

ABHANDLUNGEN

aus dem Landesmuseum für Naturkunde
zu Münster in Westfalen

herausgegeben von

Dr. L. FRANZISKET

Direktor des Landesmuseums für Naturkunde, Münster (Westf.)

25. JAHRGANG 1963, HEFT 1

Faunistische, ökologische und tiergeographische
Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken
in Nordwestdeutschland

von HERBERT ANT, Hamm

54 Karten, 24 Abbildungen, 14 Tabellen

MÜNSTER (WESTF.) · MAI 1963

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung	5
1. Das Untersuchungsgebiet	5
2. Material und Methode	7
II. Die Verbreitung der Landschnecken-Arten in Nordwestdeutschland	8
III. Der Einfluß ökologischer Faktoren auf die Verbreitung der Landschnecken	32
1. Klimatische Faktoren	32
2. Edaphische Faktoren	49
3. Orographische Faktoren	58
4. Biotische Faktoren	63
IV. Die Bedeutung historischer Faktoren für die Verbreitung der Landschnecken	65
1. Prälazialer Bestand und eiszeitliche Faunenveränderungen	65
2. Spät- und nacheiszeitliche Arealveränderungen	79
3. Änderungen in historischer Zeit	87
4. Adventivfauna	95
V. Analyse der Faunenelemente	96
VI. Zusammenfassung	104
VII. Schriftenverzeichnis	107

Faunistische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland*

von Herbert Ant, Hamm

I. Einleitung

Die Geschichte der nacheiszeitlichen Besiedlung Nordwestdeutschlands mit Tieren ist bisher nur erst in großen Zügen bekannt. Eine eingehendere Darstellung, die nur auf das Studium sich langsam ausbreitender, wenig vagiler Tiergruppen gegründet werden kann, steht bislang noch aus. Mir wurde deshalb die Aufgabe gestellt, einmal die Ausbreitungsgeschichte der Landschnecken in diesem Raum zu rekonstruieren, soweit dies auf Grund der heutigen und der postglazialen Verbreitungsareale möglich ist. Dazu war es zunächst notwendig, das bisher bekannte Vorkommen aus den bereits ziemlich umfangreichen Literaturangaben zusammenzustellen, kritisch zu überprüfen, fragliche Fundorte zu kontrollieren und die vielen Lücken unserer Kenntnis soweit wie möglich zu ergänzen. An größeren Zusammenfassungen konnten dabei benutzt werden die Arbeiten von O. GOLDFUSS (1856) für die Rheinlande und Westfalen, W. KOBELT (1871) für Nassau, F. BORCHERDING (1883) für die nordwestdeutsche Tiefebene, O. GOLDFUSS (1900) für Mitteldeutschland und C. R. BOETTGER (1912) für die Rheinprovinz. Aus neuerer Zeit treten hinzu: van BENTHEM-JUTTING (1933, 1947) für die Niederlande, ADAM (1947) für Belgien, JAECKEL jun. (1953—1957, 1954) für Schleswig-Holstein sowie PFITZNER & JAECKEL sen. (1954) für den Harz.

Weiterhin war dann zu prüfen, wieweit die Verbreitungsareale durch spezifische ökologische Ansprüche und wieweit durch historische Faktoren, d. h. durch Zuwanderungsrichtung und Ausbreitungsgeschwindigkeit bestimmt sind. Unter Berücksichtigung quartärer und subfossiler Funde konnte dann der Versuch gemacht werden, die Verbreitungsgeschichte der Landschnecken aufzuhellen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. B. RENSCH — Münster, bin ich für die Stellung des Themas und stete Anteilnahme bei der Durchführung der Arbeit zu großem Dank verpflichtet. Für die Möglichkeit der Teilnahme an zahlreichen Exkursionen des Zoologischen Instituts in Münster möchte ich Herrn Prof. RENSCH ebenfalls herzlich danken.

1. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet wurde folgendermaßen begrenzt: Im Norden durch die Nordseeküste (einschließlich der Nordseeinseln), im Süden durch das Lahn-
tal, im Westen durch den Niederrhein und Ostholland sowie im Osten durch

* Dissertation aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster/Westf. (Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. RENSCH).

Schleswig-Holstein, Harz und Werratal bis zur Rhön. Das Gebiet ist orographisch und edaphisch reich gegliedert.

Schleswig-Holstein umfaßt die Geest (ebene Sandflächen mit Dünen und gebleichten Sandböden sowie Flachmoortorfbildung), die Marsch (Seemarschenland mit Schlickböden sowie Sandböden auf den Inseln) und das flachwellige Moränengebiet (mit Geschiebelehmböden und lokalen Sandböden). Das Klima ist feuchtmild. Es finden sich Birken-Eichenwälder, Birkenbrücher, Eichenbuchenwälder, Kratts und Moränen-Buchenwälder. — Die Nordwestdeutsche Geest und Heide reicht bis Holland und umfaßt die Unterelbe-Niederung (Flußmarsch), die Ems-Weser-Marsch, die Stader Geest (vernähte Sandböden sowie Flach- und Hochmoortorfe), die Ostfriesische und die Ems-Hunte-Geest (vernähte Talsand-Niederungen, Bleichsande und Torfböden), das Weser-Allerflachland (Sandböden mit Endmoränenresten) und schließlich die Lüneburger Heide (Heidesandböden mit Endmoränenresten). Das Klima ist feuchtmild mit zunehmender Kontinentalität im Osten. Die Vegetationsdecke wird gebildet von Birken-Stieleichen-Wäldern, Heiden, Erlen- und Birkenbrüchern, Auewäldern, Eichen-Hainbuchenwäldern, Eichen-Buchenwäldern („Neuenburger Urwald“). — Die Niederrheinische Bucht und das niederrheinische Flachland (ebenfalls nach Holland übergreifend) setzt sich zusammen aus Schotterterrassen und Terrassenplatten mit Moränenresten und Schwemmsanden. Es treten Tal- und Lößlehmböden mit Flugsandbildungen auf. Das Klima ist wintermild und sommerwarm mit mäßigen Niederschlägen. Es stocken Birken-Eichen-, Eichen-Buchen- und Eichen-Hainbuchenwälder. Ferner finden sich Reste von Auewäldern sowie Birken- und Erlenbrüchern. — Die Westfälische Bucht stellt ein Tiefland mit Kreideauftragungen (Kalksandstein der Baumberge, Kalkstein der Beckumer Berge), Lehmplatten, Geestrücken, Talsanden und einer Lößlehmzone (Hellweg) dar. Das Klima ist feuchtmild. Anspruchsvollere Buchenwälder finden sich nur in den Kalkgebieten. Nach Abholzung stellenweise Bildung von Kalk-Halbtrockenrasen. — Das Westfälisches Hügelland ist ein schwachwelliges Tiefland mit Mittelgebirgsausläufern (Neokom-Sandstein, Trias, Jura- und Kreide-Kalke mit Lößlehmüberdeckung). Mildes Klima mit z. T. hohen Niederschlägen. Als natürliche Waldgesellschaften treten u. a. Kalkbuchenwälder auf. — Das Weser-Leine-Bergland besteht aus reich gegliederten Muschelkalk-, Keuper- und Buntsandsteinplatten. Reste von Basaltkuppen erreichen eine Höhe bis über 500 m. Böden und Vegetation sind entsprechend vielgestaltig. Es treten auf: Eichen-Hainbuchen-, Kalkbuchen-, Eichen- und Buchen-Heidewälder. Beachtenswert sind die Siebenberge bei Alfeld mit wärmeliebenden Buchenwäldern. Es herrscht mildes, feuchtes Berglandklima. — Im Hessischen Berg- und Hügelland werden Muschelkalkflächen (rund 400 m) und Buntsandsteinplatten von Basaltergüssen überragt (bis 950 m). Als höchste Gebiete heben sich Vogelsberg und Rhön heraus. In den Becken finden sich Lößlehme. Die Gebirge sind kühl und feucht, die Becken trocken und mild. Der Wald beträgt stellenweise noch bis zu 70% (Eichen- und Buchenwälder der verschiedensten Zusammensetzung). — Der Harz ist ein stark zerteilter paläozoischer Block mit eingesprengten Härtlingen. Die durchschnittliche Höhe beträgt 600—700 m. Vorherrschend sind lehmige Gebirgsböden. Das niederschlagsreiche Mittelgebirgsklima ist durch lange Winter ausgezeichnet. In der Flora treten wärmeliebende Arten sehr zurück. Die Fichte erreicht hier ihren nordwestlichsten natürlichen Standort. — Im Süderbergland herrschen devonische und karbonische Schiefer, Grauwacken und Quarzite. Daneben treten Massenkalk auf. Neben überwiegend lehmig-

tonig-steinigen Gebirgsböden finden sich Kalkverwitterungsböden. Es herrscht niederschlagsreiches (stellenweise trockenes) feuchtkühles Mittelgebirgsklima. Es stocken Buchen-, Eichen- und Schluchtwälder. Im Hochsauerland treten Quellfluren und sekundäre Hochheiden auf. In den Massenkalkgebieten stocken typische Kalkbuchen-Wälder. Die Verfichtung in den höheren Lagen erreicht etwa 35 %. — Im Westerwald (und Taunus) bilden sich auf Schiefergebirgsplatten (200—600 m) mit Härtlingen (Taunusquarzit, Feldberg, 880 m) und Basaltkuppen nur flachgründige Gebirgsböden, stellenweise mit Hangschutt. Feuchtkühles, in niederen Lagen mildes, Mittelgebirgsklima. Neben Buchen finden sich Bach-Eschenwälder. — Eifel (und Hunsrück) stellen zerteilte Hochflächen (Schiefer, Grauwacken und Kalke) mit flachgründigen Gebirgsböden dar. Stellenweise finden sich Vermoorungen sowie Kalkböden. Es wechselt feuchtkühles mit trockenmildem ozeanischen Mittelgebirgsklima. Die Vegetationsdecke bilden Eichen-Buchen-Wälder, Birken-Moor-Wälder („Hohes Venn“), Eichen-Hainbuchen- und Kalkbuchenwälder (Kalkeifel). Die Bewaldung schwankt zwischen 30 % und 85 %. — Im Mittelrhein-, Mosel- und Lahntal schaffen Engtäler (Schiefer, Grauwacken und devonische Kalke) mit Terrassen und schmalen Talboden ein geschütztes Tal- und Beckenklima mit warmen Sommern und milden Wintern. Die Südwesthänge sind sonnig und trocken. Die Flora zeigt zahlreiche wärmeliebende Elemente. — Das Rhein-Main-Tiefland stellt ein flaches Tieflandbecken mit Sand-, Löß- und Aueböden dar. Es herrscht ein sehr warmes, trockenes und sonniges Beckenklima.

2. Material und Methode

Als Grundlage für die Verbreitungsangaben dienten die in zahlreichen Einzelarbeiten aufgeführten Fundpunkte, Museumssammlungen, Privatsammlungen und mein eigenes in mehr als zehnjähriger Sammeltätigkeit zusammengebrachtes Material. Die Literaturangaben wurden, soweit möglich, kritisch überprüft und, wenn erforderlich, ohne weitere Diskussion der Irrtümer korrigiert. Unsichere Angaben blieben unberücksichtigt (Dies gilt besonders für: *Aegopinella nitens*, *Oxyloma sarsi* = *Succinea elegans*, *Trichia sericea*, *Perforatella rubiginosa*, *Clausilia dubia*, *Cl. parvula*, *Iphigena rolphi*, *Iph. lineolata*, *Dero-ceras agreste*, *Arion subfuscus*, *A. hortensis*, *A. circumscriptus*, *Vitrinobrachium breve* und *Semilimax semilimax*).

Die ökologischen Untersuchungsmethoden sind in den einzelnen Kapiteln angeführt.

Für mündliche Hinweise und freundliche Mithilfe danke ich folgenden Damen und Herren: Dr. H. BEYER — Münster, Prof. Dr. C. R. BOETTGER — Braunschweig, Prof. Dr. E. DEGNER — Hamburg, Dr. W. S. S. van der FEEN — van BENTHEM JUTTING — Amsterdam, Dr. L. FRANZISKET — Münster, Dr. L. FORCART — Basel, Dr. A. FRANCK — Lüdenscheid, Dr. P. GRAEBNER — Paderborn, L. HÄSSLEIN — Lauf, Prof. Dr. S. JAECKEL sen. — Berlin, Dr. S. JAECKEL jun. — Kiel, Dr. H. JAHN — Recklinghausen, Dr. R. KILIAS — Berlin, Th. PITZ — Arnsberg, Dr. C. O. van REGTEREN ALTENA — Leiden, Dr. A. RIEDEL — Warschau, M. RODING — Enschede, Dr. F. RUNGE — Münster, Dr. R. SCHLICKUM — Köln, Dr. H. SCHÜTT — Düsseldorf, Dr. H. SPRANKEL — Gießen, H. STEUSLOFF — Gelsenkirchen, Dr. H. U. THIELE — Köln und Dr. A. ZILCH — Frankfurt (Main). Herr Dr. ZILCH ermöglichte mir außerdem einen mehrwöchigen Aufenthalt am Senckenberg-Museum zur Durchsicht der Museums-sammlung.

II. Die Verbreitung der Landschnecken-Arten in Nordwestdeutschland

Im folgenden werden alle bislang in Nordwestdeutschland beobachteten Landschnecken aufgeführt. Dabei wird bei den häufigeren Arten auf eine Aufzählung der einzelnen Fundpunkte verzichtet. Die Fundorte der Arten, die im nordwestdeutschen Raum eine Verbreitungsgrenze zeigen, sind dagegen auf Verbreitungskarten dargestellt (● rezent, ○ subfossil und postglazial, + Genist). Wurde durch eigene Funde bzw. durch in den letzten Jahren erfolgte Veröffentlichung anderer Autoren das bislang bekannte Verbreitungsgebiet wesentlich erweitert bzw. ergänzt, so sind diese Fundpunkte zusätzlich im Textteil genannt. Auch von den Arten, von denen nur wenige Fundpunkte bisher bekannt sind, werden die Fundpunkte einzeln aufgezählt. Die Verbreitung in den Gebieten, die auf den Karten nicht erfaßt werden konnten (Holland, Schleswig-Holstein, Harz), wird im Text kurz dargestellt (unter Angabe der Anzahl der bekannten Fundpunkte).

Für einige wenige seltenere Arten bzw. wichtige Fundpunkte, die bislang noch nicht veröffentlicht sind, wird die Sammlung angegeben, in der sich das Belegmaterial befindet. Hierfür werden als Abkürzungen benutzt:

CAH Sammlung ANT — Hamm
CPA Sammlung PITZ — Arnsberg
CSO Sammlung SCHLICKUM — Oberelfringhausen
CSB Sammlung STEUSLOFF — Gelsenkirchen/Buer
CTK Sammlung THIELE — Köln
LMM Landesmuseum Münster
RMS Reichsmuseum Stockholm (Sammlung SCHMIERER)
SMF Senckenberg-Museum Frankfurt (Main)
ZIM Zoologisches Institut Münster

Auf nomenklatorische und systematische Fragen soll im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden.

Pomatias elegans (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 1 (vgl. auch ANT 1957: Karte 2 und 3). — Neu: Hamm: Schloß Heessen (nur frische leere Schalen, Fundort durch Hochwasser erloschen) (CAH); Hamm: postglaziale Sande (CAH); Lippstadt: Trockental der Pöppelsche (subfossil) (CAH); am Südhang des Teutoburger Waldes von Lengerich bis Lienen fast lückenlos nachgewiesen (CAH, LMM). Fundpunkte Rheine: Waldhügel und Lengerich: Intruper Berg erloschen. — Vorkommen bei Pymont, Laar und Zierenberg noch 1958 bestätigt. — Holland: nur in Limburg (9 Fundpunkte). Neu: Ablagerungen der Buurser Beek (= Steinfurter Aa) (subfossil) (briefl. Mitteilung von Herrn G. M. RODING — Enschede).

Acicula (Acicula) lineata lineata (DRAPARNAUD, 1801)

Neu: Wittlich (Mosel): Pleiner Mühle (Neigung zu *Ac. lineata inchoata*; CAH).

Acicula (Acicula) lineata inchoata (EHRMANN, 1933)

Verbreitung siehe Karte 2. — Zuerst von STEUSLOFF (1939) für Kaiserswerth: Mündung des Kittelbach (Genist) nachgewiesen. Hier auch subfossil (CSB). Lebend bei Kettwig: Vogelsangbachtal (STEUSLOFF 1943). Neu: Neandertal bei Düsseldorf (CSB, CSO, ZIM). Hamm: Schloß Heessen (subfossil, CAH); Zülpich: Wollersheim (Voreifel) (CAH).

Acicula (Platyla) polita (HARTMANN, 1840)

Verbreitung siehe Karte 3. — Schleswig-Holstein: etwa 25 Fundpunkte. — Harz: 7 Fundpunkte.

Carychium minimum O. F. MÜLLER, 1774

Durch das ganze Gebiet verbreitet und nur lokal etwas zurücktretend.

Carychium tridentatum (RISSO, 1826)

Klare Abgrenzung gegenüber *C. minimum* wurde erst in jüngster Zeit von WATSON & VERDCOURT (1953) und LOZEK (1957) gegeben. Mit Sicherheit erst von wenigen Punkten nachgewiesen, wahrscheinlich aber durch ganz Nordwestdeutschland verbreitet. Schleswig-Holstein: 6 Fundpunkte.

Azeca menkeana (C. PFEIFFER, 1821)

Verbreitung siehe Karte 4. — Schleswig-Holstein: mehrere Quellgebiete des Holms am Dieksee. — Harz: 11 Fundpunkte.

Cochlicopa lubrica (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Cochlicopa lubricella (PORRO, 1838)

Von *C. lubrica* immer zu trennen (vgl. NILSSON 1956). Nach dem bisher vorliegenden Material über ganz Nordwestdeutschland verbreitet, aber sehr zerstreut und nur in individuenarmen Populationen. Auch auf den Nordsee-Inseln Spiekeroog (CAH), Wangerooge (CAH), Borkum (SMF), Norderney (SMF) und Föhr (SMF). — Schleswig-Holstein: etwa 25 Fundpunkte. — Holland: 5 Fundpunkte.

Cochlicopa nitens (KOKEIL) M. GALLENSTEIN, 1848

Von *C. lubrica* spezifisch getrennt (vgl. NILSSON 1956). Bislang nur von wenigen Punkten in Deutschland bekannt (aufgeführt bei NILSSON 1956). Neu: NSG 'Wandschicht' bei Büren (CAH). — Schleswig-Holstein: Barsbeker See, Emmelsbüll, Pastoratskuhle.

Pyramidula rupestris (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 5. — Nördlichster Fundpunkt im Hönnetal/Sauerland zuerst von STEUSLOFF (1939) gemeldet. Hier später mehrfach bestätigt (CPA, CAH). Neu: Weißenstein bei Hohenlimburg (CPA, CAH). Karlshafen: Wesergenist (CAH).

Columella edentula (DRAPARNAUD, 1805)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber sehr zerstreut und immer nur vereinzelt. — (Harz: 6 Fundpunkte. — Holland: etwa 50 Fundpunkte.)

Truncatellina cylindrica cylindrica (FERUSSAC, 1807)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber in der Tiefebene lokal fehlend. — (Harz: 5 Fundpunkte. — Holland: 6 Fundpunkte.)

Truncatellina cylindrica britannica PILSBRY, 1921

Holland: Katwijk (als *Tr. strobili* var. *hooveni* BAYER, 1938). (Vgl. Abb. 10).

Truncatellina costulata (NILSSON, 1822)

Neu: Höxter (Weser) und Elze (Osterwald) (westlichste Fundorte, beide CAH). — Harz: Selketal: Falkenstein.

Vertigo (Vertigo) pusilla O. F. MÜLLER, 1774

Durch das ganze Gebiet verbreitet. — (Harz: 5 Fundpunkte. — Holland: 16 Fundpunkte.)

Vertigo (Vertigo) antivertigo (DRAPARNAUD, 1801)

Durch das ganze Gebiet verbreitet. — (Harz: 2 Fundpunkte. — Holland: etwa 40 Fundpunkte.)

Vertigo (Vertigo) moulinsiana (DUPUY, 1849)

Verbreitung siehe Karte 6 (vgl. auch BUTOT & NEUTEBOOM 1958, Karte 1). — Neu: ‚In den Venekoten‘ (Altwasserrand der Schwelm) zwischen Elmpt und Roermond (CAH). Hamm: Ahsetal (postglazial) (CAH). — Schleswig-Holstein: Windebyer Noor und Hansdorfer See. — Holland: Schinnen und Nuth.

Vertigo (Vertigo) pygmaea (DRAPARNAUD, 1801)

Durch das ganze Gebiet verbreitet. — (Harz: 3 Fundpunkte.)

Vertigo (Vertigo) heldi (CLESSIN, 1877)

Neu: Dodenberg: Ottersberg (Wümme) und Hamm: Hardinghauser Knapp (ANT 1961). — Nach HERBST (1919) ‚in mehreren Stücken aus dem Leine- und Werragenist‘. — Schleswig-Holstein: Moorwiesen an der Jarbek (Dobersdorfer See).

Vertigo (Vertigo) substriata (JEFFREYS, 1833)

Durch das ganze Gebiet zerstreut (auch in der Lüneburger Heide). — Schleswig-Holstein: etwa 45 Fundpunkte. — Harz: 3 Fundpunkte. — Holland: 20 Fundpunkte.

Vertigo (Vertigo) alpestris ALDER, 1838

Verbreitung siehe Karte 7. — Neu: Hohenstein: Süntel (STEUSLOFF 1952); NSG ‚Nammer Klippen‘ bei Minden (ANT 1958). Laer (Teutoburger Wald) (postglazial) (HILTERMANN & LÜTTIG 1960). Beverungen (Weser) (CAH). Havixbeck (Baumberge) (subfossil) (CAH). — Schleswig-Holstein: 5 Fundpunkte. — Harz: 5 Fundpunkte. (Neu: Rehungen (Eichsfeld): Schönberg (RMS, Slg. SCHMIERER).)

Vertigo (Vertigo) parcedentata genesii (GREDLER, 1856)

Essen-Steele und Wattenscheid (beide postglazial, STEUSLOFF 1933). — Neu: Hamm: Ahsetal (postglazial) (CAH). Lebend NSG ‚Wandschicht‘ bei Büren (CAH). — Schleswig-Holstein: Großer Binnensee und Plöner Chaussee in Richtung Wielen. — (Neu: Römhild: Sülzdorf, (RMS, Slg. SCHMIERER).)

Vertigo (Vertilla) angustior JEFFREYS, 1830

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber ziemlich zerstreut. — Schleswig-Holstein: 15 Fundpunkte. — Harz: nur in den Randgebieten. — Holland: 9 Fundpunkte.

Orcula (Sphyradium) doliolum (BRUGIERE, 1792)

Verbreitung siehe Karte 8. — Neu: Hamm: Heessen und Beckumer Berge: Brunsberg (CAH). Baumberge: Havixbeck (subfossil) (CAH). Wesel: Lippegenist (CAH). — Harz: 8 Fundpunkte. — Holland: 6 Fundpunkte.

Abida secale (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 9. — Holland: Zeist und Driebergen (nicht bestätigt).

Abida frumentum (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 10. — Harz: alter Stolberg.

Chondrina (Chondrina) avenacea (BRUGIERE, 1792)

Neu: Hann.-Münden: Werratal und Werragenist (CAH). — Holland: Haarlem und Noordwijkerhout (nicht bestätigt).

Pupilla (Pupilla) muscorum (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, nach Norden zu abnehmend.

Pupilla (Pupilla) bigranata (ROSSMÄSSLER, 1839)

Verbreitung siehe Karte 11. — Angaben Holzminden: Stahle und Buntsandsteinbruch bei Allersheim (SAUERMILCH 1927) von PITZ (1943) bezweifelt; Vor-

kommen aber wahrscheinlich. Neu: Karlshafen, Höxter und Alfeld (CAH), Wolfhagen nw Kassel (SMF), Winningen (Mosel) (CSO). (Osterode, diluvial; RMS, leg. REGIUS).

Pupilla (Pupilla) sterri (VOITH, 1838)

Verbreitung siehe Karte 12. — Hönnetal (PITZ 1943). Witzenhausen: Oberrieden (MOSE 1954). Neu: Hann.-Münden, Höxter, Niedermarsberg, Karlshafen, Wetzlar, Marburg (alle CAH).

Lauria (Lauria) cylindracea (DA COSTA, 1778)

Rheintal: Hammerstein, Oberhammerstein und Ehrenbreitstein; Eifel: Echter-nacherbrück (BOETTGER 1912). — Schleswig-Holstein: 13 Fundpunkte. — Holland: Insel Walcheren: Domburg, Oostkapelle, Rittem und Veere (v. BRUGGEN 1957).

Vallonia pulchella (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Vallonia costata (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

(*Vallonia excentrica* STERKI, 1892 wurde nicht berücksichtigt, da nur individuelle Variation.)

Vallonia enniensis (GREDLER, 1856)

(Zur Artberechtigung und Verbreitung in Europa vgl. PLATE 1950). — Gelsenkirchen (spät- oder postglazial, STEUSLOFF 1933). (Die Angabe für Holz-minden (SAUERMILCH 1927) bezieht sich auf ein interglaziales Vorkommen). — Schleswig-Holstein: 4 Fundpunkte.

Vallonia adela WESTERLUND, 1881

„Anspüllicht der Flüsse“ (subfossil oder rezent?) (HERBST 1919). Kaiserswerth: Rheingenist (nicht selten) (STEUSLOFF 1929). Lippegenist: Haltern, Werne (STEUSLOFF 1933). Neu: Werragenist: Hann.-Münden, Beverungen (frische Schalen) und Lippstadt: Trockental der Pöppelsche (subfossil) (CAH).

Acanthinula aculeata (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber sehr zerstreut und meist vereinzelt. — Schleswig-Holstein: weit verbreitet. — Harz: 10 Fundpunkte. — Holland: 23 Fundpunkte.

Spermodea lamellata (JEFFREYS, 1830)

Verbreitung siehe Karte 13. — Neu: Wiesmoor, Wilhelmshaven, zwischen Papenburg und Leer (CAH). — Schleswig-Holstein: etwa 50 Fundpunkte. — Holland: Westerbork (Drente).

Chondrula (Chondrula) tridens (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 14. — Harz: Goslar (GOLDFUSS 1900). Neu: Scharzfeld (CAH). — Holland: Heer und Ould-Valkenburg (nicht lebend).

Jaminia (Jaminia) quadridens (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 15. — Im Rheingenist mehrfach (CSO, CAH). Fundpunkt Fahr schon seit langem erloschen.

Ena (Ena) montana (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 16. — Harz: 14 Fundpunkte. — Holland: Bloemendaal (nicht bestätigt).

Ena (Ena) obscura (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber in den Moor- und Heidegebieten fehlend. — (Holland: 8 Fundpunkte.)

Zebrina (Zebrina) detrita (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 17. — (Bei Wildungen nur eingeschleppt; von MÄDER (1939) wurden mehrfach Aussetzversuche vorgenommen). — Harz: 3 Fundpunkte.

Catinella (Quickella) arenaria (BOUCHARD-CHANTERAUX, 1837)

Verbreitung siehe Karte 18. — Neu: Spiekeroog, Wangerooge (lebend und Brunnenausschachtung, postglazial), Neuharlingersiel, Carolinensiel, Wilhelmshaven (alle anatomisch geprüft, CAH). — Schleswig-Holstein: JAECKEL (1938) gibt zahlreiche Fundpunkte an, die BOETTGER (1939) bezweifelt und auf *S. oblonga* bezieht. Bei JAECKEL (1957) keine Angaben mehr für Schleswig-Holstein. Neu: Eckernförde (anatomisch geprüft, CAH). (Alle älteren Angaben, so bei SCHMIDT (1857), beziehen sich auf rötliche Formen von *S. oblonga*). — Holland: 7 Fundpunkte (vgl. MÖRZER BRUIJNS, v. REGTEREN ALTENA & BUTOT 1959, Karte).

Succinea (Succinea) putris (LINNAEUS, 1758)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Succinea (Succinella) oblonga DRAPARNAUD, 1801

Durch das ganze Gebiet verbreitet und nur stellenweise etwas zurücktretend.

Oxyloma (Hydrotropa) elegans (RISSO, 1826)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Oxyloma (Hydrotropa) sarsi (ESMARK, 1886)

(Nur anatomisch von *O. elegans* zu trennen, vgl. ODHNER 1949, FORCART 1956). — Neu: Hamm (mehrfach), Münster, Hausdülmener Fischteiche bei Dülmen, NSG ‚Pastors Pool‘ bei Thiene südl. Bersenbrück und Dümmer See (alle CAH). — Schleswig-Holstein: etwa 20 Fundpunkte. — Holland: in Gelderland, Overijssel, Nord-Brabant und Nord-Holland z. T. häufig (v. BRUGGEN 1957).

Punctum (Punctum) pygmaeum (DRAPARNAUD, 1801)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, lokal fehlend (Harz: 8 Fundpunkte).

