkten Kontakt zum Wasser zu haben. Häufig werden sie in Erdspalten (Schlammrisse) abgelegt, die so groß sein müssen, daß die Eltertiere wenigstens

teilweise in sie hineinkriechen können. Stets werden die Ablageorte so gewählt, daß sie vor Sonneneinstrahlung und Wasser geschützt sind.

Eier werden vom April bis August abgelegt. Die Hauptfortpflanzungszeit liegt in den Monaten Mai bis Juli. Die Entwicklungsdauer der Eier geht aus Abb. 13 hervor. Sie ist kürzer als bei *elegans*. Die Eier entwickeln sich gleichmäßig, die Jungtiere schlüpfen fast gleichzeitig.

Die Jungtiere unterscheiden sich morphologisch nicht von gleichaltrigen *elegans*. Nach dem Schlüpfen sind sie etwa 0·9-1·2 mm groß, wovon auf die Schale 0·6-0·7 × 0·4-0·6 mm entfallen. Die Ommatophoren pigmentieren sich zuerst. Im Gegensatz zu *elegans* werden bereits im Ei kurz vor dem Schlüpfen die ersten Pigmentzellen des Lungendaches deutlich sichtbar. Hieran lassen sich bereits frischgeschlüpfte Tiere von *elegans* unterscheiden. Die weitere Ausfärbung und Pigmentierung verläuft wie bei *elegans*, nur schneller.

Die Jungtiere sind kaum ombrophil. Bei einer Schalengröße von 6·5 mm sind die Tiere geschlechtsreif.

IX. Das Verhalten im Winter.

Um geschützte Aufenthaltsorte für die Winterruhe aufzusuchen, verlassen die Tiere den Uferstreifen und begeben sich an Orte geringerer Feuchtigkeit mit Vegetation. Die Überwinterung erfolgt in der gleichen Weise wie bei *elegans*.

X. Generationen, Alter.

S. sarsi wird nach 3-3½ Monaten geschlechtsreif. Nachkommen des zeitigen Frühjahrs werden somit Ende Juni bis Anfang Juli geschlechtsreif. Die Art kann

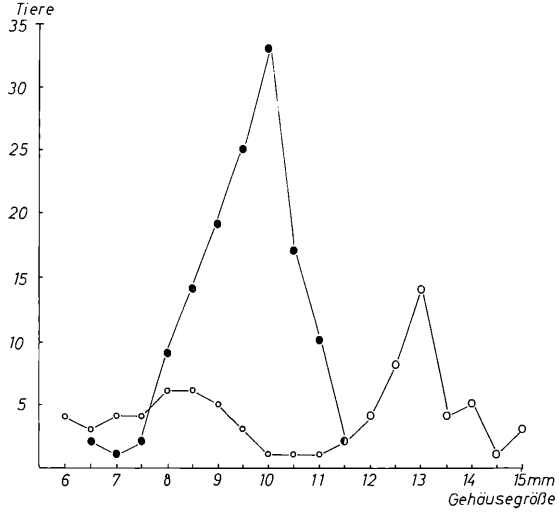


Abb. 28. *Succinea sarsi:* Populationszusammensetzung in Budenheim/Mainz am 12. 8. 1963 (● = nicht überwintert, ○ = überwintert, ○ = bis zur Überwinterung erreichte Größe).

daher zwei Generationen im Jahr erzeugen. Aus Abb. 28 lassen sich deutlich zwei fortpflanzungsfähige Generationen unterscheiden. Die überwinterte Generation stirbt in den Monaten Juli bis August. Bereits Anfang August ist die Mehrzahl der Tiere des vorangegangenen Jahres gestorben. Es finden sich dann vor allem geschlechtsreife Nachkommen des zeitigen Frühjahrs sowie deren juvenile Nachkommen vor.

S. sarsi überwintert nur einmal. Das Maximalalter liegt bei 16 Monaten. Bis zur Winterruhe erlangen die Jungtiere eine Größe bis zu 12 mm.

XI. *Leucochloridium*-Befall.

Obwohl sich der Biotop von *sarsi* nur wenig von dem der *elegans* unterscheidet, fand ich in den sehr individuenreichen Populationen keine sichtbar infizierte Schnecke. Auch bei anatomischer Prüfung wurde *Leucochloridium macrostomum* nicht gefunden. Auf Grund des kurzen Beobachtungszeitraumes kann ich keine Aussagen machen, ob *sarsi* von *Leucochloridium* infiziert wird oder nicht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: 94

Autor(en)/Author(s): Hecker Ulrich

Artikel/Article: Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Bernsteinschnecken (Succineidae). I. 1-45