Discus (Discus) ruderatus (HARTMANN, 1821)

Verbreitung siehe Karte 19. — Neu: Arnsberger Wald südl. des Hevebeckens (CAH). (Fundpunkt Holzminden bei SAUER MILCH (1927) ist interglazial). — Schleswig-Holstein: Flensburg. Fundpunkt Hamburg: Escheburg (DEGNER 1933) wahrscheinlich erloschen (BRANDT 1938). — Harz: 5 Fundpunkte.

Discus (Discus) rotundatus (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Arion (Arion) rufus (LINNAEUS, 1758)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, auch in Heide- und Mooregebieten (schwarze Formen).

Arion (Arion) ater (LINNAEUS, 1758)

(Zur Abgrenzung gegen *A. rufus* vgl. BOETTGER 1949). — Bisher nur aus Schleswig-Holstein: etwa 15 Fundpunkte. Vorkommen in der norddeutschen Tiefebene und in Holland möglich.

Arion (Carinarion) circumscriptus JOHNSTON, 1828

Durch das ganze Gebiet verbreitet (Harz: 7 Fundpunkte).

Arion (Mesarion) subfuscus (DRAPARNAUD, 1805)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Arion (Kobeltia) hortensis FERUSSAC, 1819

Durch das ganze Gebiet zerstreut verbreitet, stellenweise noch nicht nach-

gewiesen. — Schleswig-Holstein: Weit verbreitet oder eingeschleppt. — Harz: 4 Fundpunkte. — Holland: 9 Fundpunkte.

Arion (Microarion) intermedius (NORMAND, 1852)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber nach Norden zu sehr zurücktretend. — (Schleswig-Holstein: 4 Fundpunkte. — Harz: 3 Fundpunkte. — Holland: 34 Fundpunkte).

Vitrina (Vitrina) pellucida (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Vitrinobrachium breve (FERUSSAC, 1821)

Verbreitung siehe Karte 20. — Zahlreiche Fundpunkte im Rheintal (CSO, CSB, SMF). Neu: Vynen: Marienbaum (nördl. Xanten, Rheinauewald) (CAH).

Semilimax (Semilimax) semilimax (FERUSSAC, 1802)

Verbreitung siehe Karte 21. — Fundpunkt Fahr (BOETTGER 1912) von SCHLICKUM (1949) zu *V. breve* gezogen. Fundpunkt Haarbrück (ALTUM 1868, WESTERMEIER 1868) bestätigt. Neu: Brückenau (Rhön) (JAECKEL 1942). Fredeburg: Hunau, Meschede, Ramsbeck, Beverungen: Mühlenberg und Bad Salzschlirf (CAH). — Harz: Wernigerode: Ilsenstein und Hartenberg (GOLDFUSS 1900).

Semilimax (Semilimax) kotulae (WESTERLUND, 1883)

Neu: Hünfeld (Rhön) (CAH).

Encobresia diaphana (DRAPARNAUD, 1805)

Durch das ganze Gebiet zerstreut verbreitet, aber zur Küste zu sehr zurücktretend. — Schleswig-Holstein: Uetersen, Kellinghusen, Wittensee (z. T. weit verbreitet), Hamburg: Damhorst. — Harz: 16 Fundpunkte. — Holland: 3 Fundpunkte (vgl. ARENDS & POUDEROYEN 1957).

Phenacolimax (Phenacolimax) major (FERUSSAC, 1807)

Verbreitung siehe Karte 22. — Zahlreiche neue Fundpunkte, die das Gebiet nach Nordwesten erweitern (CAH). — Holland: Nur in Süd-Limburg (4 Fundpunkte).

Vitrea (Vitrea) crystallina (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Vitrea (Vitrea) contracta (WESTERLUND, 1871)

Durch das ganze Gebiet zerstreut verbreitet, aber nach Süden zu abnehmend.

Vitrea (Vitrea) diaphana (STUDER, 1820)

Verbreitung siehe Karte 23. — Neu: Lengerich: Höste (CAH). — Harz: Scharzfeld (GOLDFUSS 1900, noch 1958 bestätigt, CAH).

Nesovitrea (Perpolita) hammonis (STRÖM, 1765)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Nesovitrea (Perpolita) petronella (L. PFEIFFER, 1853)

Durch das ganze Gebiet zerstreut verbreitet.

Aegopinella pura (ALDER, 1830)

Durch das ganze Gebiet zerstreut verbreitet.

Aegopinella nitidula (DRAPARNAUD, 1805)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber in den Heide- und Mooregebieten fehlend.

Aegopinella nitens (MICHAUD, 1831)

Verbreitung siehe Karte 24. — Der größte Teil der bisherigen Meldungen aus Nordwestdeutschland dürfte zu streichen sein, nachdem sich herausgestellt hat,

daß schalenmorphologisch kaum eine Trennung von *Aeg. nitidula* möglich ist (vgl. RIEDEL 1957, FORCART 1959). Bislang liegt durch anatomische Untersuchung gesichertes Material nur von folgenden Fundpunkten vor: Driburg, Pyrmont, Marburg, Lauterbach, Kreuzberg (Rhön), Zierenberg und Biedenkopf (alle CAH).

Aegopinella epipedostoma (FAGOT, 1879)

Bisher nur von Butzbach (Taunus) bekannt (FORCART 1959).

Oxychilus (Oxychilus) cellarius (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Oxychilus (Oxychilus) draparnaudi (BECK, 1837)

Im ganzen Gebiet zerstreut, aber nur eingeschleppt und immer in der Nähe menschlicher Siedlungen; stellenweise eingebürgert.

Oxychilus (Ortizius) alliaris (MILLER, 1822)

Verbreitung siehe Karte 25. — Schleswig-Holstein: etwa 100 Fundpunkte. — Harz: 8 Fundpunkte. — Holland: 26 Fundpunkte.

Oxychilus (Morlina) glaber (ROSSMASSLER, 1835)

Harz: Bahnhof Seesen in einer Tuffsteingrotte (GOLDFUSS 1900). Neu: Herzberg (Harz) (CAH); Scharzfeld (Harz): Einhornhöhle (subfossil) (CAH).

Daudebardia (Daudebardia) rufa (DRAPARNAUD, 1805)

Verbreitung siehe Karte 26. — Zahlreiche neue Fundpunkte (CAH, CSO, CTK). Nordwestlichster Fundpunkt: Uffelner Kalkberg bei Rheine (CAH).

Daudebardia (Daudebardia) brevipes (DRAPARNAUD, 1805)

Verbreitung siehe Karte 27. — Zahlreiche neue Fundpunkte (CAH, CSO, CTK).

Zonitoides (Zonitoides) nitidus (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Zonitoides (Zonitoides) excavatus (ALDER, 1830)

Verbreitung siehe Karte 28. — (Zur Verbreitung vgl. BOETTGER 1950, VENMANS 1950). — Neu: Wiesmoor, Wilhelmshaven, zwischen Papenburg und Leer (CAH). — Schleswig-Holstein: Rendsburg; Hamdorf. — Holland: 13 Fundpunkte.

Milax rusticus (MILLET, 1843)

Verbreitung siehe Karte 29. — Holland: Eijsden (REGTEREN ALTENA 1951).

Limax (Limax) maximus LINNAEUS, 1758

Durch das ganze Gebiet verbreitet, vornehmlich in der Nähe menschlicher Ansiedlungen (vor allem im Norden).

Limax (Limax) cinereoniger (WOLF, 1803)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber streckenweise fehlend (Heide- und Moorgebiet). — (Harz: 14 Fundpunkte. — Holland: 3 Fundpunkte).

Limax (Limacus) flavus LINNAEUS, 1758

Durch das ganze Gebiet verbreitet, nach Norden zu abnehmend. Immer nur in der Nähe menschlicher Siedlungen.

Limax (Malacolimax) tenellus O. F. MÜLLER, 1774

Durch das ganze Gebiet zerstreut. — Schleswig-Holstein: 5 Fundpunkte. — Harz: 12 Fundpunkte. — Holland: 3 Fundpunkte.

Limax (Lehmannia) marginatus (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Deroceras laeve (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Deroceras reticulatum (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Deroceras agreste (LINNAEUS, 1758)

In Westfalen und umliegenden Gebieten noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. — Schleswig-Holstein: In allen Landesteilen verbreitet (JAECKEL 1957). — Harz: Angabe ‚allgemein verbreitet‘ bei PFITZNER & JAECKEL (1954) bezieht sich z. T. auf *D. reticulatum*. — Holland: alle Meldungen für *D. agreste* beziehen sich auf *D. reticulatum* (v. REGTEREN ALTENA briefl.).

Euconulus (Euconulus) fulvus (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, im Norden aber streckenweise fehlend.

Cecilioides (Cecilioides) acicula (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet auf Kalk verbreitet, aber immer nur sehr zerstreut (häufig in Genisten) und nach Norden zu (Sandgebiete) nur noch vereinzelt. — Schleswig-Holstein: 4 Fundpunkte (vielleicht nur eingeschleppt). — Harz: 7 Fundpunkte. — Holland: 31 Fundpunkte.

Cochlodina laminata (MONTAGU, 1803)

Durch das ganze Gebiet verbreitet (einschließlich Schleswig-Holstein und Harz). — Holland: 6 Fundpunkte.

Cochlodina orthostoma (MENKE, 1830)

Verbreitung siehe Karte 30. — Neu: Rotenburg (Fulda), Werratal südl. Hann.-Münden (CAH), Fulda: Bieberstein (RMS, Slg. SCHMIERER).

Clausilia parvula FERUSSAC, 1807

Verbreitung siehe Karte 31. — (Angaben aus Schleswig-Holstein unzutreffend). — Harz: 20 Fundpunkte. — Holland: 7 Fundpunkte.

Clausilia bidentata (STRÖM, 1765)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, nur in den Moor- und Heidegebieten zurück-tretend.

Clausilia dubia DRAPARNAUD, 1805

Verbreitung siehe Karte 32. — (LOENS (1894) gibt für Westfalen nur 4 Fundpunkte an; zahlreiche neue CAH). — Schleswig-Holstein: einige ältere Angaben sind fraglich. Segeberger Höhle (subfossil) (MOHR 1929). — Harz: 15 Fundpunkte. — Holland: 21 Fundpunkte.

Clausilia cruciata STUDER, 1820

Verbreitung siehe Karte 33. — Neu: Kreuzberg (Rhön), Hilders (Rhön) (CAH). — Harz: 3 Fundpunkte. Neu: Odertalsperre (CAH).

Clausilia pumila C. PFEIFFER, 1828

Verbreitung siehe Karte 34. — Neu: Lippstadt: Trockental der Pöppelsche (subfossil) (CPA). Hohenstein (Süntel) (JAECKEL 1934). (Ältere Angabe von WESTERMEIER (1868) für Herstelle und Erkeln dürfte zutreffend sein). Karlshafen, Elze (Osterwald), Dümmersee und Diepholz (alle CAH). — Schleswig-Holstein: etwa 70 Fundpunkte. — Harz: Scharzfeld (GOLDFUSS 1900; bestätigt 1958, CAH). Neu: Herzberg (CAH).

Iphigena rolphi (GRAY, 1821)

Verbreitung siehe Karte 35. — Neu: Hamm (Genist), Meschede, Marsberg, Bielefeld, Oeynhausen, Karlshafen, Hann.-Münden, Elze (alle CAH). Baumberge:

Masbeck (ZIM). Fundpunkt Wildenburg (im Oldenburgischen) bei SCHMIDT (1855) nicht bestätigt. — Harz: Neu: Odertalsperre (CAH). — Holland: 8 Fundpunkte.

Iphigena ventricosa (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 36. — Schleswig-Holstein: 15 Fundpunkte. — Harz: 10 Fundpunkte. — Holland: ältere Angabe bezieht sich auf *Lac. biplicata* (v. BENTHEM-JUTTING 1933).

Iphigena plicatula (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 37. — Schleswig-Holstein: 5 Fundpunkte. — Harz: 18 Fundpunkte. — Holland: Deventer (subfossil) (LOOSJES 1953).

Iphigena lineolata (HELD, 1836)

Verbreitung siehe Karte 38. — Schleswig-Holstein: etwa 50 Fundpunkte. — Harz: 11 Fundpunkte. — Holland: 9 Fundpunkte.

Laciniaria (Laciniaria) plicata (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 39. — Harz: 17 Fundpunkte.

Laciniaria (Alinda) biplicata (MONTAGU, 1803)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, nur stellenweise zurücktretend.

Laciniaria (Strigilecula) cana (HELD, 1836)

Verbreitung siehe Karte 40. — Harz: 4 Fundpunkte.

Balea perversa (LINNAEUS, 1758)

Verbreitung siehe Karte 41. — Schleswig-Holstein: 12 Fundpunkte. — Harz: 12 Fundpunkte. — Holland: etwa 60 Fundpunkte.

Graciliaria (Ruthenica) filograna (ROSSMÄSSLER, 1836)

Harz: Kloster Michaelstein (GOLDFUSS 1900).

Bradybaena (Bradybaena) fruticum (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet zerstreut, nur stellenweise fehlend. — (Harz: 6 Fundpunkte. — Holland: 6 Fundpunkte).

Candidula unifasciata (POIRET, 1801)

Verbreitung siehe Karte 42. — Schleswig-Holstein: 3 Fundpunkte. — Harz: 15 Fundpunkte (nicht im Zentralgebiet). — Holland: 5 Fundpunkte.

Candidula caperata (MONTAGU, 1803)

Verbreitung siehe Karte 43. — Hannover: Gehrdeener Berg (bestätigt, CAH). Neu: Beckumer Berge: Vellern (subfossil) (CAH), Loccum: Silberberg (CAH). (Auf Kleefeldern verschiedentlich eingeschleppt). — Schleswig-Holstein: zahlreiche Fundpunkte um den Beltsee (vgl. SCHLESCH 1951, Karte). — Harz: Benzingerode (CLAUSS 1961) (wahrscheinlich eingeschleppt). — Holland: etwa 35 Fundpunkte (einschließlich *C. heripensis*).

Helicella (Helicella) itala (LINNAEUS, 1758)

Verbreitung siehe Karte 44. — Schleswig-Holstein: 7 Fundpunkte. — Harz: 18 Fundpunkte (hauptsächlich in den Randgebieten). — Holland: 19 Fundpunkte.

Helicella (Helicella) obvia (HARTMANN, 1840)

Im ganzen Gebiet (einschließlich Schleswig-Holstein) nur eingeschleppt. — Harz: 5 Fundpunkte (nur am nördlichen Rand), vielleicht ursprünglich.

Trochoidea (Xeroclausa) geyeri (SOOS, 1926)

Hannover (?). Neu: Beckumer Berge: Vorhelm; Diemeltal: Westheim (CAH). — Harz: NSG Münchenberg zwischen Stecklenberg und Suderode (CLAUSS 1961).

Helicopsis (Helicopsis) striata (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 45. — Holzminden: Stahle (SAUERMILCH 1927). Neu: Hildesheim, Hackenstedt, Baddeckenstedt, Gehrden, Karlshafen (alle CAH). (Für Hildesheim bereits von SCHMIDT (1857), für Hannover (= Gehrden) von EHRMANN (1933) als *C. caperata* angegeben). — Schleswig-Holstein: alle Angaben beruhen auf Verwechslung mit *C. caperata*. — Harz: 3 Fundpunkte.

Monacha (Monacha) cartusiana (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 46. — Holland: 8 Fundpunkte.

Monacha (Monacha) cantiana (MONTAGU, 1803)

Verbreitung siehe Karte 47. — Neu: Schweiburg, Schierbroek (SMF), Neuharlingersiel (CAH). — Holland: 36 Fundpunkte.

Perforatella (Perforatella) bidentata (GMELIN, 1788)

Verbreitung siehe Karte 48. — Ältere Angaben (Höxter, Holzminden) bestätigt (CAH). Neu: Werratal (südöstl. Hann.-Münden), Porta Westfalica (Wesergenist), Verden (Weser) (CAH). — Schleswig-Holstein: etwa 45 Fundpunkte. — Harz: 4 Fundpunkte.

Perforatella (Monachoides) incarnata (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber in den Moor- und Heidegebieten sehr zurücktretend. — (Holland: 29 Fundpunkte.)

Perforatella (Monachoides) rubiginosa (A. SCHMIDT, 1853)

Verbreitung siehe Karte 49. — Schleswig-Holstein: 8 Fundpunkte. — Holland: 5 Fundpunkte.

Trichia (Trichia) hispida (LINNAEUS, 1758)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Trichia (Trichia) sericea (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 50. — Harz: 4 Fundpunkte.

Trichia (Trichia) striolata (C. PFEIFFER, 1828)

Verbreitung siehe Karte 51. — Holland: Veere.

Euomphalia (Euomphalia) strigella (DRAPARNAUD, 1801)

Verbreitung siehe Karte 52. — Neu: Dümmersee (CAH). — Schleswig-Holstein: 13 Fundpunkte. — Harz: 6 Fundpunkte.

Helicodonta obvoluta (O. F. MÜLLER, 1774)

Verbreitung siehe Karte 53. — Schleswig-Holstein: 3 Fundpunkte. — Harz: 19 Fundpunkte. — Holland: 5 Fundpunkte.

Helicigona lapicida (LINNAEUS, 1758)

Durch das Gebiet verbreitet, in den Moor- und Heidegebieten nur vereinzelt. — (Holland: 7 Fundpunkte)

Arianta arbustorum (LINNAEUS, 1758)

Durch das ganze Gebiet verbreitet.

Isognomostoma isognomostoma (GMELIN, 1780)

Verbreitung siehe Karte 54. — Harz: 16 Fundpunkte.

Cepaea (Cepaea) nemoralis (LINNAEUS, 1758)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, aber stellenweise fehlend (Harz: 24 Fundpunkte).

Cepaea (Cepaea) hortensis (O. F. MÜLLER, 1774)

Durch das ganze Gebiet verbreitet, mit Ausnahme der Moor- und Heidegebiete (Holland: 44 Fundpunkte).

Helix (Helix) pomatia LINNAEUS, 1758

Durch das ganze Gebiet auf Kalk zerstreut verbreitet (eingebürgert).

Helix (Cryptomphalus) aspersa O. F. MÜLLER, 1774

Verschiedentlich eingeschleppt; am Niederrhein eingebürgert (STEUSLOFF 1939), vielleicht ursprünglich. Holland: etwa 30 Fundpunkte.

Nachtrag: Zur Molluskenfauna des Rheinlandes wurden von SCHLIK-KUM & THIELE (1962) ergänzende Mitteilungen zu BOETTGER (1912) gemacht, von denen ein Teil im Text und auf den Verbreitungskarten bereits berücksichtigt wurde. Es sind nachzutragen:

Pomatias elegans (O. F. MÜLLER) Braubach: Koppelstein.

Acicula (Acicula) lineata inchoata (EHRMANN) Aachen: Cornelimünster.

Azeca menkeana (C. PFEIFFER) Gerolstein: Heiligenstein, Stolberg: Würseler Wald, Köln: Kerpener Bruch.

Vertigo (Vertigo) moulinsiana (DUPUY) Höveler Höfe: Kloster Knechtsteden.

Orcula (Sphyradium) doliolum (BRUGIERE) Münster am Stein: Gans, Gerolstein: Munterley, Aachen: Cornelimünster.

Pupilla (Pupilla) sterri (VOITH) Gerolstein: Munterley.

Lauria (Lauria) cylindracea (Da COSTA) Cochem, Loreley.

Ena (Ena) montana (DRAPARNAUD) Wuppertal: Möddinghofe.

Vitrinobrachium breve (FERUSSAC) Haan: Mahnertmühle.

Daudebardia (Daudebardia) brevipes (DRAPARNAUD) Overath: Vilkerath.

Boettgerilla vermiformis WIKTOR, 1959

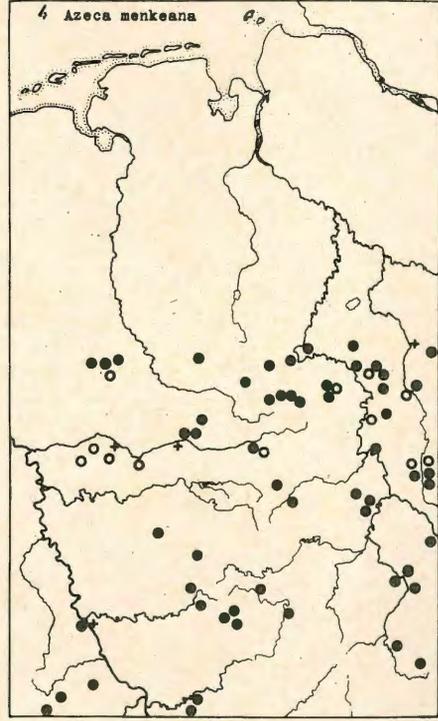
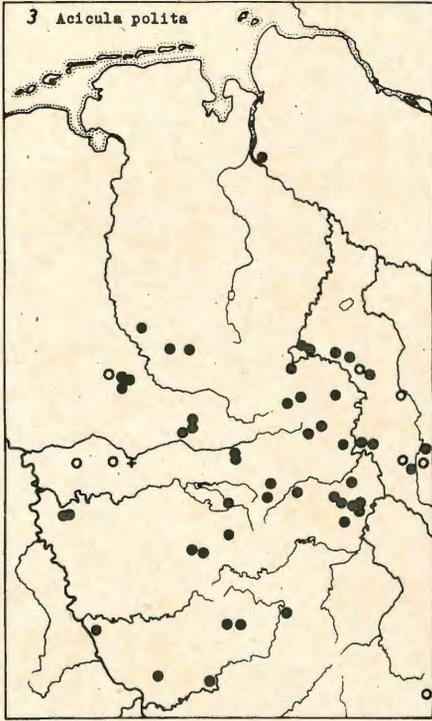
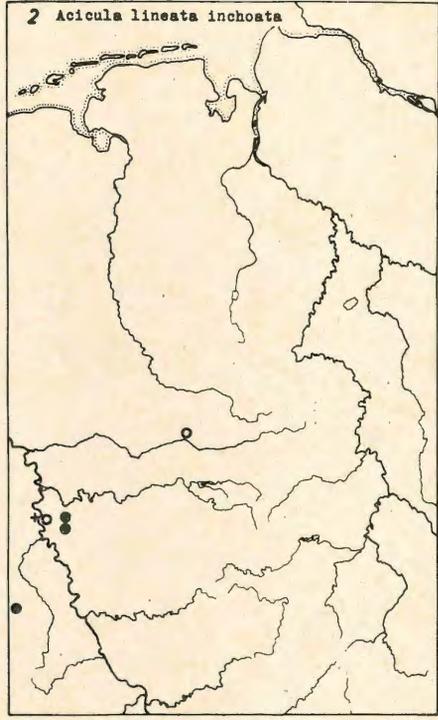
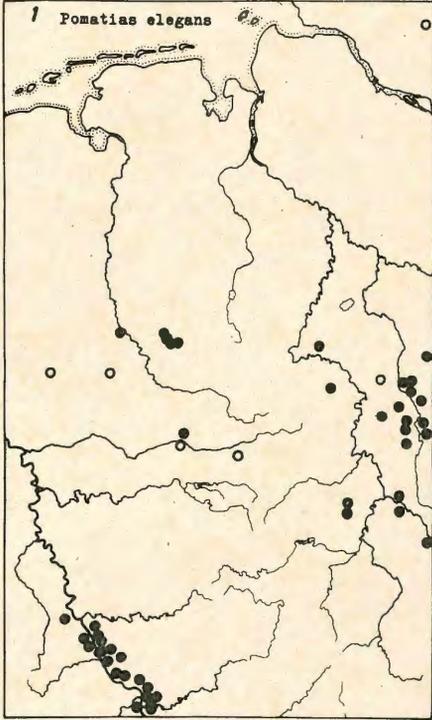
Neu: Wuppertal-Elberfeld, Millrath, Haan, Gruiten, Altenberg, Kettwig, Neandertal, Stolberg, Bad Tönnisstein — Lengerich: Lienen (CAH).

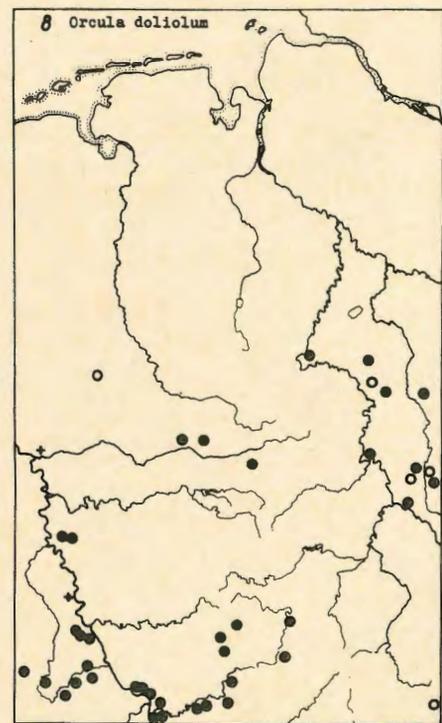
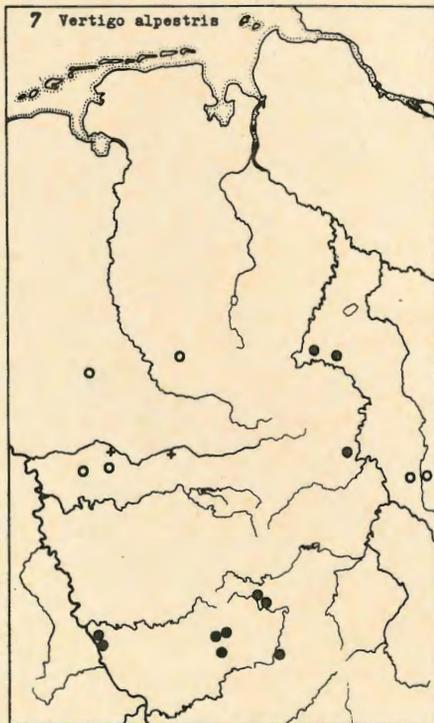
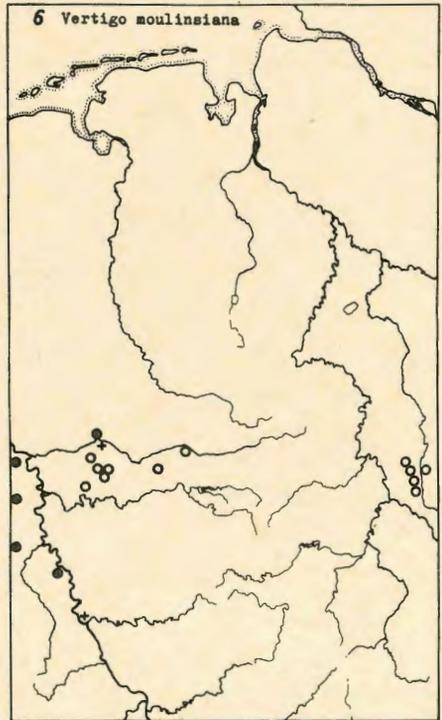
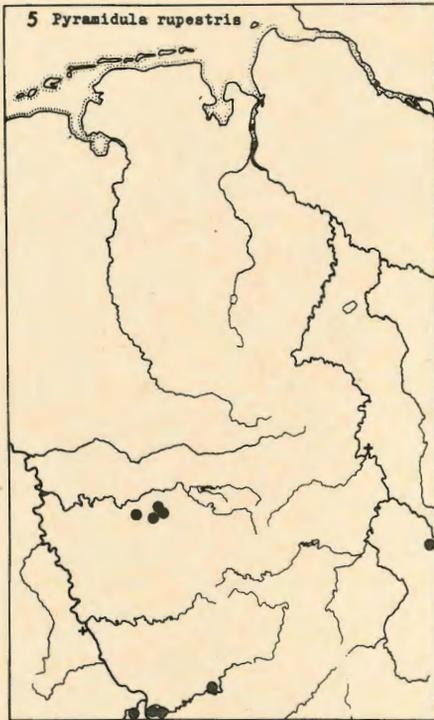
Iphigena lineolata (HELD) Bad Tönnisstein, Hohe Acht, Köln: Kerpener Bruch.

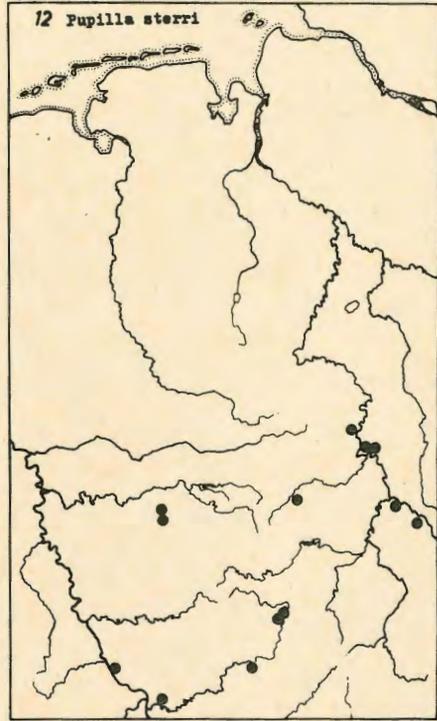
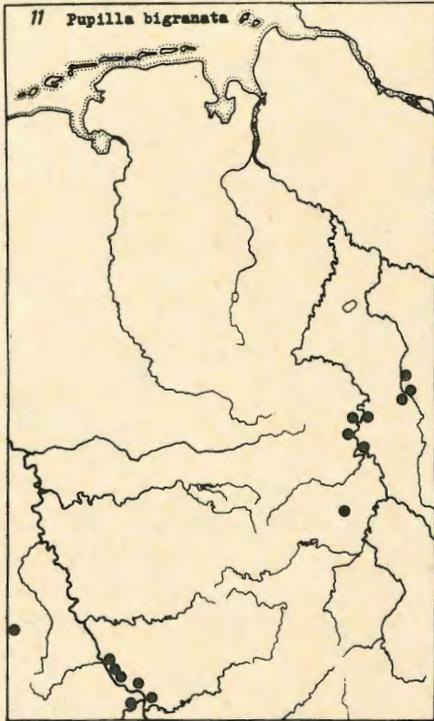
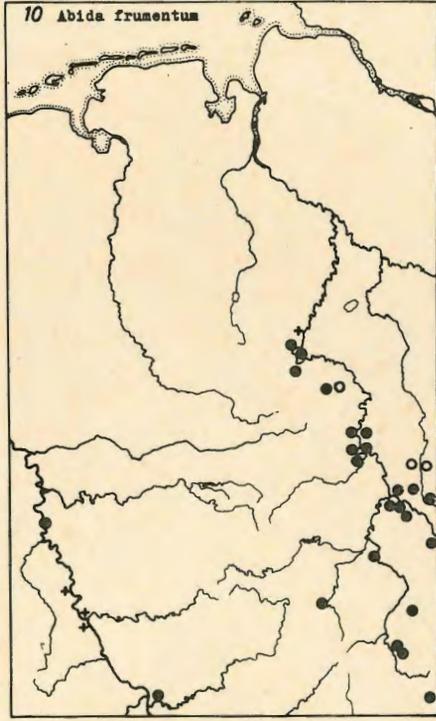
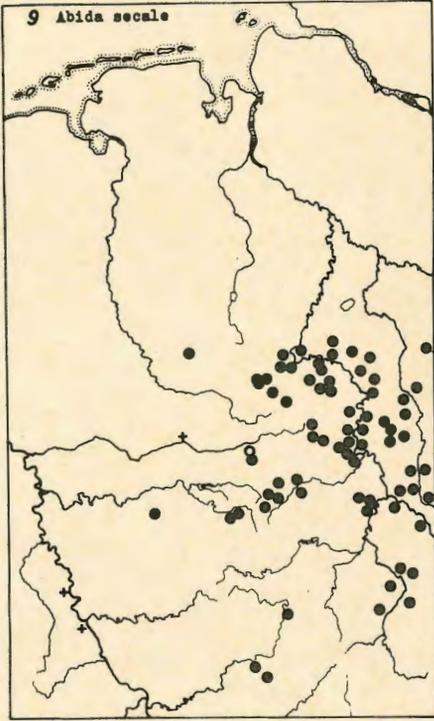
Iphigena rolphi (GRAY) Burgen: Briesbachtal, Remagen: Kalmuttal, Bad Godesberg: Kottenforst.

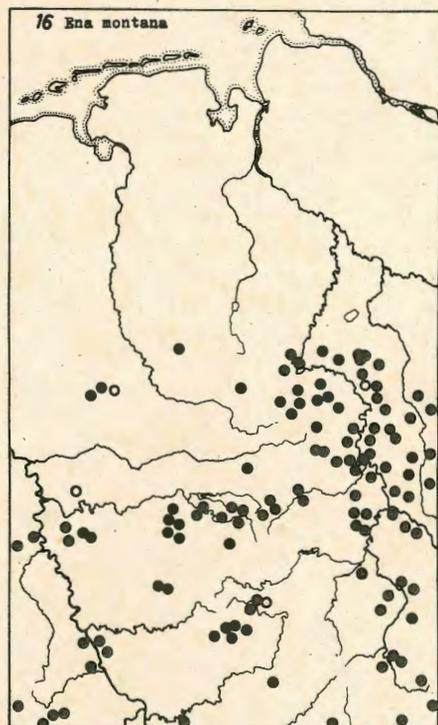
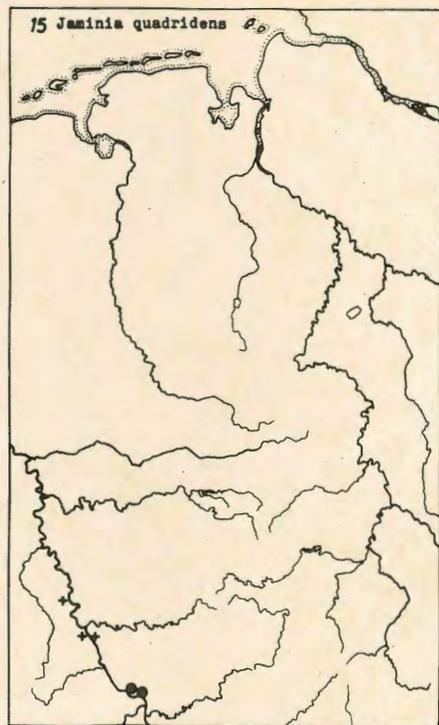
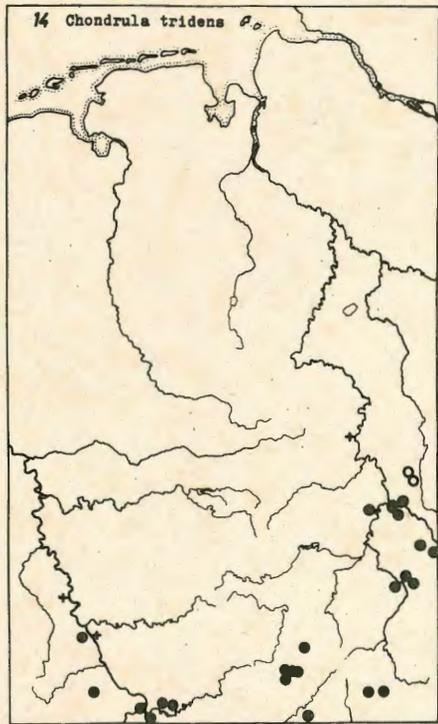
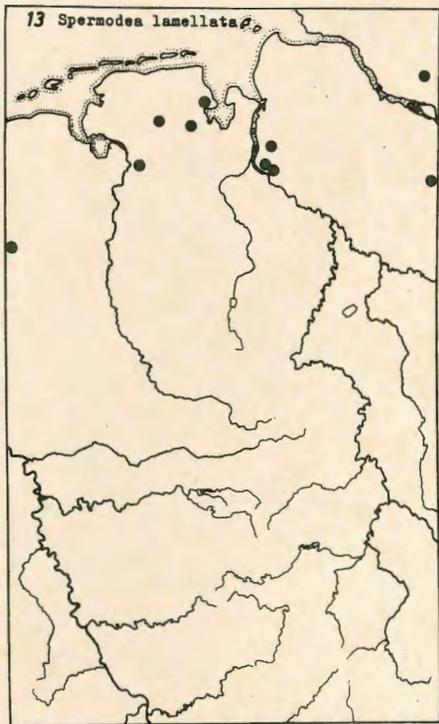
Candidula unifasciata (POIRET) Münstereifel: Iversheim.

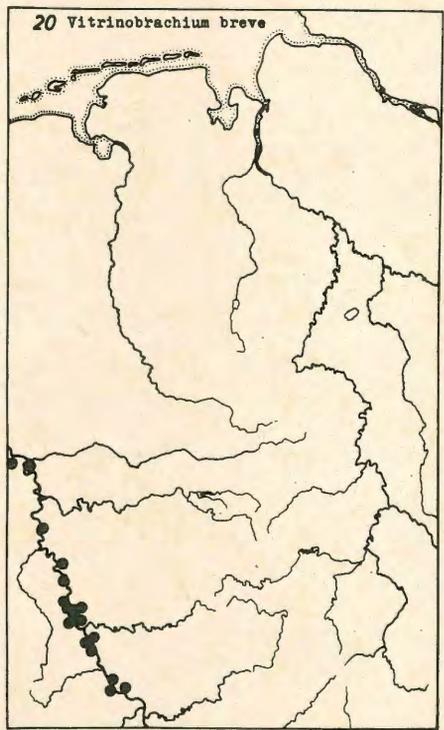
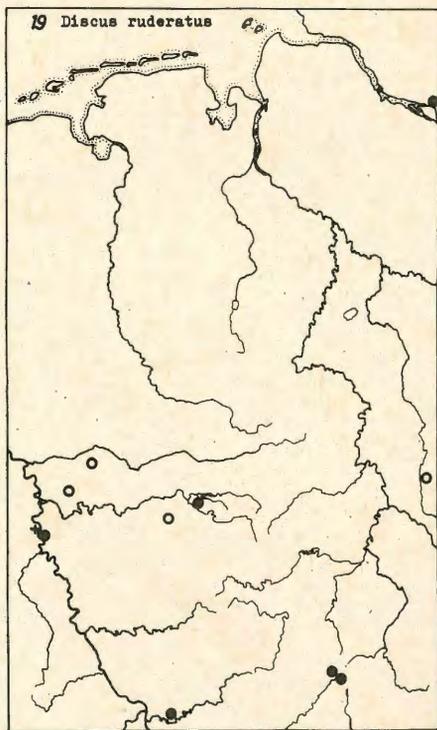
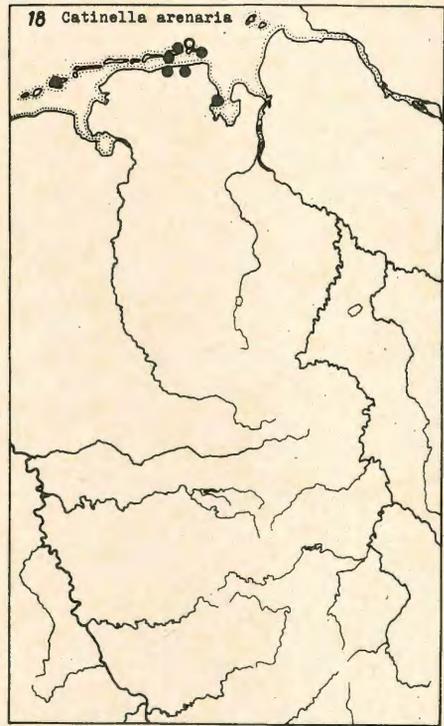
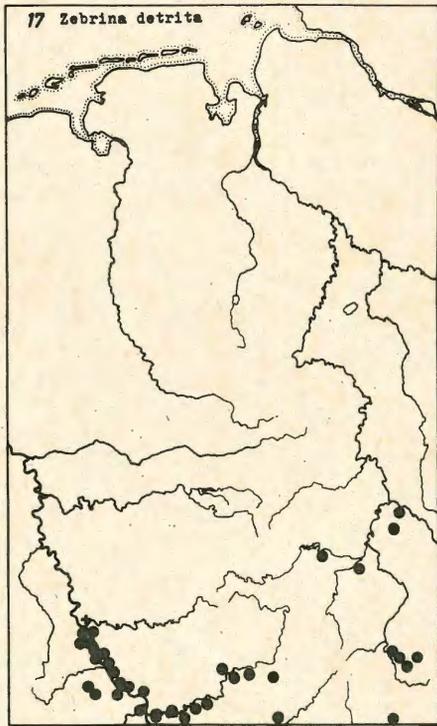
Perforatella (Monachoides) rubiginosa (A. SCHMIDT) Monheim, Baumberg, Winnigen, Schalkenmehrener Maar.

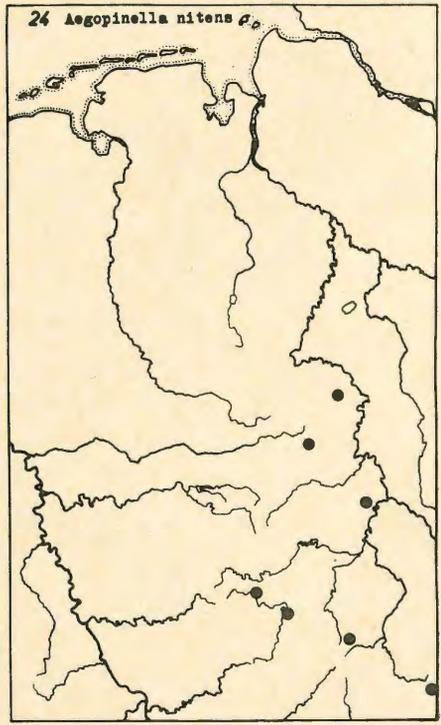
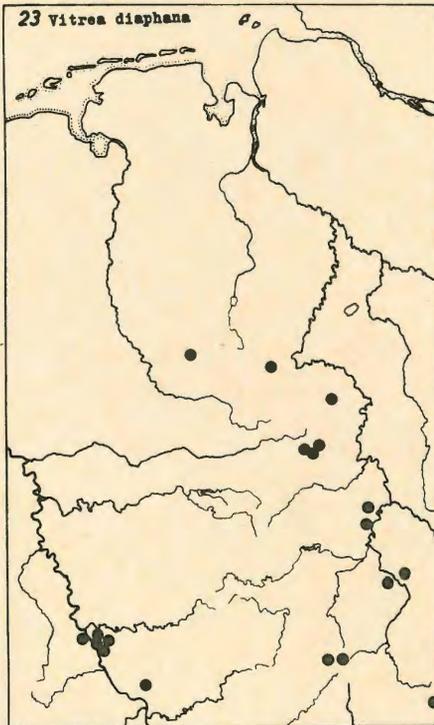
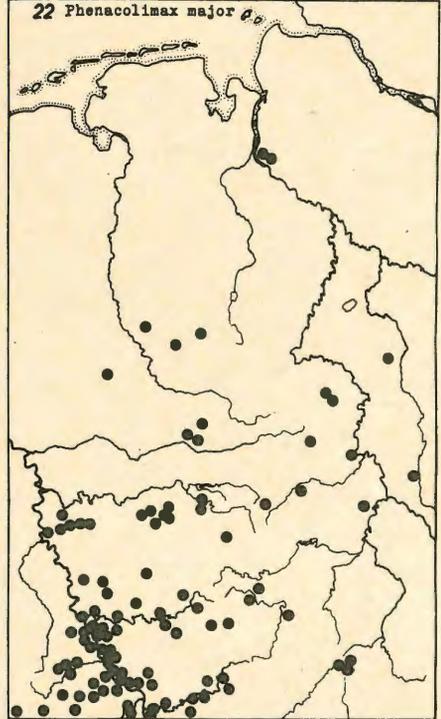
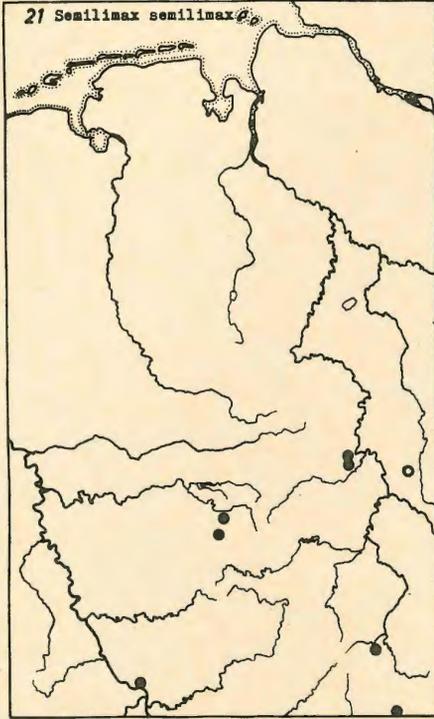


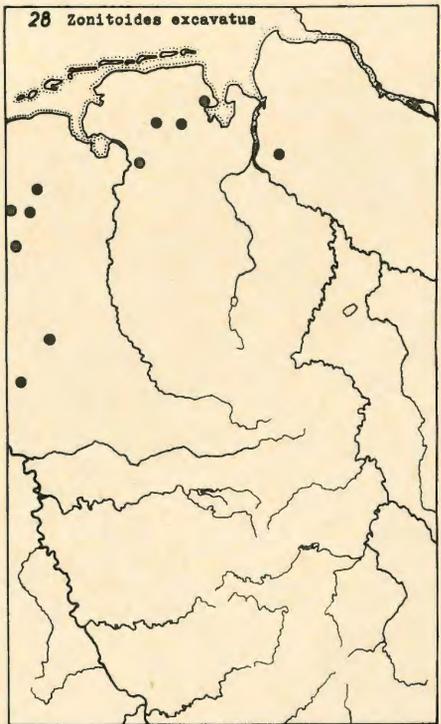
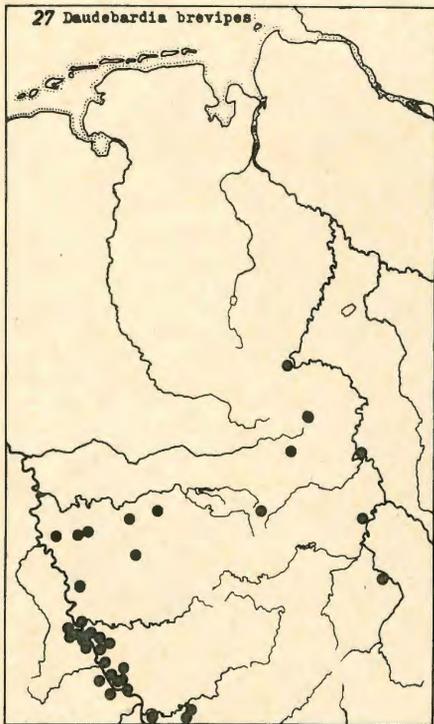
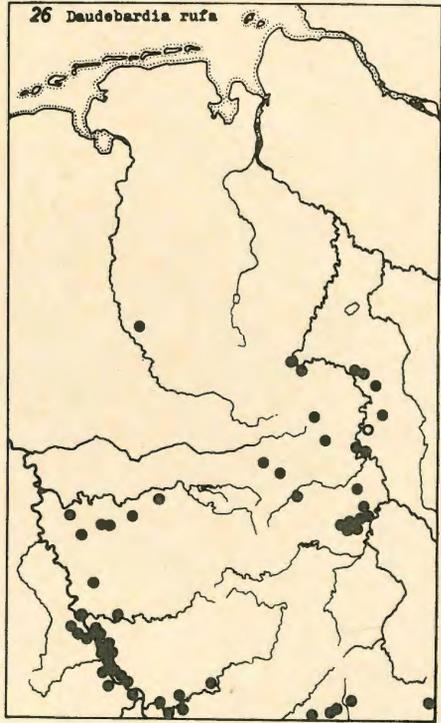
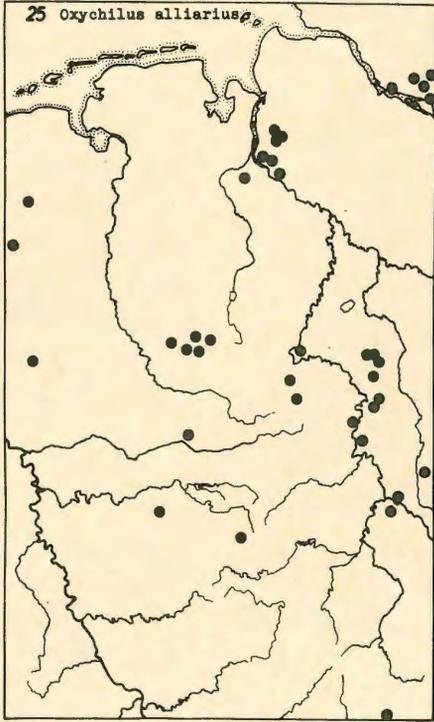


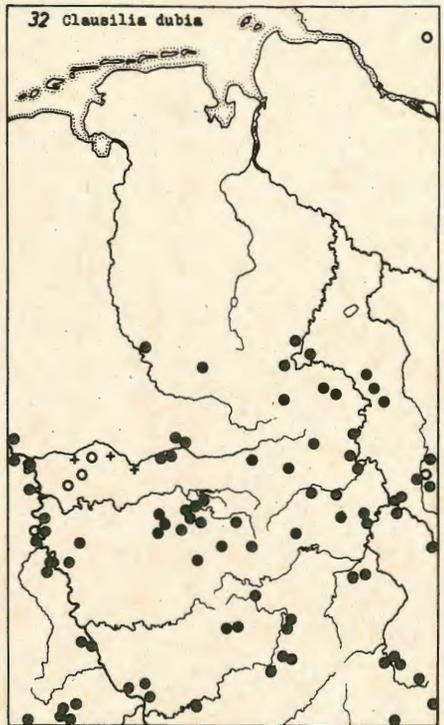
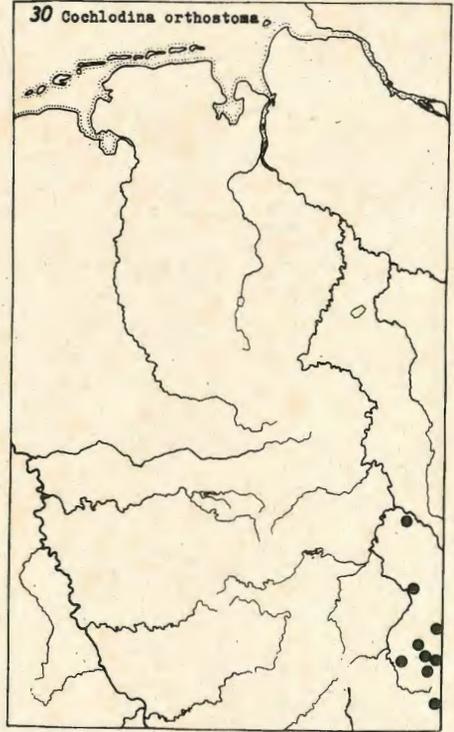
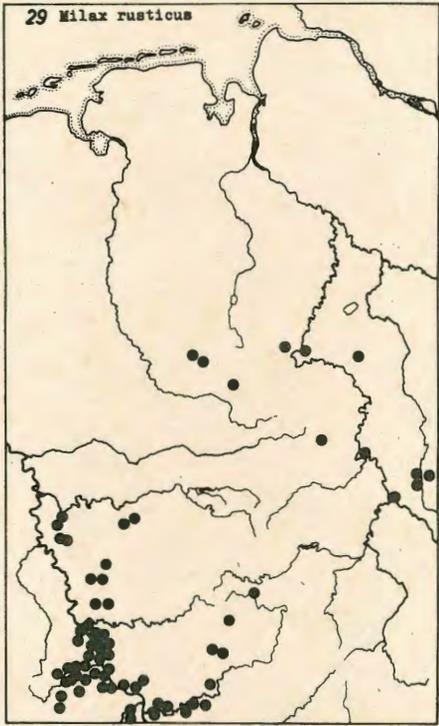


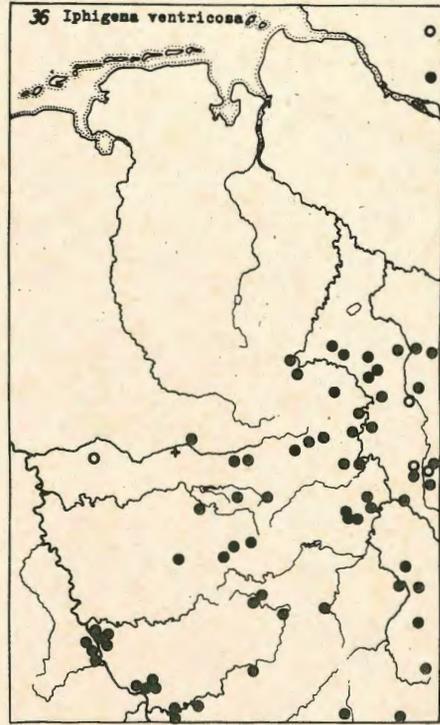
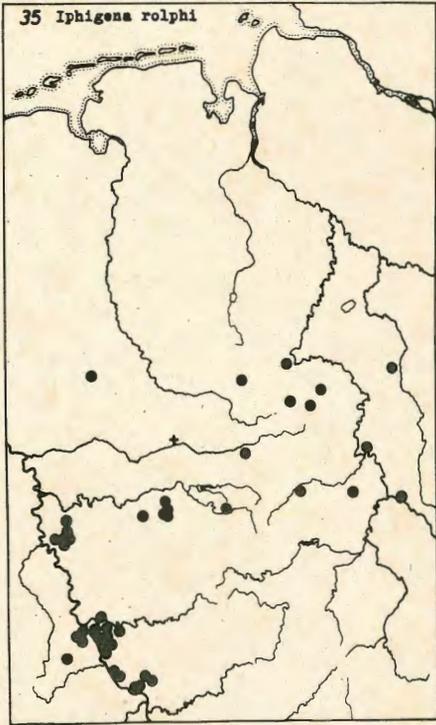
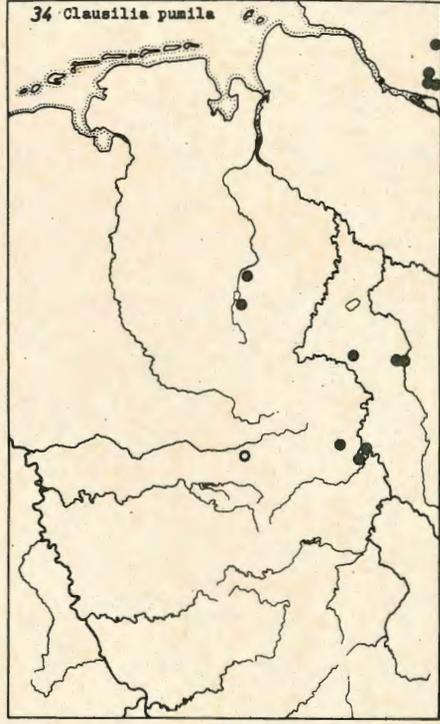
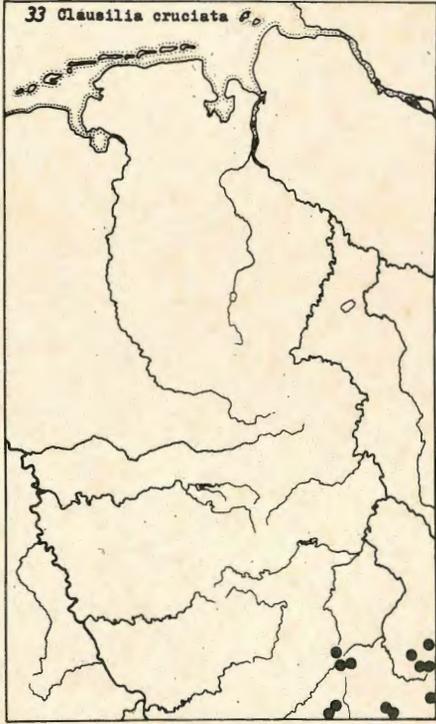


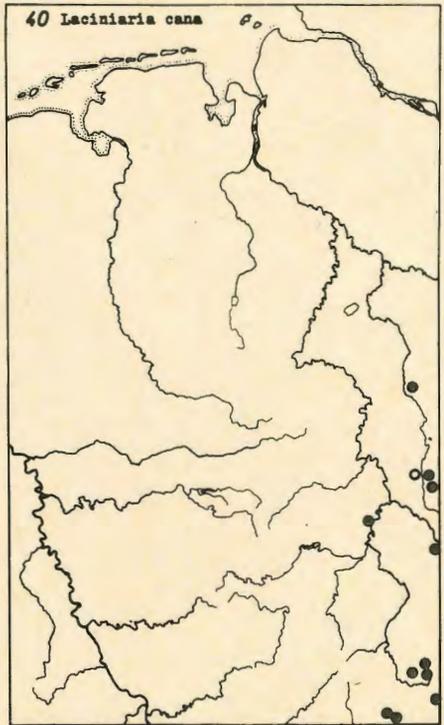
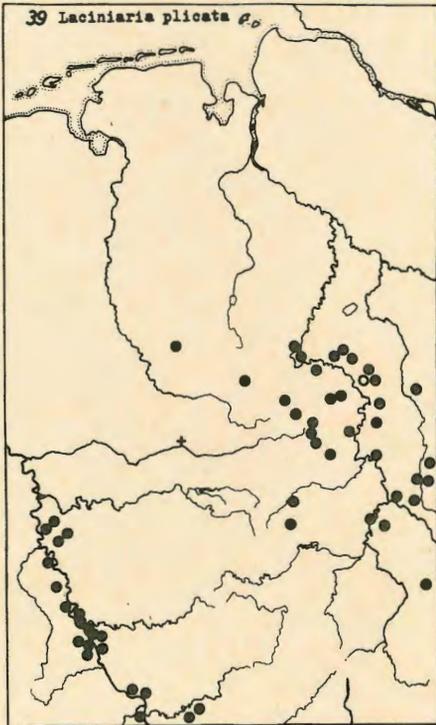
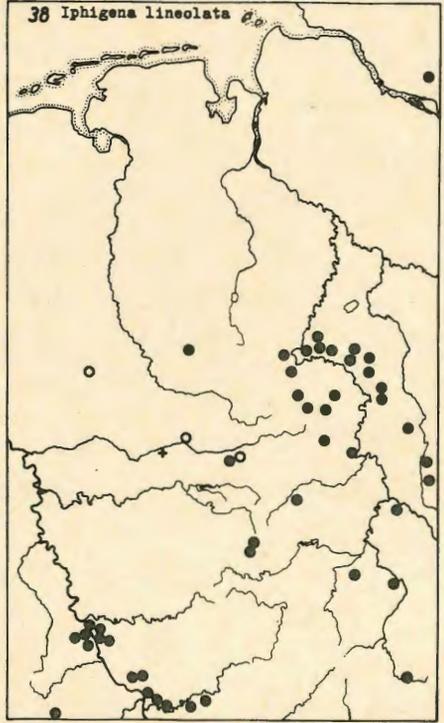
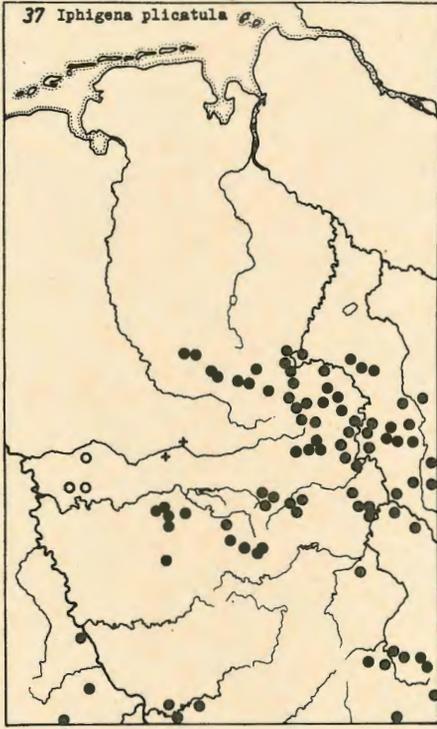


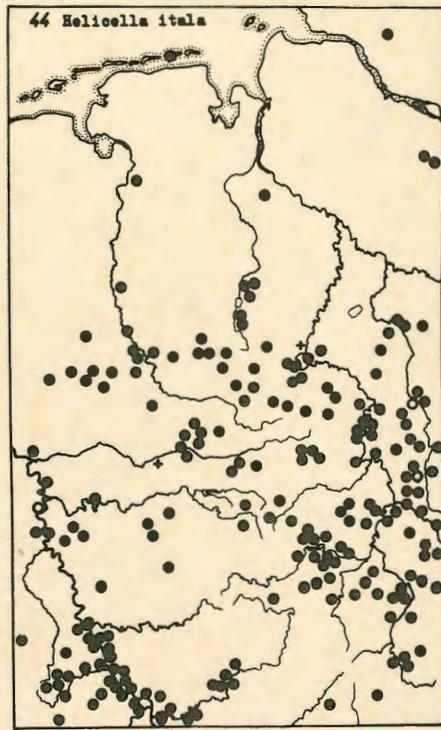
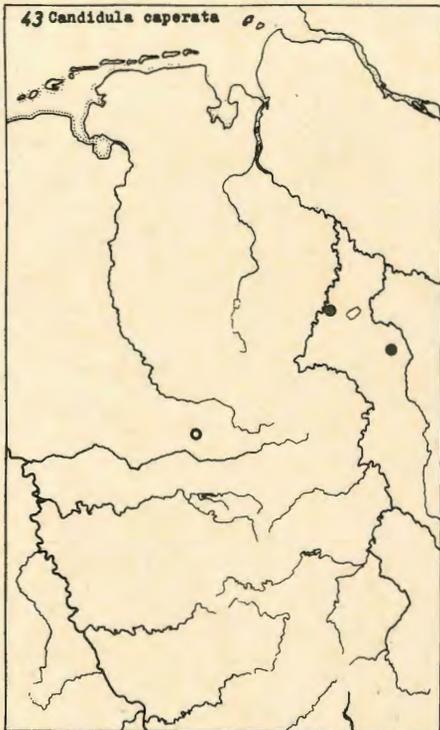
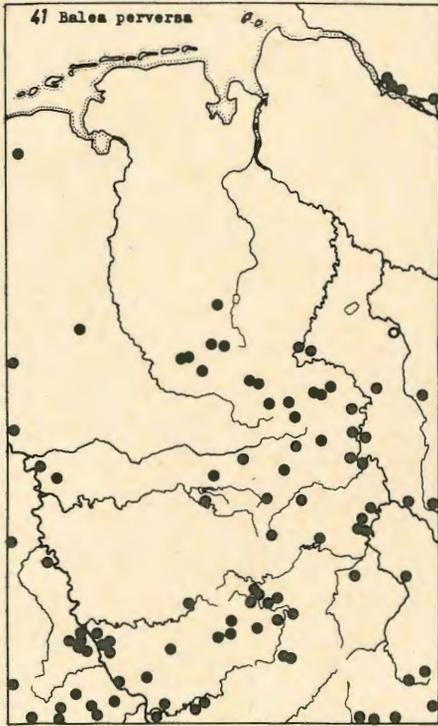


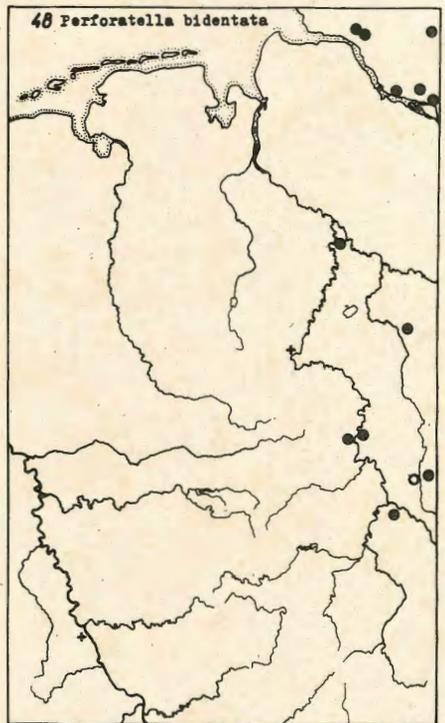
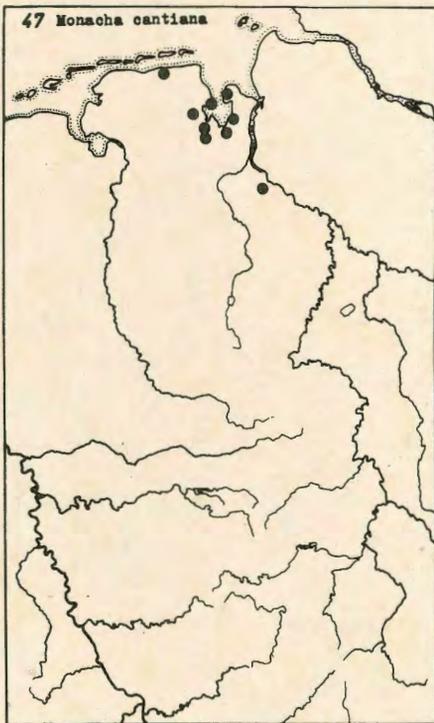
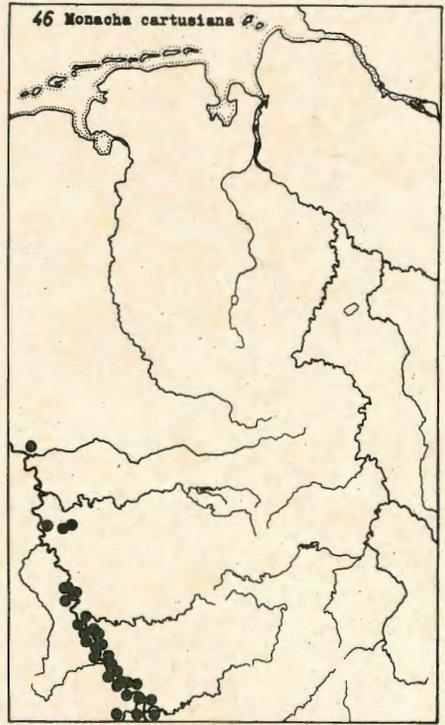
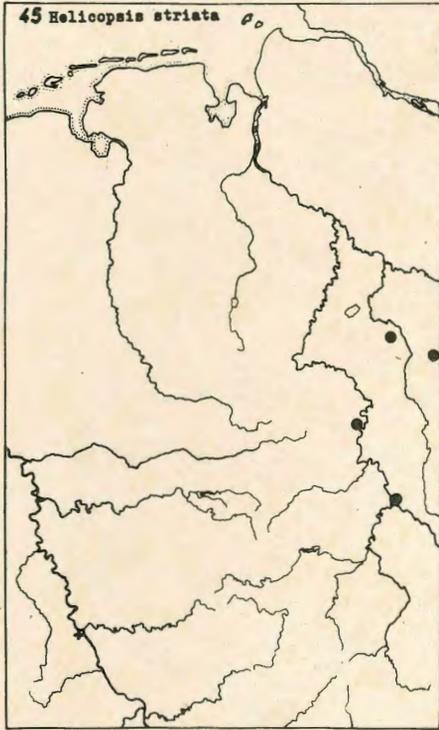


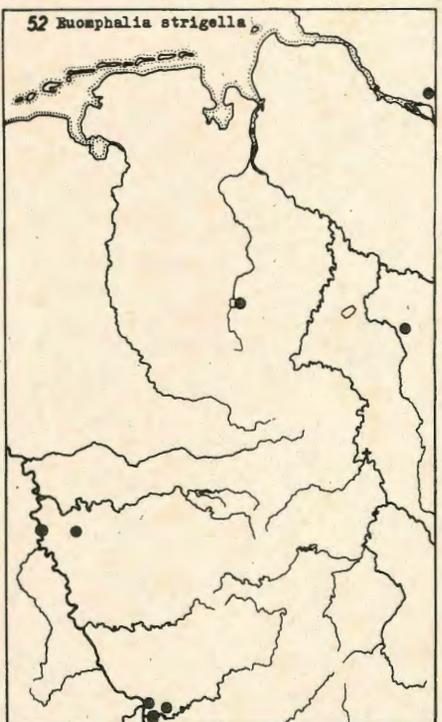
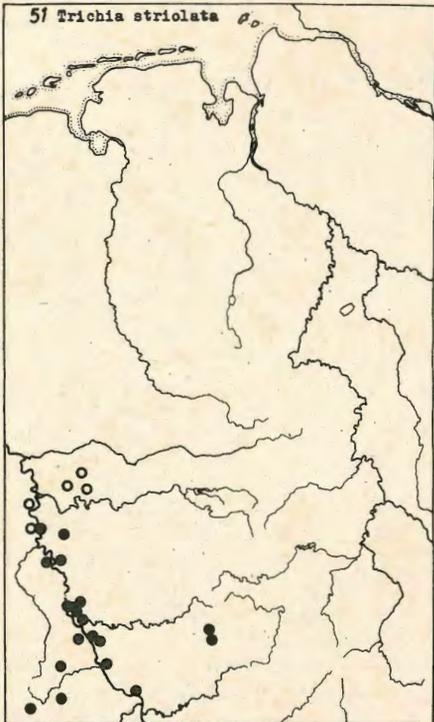
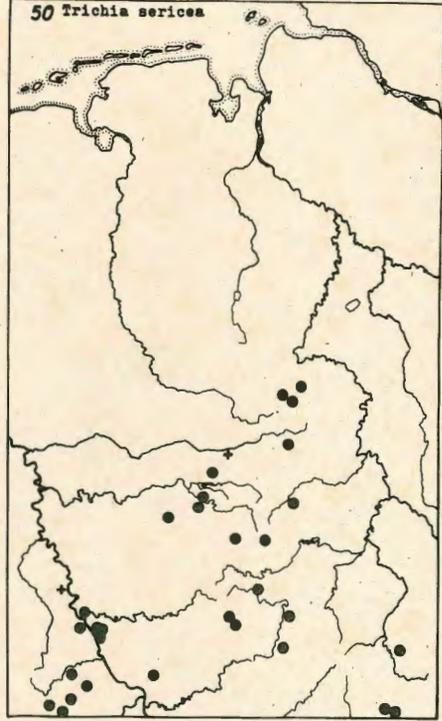
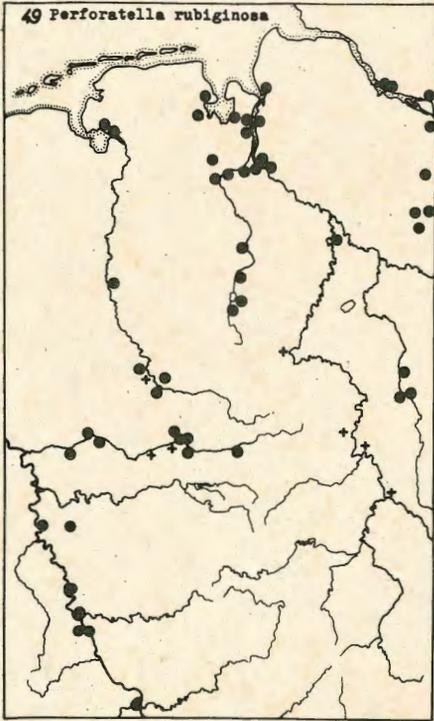


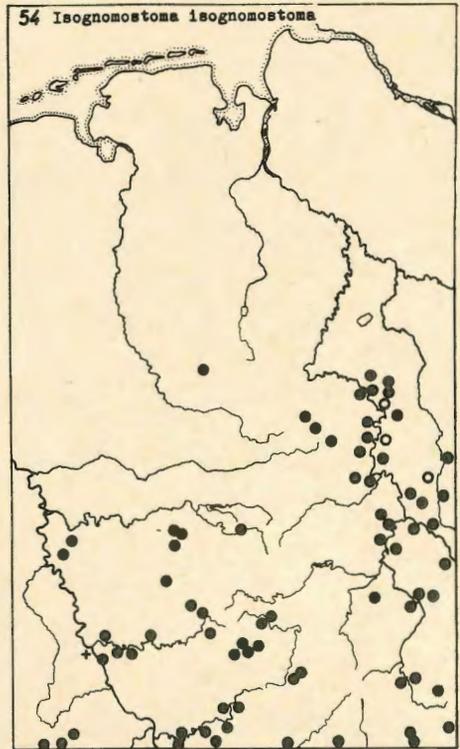
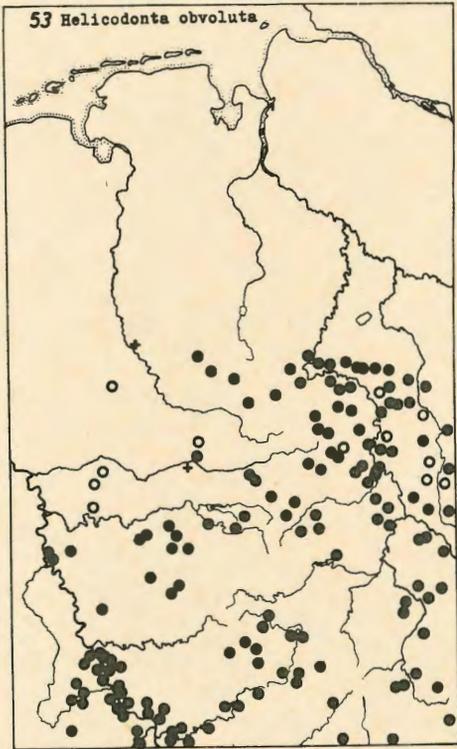












III. Der Einfluß ökologischer Faktoren auf die Verbreitung der Landschnecken

Für die Erklärung des lokalen Vorkommens und der allgemeinen Verbreitung eines Tieres ist die Autökologie von großer Bedeutung. Über die speziellen ökologischen Ansprüche der einzelnen Landschnecken-Arten sind wir bisher nur mangelhaft unterrichtet. Die einzige Untersuchung ähnlicher Art ist die von HAGEN (1952) über Schneckengesellschaften eines Waldgebietes bei München. Ich versuchte daher, die Abhängigkeit der Verbreitungsgrenzen von klimatischen, orographischen und edaphischen Faktoren zu ermitteln, und die Befunde durch einige experimentelle Untersuchungen zu stützen. Dabei würde es nicht genügen, nur die Umweltansprüche in Nordwestdeutschland zu beachten, weil das zu Fehlschlüssen führen könnte. Wenn man z. B. bei der Untersuchung der Verbreitung von *Pomatias elegans* in Mitteleuropa feststellt, daß die Art sich streng an das Vorkommen von Kalk hält, so wäre ein allgemeiner Schluß hieraus, die Art sei an Kalk gebunden, nur zulässig, wenn im gesamten Verbreitungsgebiet diese Bindung festgestellt wird. Das ist bei *Pomatias elegans* aber nicht der Fall. Die Berücksichtigung des Gesamtareals läßt mithin manchmal auch lokale Vorkommen in ganz anderem Licht erscheinen (regionale Stenotopie).

1. Klimatische Faktoren

Für die Landschneckenverbreitung sind am wichtigsten Feuchtigkeit, Temperatur, Belichtung und eventuell Wind. Dabei sind grundsätzlich Makro-, Öko- und Mikroklima zu unterscheiden. Makroklimatisch lassen sich im Untersuchungs-

gebiet der atlantische Bereich und der mitteleuropäische Bergland-Bezirk unterscheiden, deren Grenze etwa dem Übergang zwischen Bergland und Flachland folgt (für die genauere Abgrenzung vgl. Kap. I, 1). Unter Ökoklima soll das Klima eines Biotops verstanden werden (etwa Buchenwald, Nadelwald, Hochmoor), während das Klima eines Biochorions (= Bezirk horizontaler Differenzierung) als Mikroklima bezeichnet wird (etwa Felswand, Baumstumpf). Gewisse Überschneidungen der Biochorien ergeben sich mit den Bezirken vertikaler Differenzierung (= Strata, TISCHLER 1949), da Boden-, Streu-, Kraut-, Strauch- und Baumschicht bei Mollusken auch als Biochorien erscheinen können.

Die Verbreitungsareale der Schnecken erstrecken sich meist über die Grenzen eines auf Grund phänologischer Daten ermittelten Makroklima-Bereichs hinaus. Bei vielen Arten wie *Punctum pygmaeum*, *Zonitoides nitidus*, *Nesovitrea hammonis* oder *Vitrina pellucida* sind im gesamten Verbreitungsgebiet Öko- bzw. Mikroklima wichtiger als das Makroklima. Im wesentlichen ist es hier die Feuchtigkeit, deren Mindestmaß entweder durch Niederschläge zu allen Jahreszeiten oder durch eine hohe Wasserkapazität des Bodens garantiert wird. Das gilt auch für die nordisch-ozeanische *Clausilia bidentata*. Diese Art verlangt ein hohes Maß an Feuchtigkeit, die in ihrem Verbreitungsgebiet durch ziemlich gleichmäßig über das Jahr verteilte Niederschläge gegeben ist. Die Winterruhe ist nur kurz (man findet bis spät in den Oktober hinein bei uns noch kopulierende Tiere, vgl. ANT 1959). In den Gebieten, in denen ausgesprochene Trockenperioden auftreten, kommt *Clausilia bidentata* nur noch vor, wo ein öko- oder mikro-klimatischer Ausgleich geschaffen werden kann. In Norwegen erscheint die Art daher als eine Küstenform. In Finnland findet sich die Art nur an wenigen Stellen, und zwar besonders an Mauern, die durch Bewuchs schattig und feucht sind. Nie habe ich in Finnland *Clausilia bidentata* an unbeschatteten oder zeitweilig trockenen Plätzen gefunden, während die Art in Westfalen praktisch überall vorkommt, soweit es sich nicht um stark gestörte Biotope handelt. *Clausilia bidentata* findet also ihre Verbreitungsgrenze dort, wo ein mikro-klimatischer Ausgleich zwischen Feuchtigkeitsanspruch und makroklimatischem Feuchtigkeitsangebot nicht mehr möglich ist. Ein sehr schönes Beispiel für weitgehende makroklimatische Unabhängigkeit bieten die Succineen. Sie sind immer an die Nähe von Wasser gebunden, wobei es belanglos ist, ob sich das Gewässer in Meeresnähe oder in einer Trockensteppe findet.

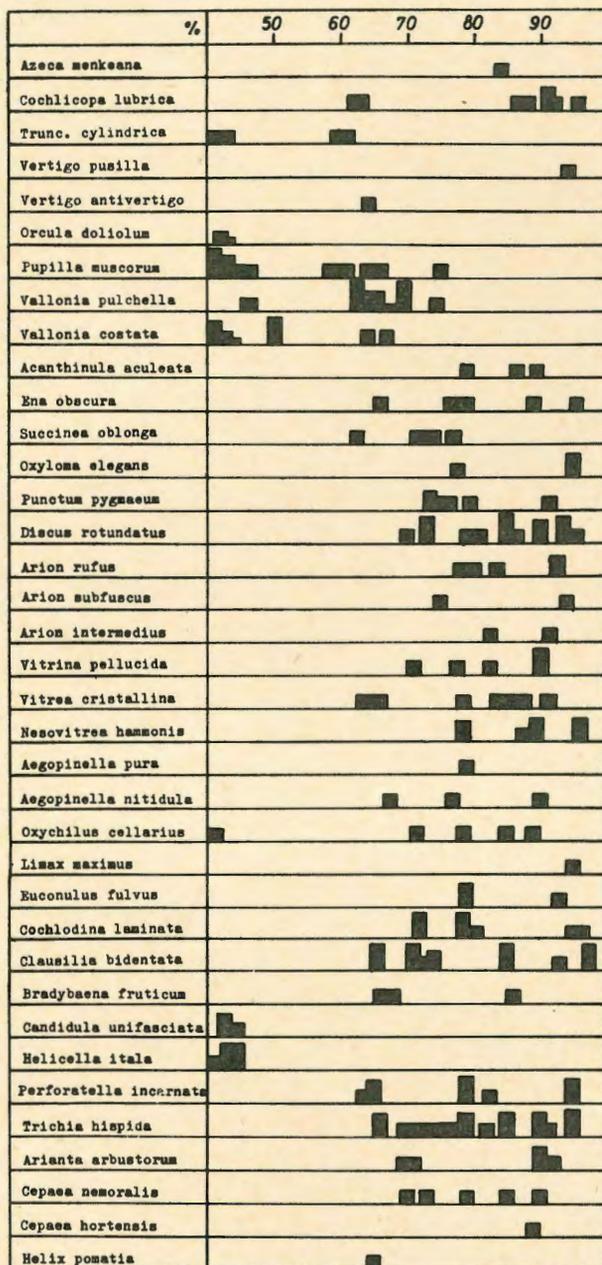
Die eingehenden Untersuchungen von HAGEN (1952) haben bereits deutlich gemacht, in welchem starkem Maße Arten- und Individuenreichtum von der relativen Feuchtigkeit ihrer Fundorte abhängen. Zur Klärung dieser Frage wurden von mir zahlreiche Untersuchungen durchgeführt. Bei derartigen auf je einen Fundpunkt beschränkten mikro-klimatischen Feuchtigkeitsmessungen erhält man nur relative Beziehungen. Es wäre eigentlich erforderlich, zu gleicher Zeit in mehreren Biotopen und an mehreren Standorten die relative Feuchtigkeit zu messen. Das ist jedoch mit großen Schwierigkeiten verbunden und von einer Person nicht zu erledigen. Ich habe daher versucht, innerhalb weniger Stunden an einem Tage, der zudem windstill und wolkenlos war, mehrere Biotope hintereinander aufzunehmen. Dabei wurde folgendermaßen verfahren. Nach der von OEKLAND (1929) angegebenen Methode nahm ich in der Zeit von 11.00 bis 15.30 Uhr in fünf Biotopen je 12 Probeflächen von 25×25 cm auf. Mittels eines arretierbaren Haarhygrometers bestimmte ich zunächst in jeder einzelnen Probefläche die relative Feuchtigkeit und sammelte sodann die Schnecken möglichst vollzählig (Bestimmung und Auszählung erfolgte später). Da für jede Probefläche die gleiche Zeit von 5 Minuten aufgewendet wurde, lassen die Ergebnisse immerhin

gewisse Schlüsse zu. Natürlich können sich innerhalb einiger Stunden die Werte der relativen Luftfeuchtigkeit erheblich ändern, doch ist der Unsicherheitsfaktor an einem windstillen, wolkenlosen Tag m. E. geringer als an mehreren aufeinanderfolgenden, evtl. noch durch Schlechtwetterperioden unterbrochenen Tagen. Nur wenn an verschiedenen Tagen absolute Übereinstimmung der Großwetterlage besteht, könnten ausgedehntere Untersuchungen vorgenommen werden (etwa pro Tag ein Biotop).

Tab. 1 Beziehungen der Arten- und Individuenzahl gleichgroßer Probeflächen zu Temperatur und Feuchtigkeit (Auswahl). Anzahl der Probeflächen jeweils 12.

Lage	Fundpunkt Nr.	Datum	Uhrzeit	Lufttemperatur	rel. Luftfeucht.	Artenzahl	Indiv. Zahl (akt. Tiere)
Hamm, Exerzierpl., Sand, Gras	609	29. 8. 56	11.00	25°	57 %	4	21
Hamm, Exerzierpl., Sand, Gebüsch	610	29. 8. 56	12.00	23°	70 %	8	48
Hamm, Böschung, Kulturgelände	611	29. 8. 56	13.00	23°	75 %	8	20
Hamm, lichter Mischwald, Kalk	613	29. 8. 56	14.30	21°	84 %	16	53
Hamm, krautreicher Mischwald, Kalk	614	29. 8. 56	15.30	21°	91 %	21	78
Hamm, Gebüsch sandiger Lehm	617	8. 9. 56	12.00	22°	65 %	11	38
Hamm, Buchenstangenwald, Kalk	618	8. 9. 56	14.00	21°	78 %	18	59
Hamm, Kalk-Halbtrockenrasen	619	8. 9. 56	15.00	26°	41 %	10	44
Hamm, Felsgeröll, Mischwald	620	19. 9. 56	11.00	19°	94 %	10	38
Schloß Heeßen, Fuß feuchter Mauer	621	19. 9. 56	13.00	18°	71 %	8	29
Schloß Heeßen Wiese	622	19. 9. 56	14.00	20°	63 %	5	14

Aus den Tabellen 1 und 2 wird zunächst ersichtlich, daß mit zunehmender Feuchtigkeit die Arten- und Individuenzahlen steigen. Eine Ausnahme macht lediglich der Fundpunkt 611, bei dem es sich aber um ein Kulturgelände handelt, dessen natürlicher Artenbesatz gestört ist (beobachtet wurden hier: *Pupilla muscorum*, *Vallonia pulchella*, *Succinea oblonga*, *Oxyloma elegans*, *Arion rufus*, *Arion subfuscus*, *Punctum pygmaeum* und *Trichia hispida*). Zu einem ähnlichen Ergebnis kam auch HAGEN (1952), doch gibt die Autorin für die Heidegesellschaften mit *Helicella itala* und *H. obvia* bei steigender Feuchtigkeit eine Abnahme der Individuenzahl und eine Zunahme der Artenzahl an. Dabei sollen die aus den benachbarten Wiesen- und Waldgesellschaften einstreuenden Arten die Artenzahl erhöhen, die Lebensbedingungen für die Heideschnecken und die einstreuenden Arten jedoch nicht mehr ganz erfüllt sein, so daß es zu einer Abnahme der Individuenzahl kommt. Diese Erklärung kann jedoch meines Erachtens nicht voll zutreffen, da die eindringenden Wald-Arten trotz erhöhter Feuchtigkeit in der Heidegesellschaft noch keineswegs ihr Optimum erreicht haben. Außerdem bleibt die Frage, von welchen Arten die Individuenzahlen



Tab. 2 Abhängigkeit einiger Landschnecken-Arten von der relativen Luftfeuchtigkeit (Aufschlüsselung der Tab. 1). 1—5 Individuen sind durch ■ dargestellt.

abnehmen. Ferner sind auch die in Frage kommenden *Helicella*-Arten keineswegs xerophil, sondern nur thermophil, so daß erhöhte Feuchtigkeit, wenn sie nicht in Nässe übergeht, sicherlich nicht die Individuenzahlen herabsetzen wird. Nach meinen Beobachtungen nimmt ganz allgemein im Mesobrometum Nordwestdeutschlands bei erhöhter Feuchtigkeit die Arten- und die Individuenzahl zu. (Diese Erkenntnis wurde aus zahlreichen anderen, nicht den in den Tab. 1 und 2 gegebenen Daten gewonnen.) Ein wesentlicher Faktor ist auch die weiter unten zu erwähnende Belichtung, welche die Abnahme der Waldarten bedingt.

Ein Vergleich der von HAGEN angegebenen Streuungsbereiche mit den von mir beobachteten Werten ergibt für einige Arten eine auffällige Verschiebung zu höherer relativer Luftfeuchtigkeit in Nordwestdeutschland. (Alle Angaben gelten nur für aktive Tiere). So wurde *Perforatella incarnata* erst ab 65 % kriechend beobachtet, HAGEN fand sie bereits ab 48 %. Das gleiche gilt für *Bradybaena fruticum*. *Cepaea nemoralis* wurde nur zwischen 70 % und 90 % gefunden (HAGEN: etwa 54 % bis 63 %). *Vallonia pulchella* hat in den von mir untersuchten Biotopen ihr Maximum zwischen 63 % und 69 %, bei HAGEN wird sie ab 67 % nur noch sehr selten gefunden. *Succinea oblonga* umfaßt nach HAGEN einen Bereich von 49 % bis 67 %, dagegen fand ich sie erst ab 63 % und bis 76 %. Diese generelle Verschiebung könnte durch zufällig gewählte Aufnahmetage bedingt sein. Es ist aber auch sehr wohl möglich, daß im atlantischen Klimabereich das Optimum zur erhöhten Luftfeuchtigkeit hin verschoben ist (jährliche durchschnittliche Regenmenge in Augsburg 690 mm, in Hamm 730 mm).

Die der Zunahme der relativen Luftfeuchtigkeit parallele Erhöhung der Arten- und Individuenzahl in den Fundpunkten 613 und 614 (Tab. 1) ist nun nicht, wie vielleicht angenommen werden könnte, auf den Kalkgehalt in diesen Biotopen zurückzuführen. Daß auch hier die Feuchtigkeit der ausschlaggebende Faktor ist, ergibt sich vor allem daraus, daß die auf den kalkfreien Gebieten gefundenen Arten (*Succinea oblonga*, *Vallonia pulchella*, *Vallonia costata*, *Cochlicopa lubricella*) an den kalkhaltigen Orten 613 und 614 nicht auftreten, jedoch nicht etwa als calciphob bezeichnet werden können. Unterschiede der Belichtung, die sehr wichtig sind, liegen nicht vor (Fundpunkte 610, 611, 613, 614 zeigen annähernd die gleichen Lichtwerte).

Im einzelnen sei zu einigen Arten noch folgendes bemerkt:

Azeca menkeana findet sich unter totem Laub der Wälder sehr zerstreut, hohe Feuchtigkeit ist stets erforderlich (80 % bis 90 % relative Luftfeuchtigkeit und darüber). In England fand ich die Art auch mehrfach in freiem Gelände. Je weiter man nach Osten kommt, umso feuchtere Biotope sucht sie auf. ZEISSLER (1958) berichtet über ihr Vorkommen am Hörsselberg bei Eisenach und gibt Buchenwald mit artenreicher Krautschicht an (*Lithospermum spec.*, *Mercurialis perennis*, *Anemone hepatica*, *Melica uniflora*).

Ähnliche Beziehungen gelten auch für *Succinea oblonga*. EHRMANN (1933) schreibt: „zwar auf nassen Wiesen und an zeitweilig wasserführenden Gräben, aber auch fern vom Wasser in lichten Wäldern, unter Gebüsch und Hecken, an umwachsenen Mauern“. HARTMANN (1955) fand die Art im humosen Wurzelfilz eines Rasens. Diese unterschiedlichen Biotopangaben werden verständlich, wenn man sie geographisch betrachtet. Im Westen ihres Verbreitungsgebietes, also im atlantischen Bereich, besiedelt *Succinea oblonga* die relativ trockenen Biotope, im kontinentalen Bereich bevorzugt sie die relativ feuchteren Standorte. Nach HAGEN (1952) nimmt bei steigender Feuchtigkeit die Gehäusegröße von *Suc-*

cinea oblonga ab. Auf der Heide und der Löß-Steppe finden sich die größten Exemplare, während im Weiden-Erlenbruchwald nur kümmerexemplare entwickelt werden. Diese Beobachtung kann ich für den nordwestdeutschen Raum bestätigen. Die Messungen von zwei Fundorten mögen dies zeigen: Am Kurrickerberg bei Hamm maß ich bei 5 Exemplaren des Gebüschrandes (Mesobrometum): Höhe 5,50 — 7,70 mm, durchschnittlich 6,60 mm, Breite 3,20 — 4,40 mm, durchschnittlich 3,84 mm; bei 8 Exemplaren des lichten Laubwaldes: Höhe 5,10 — 6,20 mm, durchschnittlich 5,65 mm, Breite 2,80 — 3,20 mm, durchschnittlich 2,98 mm. D. GEYER's Meinung (1927), daß die „kleinen Kümmerformen“ in quartären Ablagerungen Trockenheitsformen seien, kann ich nicht beipflichten. Das würmeiszeitliche Periglazialklima muß als halbarid angesehen werden. Trotz des kalten Allgemein-Klimas war ein lokal warmes Kleinklima möglich (STEUSLOFF 1943). Der geringe Niederschlag wurde mikroklimatisch durch das während des Sommers auftauende Bodeneis ausgeglichen. Auf dem kalkreichen periglazialen Löß konnte es so zur Ausbildung großer Formen kommen, während die angrenzenden Schotter — ebenso wie der Löß waldfrei — die GEYER'schen Kümmerformen beherbergten.

Discus rotundatus, eine ebenfalls sehr hohe Feuchtigkeit verlangende Art, wurde etwa ab 70% relativer Luftfeuchtigkeit beobachtet. Sie reicht daher auch von Westeuropa nur bis nach Rußland, wo sie bei stärkerer Kontinentalität des Klimas ihre Grenze findet. Auch HAGEN (1952) gibt als untere Grenze für das Vorkommen 70% relative Luftfeuchtigkeit an. Zumindest hat die Art oberhalb dieses Wertes ihr Optimum.

Von den beiden einheimischen Vallonien bevorzugt *Vallonia pulchella* die feuchteren Biotope, ihr Optimum liegt zwischen 60% und 70% relativer Luftfeuchtigkeit, darüber und darunter tritt sie nur vereinzelt auf. *Vallonia costata* dagegen bevorzugt den Bereich von 40% bis 50% (wurde aber auch selten bei 65% gefunden). Im ökologischen Optimum schließen sich die beiden Arten gegeneinander aus. Beide sind dabei gleich wärme- und lichtbedürftig, so daß lediglich die Feuchtigkeit als trennender Faktor zu nennen ist. Das Gesamtverbreitungsgebiet der beiden Arten ist daher entsprechend unterschieden: Es geht bei *Vallonia costata* im Norden und im Gebirge über das Areal von *Vallonia pulchella* hinaus.

Helicella itala und *Candidula unifasciata* wurden bei etwa 40% relativer Luftfeuchtigkeit beobachtet. Sie gehen aber auch in etwas feuchtere Gebiete, wobei die Individuenzahlen noch zunehmen. Sehr wichtig für beide Arten ist die Belichtung (s. u.). Nach HAGEN (1952) hat *Helicella itala* ihr Optimum zwischen 45% und 50%, während die kontinentale *Helicella obvia* zwar auch zwischen 44—50%-iger relativer Luftfeuchtigkeit zu finden ist, aber keine so große Streuung aufweist. *Helicella obvia* ist in letzter Zeit verschiedentlich in Nordwestdeutschland beobachtet worden und breitet sich noch immer aus. Im Hammer Raum konnte ich mehrere Kolonien einige Zeit hindurch beobachten und dabei feststellen, daß nur an den trockeneren und offenen Standorten eine Ausbreitung stattfand. An den Stellen, an welchen die Art, ebenfalls unbeabsichtigt, durch den Menschen gebracht worden war (Gärtnereien), an denen aber keine optimalen Bedingungen herrschten, es also entweder zu feucht oder zu schattig war, waren die Populationen, sofern es überhaupt zu ihrer Bildung kam, nach einem Jahr, spätestens nach 2 Jahren wieder erloschen.

Auf den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Größe und Gestalt des Clausiliums bei *Cochlodina laminata* (Abb. 1) habe ich schon früher hingewiesen (ANT 1959). Es zeigte sich, daß in trockeneren Gebieten, bzw. da, wo auf Regenzeiten

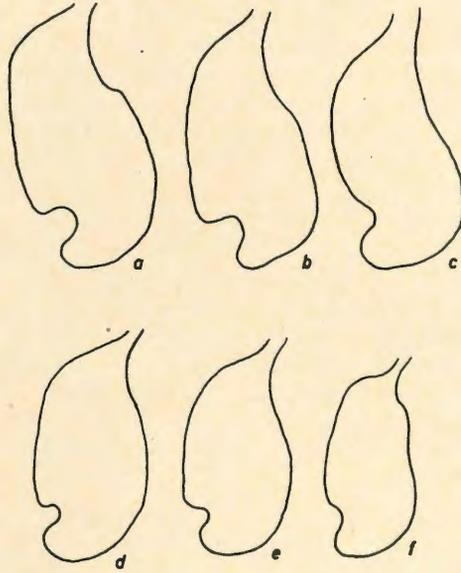


Abb. 1 Verschlussplättchen von *Cochlodina laminata* aus verschiedenen Klimabereichen (Näheres im Text) (aus ANT 1958).

Trockenperioden folgen, in denen die Tiere nur eine geringe Aktivität zeigen bzw. eine Trockenstarre durchmachen, das Clausilium größer ist, während in Gebieten, die sich makroklimatisch durch reichliche, fast das ganze Jahr über vorhandene Niederschläge auszeichnen, das Clausilium stark reduziert werden kann.

Die in Abb. 1 dargestellten Verschlussplättchen sind Schemata, die aus je 10 Einzelbildern gewonnen wurden. Das Material stammt aus folgenden Gebieten:

- a) Rijeka, Jugoslawien; trockener Kalkhang, Südost-Seite; etwa 100 m NN; Gebüsch.
- b) La Spezia, Riviera di Levante; Kalkmauer, Südseite; etwa 100 m NN.
- c) Hamm, Westfalen, Kurrikerberg; Kalk, Südhang; 96 m NN; Gebüschrand.
- d) Hamm, Westfalen, Dolberg; Kalk, gering verlehmt; 80 m NN; krautreicher Buchenwald.
- e) Ochtrup, Westfalen, NSG Uphoffs Busch; Muschelkalk, verlehmt; 70 m NN; Eichen-Hainbuchenwald.
- f) Driburg, Westfalen, Stellberg; Muschelkalk; 350 m NN; Buchenwald.

Eine weitere Art des Verdunstungsschutzes stellen die Kalkhäutchen und Kalkdeckel (Epiphragmen) dar. Im atlantischen Bereich finden sie sich nur bei Arten, die aus dem Süden zugewandert sind und ihr Hauptverbreitungsgebiet dort haben, wo durch jahreszeitliche Trockenperioden ein Trockenschlaf erzwungen wird, der erblich fixiert ist und daher auch in Gebieten mit über das ganze Jahr verteilten Niederschlägen und hoher Luftfeuchtigkeit abläuft, so bei *Helix pomatia* und *Helicodonta obvolvata*.

Außer der relativen Luftfeuchtigkeit ist auch die im Boden vorhandene Feuchtigkeit von großer Wichtigkeit. Das Maß der Bodenfeuchtigkeit wird bestimmt durch Grundwasser, Niederschlag und Verdunstung. Sie wird wirksam als Haft-, Kapillar- und Sickerwasser. Von diesen Faktoren am stärksten abhängig sind die Arten der Gattungen *Cecilioides*, *Vallonia*, *Vitrina*, *Daudebardia*, *Aegopinella*, *Nesovitrea*, *Vitrea*, *Euconulus*, *Punctum* und *Vertigo*. Sie decken ihren Wasserbedarf entweder durch die ‚kapillare Luftfeuchtigkeit‘

oder durch direkten Kontakt mit dem Kapillar- und Sickerwasser. Ähnlich verhalten sich auch unsere Nacktschnecken. Bei ihnen kommt noch die direkte Wasseraufnahme bei Regen durch die Haut hinzu. Bei Regenwetter erscheinen *Limax*- und *Arion*-Arten daher auch am Tage, während sie bei trockenem Wetter nur nachts aus ihren Schlupfwinkeln hervorkommen, um durch Aufnahme des Taues ihren Feuchtigkeitsbedarf zu decken. Dies erklärt auch ihr Fehlen auf Böden mit geringer Wasserkapazität. In niederschlagsarmen Gebieten gewinnt also die Wasserkapazität an Bedeutung, da sie als Ausgleichsfaktor wirken kann. Dabei hat die Bodenart einen entscheidenden Einfluß, wie die Aufstellung bei MÜCKENHAUSEN & WORTMANN (1958) zeigt. Die Wasserkapazität beträgt z. B. in Sand 180, in lehmigem Sand 300, in sandigem Lehm 330, in Lehm 450, in Ton 600, in Moor (Torf) 900 (bezogen auf getrockneten Boden = 100). Böden mit sehr geringer Wasserkapazität und tiefem Grundwasser finden sich in Westfalen im Westmünsterland, südwestlich und südöstlich von Münster, südöstlich von Hamm und im Sennegebiet. Im Hammer Raum fehlt hier z. B. *Vitrina pellucida*. Vielleicht ergibt sich damit auch eine Erklärung für das eigentümliche Fehlen von *Limax cinereoniger* im Münsterland, auf das schon LOENS (1905) hinwies. Inzwischen konnte ich diese Art in der Gegend von Ochtrup nachweisen (ANT 1959); aber hier handelt es sich um eine Muschelkalkinsel mit guter Wasserkapazität. Man könnte natürlich einwenden, daß im atlantischen Bereich mit seiner hohen und fast immer gleichmäßigen Luftfeuchtigkeit die Wasserkapazität keine wesentliche Rolle spiele. Hier muß jedoch beachtet werden, daß bei vielen Schnecken, ähnlich wie bei manchen Insekten (*Melolontha*, *Tipula*, *Haltica*) zur Entwicklung der Eier Kontaktwasser erforderlich ist. Selbst bei 100 %iger Luftfeuchtigkeit kommen die Eier nicht zur Entwicklung. Ich konnte nun bei Aufzuchten von *Limax cinereoniger* und anderen Arten folgendes beobachten. Wurden die Zuchtgefäße durch Aufstellen einer Schale mit Wasser bzw. durch Aufhängen von feuchtnassem Filtrierpapier auf immerhin knapp 100 %ige Luftfeuchtigkeit gebracht, so zeigte sich dennoch entweder gar keine Ei-Entwicklung oder aber eine sehr hohe Mortalität. Daß die Luftfeuchtigkeit ausreichend war, zeigte das gute Gedeihen von Moosen in Vergleichsgefäßen. Wurden dagegen die Zuchtgefäße regelmäßig übersprüht, so waren die Entwicklung und die Mortalität normal. Es ist daher wohl der Schluß erlaubt, daß wie bei manchen Insekten auch bei vielen Schnecken zur Entwicklung der Eier Kontaktwasser erforderlich ist. Im übrigen ist die Struktur der Eihüllen bei Limaciden und Arioniden verschieden. Die Limaciden stehen in ihrem Verhalten zum Wasser den Lymnaeen nahe. Sie können die ganze Embryonalentwicklung sogar im Wasser durchmachen. KÜNKEL (1916) konnte zudem feststellen, daß aus mit Wasserdampf gesättigter Luft kein Wasser aufgenommen wird. Es bleibt allerdings zu fragen, warum *Limax cinereoniger* in den Baumbergen fehlt, die im Gegensatz zu den umliegenden Gebieten eine mäßige bis zum Teil sogar gute Wasserkapazität besitzen. Vielleicht ist dies damit zu erklären, daß die Baumberge von Gebieten sehr geringer Wasserkapazität umgeben sind, also gewissermaßen eine Insel darstellen, die von *Limax cinereoniger* nicht erreicht wurde. Die Gebiete mit geringer Wasserkapazität stellen also ökologische Barrieren dar. Bei *Limax cinereoniger* setzt dies allerdings den heutigen Bodenverhältnissen entsprechende Bedingungen während der postglazialen Besiedlung voraus.

KÜNKEL wies schon 1916 darauf hin, daß das unterschiedliche Wasserbedürfnis der Schnecken, das er experimentell ermittelte, auch ihre Verbreitung bedingt. Dabei ist nun zu beachten, daß größere Nacktschneckenarten längere Trockenzeiten überstehen können als kleine Arten, da die größeren eine relativ

kleinere Oberfläche besitzen und daher im Verhältnis zum Gesamtvolumen weniger Wasser verdunsten. Die kleineren Arioniden und Limaciden sind daher in trockneren Gebieten auf Stellen mit höherer Feuchtigkeit angewiesen, d. h. sie schließen sich hier enger an das Wasser an. Diese Beziehungen machen sich im atlantischen Nordwestdeutschland zwar weniger bemerkbar, immerhin aber konnte durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt werden, daß z. B. *Arion hortensis* im Hessischen Bergland und am Niederrhein entweder fehlt (wahrscheinlich lokal erloschen) oder aber in diesen Gebieten nur in feuchten Gebüschchen oder an Gräben beobachtet wurde. Dagegen findet sich die Art im Sauerland und im Teutoburger Wald zum Teil im offenen Gelände an bedeutend trockeneren Stellen. Im Gesamtverbreitungsgebiet der Arten macht sich diese Beziehung ebenfalls deutlich bemerkbar: So geht *Arion rufus* in Norwegen bis 70°, *Arion circumscriptus* bis 69° (Schweden 64°), *Arion hortensis* in Norwegen nur bis 63° (Schweden knapp 60°) und *Arion intermedius* in Norwegen nur im Küstengebiet bis 65° (Schweden knapp 58°).

Auch der Tau hat eine große Bedeutung für die Schneckenverbreitung. Entsprechendes gilt für die Guttation („taunasse Wiesen“). Besonders wichtig wird der Tau für „Trockenschnecken“, die nachts in Bewegung sind und den Tau durch die Haut aufnehmen. Längere, ausgesprochene Trockenzeiten können *Helicella itala* und *Zebrina detrita* aber nicht überstehen (GEBHARDT-DUNKEL 1953). Diese Feststellung erfährt durch die Angaben MÄDER's (1939) eine gewisse Einschränkung, da die Abkühlung vor Mitternacht den Sättigungspunkt der Luft erreichen muß.

Großklimatisch erhöht der Tau die Humidität eines Gebietes und gleicht die Wirkung kleinerer Trockenperioden aus. Er kann bis zu 20% des Jahresniederschlages ausmachen. Die nächtliche Taumenge kann in 50 bis 200 cm Höhe über dem Erdboden ein Maximum von 0,5 mm erreichen.

Versuche, die Verbreitung mancher Arten durch den mittleren Feuchtigkeitsindex eines Ortes nach REICHEL¹ zu erklären, schlugen fehl. PFITZNER & HERBST (1959) benutzen ihn zwar für den Harz, ohne aber definitive Schlüsse daraus zu ziehen. Zumindest ist er nicht für ein kleines Gebiet wie den Harz bzw. Nordwestdeutschland zu verwenden. Außerdem sind die für die Berechnung des mittleren Feuchtigkeitsindex erforderlichen Daten nur für wenige Stationen zu erhalten. Auch muß berücksichtigt werden, daß topographische und Höhenangaben, auch wenn die Werte der nächstliegenden Makroklimastation bekannt sind, keinen Schluß auf die Klimaverhältnisse einer bestimmten Lokalität zulassen (KÜHNELT 1933). Es sind daher am Standort selbst vorgenommene Messungen der Klimafaktoren notwendig.

Klimaschwankungen der letzten hundert Jahre, die von Vögeln z. B. durch Arealverschiebungen kompensiert werden, haben sicherlich auch bei Landschnecken einen Einfluß. Meist wird es sich dabei um Wanderungen innerhalb des Biotops handeln. Wenn durch Beobachtungen in der freien Natur auch wohl kaum Beweise für diesen Gedanken gefunden werden können, so lassen doch Beobachtungen beim Aufziehen von Landschnecken die Richtigkeit dieser Annahme vermuten.

$$i = \frac{n \times k}{(t + 10) \times 120}$$

n = mittlere jährliche Niederschlagssumme

k = mittlere jährliche Zahl der Tage mit mindestens 1 mm Niederschlag

120 = dieselbe Zahl im Durchschnitt für Deutschland

t = mittlere jährliche Temperatur

Steigende i-Zahl bedeutet höhere Feuchtigkeit.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Feuchtigkeit für Landschnecken als wichtigster ökologischer Faktor gelten muß. Sie bestimmt bei zahlreichen Arten die Grenzen des Verbreitungsgebietes. Eine makroklimatische Feuchtigkeitsabnahme kann mikroklimatisch ausgeglichen werden. Eine atlantische Art mit hohem Feuchtigkeitsanspruch (Westeuropa) besiedelt in den makroklimatisch feuchteren Gebieten die relativ trockenen Biotope, während sie in den makroklimatisch trockenen Gebieten durch die Besiedlung feuchter Biotope und Biochorien einen mikroklimatischen Ausgleich schafft. Ist dieser Ausgleich nicht mehr möglich, so findet die Art keine Existenzbedingungen mehr, und die Verbindung zum Zentrum des Hauptverbreitungsgebietes reißt ab, die Art findet ihre natürliche Verbreitungsgrenze.

Nächst der Feuchtigkeit ist die Temperatur als klimatischer Faktor zu nennen. GEYER (1927) und RENSCH (1932) schreiben ihr wesentliche Bedeutung zu.

Von besonderer Bedeutung ist die Temperatur für die Beurteilung der Kontinentalität oder Ozeanität eines Gebietes zweier klimatischer Bereiche, die gerade in Nordwestdeutschland aneinanderstoßen (RINGLEB 1947). Als Maß für die Kontinentalität kann schon die Jahresschwankung der Temperatur allein genommen werden, jedoch liefert sie nur angenäherte Werte. Allgemein nimmt die Jahresschwankung landeinwärts und mit zunehmender Breite zu. Es muß jedoch auch die Höhenlage des Ortes berücksichtigt werden. Außer der Jahresschwankung geben speziell die Frühjahrs- und Herbsttemperaturen ein Maß für die Kontinentalität ab. Rasch ansteigende Frühjahrstemperaturen und schnell abfallende Herbsttemperaturen sind dabei für kontinentales Klima kennzeichnend, während im Seeklima die Temperaturen langsam an- und absteigen. Daher ist im kontinentalen Bereich der Herbst kalt und das Frühjahr warm, im ozeanischen Bereich dagegen der Herbst warm und das Frühjahr kühl. Noch zuverlässiger wird der Grad der Kontinentalität bestimmt durch die relative Temperatur (nach KÖPPEN: Jahreszeiten- und Monatsmittel in Prozenten der Jahresschwankung). Je größer die Frühjahrswerte und je kleiner die Herbstwerte der relativen Temperatur sind, desto größer ist die Kontinentalität. Die Verspätung der Extremwerte (Phasenverschiebung nach CONRAD) zeigt im ozeanischen Klima größere Unterschiede als im kontinentalen. Diese Phasenverschiebung ist auch insofern von Wichtigkeit, als gleiche Kontinentalität nur dann erreicht ist, wenn geographische Breite, Jahresschwankung und Phasenverschiebung gleich sind.

In Nordwestdeutschland zeigt sich eine Zunahme der Jahresschwankung und eine damit verbundene Zunahme der Kontinentalität von West-Nord-West nach Ost-Süd-Ost. Das nordwestdeutsche Tiefland selbst ist sehr ausgeglichen. Das Bergische Land, Sauerland und Rothaargebirge zeigen gegenüber den anderen Gebirgen Westdeutschlands erhöhte Ozeanität. Nach der Kontinentalitätsformel nach GORCZYNSKI ist Nordwestdeutschland vorwiegend ozeanisch, und zwar bestimmen nach RINGLEB die ozeanischen Faktoren hierbei das Klima des Gebietes mit mehr als 75 %. Im kontinentalen Bereich heben sich mit erhöhter Ozeanität der Große und der Kleine Feldberg im Taunus sowie die Rhön heraus. Bei Berücksichtigung der relativen Temperaturen sind auch Vogelsberg und Knüllgebirge als Ozeanitäts-Inseln zu bezeichnen. Im Flachland findet sich in der Lüneburger Heide ein abgeschlossenes Gebiet höherer Kontinentalität. Auch die Tallandschaften der Mosel, des Rheins, der Lahn und der Fulda ergeben sich so als Gebiete mit deutlich ausgeprägten kontinentalen Zügen. Auch zeigen jeweils die im Luv liegenden Gebiete erhöhte Ozeanität (vgl. auch SCHIRMER 1949;

SCHRÖDER 1949). Dies gilt vor allen Dingen für die Orte am Südwesthang des Bergischen Landes. Die Kontinentalität wird andererseits durch Mulden-, Becken- und Tallage erhöht, während wiederum größere Meereshöhe oder offene Lage die Ozeanität erhöhen. So erklärt sich vielleicht auch ein kontinentaleres Gebiet in der Münsterschen Bucht. Das Wesergebirge ist in seinem Nordteil ozeanisch, in seinem Südteil kontinental. Die neueren Untersuchungen lehren also, daß sich auch in Nordwestdeutschland Gebiete eines gemäßigkt kontinentalen Charakters finden, die mit der Betrachtung der Jahresschwankung allein nicht erfaßt werden. Insgesamt kann im nordwestdeutschen Bereich mit einer Kontinentalität von 30—40 % gerechnet werden. Im Rheingau, in der Wetterau und am Main beträgt die Kontinentalität über 50 %. Nach RINGLEB stellt die 45 %-Isolinie die Grenze zwischen kontinentalem und ozeanischem Klima dar (Abb. 2).

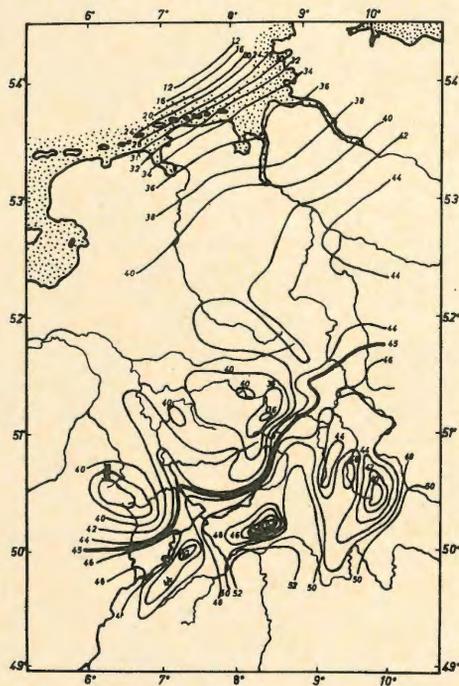


Abb. 2 Linien gleicher Kontinentalität in Nordwestdeutschland (nach RINGLEB 1947, verändert).

Die wärmeliebenden Arten *Abida frumentum*, *Chondrina avenacea*, *Pupilla sterri*, *Zebrina detrita* und *Chondrula tridens* erreichen ihre Nordwestgrenze innerhalb bzw. am Nordwestrande der Gebiete kontinentalen Klimas in Nordwestdeutschland. Dabei ist auch das historische Moment zu berücksichtigen (manche Arten waren in der postglazialen Wärmezeit weiter nach Norden verbreitet). In den schmalen kontinentalen Zonen der Flußtäler (Mosel, Rhein, Lahn) finden sich wärmeliebende Arten, so vor allem *Pomatias elegans* und *Milax rusticus*,

nur so weit, wie die Kontinentalitätszonen reichen. Allerdings halten sich die wärmeliebenden Arten nicht immer streng an das Schema der Kontinentalitätsgebiete, denn auch außerhalb der eigentlichen Kontinentalitätsgebiete können mikroklimatisch oder ökoklimatisch kontinentale Gebiete entstehen (Mulden-, Becken-, Tal-, Höhen-Lage).

Neben der thermischen kann auch die hygrische Kontinentalität (RINGLEB 1948) für die Beurteilung der Arealgrenzen von Landschnecken in Nordwestdeutschland herangezogen werden. In Gebieten, in denen hohe Niederschläge fallen, überwiegen hier die Winterregen und gleichen so Winter und Sommer aneinander an, so daß niederschlagsreiche Gebiete ozeanische Züge erhalten. Das Regenschattengebiet des Weserberglandes erhöht dagegen die Kontinentalität. Hier liegt wahrscheinlich auch die Erklärung für das weite Vordringen von *Abida frumentum* in diesem Raum. Ein Streifen höherer Kontinentalität, der sich von der Niederrheinischen Tiefebene über das Münsterland bis zur Lüneburger Heide erstreckt, wurde dagegen aus orographischen Gründen von Südosteinwanderern nicht mehr besiedelt. So ist *Zebrina detrita* bei ihrem Nordwestvorstoß im Maingebiet steckengeblieben, da sie dem ozeanischen Einfluß erlag und über orographische Barrieren die weiter nördlich anschließenden kontinentalen Gebiete nicht mehr erreichen konnte. Die kleineren Arten wie *Abida frumentum* und *Orcula doliolum* sind dagegen weiter nach Norden vorgestoßen. Es ist auffällig, daß von den Südosteuropäern, die nach Nordwesten vorgezogen sind, die kleinsten Arten im Nordwesten, die größten dagegen im Südosten leben.

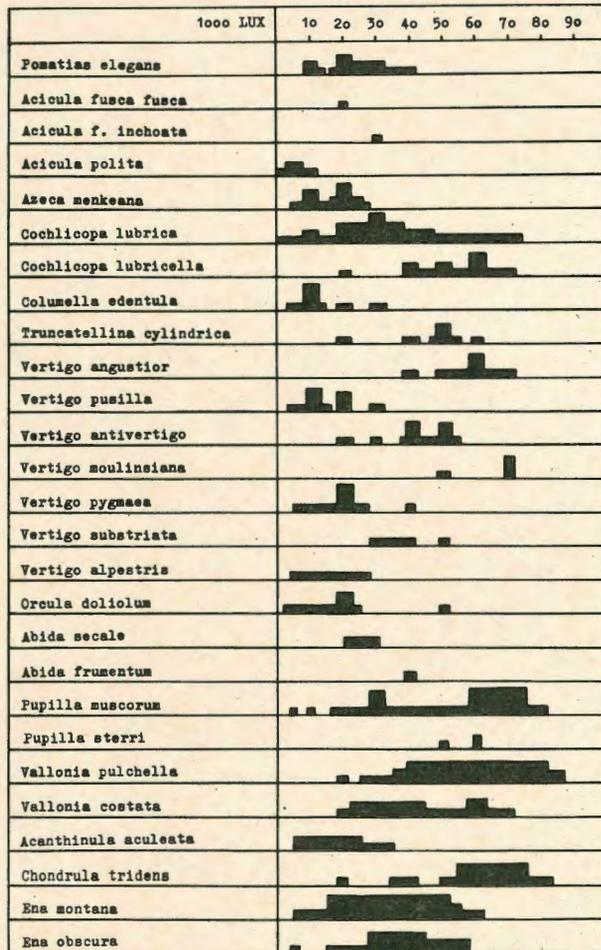
Wärmeliebende südliche Arten, die in nördlicheren Gebieten als Relikte der postglazialen Wärmezeit gefunden werden, sind unter den in der Jetztzeit herrschenden Bedingungen auf ganz spezielle Biotope beschränkt (Ausweichbiotope). Zum Beispiel lebt *Pomatias elegans* im Mittelmeerraum meist im offenen Gelände unter Steinen, sofern ein Mindestmaß an Feuchtigkeit vorhanden ist. Im Postglazial dehnte sich ihr Areal bis nach Dänemark aus. Mit zunehmender Abkühlung reduzierte die Art ihr Areal. Da sie relativ schattenliebend ist, konnte sie in den Kalk-Trockenrasen — in Nordwestdeutschland in den Mesobrometen — nicht ihr Optimum finden. Daher zog sie sich in die lichten Kalk-Buchenwälder (Südwestlage) zurück. Im nordwestdeutschen Raum findet sie sich ausschließlich hier, und zwar dazu noch in der Laubschicht, die sich mikroklimatisch durch hohe Temperaturen auszeichnet. Buchenwälder mit dichtem Unterholz meidet sie dagegen, da es hier wiederum zu schattig ist. *Pomatias elegans* ist in Nordwestdeutschland also ausgesprochen stenotop.

Lauria cylindracea, eine wärmeliebende Art, ist im Rheinland an einigen Stellen ähnlich wie in Südengland Bewohner warmer Kalkhänge und lebt hier ständig unter Steinen. In Schleswig-Holstein dagegen, wo die Art noch einige Reliktenposten inne hat, findet sie im Winter nur an den Waldquellen, die eine höhere Wintertemperatur haben als die Umgebung, zusagende Biotope. Da die Art zugleich sehr feuchtigkeitsliebend ist, kann sie andere, zwar wärmere, aber dafür trockenere Biotope nicht besiedeln. *Pomatias elegans* blieb wohl zunächst auch an Quellen erhalten, wo sie in jüngster Zeit ausstarb. BEYER (1932) fand z. B. subfossile Schalen zusammen mit *Azeca menkeana* an den Quellen der Baumberge.

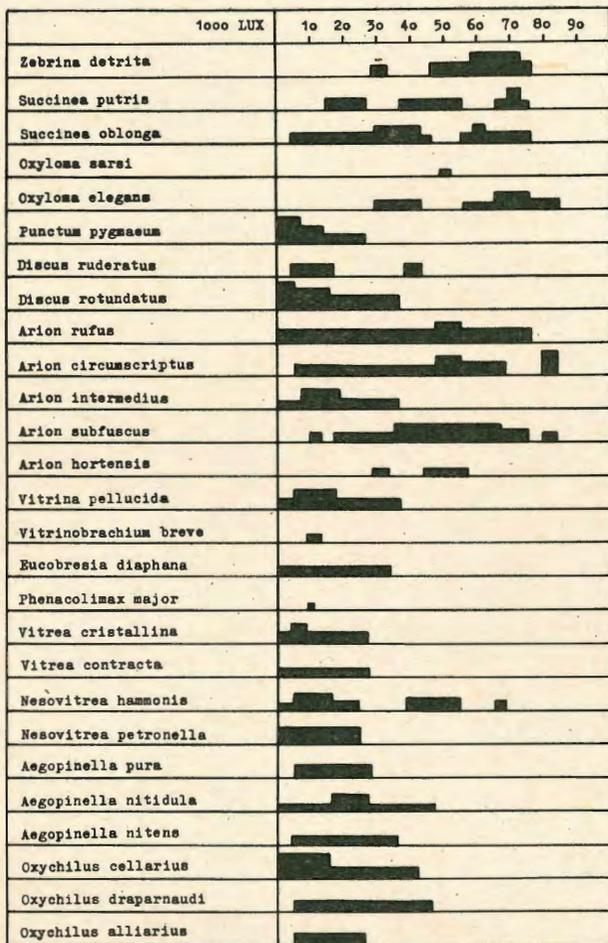
Auf die Bedeutung des Lichtes als ein ökologischer Faktor, der die Arealgrenzen von Landschnecken mitbestimmt, hat als erster HAGEN (1952) hingewiesen und dabei auch quantitative Angaben gemacht. Wie meine quantitativen mit Lichtwertmessungen verbundenen Aufsammlungen lehren, entsprechen zwar

Differenzen der Luxwerte keine Unterschiede in der Arten- und Individuenzahl, wenn man aber die einzelnen Standorte der Arten und die dort herrschenden Lichtwerte vergleicht, so wird deutlich, daß es Arten gibt, die einen großen Spielraum haben, während andere wieder auf bestimmte Helligkeitswerte eingestellt sind.

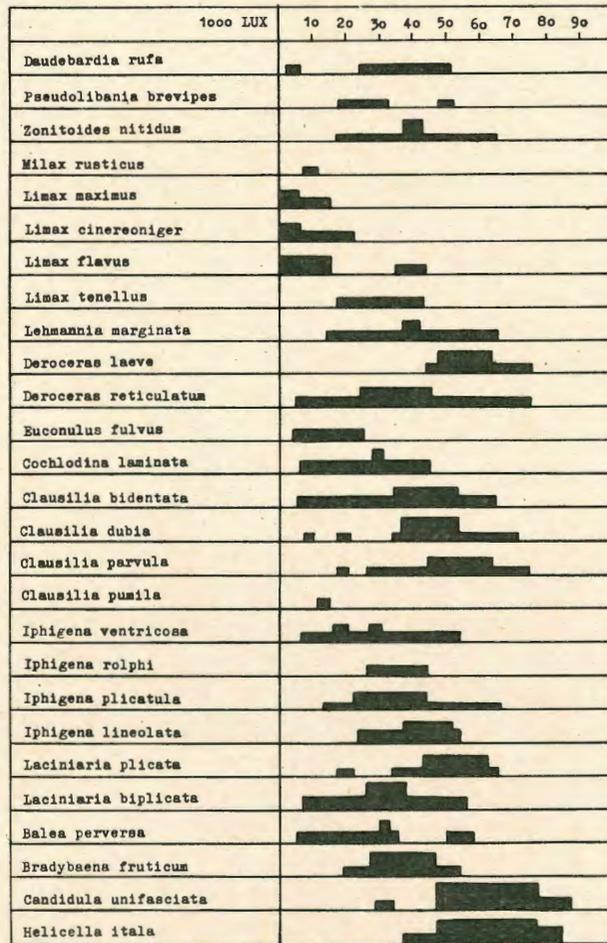
Die Messungen erfolgten mit einem elektrischen Belichtungsmesser (SIXTO-MAT), der zwar keine sehr genauen Werte liefert, aber für vergleichende Messungen ausreicht. Es wurden insgesamt etwa 6 000 Einzelmessungen an etwa 500 Fundpunkten durchgeführt, und zwar nur dort, wo die Tiere sich in Bewegung oder zumindest nur in vorübergehender Ruhe befanden (Tab. 3). Bei der Bewertung der Befunde ist natürlich zu bedenken, daß der verschiedenen Belichtung normalerweise auch ein gewisser Unterschied in der Vegetation und in der Feuchtigkeit parallel läuft. Immerhin wird doch aber eine gewisse Lichtabhängig-



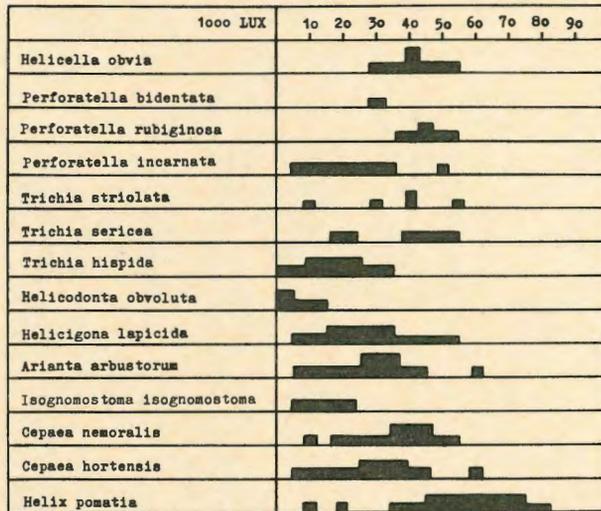
Tab. 3 Beziehungen nordwestdeutscher Landschnecken zu den Lichtverhältnissen (Auswertung von etwa 500 Fundpunkten). Die kleinste Einheit entspricht 1—10 Individuen.



Forts.
Tab. 3



Forts.
Tab. 3



keit verschiedener Arten deutlich. Die Tabelle 3 lehrt, daß schattenliebende, lichtliebende und gegenüber der Belichtung indifferente Arten zu unterscheiden sind, wobei aber zwischen den drei Typen alle denkbaren Übergänge vorkommen. Lichtindifferent sind: *Cochlicopa lubrica*, *Vallonia pulchella*, *Vallonia costata*, *Ena montana*, *Ena obscura*, *Succinea putris*, *Succinea oblonga*, *Arion rufus*, *Arion circumscriptus*, *Arion subfuscus*, *Deroceras reticulatum*, *Clausilia bidentata*, *Helicigona lapicida*. Ausgesprochen schattenliebend (ombrophil) sind: *Acicula polita*, *Columella edentula*, *Vertigo pusilla*, *Acanthinula aculeata*, *Punctum pygmaeum*, *Discus rotundatus*, *Vitrea crystallina*, *Nesovitrea petronella*, *Oxychilus cellarius*, *Limax maximus*, *Limax cinereoniger*, *Helicodonta obvoluta*. Lichtliebend (heliophil) sind: *Truncatellina cylindrica*, *Vertigo angustior*, *Vertigo moulinsiana*, *Pupilla muscorum* (mit großer Streuung), *Chondrula tridens*, *Zebrina detrita*, *Oxyloma elegans*, *Deroceras laeve*, *Clausilia dubia*, *Iphigena lineolata*, *Laciniaria plicata*, *Bradybaena fruticum*, *Candidula unifasciata*, *Helicella itala*, *Helicella obvia*, *Perforatella rubiginosa*, *Helix pomatia*.

Am auffälligsten sind die ‚Heideschnecken‘ *Helicella itala* und *Candidula unifasciata*. Ihr hohes Lichtoptimum bewirkt wahrscheinlich ihr inselartiges Vorkommen, das im übrigen historisch bedingt ist. Beide Arten halten sich streng an das Mesobrometum. Daß wirklich nur die Belichtung den Ausschlag gibt, ergibt sich einmal aus der Tatsache, daß sie bei bleibender Feuchtigkeit, Temperatur und gleichem Untergrund Biotope mit weniger hohen Lichtwerten nicht besiedeln, zum anderen aus ihrem Verhalten innerhalb des Mesobrometums. So erklärt sich ihr Fehlen in Gebüsch und Kalk-Buchenwäldern. Für die Behauptung, auch innerhalb des Mesobrometums entscheide die Belichtung, sei folgende Feststellung angeführt. 1957 untersuchte ich das Naturschutzgebiet ‚Wandelsberg‘, etwa 2 km nordwestlich Beverungen/Weser, das aus zwei durch ein schwaches Tal voneinander getrennten Muschelkalkkrücken, dem Nullenberg und dem eigentlichen Wandelsberg, besteht. Nach der Methode von OEKLAND (1929) wurden zwei Probeflächen (A und B) untersucht (Tab. 4). Die beiden Probeflächen A und B unterschieden sich nur in der Hanglage, A war Südwest-

seite, B Nordseite, und die dadurch bedingte Sonneneinstrahlung, die bei A durchschnittlich 57 000 Lux, bei B durchschnittlich 33 000 Lux betrug. Unterschiede hinsichtlich des Feuchtigkeitsgehaltes des Bodens konnten nicht festgestellt werden. Auch die Niederschlagsverhältnisse dürften infolge der geringen Entfernung der beiden Probeflächen und der gesamten orographischen Lage wohl einheitlich sein. Die Befunde der quantitativen Aufsammlungen ergeben sich aus Tab. 4. Die Erhöhung der Individuenzahl innerhalb eines einheitlichen Biotops durch höhere Belichtung gilt nur für lichtbedürftige Arten; nur diese wurden in der Tabelle erfaßt.

In welchem hohem Maße gerade *Helicella itala* von der Belichtung abhängig ist, zeigt auch folgende Beobachtung. Von den von Helicellen besiedelten Mesobrometen aus dringt *Helicella itala* sehr häufig auch in die umliegenden Klee- und Getreidefelder ein. Dabei konnte ich mehrfach feststellen, daß in lichten Hafer- oder Kleefeldern die Erweiterung des Areals bis zu 2 m betragen kann, während in hohen Roggenfeldern, aber auch in lichtärmeren Kleefeldern, Kartoffeläckern und mit Unkräutern durchsetzten Haferfeldern der besiedelte Streifen nur etwa 50 cm bis knapp 1 m beträgt. Das Wärmebedürfnis der Helicellen ist andererseits keineswegs so groß, wie vielfach angenommen wird; denn bei günstigem Wetter kann man den ganzen Winter über Tiere bei Regen umherkriechen sehen. Ferner meiden die Helicellen hohe Bodentemperaturen und kriechen bei Überschreiten einer gewissen Temperaturgrenze in die Höhe. Diese Grenztemperatur schwankt lokal. Bei einer Lufttemperatur von 25°—30° können schon Bodentemperaturen von 50°—60° auftreten, während die Temperatur 2 cm über dem Boden dann etwa bei 40° liegt. Bei Feuchtlufttieren ist bei derartigen Temperaturen die Verdunstung so groß, daß die Tiere in kühlere Regionen kriechen müssen. Da die Helicellen aber sehr lichtbedürftig sind, bleibt ihnen nur der Weg nach oben. Weniger lichtbedürftige Arten würden sich in diesem Fall in Spalten oder andere feuchte Stellen zurückziehen.

Tab. 4 Vergleich zweier Muschelkalkrücken (Beverungen/Weser) mit unterschiedlicher Sonneneinstrahlung (Zahlen in Klammern einschließlich leerer Gehäuse)

	A	B
Untergrund	Muschelkalk	Muschelkalk
Hangneigung	40—45°	45°
Vegetation	Mesobrometum (beweidet)	Mesobrometum (beweidet) oberhalb <i>Juniperus communis</i> -Gruppe
pH	7,3	7,5
Bodentemperatur (1 cm Tiefe)	38,5°	40,0°
Lux	57000 (50—70000)	33000 (20—50000)
<i>Helicella itala</i>	37 (52)	4 (21)
<i>Candidula unifasciata</i>	4 (20)	1 (4)
<i>Pupilla muscorum</i>	27	21
<i>Vallonia pulchella</i>	14	4
<i>Vallonia costata</i>	8	7
Artenzahl	5	5
Individuenzahl	90 (121)	37 (57)

Die kleinere *Candidula unifasciata* ist mit ihrer relativ größeren Oberfläche viel weniger widerstandsfähig und daher auch nicht so weit verbreitet wie die übrigen größeren Helicellen. Sie wird sicherlich nicht nur, wie MÄDER (1939) meint, wegen ihrer Kleinheit übersehen.

In diesem Zusammenhang sei noch auf eine weitere Feststellung aufmerksam gemacht. Es ist bekannt, daß bei Pflanzen mit abnehmender Temperatur nach Norden bzw. zur Höhe zu das Lichtbedürfnis steigt. Für einige Landmollusken konnte ich nun etwas ähnliches beobachten. Leider reicht die Zahl der untersuchten Fälle noch nicht aus, um endgültige Schlüsse ziehen zu können. Es ergibt sich aus den von mir durchgeführten Messungen, daß z. B. für *Helix pomatia*, *Helicella itala*, *Cepaea nemoralis* und *Arianta arbustorum* mit zunehmender geographischer Breite (Oberitalien bis Nordwestdeutschland) und zunehmender Höhe über dem Meer (Nordwestdeutschland und Alpen) eine Erhöhung des Lichtoptimums um etwa 20% vorliegt. Dabei bleiben die Beziehungen der Lichtansprüche der Arten untereinander konstant. Die Entscheidung, ob das Vorkommen in ökologisch unterschiedenen Biotopen eine Verschiebung des Lichtoptimums einschließt, ist sehr schwierig, da von südlichen, wärmeliebenden Arten auch ein Wärmeausgleich im nordwestdeutschen Gebiet gesucht werden muß. Daher machen wahrscheinlich nur heliophile Arten eine derartige Licht-Optimum-Verschiebung mit. Für eine Reihe anderer Arten (wie z. B. *Pomatias elegans*) konnte nämlich festgestellt werden, daß sie im Gegensatz zu ihrem Hauptverbreitungsgebiet im Süden, wo die Arten im Freien leben, in Nordwestdeutschland sich in den Wald zurückziehen, da es hier mikroklimatisch wärmer ist.

Auch auf die Pigmentierung des Schneckenkörpers hat das Licht wesentlichen Einfluß. So sind die Tiere von *Bradybaena fruticum* im Schatten meist dunkler gefärbt als in den etwas helleren Biotopen (die schattigeren Orte sind allerdings auch zumeist etwas feuchter). Ähnliches gilt für *Perforatella incarnata*, bei der in sehr schattigen Biotopen dunkle Tiere auftreten können. (Die Art findet sich bis zu 35000 Lux.)

Neuerdings stellten REICHMUTH & FROMMING (1961) fest, daß die Vorzugstemperaturen von Populationen mit hellem und dunklem Körper bei *Arianta arbustorum* deutliche Unterschiede aufweisen. Gemischte Populationen liegen in der Mitte.

Die Beobachtung, daß dunkler pigmentierte Tiere im Schatten leben, kann vorerst noch nicht gedeutet werden.

Als letzter klimatischer Faktor sei der Wind erwähnt. Messungen dieses Faktors sind im mikroklimatischen Bereich nicht durchzuführen. HAGEN (1952) schreibt ihm die Schaffung eines „atlantischen Mikroklimas“ zu. In Gebieten starker Luftbewegung kann es örtlich zu Austrocknung bzw. Abkühlung kommen, was natürlich auch wiederum Änderungen in der Vegetation und damit auch im Molluskenbesatz zur Folge hat. Im Spät- und Postglazial hat der Wind eine wesentliche Rolle gespielt bei passiver Verfrachtung der Mollusken (anemochorer und anemohydrochorer Transport). Nach dem Maximum der Lösaufwehung herrschten in Nordwestdeutschland im wesentlichen Südwestwinde (POSER 1951). West- und Mitteleuropa wurden dabei ständig von einem Strom trockener Luft subtropischer Herkunft überzogen (die Sommer waren aber trotzdem kühl). Die Windstärken werden auf etwa 4—6 geschätzt. Wie weit diese Verhältnisse bis ins Postglazial hineinreichten, ist nicht mit Sicherheit zu sagen.

Je kleiner nun die Schneckenarten sind, um so eher und weiter werden sie durch den Wind verbreitet. Daher reichen von den postglazial eingewanderten Arten die kleinsten am weitesten nach Norden und am höchsten ins Gebirge hinauf. (Anemochore Pflanzen nehmen ebenfalls mit der Höhe zu und können nival bis zu 60% ausmachen.)

2. Edaphische Faktoren

Für die Landschnecken als Bodentiere sind die edaphischen Faktoren besonders bedeutungsvoll. Vor allem zur Klärung der Frage nach dem Einfluß des Kalkgehaltes des Bodens wurden zahlreiche Untersuchungen durchgeführt (vgl. z. B. v. MARTENS 1855, LEYDIG 1881, GEYER 1927, REICHERT 1927, KÜHNELT 1932, RENSCH 1932, 1937, TRÜBSBACH 1943, 1947, LAIS 1943, SCHMIDT 1955, THIELE 1959, BRUNNACKER & BRUNNACKER 1959, BLUMBERGER 1959, VOELKER 1959).

Ähnlich wie im Schwarzwald (vgl. GEYER 1909) ist auch im nordwestdeutschen Raum die Schneckenarmut der weniger kalkhaltigen Böden bzw. des Urgebirgsbodens sehr auffallend. Das kann im Sauerland sehr gut beobachtet werden, wenn man von Schiefer- und Grauwacke-Bereichen in Gebiete des Massenkalkes kommt. Selbst bei Kalkinsel von nur wenigen 100 m Länge läßt sich eine auffallende Erhöhung der Arten- und Individuenzahlen feststellen. Als Beispiel seien die in Tabelle 5 zusammengestellten Aufsammlungen aufgeführt. Es handelt sich dabei um folgende Orte:

- A. Naturschutzgebiet ‚Mühlenberg‘ bei Beverungen an der Weser, 280 m NN, Muschelkalk; *Quercus-Lithospermetum* mit *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Sorbus torminalis*, *Lithospermum purpureo-coeruleum* und *Bupleurum longifolium* (vgl. RUNGE 1961).
- B. Naturschutzgebiet Nammer Klippen bei Nammen/Minden an der Weser, 200 m NN, Korallenoolith (Jura); Buchenwald mit *Asperula odorata*, *Luzula luzuloides*, *Deschampsia flexuosa*, *Mercurialis perennis*, *Anemone ranunculoides* und *Corydalis cava* (vgl. ANT 1958).
- C. Naturschutzgebiet ‚Uphoffs Busch‘ bei Odtrup, 70 m NN, Muschelkalkinsel; *Quercus-Carpinetum* (vgl. ANT 1959).
- D. Ebbinghof bei Fredeburg, 400 m NN, graue Tonschiefer (Mitteldevon); artenarmer Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*).
- E. Meschede, 400 m NN, dunkle Schiefertone (Oberkarbon); artenarmer Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) mit *Vaccinium myrtillus* und *Deschampsia flexuosa*.
- F. Naturschutzgebiet ‚Sellenbruch‘ bei Silberg, anschließender artenarmer Buchenwald, 500 m NN, Schiefer und Grauwacke (Unterdevon); *Luzulo-Fagetum* mit *Luzula luzuloides*.

Tab. 5 Vergleich der Landschneckenarten auf Kalk (A, B, C), Schiefer (D, E) und Grauwacke/Schiefer (F)

	A	B	C	D	E	F
<i>Acicula polita</i>	+	+				
<i>Carychium minimum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+		+			
<i>Columella edentula</i>	+	+	+	+		
<i>Vertigo alpestris</i>		+				
<i>Vertigo pygmaea</i>		+				
<i>Abida secale</i>	+					
<i>Pupilla muscorum</i>					+	
<i>Vallonia pulchella</i>	+		+		+	
<i>Vallonia costata</i>	+	+				
<i>Acanthinula aculeata</i>	+	+				
<i>Ena montana</i>	+			+	+	+
<i>Ena obscura</i>	+	+				
<i>Succinea putris</i>			+		+	
<i>Succinea oblonga</i>		+				
<i>Oxyloma elegans</i>				+		
<i>Punctum pygmaeum</i>	+	+				

	A	B	C	D	E	F
<i>Discus rotundatus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Arion rufus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Arion circumscriptus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Arion subfuscus</i>	+		+		+	
<i>Arion hortensis</i>				+		
<i>Arion intermedius</i>	+		+	+	+	
<i>Vitrina pellucida</i>	+	+				
<i>Phenacolimax major</i>	+			+		
<i>Vitrea crystallina</i>	+	+				
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+	+			+	+
<i>Nesovitrea petronella</i>		+	+		+	
<i>Aegopinella pura</i>	+	+				
<i>Aegopinella nitidula</i>	+	+	+			
<i>Oxychilus cellarius</i>	+	+	+	+		
<i>Daudebardia rufa</i>	+					
<i>Zonitoides nitidus</i>			+			
<i>Limax maximus</i>	+	+		+	+	
<i>Limax cinereoniger</i>	+		+	+	+	
<i>Limax marginatus</i>	+	+		+		
<i>Deroceras reticulatum</i>			+	+		
<i>Euconulus fulvus</i>	+	+				
<i>Cecilioides acicula</i>	+		+			
<i>Cochlodina laminata</i>	+	+	+			
<i>Clausilia bidentata</i>	+	+	+	+	+	
<i>Clausilia dubia</i>	+					
<i>Clausilia parvula</i>	+	+				
<i>Iphigena rolphi</i>					+	
<i>Iphigena plicatula</i>	+					
<i>Iphigena lineolata</i>		+				
<i>Laciniaria plicata</i>		+				
<i>Laciniaria biplicata</i>	+					
<i>Perforatella incarnata</i>	+	+				
<i>Trichia hispida</i>	+	+	+	+	+	
<i>Helicodonta obvolvata</i>	+					
<i>Helicigona lapicida</i>	+	+				
<i>Arianta arbustorum</i>				+	+	+
<i>Isognomostoma isognomostoma</i>	+					
<i>Cepaea nemoralis</i>				+		
<i>Cepaea hortensis</i>	+	+	+			
	41	32	21	20	18	7

Die Zahlen bestätigen die allgemein bekannte Tatsache, daß Kalkboden eine reichere Molluskenfauna trägt. Da die Deckung eine sehr wichtige Rolle spielt, wurden Fundpunkte mit annähernd gleichen Bedingungen im Pflanzenwuchs ausgewählt. Natürlich bleibt immer zu bedenken, daß durch die mehrmaligen Verwüstungen, Abholzungen, Wiederbesiedlungen, Bepflanzungen mit verschiedenen Fremdhölzern sowie durch die unterschiedliche Größe der veränderten Gebiete und die Dauer der Abholzungen usw. in den meisten Gebieten der Mollusken-

besatz heute so gestört ist, daß die Beurteilung des aktuellen Faunenbildes sehr erschwert wird (vgl. Kap. IV).

Um den Einfluß des pH-Wertes auf das Vorkommen der Landschnecken festzustellen, führte ich im nordwestdeutschen Raum rund 5000 Einzelmessungen an etwa 400 Fundpunkten aus. Die Messungen verteilen sich auf die Zeit von etwa März bis Oktober, so daß wohl alle Werte erfaßt wurden, die für Schnecken außerhalb der winterlichen Ruheperiode Bedeutung haben können. Gemessen wurde in Wasser (vergleichsweise auch in KCl) mit Indikatorpapier-MERCK und RIEDEL DE HAEN (Universal- und Spezialpapier), was im allgemeinen für Bodenuntersuchungen ausreicht. Eine Reihe der Messungen wurde mit einem elektrometrischen Batteriegerät überprüft. Der Fehler bei Messung mit Papier kann maximal 0,5 Einheiten betragen, liegt aber meist darunter. Es zeigte sich, daß es unzumutbar ist, genauere Abstufungen als 0,5 Einheiten zu messen, da innerhalb eines sehr kleinen Gebietes der pH-Wert schon erheblich schwanken kann (z. B. im Fall-Laub auf einem Blatt, unter einem Blatt, zwischen zwei Blättern usw). Den Jahresgang des pH-Wertes zeigt Abb. 3, die die auch an anderen Orten festgestellte Tatsache verdeutlicht, daß nach Regenperioden eine Versauerung des Bodens eintritt, die etwa eine pH-Stufe (und mehr) betragen kann.

Zur genaueren quantitativen Analyse wurden in den Jahren 1956 und 1957 im Lippetal in der näheren und weiteren Umgebung von Hamm eingehende Aufsammlungen durchgeführt. Das Ergebnis der Auszählung lebender Schnecken zeigt Tabelle 6. Wie die Tabelle lehrt, wurden bei Werten unterhalb pH 4 keine Mollusken beobachtet. Bei pH 4 konnten nur 8 Individuen von 5 Arten festgestellt werden (*Cochlicopa lubrica*, *Arion rufus*, *Oxychilus cellarius*, *Deroceras laeve* und *Perforatella rubiginosa*). Mit zunehmender Alkalität nimmt die Artenzahl zu und erreicht ihr Maximum bei pH 6,5 (im Beobachtungsgebiet 47 Arten). Die größte Toleranz unterschiedlicher pH-Werte zeigen die Arten *Cochlicopa lubrica* (von 4—8), *Discus rotundatus* (4,5—8), *Arion rufus* (4—8), *Arion circumscriptus* (4,5—8), *Nesovitrea hammonis* (4,5—8, mit Lücke bei 5), *Oxychilus cellarius* (4—8), *Cochlodina laminata* (4,5—8), *Clausilia bidentata* (4,5—8) und *Trichia hispida* (4,5—8). Die Zahl der Individuen nimmt im all-

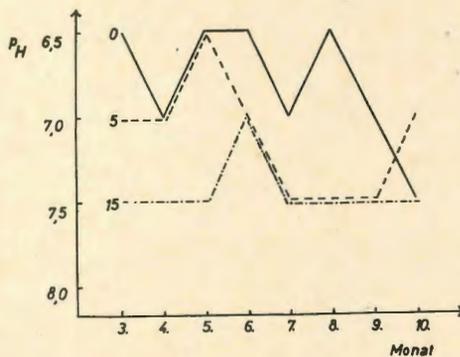


Abb. 3 Jahresgang des pH-Wertes bei 0 cm (—), 5 cm (- - - -) und 15 cm (- · - · -) Tiefe. Meßstelle Hamm-Berge.

gemeinen parallel der Erhöhung der Artenzahl ebenfalls zu, erreicht das Maximum aber erst bei pH 7, um dann sehr schnell abzufallen. Werte oberhalb der angegebenen Grenze von pH 8 wurden im Beobachtungsgebiet nicht festgestellt. Als einzige Art, die im nordwestdeutschen Raum als Kalkfelsenbewohner (über pH 8) zu nennen wäre, kommt *Pyramidula rupestris* in Frage, die an Kalkfelsen im Hönnetal und am Weissenstein bei Hohenlimburg lebt. Die Zahl der Individuen pro Art erreicht mit etwa 30 Individuen bei pH 7 ihr Maximum.

Tab. 6 Zahl der Individuen bei verschiedenen pH-Bereichen. Lippetal bei Hamm. Auszählung aus 250 Probestellen, in der zweiten Zeile jeweils Vergleichszahlen von OEKLAND (1930).

pH	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0
<i>Pomatias elegans</i>						4	3		
<i>Azeca menkeana</i>				1	2		7	15	1
<i>Cochlicopa lubrica</i>	2	3	10	18	37	123	131	21	4
<i>Columella edentula</i>		1	7	14	19	49	30	4	
<i>Truncatellina cylindrica</i>			3	7		1	1		
<i>Vertigo angustior</i>				2	8	15	15		
<i>Vertigo pusilla</i>			4	1	16	14	21	1	
<i>Vertigo antivertigo</i>				3	12	7	6		
<i>Vertigo pygmaea</i>			1	3	21	17	1		
<i>Vertigo substriata</i>					3	4			
<i>Orcula doliolum</i>				2	1	2			
<i>Pupilla muscorum</i>				3	1	7	15	27	4
<i>Vallonia pulchella</i>		1	8	17	41	61	27	17	
<i>Vallonia costata</i>			10	20	46	13	53	54	4
<i>Acanthinula aculeata</i>				3	12	8	16	5	
<i>Ena obscura</i>			3	3	11	2	1		
<i>Succinea oblonga</i>			1	3	5	14	8		
<i>Punctum pygmaeum</i>				2	4	22	10	8	1
<i>Discus rotundatus</i>		3	13	21	8	32	57	33	19
			6	24	26	4			

pH	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0
<i>Arion rufus</i>	2	5	1	3	23	4	26	22	1
<i>Arion circumscriptus</i>		1	3	10	10	17	21	4	1
<i>Arion subfuscus</i>		2	1	3	17	9	21	1	
<i>Arion intermedius</i>		1	3	1	2	3	7	1	
<i>Vitrina pellucida</i>		1	5	5	3				
<i>Vitrea crystallina</i>		3	1	8	9	14	27	1	
<i>Nesovitrea hammonis</i>		4	4	11	51	2			
<i>Nesovitrea petronella</i>		1		3	4	15	19	8	
<i>Aegopinella nitidula</i>		3		19	18	56	31	14	2
<i>Oxychilus alliarius</i>		1	4	80	169				
<i>Oxychilus draparnaudi</i>		1		3		9	4		
<i>Oxychilus cellarius</i>		1	33	54	137	1			
<i>Zonitoides nitidus</i>		1	4	17	3	10	15	3	
<i>Deroceras laeve</i>		1	3	6	6	2	1		
<i>Deroceras reticulatum</i>			2	2	3	1	4		
<i>Euconulus fulvus</i>		1	3	4	11	9	2	13	5
<i>Cecilioides acicula</i>			7	11	10	13	6		
<i>Cochlodina laminata</i>		1	2	4	6	1	2		
<i>Clausilia bidentata</i>			3	4	3	7	6	1	1
<i>Bradybaena fruticum</i>		3	1	4	9	8	11	3	
<i>Candidula unifasciata</i>				15	19	5			
<i>Helicella itala</i>							14	5	
<i>Helicella obvia</i>		3	9	13	21	64	51	3	1
<i>Perforatella rubiginosa</i>				3	13	4			
<i>Perforatella incarnata</i>		4	3	17	104	187	19	5	
				2	5	5			
		4	3	9	13	17		1	
				15	53				
				13	19	20	37	5	
				4	9	28	61	15	3
				2	3	6	11		
	2	13	8	17	3	8			
				3	11	12	9	27	

pH	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0
<i>Trichia hispida</i>		1	14	13	89	65	94	49	7
<i>Arianta arbustorum</i>		3	7	11	28	49	5	2	
<i>Cepaea nemoralis</i>		3	8	14	29	57	8	1	
<i>Cepaea hortensis</i>		2	3		17	61	84	17	5
<i>Helix pomatia</i>			1	11	25	31	64	50	9
Gesamtzahl der Arten	5	25	28	44	44	47	45	35	18
Gesamtzahl der Individuen	8	70	142	338	701	1188	1376	479	96
Gesamtzahl der Individuen pro Art	1,6	2,8	5,1	7,7	15,9	25,3	30,6	13,7	5,3

Bei pH 6,5 sind es nur noch 25 Individuen, bei pH 7,5 dagegen nur noch 14. Mit zunehmender Azidität tritt also eine langsamere Abnahme der Arten- und Individuenzahlen ein, als dies bei zunehmenden basischen Verhältnissen der Fall ist. Die limitierenden Werte sind pH 4 und pH 8. Diese Feststellung braucht jedoch nicht allgemein zu gelten.

Die Frage nach dem Einfluß des pH-Wertes ist nicht leicht zu beantworten. Es ist möglich, daß eine indirekte Einwirkung über die Pflanzenwelt vorliegt. Da jedoch die Mollusken im Boden auch direkt mit der Bodenlösung in Berührung kommen, ist ein direkter Einfluß des pH-Wertes des Bodens durchaus möglich.

Zwischen dem Kalkgehalt des Bodens und dem pH-Wert besteht eine Korrelation (vgl. Abb. 4), die allerdings nicht immer sehr deutlich ausgeprägt ist, indem mit steigendem Kalziumkarbonatgehalt sich der pH-Wert bis zum Neutralpunkt und darüber hinaus bis in den alkalischen Bereich verschiebt. Immerhin wurden aber auch an einzelnen Stellen bei pH 6 nur 1 % CaCO_3 gemessen, bei sauren Böden von etwa pH 4 dagegen manchmal bis knapp 10 %. Der Kalkgehalt des Bodens erreicht bei etwa 60 % sein Maximum. (Alle Angaben beziehen sich auf die obersten Zentimeter des Bodens nach Entfernung der Laubschicht.) Werte über 60 % fand ich nur bei aufgeworfenem Mergel oder eingebrachten Kalksteinen, was zum Teil in ganz jungen Mesobrometen der Fall ist.

LAIS (1943) gibt an, daß auf den kalkreichen Böden Mitteleuropas viele Arten eine stärkere Vitalität entfalten als auf den kalkarmen Böden, so daß die wärmeliebenden Arten aus dem Süden unter dem für sie ungünstigeren Klima Mitteleuropas leben können. LAIS belegt diese Annahme allerdings nicht durch quantitative Aufsammlungen und Vergleiche. Zur Stütze der LAIS'schen Annahme können nun die von mir im Hammer Raum untersuchten Probestellen sehr gut herangezogen werden; denn die mit steigender Alkalität unverhältnismäßig stark zunehmende Individuenzahl bei fast gleichbleibender Artenzahl

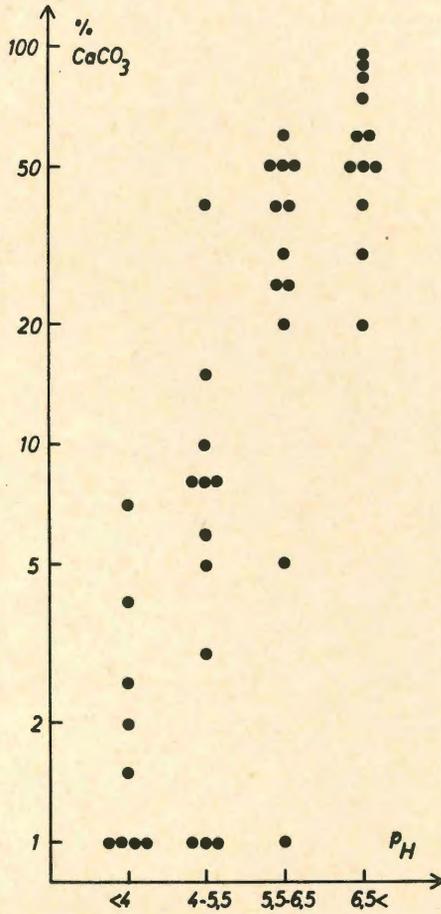


Abb. 4 Beziehungen zwischen Kalkgehalt und pH-Wert des Bodens. Lippetal bei Hamm.

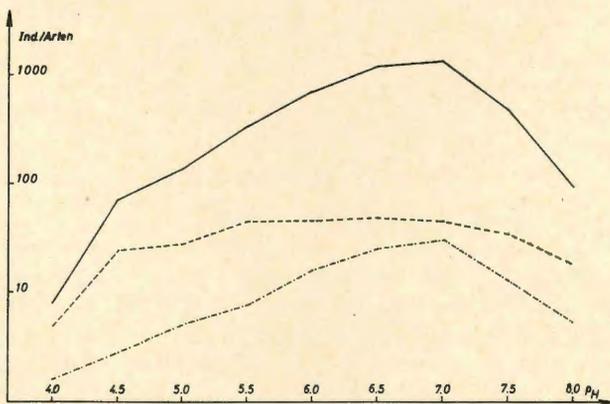


Abb. 5 Gesamtzahl der Arten (----) und Individuen (—) sowie der Individuen pro Art (-.-.-) bei verschiedenen pH-Bereichen. Lippetal bei Hamm. Auszählung aus 250 Probestellen (Zahl der Individuen und Arten logarithmisch aufgetragen).

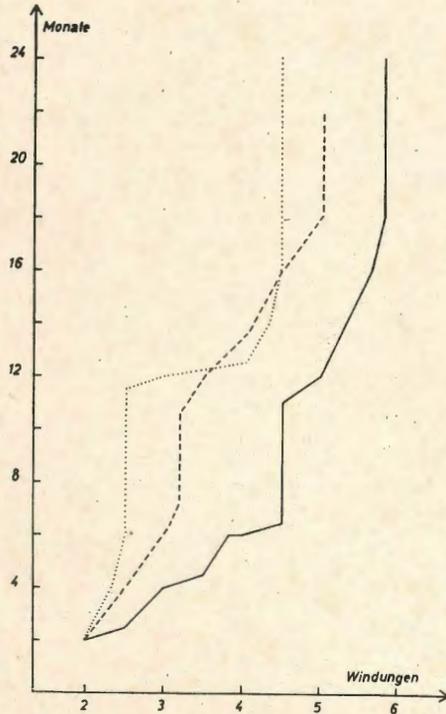


Abb. 6 Wachstumskurven von *Helicella itala* auf Kalk (—), Lehm (- - - -) und kalkfreiem Boden (· · · ·).

kann man wohl als Ausdruck höherer Vitalität ansehen (Vgl. Tab. 6, Abb. 5). Auch in wärmeren Gebieten ist auf Kalk das Mollusken-Leben ungleich reicher (vgl. PFEIFFER 1947).

TRÜBSBACH (1943, 1947), der auf die Befunde von DEGNER (1928), OLDHAM (1929), RENSCH (1932) und MÄDER (1939) nicht eingeht, hält an dem Gedanken fest, daß der Kalk keinen chemischen Einfluß habe, da CaCO_3 für die Mollusken nicht verwendbar sei. Vielmehr soll die Aufnahme und Verarbeitung nur über organisch gebundenen Kalk erfolgen können. Die eingehenden Untersuchungen von SCHMIDT (1955) haben jedoch die Möglichkeit der Kalkaufnahme auch durch die Fußsohle gezeigt. Zur Bildung der Schale selbst kann anorganisch gebundener Kalk nicht verwandt werden, er muß als zitronensaures Salz vorliegen, das durch Oxydation CaCO_3 ergibt und langsam in kristalliner Form (meist Aragonit) abgeschieden wird. Eine wesentliche Rolle hierbei spielen die organischen Säuren in den Futterpflanzen.

Nach SCHMIDT (1955) und eigenen Untersuchungen ist die Mortalität auf kalkreichen Böden (Zuchtgefäße mit Kalkstückchen) geringer als auf kalkfreien Böden. Bei völlig kalkfreier Aufzucht konnte ich ein gegenseitiges Benagen der Schalen beobachten. MÄDER (1939) — bei TRÜBSBACH (1943, 1947), aber auch bei LAIS (1943) nicht zitiert — gibt an, daß *Zebrina detrita* mit 5 Windungen in Kalk-Freigehegen nach einem Jahr 7, in Buntsandsteingehengen dagegen nur $5\frac{3}{4}$ —6 Windungen gebaut hatte und in den kalkarmen Freigehegen erst nach einem weiteren halben Jahr auf $6\frac{1}{2}$ Windungen kam. Eigene Versuche hatten ein ähnliches Resultat. Zum Beispiel wuchsen *Helicella itala*-Tiere (Abb. 6) unter Normalbedingungen mit reichlichem Kalkangebot im ersten Jahr bis zu

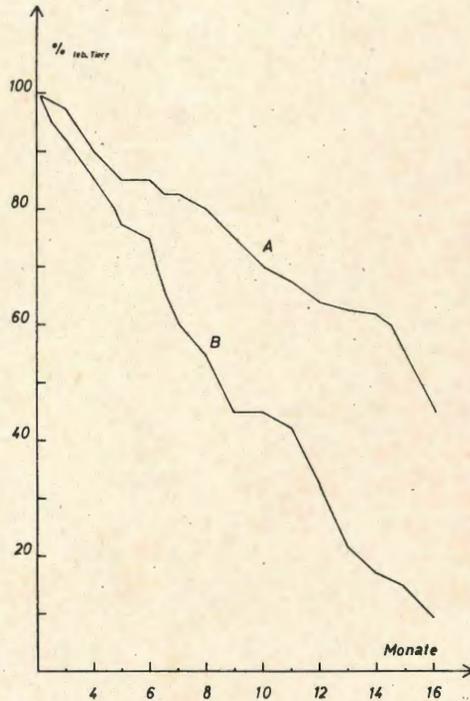


Abb. 7 Mortalität von *Trichia hispida* auf kalkhaltigem (A) und kalkfreiem Substrat (B).

4 1/2 Windungen heran, im folgenden Jahr weiter bis auf 5 3/4 Windungen, für die insgesamt 18 Monate erforderlich waren. Zog ich die Tiere dagegen kalkfrei auf, so kamen sie im ersten Jahr über 2 1/2 Windungen überhaupt nicht hinaus und erreichten erst im zweiten Jahr nach insgesamt 16 Monaten durchschnittlich 4 1/2 Windungen, die nicht mehr vermehrt wurden. Die im Vergleich zu den Normaltieren im zweiten Jahr relativ rasche Windungszahlzunahme war im Versuch wahrscheinlich noch durch erhöhte Temperatur gesteigert. Tiere, die auf Lehm gehalten wurden, erreichten im ersten Jahr gut 3 Windungen und beendeten im zweiten Jahr ihr Wachstum nach insgesamt 18 Monaten mit durchschnittlich 5 Windungen.

Die Versuche, *Trichia hispida* auf kalkhaltigem und kalkfreiem Substrat aufzuziehen, (Abb. 7) zeigten, daß bei Fehlen von Kalkbeigaben die Mortalität nach 16 Monaten bei mehr als 90 % lag. Der in der Nahrung vorhandene Kalk genügt wahrscheinlich nur für die Ausbildung der ersten Windungen, während später größere Mengen Kalk erforderlich sind.

Fast alle mit dem Kalkproblem in Zusammenhang stehenden Fragen wurden nun von BLUMBERGER (1959) in exakten Versuchen geklärt. Zusätzliche Ca-Salze zu pflanzlicher Kost führten zu erhöhter Ca-Einlagerung. Die Schale, wie auch deren Reste bei Nacktschnecken stellen einen Kalkspeicher dar, dem bei erhöhtem Ca-Bedarf (Reparaturen) Kalk entnommen wird. Mit C¹⁴ markiertes, im Futter dargebotenes CaCO₃ wird aufgenommen und in die Schale eingebaut. Die seit Jahrzehnten strittige Frage, ob gefressener Kalk für die Schalenbildung verwertbar ist, dürfte damit endgültig entschieden sein. Ob das aufgenommene CaCO₃ zunächst in organische Verbindungen (im Sinne von TRÜBSBACH) eingebaut wird, ist zwar möglich, wenn auch gewisse Beobachtungen dagegen sprechen, aber letztlich unwesentlich. (Wegen weiterer Einzelheiten sei auf die Originalarbeit verwiesen).

Nach THIELE (1959) ist bei manchen Tierarten (Isopoden, Diplopoden) die Kalkstetigkeit vorgetauscht, indem nur in den Waldgesellschaften auf Kalk (Fagetalia) ein hohes und gleichmäßiges Luftfeuchtigkeitsangebot besteht (vgl. auch BURRICHTER 1953).

Hagen (1952) stellte auch eine Beziehung zwischen Bodenprofiltiefe und Schneckenhäufigkeit fest. Ich konnte dies an etwa 60 vornehmlich in Westfalen aufgenommenen Bodenprofilen bestätigen. Es ergab sich, daß die Arten- und Individuenzahlen mit zunehmender Bodenprofiltiefe ebenfalls ansteigen. Es ist das aber nicht eine unmittelbare Abhängigkeit von der Bodenprofiltiefe selbst, sondern von der damit verknüpften Vegetation. Auch die Feuchtigkeit bedingt eine Steigerung der Arten- und Individuenzahl. Die von HAGEN angegebene Scheinbindung von *Iphigena plicatula* an große Bodenprofiltiefe konnte von mir übrigens nicht immer bestätigt werden, da ich diese Art auch auf flachgründiger schwarzbrauner Mullrendzina (AC-Profil) fand.

BRUNNACKER & BRUNNACKER (1959), die sich gleichfalls mit der Abhängigkeit der Gehäuseschnecken vom Boden befaßten, kamen zu folgenden Feststellungen. Die Arten- und Individuenzahlen nehmen im Walde vom Pseudogley zur Mullrendzina hin zu, während bei den nichtkarbonatischen Böden mit zunehmender Versauerung des Bodens Arten- und Individuenzahl zurückgehen. Die Gehäuse werden dabei dünnschaliger, Schalen abgestorbener Tiere werden angefressen. Bei gleicher Bodenart und gleichem Bodentyp zeigt sich ein unterschiedlicher Molluskenbesatz je nach dem Grad der Basensättigung. Erreicht diese 30%, so steigt der Austauschalk ebenfalls an, und die Molluskenfauna wird reichhaltiger. Auf Sand und tonigen Pseudogleyen wurden keine Mollusken festgestellt. Innerhalb der braunerdeartigen Böden liegen somit unter Laubwald optimale Bedingungen für die Schneckenfauna bei lehmigen Braunerden höherer Basensättigung vor. Gegen die sandigen Böden hin deutet die Menge des Austauschkalles eine gewisse Begrenzung an. Gegen die tonigen Böden hin dürften vor allem die dort schlechten Schlupfmöglichkeiten sich nachteilig auf die Schneckenfauna auswirken.

Meine eigenen Bodenuntersuchungen und Bodenprofilaufnahmen, verbunden mit quantitativen Molluskensammlungen, ergaben eine weitgehende Übereinstimmung mit den Ergebnissen von BRUNNACKER & BRUNNACKER.

3. Orographische Faktoren

Die orographischen Verhältnisse eines Gebietes (Höhenlage, Relief, Gewässernetz) wirken sich im allgemeinen nur indirekt über andere Faktoren auf die Verbreitung der Landschnecken aus.

Das Gefälle eines Biotops kann sich besonders durch eine stärkere oder schwächere Besonnung bemerkbar machen. So erhält z. B. eine um 20° nach Süd geneigte Fläche im Januar das Doppelte der direkten Sonnenstrahlung, die auf eine horizontale Fläche auftreffen würde (GEIGER 1961). Ein solcher Südhang ist also in Bezug auf die Sonnenstrahlung gleichsam äquatorwärts verschoben. Mikroklimatisch am wärmsten sind Südwesthänge (wärmer als Süd- und Südost-Seite). Daher finden sich auch wärmeliebende Schnecken vorzugsweise an dieser Seite (z. B. *Zebrina detrita* häufig an sehr eng begrenzten Arealen nur auf der Südwestseite, *Pomatias elegans* im Teutoburger Wald an Südwesthängen auf Kalk). Die günstigen Voraussetzungen für die Anreicherung von Schneckenarten an den Südhängen gelten jedoch nur im atlantischen Bereich, wo stets genügend Luftfeuchtigkeit vorhanden ist. In anderen Gebieten, in denen die Feuchtigkeit wesentlich geringer ist, sind die Nordhänge günstiger für das Molluskenleben. In Tabelle 7 sind die Landschnecken-Funde von je zwei Hanglagen von zwei hinsichtlich des Niederschlages unterschiedenen Gebieten verglichen. Dabei bedeuten:

- A. Teutoburger Wald, Hohner-Berge, Kalk (Turon), Südwest-Hang, lichter Buchenwald.
- B. Teutoburger Wald, Hohner-Berge, Kalk, Nordosthang, Buchenwald.
- C. Trier, Moseltal, Südwesthang, Kalk, Buschwald (*Fagus sylvatica*).
- D. Trier, Moseltal, Nordhang, Kalk, Buschwald (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus* eingestreut).

Tab. 7 Einfluß der Exposition auf die Artenzahl unter verschiedenen klimatischen Bedingungen. A und C Südwesthang, B und D Nordost- bzw. Nordhang. A und B Teutoburger Wald, C und D Moseltal.

	A	B	C	D
<i>Pomatias elegans</i>	+			
<i>Azea menkeana</i>	+			
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+	+	+	+
<i>Abida secale</i>	+			
<i>Acanthinula aculeata</i>		+		
<i>Chondrula tridens</i>			+	
<i>Ena montana</i>	+	+		+
<i>Ena obscura</i>	+	+	+	
<i>Discus rotundatus</i>	+	+	+	+
<i>Arion rufus</i>	+	+	+	+
<i>Arion circumscriptus</i>	+	+		+
<i>Arion subfuscus</i>	+	+	+	+
<i>Arion intermedius</i>		+	+	+
<i>Vitrina pellucida</i>	+	+		+
<i>Vitrea crystallina</i>	+	+	+	
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+	+		+
<i>Aegopinella pura</i>	+	+		+
<i>Aegopinella nitidula</i>	+		+	+
<i>Oxychilus cellarius</i>	+	+	+	+
<i>Limax cinereoniger</i>	+	+	+	
<i>Limax maximus</i>	+			+
<i>Deroceras reticulatum</i>	+	+	+	+
<i>Deroceras laeve</i>			+	
<i>Cochlodina laminata</i>	+	+	+	+
<i>Clausilia bidentata</i>	+	+	+	+
<i>Iphigena plicatula</i>	+			+
<i>Laciniaria plicata</i>	+			
<i>Laciniaria biplicata</i>	+	+	+	
<i>Balea perversa</i>			+	
<i>Perforatella incarnata</i>	+	+	+	+
<i>Trichia hispida</i>	+	+	+	+
<i>Helicodonta obvoluta</i>	+			
<i>Helicigona lapicida</i>	+	+	+	+
<i>Arianta arbustorum</i>		+		+
<i>Cepaea nemoralis</i>				+
<i>Cepaea hortensis</i>	+	+		+
<i>Helix pomatia</i>				+
	29	24	20	24

Die Jahresmittel der Lufttemperatur betragen in A und B 8°, in C und D 9,8°; die Jahresmittel des Niederschlages in A und B 830 mm, in C und D 710 mm.

Der Unterschied zwischen A und B sowie C und D ist nicht sehr groß, aber wohl nicht zufällig. Im feuchteren Teutoburger Wald hat der Südwesthang 5 Arten mehr, im trockeneren Moseltal der Nordhang 4 Arten mehr als der je-

weilige Vergleichshang. Zudem deutet das vorliegende Material auf höhere Individuenzahlen in A und B hin (quantitative Feststellungen waren leider nicht möglich).

Ähnlich wie die Hanglage wirkt sich auch die Tallage auf verschiedene klimatische Faktoren aus. Während die Hänge jedoch nachts am wärmsten sind, sind die Täler am Tage wärmer und nachts am kältesten und feuchtesten, so daß Tallagen lokal ein kontinentales Gepräge erhalten. Gipfellagen haben die kleinste Tagesschwankung, werden in der Temperatur nachts von der Kälte des Tales übertroffen, sind nachts am trockensten und in der warmen Tageszeit am feuchtesten, auch wenn es nicht zur Kondensation kommt (GEIGER 1961). Diese Verhältnisse, die schon bei der thermischen und hygrischen Kontinentalität im Großklima berücksichtigt wurden, erklären die örtlich beschränkte Verbreitung mancher kontinentaleren Arten. Dies gilt insbesondere für *Orcula doliolum*, *Abida frumentum*, *Chondrula tridens*, *Jaminia quadridens* und *Laciniaria plicata*.

Die von mir auf verschiedenen Kalkhügeln getroffenen Feststellungen lassen sich für einen ‚idealen Kalkhügel‘ im atlantischen Bereich Nordwestdeutschlands zusammenfassen. In Abb. 8, die dies veranschaulichen mag, sind die Regionen I bis V Normalbereiche, die durch folgende Arten gekennzeichnet sind:

- I. Hauptsächlich in I, aber auch in fast gleicher Individuenzahl in den Bereichen II bis V, finden sich: *Cochlodina laminata*, *Clausilia bidentata*, *Trichia hispida*, *Discus rotundatus*, *Arion rufus*, *Arion subfuscus*, *Oxychilus cellarius*, *Perforatella incarnata*.
- II. Hauptsächlich in II, weniger in III bis V, leben *Ena obscura*, *Aegopinella nitidula*. Überwiegend in II finden sich *Acanthinula aculeata* und *Iphigena plicatula*.
- III. Vornehmlich in III, aber auch in V, lebt *Arianta arbustorum*, während *Arion intermedius* in geringerer Individuenzahl auch in II vorkommt.

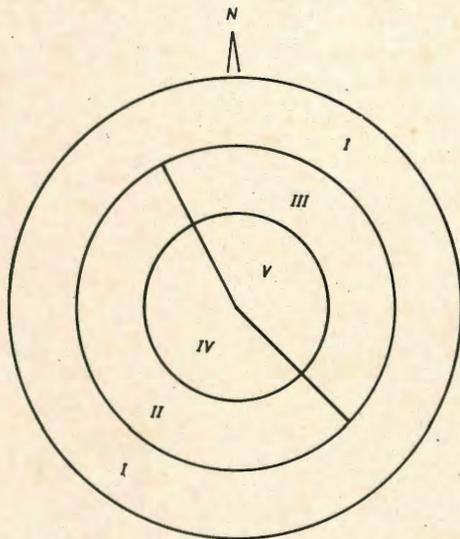


Abb. 8 Idealer Kalkhügel im atlantischen Bereich Nordwestdeutschlands (Näheres im Text).

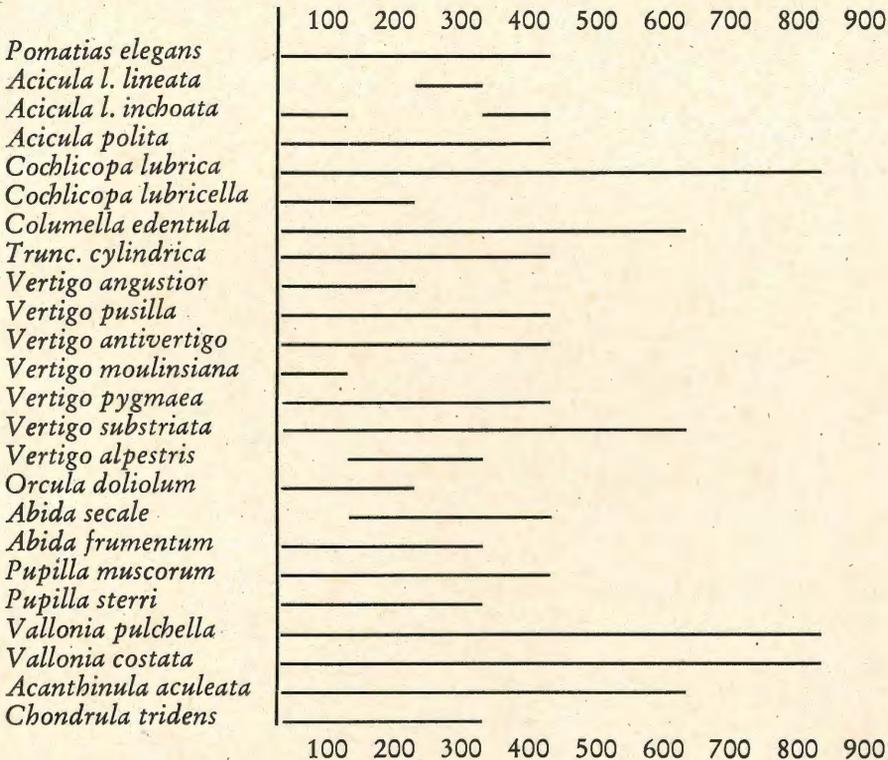
IV. Dieser Bereich ist gekennzeichnet durch *Ena montana* (auch in V), *Laciniaria biplicata* (auch in II), *Helicodonta obvoluta*, *Aegopinella nitidula* (auch in V), *Laciniaria plicata* und *Abida secale*.

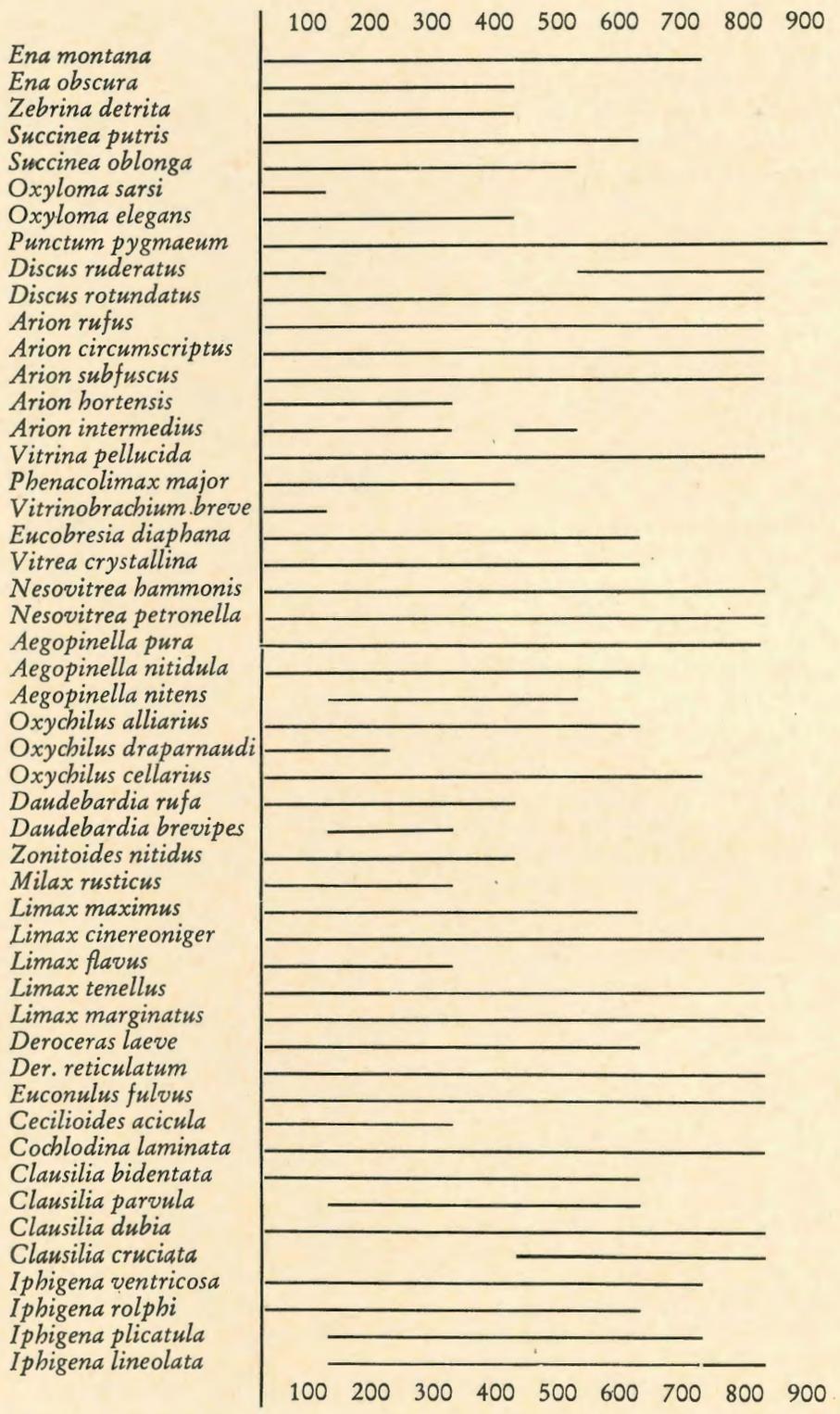
V. Vornehmlich besiedelt von *Aegopinella nitidula* und *nitens* (letztere lokal sehr oft fehlend).

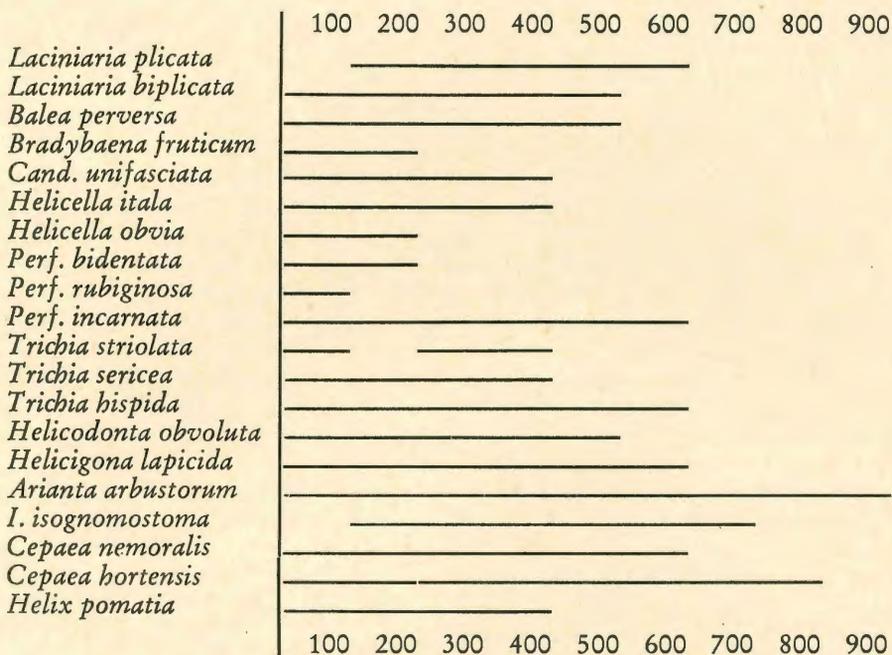
Die orographischen Verhältnisse bestimmen nun weiterhin die Höhengrenzen der Schnecken. In Tabelle 8 ist die vertikale Verbreitung der nordwestdeutschen Landschnecken (unter Ausschluß des Harzes) angegeben. Dabei ergibt sich zunächst die bekannte Tatsache, daß in den Mittelgebirgen die Höhengrenzen bedeutend tiefer liegen als in den Alpen. Ein großer Teil der ‚montanen‘ Arten geht weit in tiefe Lagen hinunter. So findet sich in der westfälischen Bucht z. B. *Ena montana* in den Baumbergen in knapp 100 m Höhe und *Helicodonta obvoluta* (subfossil) in den Beckumer Bergen ebenfalls bei etwa 100 m. Nach STEUSLOFF (1929) leben *Helicodonta obvoluta* und *Ena montana* auch in Weidendickichten und Staudenfluren der Auwälder am Niederrhein. Dabei handelt es sich wahrscheinlich um Reliktposten aus Zeiten einheitlicher Bewaldung, so daß die ‚Montanität‘ nur vorgetäuscht ist. Die Aufenthaltsorte sind bei solchen Arten dann zumeist Felsklippen oder Waldreste, vielfach auch Ruinen, wo die Arten infolge der relativen Unberührtheit des Ortes sich halten konnten.

Gebirge, Flüsse (Wasserscheiden), Hochflächen und Tiefebene sind ferner wichtige Faktoren bei der historischen Ausbreitung der Arten (vgl. Kap. IV).

Tab. 8 Höhengrenzen der Landschnecken in Nordwestdeutschland (ohne Harz)







4. Biotische Faktoren

Mit allen bisher behandelten existenz- und ausbreitungsökologischen Faktoren eng verknüpft ist die Vegetation. Großen Einfluß hat die Pflanzendecke vor allem auf das für Landschnecken in Frage kommende Mikroklima. Auf das Lichtgefälle innerhalb der Pflanzendecke und seine Bedeutung für die lokale Verbreitung der Mollusken wurde bereits hingewiesen. Auch der Wasserhaushalt wird weitgehend von der Vegetation reguliert und bestimmt. Während z. B. auf einem pflanzenfreien Boden rund 25 % des Niederschlages verdunsten und 75 % in den Boden einsickern, beträgt die Verdunstung in einem Eichenwald etwa 85 %. Im Sommer kann die Verdunstung im Walde jedoch schon bis 150 % des Niederschlages betragen, d. h. es wird dann auch das Wasserreservoir des Bodens angegriffen. Der Wasserhaushalt wird durch den Wald auch insofern reguliert, als der Oberflächenabfluß durch die Speicherfähigkeit des Waldbodens gemildert wird. Gleichzeitig wird die Wasserabgabe verzögert. Infolge des ausgeglichenen Wasserhaushaltes liegt auch das Optimum der Waldschnecken im Bereich des Waldbodens, von denen nur die größeren Arten bei Regen an den Stämmen emporsteigen, um Flechten und Algen abzuweiden.

Wenn die Vegetation das Wasser nicht festhalten kann, gewinnt die Bodenart sehr an Bedeutung und kann ausschlaggebend für das Vorkommen der Mollusken sein. In trockenen Gebieten geben Tonböden rund 50 % des Wassers durch Verdunstung wieder ab, Sandböden dagegen nur 10 % und Fels- und Schuttböden fast gar nichts. Daher ist in trockenen Gebieten der Felsboden von großer Bedeutung als Wasserreservoir. Außerdem bietet er den Mollusken gute Schlupfmöglichkeiten. Diese Beziehungen sind im nordwestdeutschen Raum heute weniger von Bedeutung. Im Periglazial, vielleicht auch im späten Glazial, ermöglichten es diese Verhältnisse jedoch den Schnecken, auf den waldlosen Rand-

schottern zu leben. Damit wäre eine Erklärung für das z. T. zahlreiche Vorkommen in westfälischen Periglazialräumen gegeben (vgl. auch STEUSLOFF 1943).

Die größte Bedeutung hat die Vegetation jedoch wohl für die Deckung, wobei ein Zusammenspiel mehrerer ökologischer Faktoren wirksam wird (vgl. GEYER 1927). Schutz vor Trockenheit und Kälte stehen hier im Vordergrund. Schwere, undurchlässige Böden zeigen geringe Arten- und Individuenzahlen, auch wenn sie kalkreich sind. Auch Sand und Kies erfüllen die Deckungsbedürfnisse der Landschnecken nicht. Durch eine entsprechende Pflanzendecke kann dabei aber ein gewisser Ausgleich geschaffen werden. Fehlt jedoch z. B. in unseren Kalk-Buchenwäldern das Unterholz, so finden sich weniger Arten und Individuen. Die heutige Forstkultur erzielt zumeist kahle Buchen-Hochwälder, in denen außerdem die Bodenerosion noch wirksam werden kann (die Buchen zeigen dann die charakteristischen bloßgelegten Wurzelsysteme). Die Deutung des Molluskenbesatzes eines Waldes wird weiterhin dadurch erschwert, daß Eingriffe des Menschen in früheren Zeiten stattgefunden haben können. Ein Buchenwald kann z. B. deshalb schneckenarm sein, weil er jahrhundertlang abgeholzt gewesen und erst in neuester Zeit wieder aufgeforstet sein kann (vgl. auch Kap. IV, 3).

Die Schneckenarmut der Moore kommt wahrscheinlich nur zum Teil durch die schlechten pflanzlichen Ernährungsbedingungen zustande. Wesentlicher ist wohl der Säuregrad und der mangelnde Kalkgehalt. PEUS (1928) fand im Moor nur einmal *Zonitoides nitidus*. RABELER (1931) nennt: *Cochlicopa lubrica*, *Vertigo substriata*, *Columella edentula*, *Arion subfuscus*, *Nesovitrea hammonis*, *Euconulus fulvus* und *Punctum pygmaeum*.

Wie wir sahen, wirkt also eine Vielzahl von Faktoren auf die Verbreitung der Landmollusken ein. Unveränderlich sind dabei nur die geographische Lage und die Meereshöhe. Alle anderen Faktoren sind variabel, so daß schon dadurch ein sehr komplexes Gefüge entsteht. Die Reaktion der Schnecken äußert sich in wechselnder Aktivität und Mortalität, in Standortsveränderungen, Änderungen der Arten- und Individuenzahlen sowie in Veränderungen der Schale.

Es ist zu beachten, daß die aufgezeigten Beziehungen im allgemeinen nur regionale Gültigkeit haben. Die Bindung der Arten an spezielle Lebensräume kann regional wechseln. Die Standortskonstanz bzw. die Biotopbindung ist daher nur relativ (Prinzip der regionalen Stenotopie). Diese Relativität wird durch die große Schwankungsbreite der ökologischen Faktoren bedingt. Nähert sich ein Faktor einem Extrem, so können z. T. Ausweichbiotope aufgesucht werden. Wo solche Ausgleichs nicht mehr möglich sind, hat die Art ihre natürliche Verbreitungsgrenze.

Bezüglich der Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft gilt das Wirkungsgesetz der Umweltfaktoren nach LIEBIG—SHELFORD—THIENEMANN, wonach der Umweltfaktor, der sich am meisten dem Pessimum nähert, am stärksten Art und Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft bestimmt.

IV. Die Bedeutung historischer Faktoren für die Verbreitung der Landschnecken

1. Präglazialer Bestand und eiszeitliche Faunenveränderungen¹

Die Verbreitung der rezenten Tier- und Pflanzenwelt wird außer von ökologischen weitgehend von historischen Faktoren bestimmt. Von größtem Einfluß auf die Verbreitung ist hierbei die Eiszeit gewesen. Seit dem Beginn des Tertiärs setzte eine langsam fortschreitende Abkühlung ein. Die durchschnittlichen Jahrestemperaturen sind für das Eozän 21°, für das Oligozän 18°, für das Miozän 16° und für das Pliozän 14°—15° (im gleichen Raum heute 9°—10°). Der ungefähre Klimaverlauf in Nordwestdeutschland ist in Abb. 9 dargestellt.

Gegen Ende des Tertiärs wurde der nordwestdeutsche Raum von einer Flora eingenommen, die viele wärmeliebende Elemente aufwies (*Taxodium*, *Sequoia*,

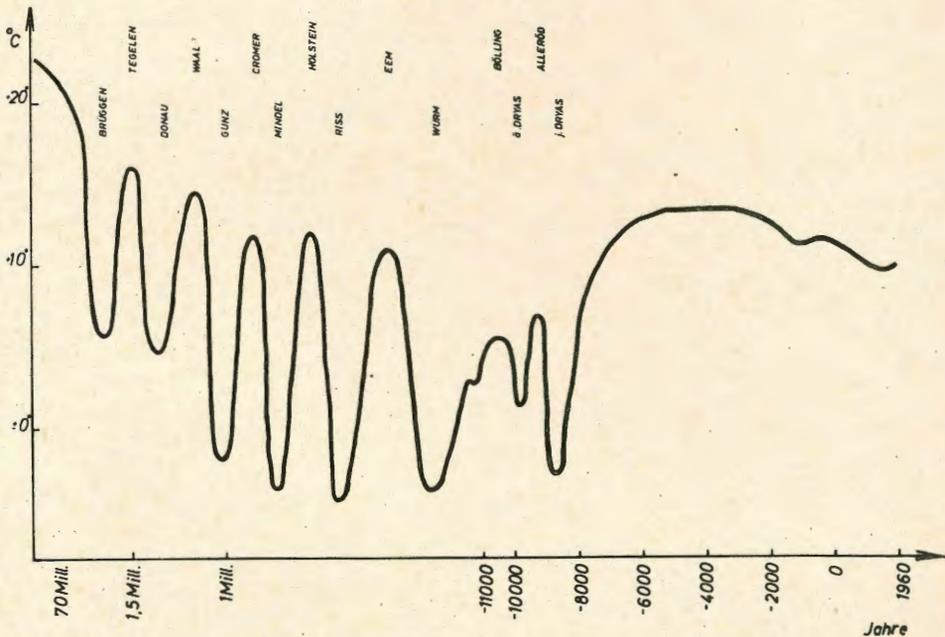


Abb. 9 Ungefähre Klimaverlauf in Nordwestdeutschland seit dem Pliozän, dargestellt durch die durchschnittliche Jahrestemperatur. Zeitskala nicht einheitlich und maßstabsgerecht. Nach Angaben von BÜDEL 1960, KAISER 1960, SCHWARZBACH 1952, 1961, RICHTER 1958 u. a.

¹ Außer zahlreichen älteren wurden für dieses Kapitel vor allem folgende neuere Arbeiten berücksichtigt: BOETTGER 1954; v. d. BRELIE, KILPPER & TEICHMÜLLER 1959; BÜDEL 1948, 1949, 1950, 1951, 1953, 1960; DAVIS 1953, 1955; FIRBAS 1951; FLOHN 1953; FRENZEL 1960; GROSS 1958; GUENTHER 1959; HÄSSLEIN 1960; JANSSEN 1960; KAISER 1960, 1961; KAISER & SCHÜTRUMPF 1960; KALTENBACH 1936; KERNEY 1959; KILPPER 1959; KLUTE 1949, 1951; LOTZE 1951, 1952, 1953; LOZEK 1955; MÜLLER 1959; PISSIONI 1957; POPOW 1959; POSER 1947; 1948, 1950; REIN 1955; RÉMY 1959; RICHTER 1958; SELLE 1952; SCHWARZBACH 1961; STEUSLOFF 1933, 1934, 1938, 1942, 1943, 1951, 1953, 1954; TESCH 1944; THIEL 1951; THOMSON 1951; THORN 1960; URBANSKI 1951; WEHRLI 1941, 1956; WEISCHET 1960; WIRTZ & ILLIES 1951; WOLDSTEDT 1954, 1955, 1958; WOLDSTEDT, REIN & SELLE 1951; ZAGWIJN 1959, 1961.

schneckenarten bislang 61% im Pliozän nachgewiesen werden (unter Berücksichtigung der Angaben von ROTARIDES 1944). Im einzelnen läßt sich über die Landfauna Nordwestdeutschlands während des Pliozäns keine Aussage machen; es läßt sich lediglich vermuten, daß die in Südeuropa herrschende Fauna auch bis in unser Gebiet ihre Vertreter entsandt hat. Die Eiszeit wirkte sich im wesentlichen auf die Verbreitung von Flora und Fauna aus, weniger auf die Neubildung von Arten (vgl. HERRE 1951, 1959; STEINBACHER 1948). Allgemein führen Klimaänderungen größeren Ausmaßes infolge der unterschiedlichen ökologischen Valenz bei stenöken Arten zum Aussterben oder zu Arealverschiebungen. Euryöke Arten können dagegen z. T. am Ort verbleiben. Damit werden aber auch die synökologischen Beziehungen gestört, und es kommt zu Veränderungen der Konkurrenz der Arten. Die meisten Mollusken-Arten dürften schon präglazial differenziert gewesen sein. Für das von MELCHINGER (1956) untersuchte Artenpaar *Helicella obvia* und *H. itala* (= *ericetorum*) ist die Trennung durch die Eiszeit als Ost- und West-Art wahrscheinlich, aber nicht sicher erwiesen. Bei *Oxyloma elegans* ist es wahrscheinlich, daß die Isolierung an der Nordwestküste Skandinaviens während der Würm-Eiszeit zur subspezifischen Aufspaltung geführt hat (*O. elegans groenlandica*). Vermutlich ist auch *Acicula lineata inchoata* erst durch Isolierung während der letzten Eiszeit in England entstanden. Es liegen noch keine Meldungen für die Rasse *inchoata* aus englischen Interglazialen vor, so daß immer noch auch die Möglichkeit schon frühpleistozäner oder präglazialer Differenzierung besteht. Die Besiedlung Nordwestdeutschland durch *A. l. inchoata* hat dagegen sicherlich von England ihren Ausgang genommen. *Truncatellina cylindrica britannica* ist wohl eine während einer älteren Eiszeit entstandene englische Rasse. Die Nominatform kommt zwar auch in England vor, findet sich aber nicht mit *britannica* zusammen (Abb. 10). Die Funde für *T. c. britannica* liegen alle an der Südküste und auf der Insel Wight (vgl. DAVIS 1955). Da die Nominatform auch aus dem Periglazial Westfalens bekannt ist, ist es nicht unwahr-



Abb. 10 Verbreitung von *Truncatellina cylindrica cylindrica* ▲ und *Truncatellina cylindrica britannica* ● (subfossile und holozäne Funde sind durch △ ○ dargestellt.)

scheinlich, daß die Art die Eiszeit in Südwest-England überdauert und sich dort subspezifisch aufgespalten hat. Die kontinentale, im Periglazial in Westfalen vorhandene Rasse ist dann wohl im Spätglazial nach England vorgestoßen (vgl. hierzu Abb. 13). Die isolierte *britannica*-Rasse war zu keiner großen Ausbreitung mehr fähig. Es ist nun interessant, daß BAYER (1938) eine Form von *Truncatellina strobili* aus Holland beschrieb (var. *hooveni*), die m. E. aber nicht zu *strobili* gehört, sondern der *T. c. britannica* sehr nahe kommt. Ich möchte daher annehmen, daß hier entweder ein Reliktpunkt der periglazial bereits vorhandenen oder aber ein Vorkommen der im Spätglazial vor Durchbruch des Kanals dorthin gewanderten englischen Rasse vorliegt. Daß bislang keine weiteren Vorkommen in Holland oder an der belgisch-französischen Küste bekannt sind, ist aus der postglazialen und historischen Faunengeschichte der betreffenden Gebiete ohne weiteres erklärlich.

Ein altes Element der englischen Fauna ist auch *Zonitoides excavatus*, die aus englischen interglazialen Ablagerungen bekannt ist, in entsprechenden deutschen aber fehlt. Die Art ist erst postglazial vor Einbruch des Kanals nach Nordwestdeutschland eingewandert. *Monacha (Ashfordia) granulata* ist zwar aus dem Pliozän Englands nicht bekannt (KENNARD 1924), sondern erst im frühen Pleistozän nachgewiesen; dennoch berechtigt dies nicht zu der Annahme, die Art sei erst während der Eiszeit in England entstanden. In nordwestdeutschen Interglazialen tritt sie nicht auf. Sie hat aber möglicherweise ebenso wie *Acicula lineata inchoata* und *Zonitoides excavatus* ihr Areal postglazial nach Nordwestdeutschland ausgedehnt (es liegt bislang nur ein unsicherer Fund bei Swinemünde vor). Hier ist auch *Spermodea lamellata* zu nennen, die interglazial von Nordwesten her bis nach Süddeutschland vorkam, aber postglazial diesen Raum nicht mehr erreichte. Der Ausbreitung dieser Art dürfte vor allem die postglaziale rasche Erwärmung hinderlich gewesen sein, so daß sie ihr Areal nur weiter nach Norden (Norddeutschland, Dänemark, Schweden, Norwegen) vorschob.

Durch die seit dem Miozän immer stärker in Erscheinung tretende Klimaverschlechterung wurde die Fauna nicht nur aus den bis dahin besiedelten Räumen verdrängt, sondern ein großer Teil der Arten ist den veränderten Klimabedingungen erlegen. Zu Zeiten der Höhepunkte des Klimapessimums wurde Nordwestdeutschland von einer Eisschicht überdeckt, die selbstverständlich alles Leben auslöschte. Die letzte Vereisung (Weichsel/Würm) überschritt aber nicht mehr die Elbe. Dieser Vereisung kommt für die rezente Verbreitung der Arten daher die größte Bedeutung zu. Die mehrmalige Ausweitung und folgende Einengung der Artenareale führte dabei auch zu einer Veränderung des Grundbestandes der Fauna, so daß keineswegs immer wieder die gleichen Arten in einer Warmzeit nach dem Zurückweichen des Eises einwanderten. Die bisher bekannten nordwestdeutschen pleistozänen Molluskenformen sind nun leider chronologisch nicht immer einwandfrei einzuordnen (ältere Angaben beziehen sich beispielsweise nur auf 'diluviale Ablagerungen'). Es wurde daher auch davon abgesehen, in der Tab. 10 die nordwestdeutschen Funde entsprechend den einzelnen Interglazialen aufzuschlüsseln, sondern es wurden alle Interglaziale zusammengefaßt. Zum Vergleich zog ich Mittel- und Süddeutschland sowie Holland und England heran. Der größte Teil der nordwestdeutschen Funde ist in die letzte Warmzeit (Eem) zu stellen.

Nachdem in der Tegelen- und Waal-Warmzeit zunächst noch wärmeliebende Pflanzenarten bei uns auftraten (vgl. Tab. 9), zeichnete sich das Cromer-Interglazial durch eine Eichenmischwaldperiode mit *Ulmus* als herrschendem Baum aus. Dagegen treten tertiäre Formen im Cromerien, das allerdings bisher haupt-

Tab. 10 Übersicht über die räumliche und zeitliche Entwicklung der Landschneckenfauna.
 + nachgewiesen, o in morphologisch ähnlichen Formen bekannt

	Präglazial	Glaziale u. interstadiale Höhlensedimente/Süddeutschl.	Interglaziale				Würmerglazial (Westfalen)	Rezent (Nordwestdeutschland)
			Süd- und Mittelddeutschland	Nordwestdeutschland	Holland	England		
<i>Cochlostoma septemspirale</i>	+		+					
<i>Pomatias elegans</i>	+		+	+				+
<i>Acicula lineata lineata</i>	+		+			+		+
<i>Acicula polita</i>		+	+	+		+		+
<i>Carychium minimum</i>	+		+	+		+		+
<i>Carychium tridentatum</i>	○					+	?	+
<i>Azeca menkeana</i>	+		+	+		+		+
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cochlicopa lubricella</i>	+	?	+	+		+		+
<i>Pyramidula rupestris</i>			+			+		+
<i>Columella edentula</i>	+	+	+			+		+
<i>Columella columella</i>			+	+	+		+	
<i>Truncatellina cylindrica</i>	+	○	+	+		+	+	+
<i>Truncatellina costulata</i>			+					+
<i>Vertigo pusilla</i>	+		+	+		+		+
<i>Vertigo antivertigo</i>	+	○	+	+	+	+	+	+
<i>Vertigo moulinsiana</i>			+	+		+		+
<i>Vertigo pygmaea</i>	+		+	+		+	+	+
<i>Vertigo substriata</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Vertigo alpestris</i>	○		+	+		+		+
<i>V. parcedentata/genesii</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Vertigo angustior</i>	+		+	+		+		+
<i>Orcula doliolum</i>	+		+					+
<i>Orcula doliolum</i>	+		+	+				+
<i>Pagodulina pagodula</i>	+		+					+
<i>Abida secale</i>		+	+	+		+		+
<i>Abida frumentum</i>	+		+	+				+
<i>Chondrina avenacea</i>	+	+						+
<i>Pupilla muscorum</i>	+		+	+	+	+	+	+
<i>Pupilla bigranata</i>			+					+
<i>Lauria cylindracea</i>	+					+		+
<i>Lauria anglica</i>	○?					+		+
<i>Vallonia pulchella</i>	+		+	+	+	+	+	+
<i>Vallonia costata</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Vallonia enniensis</i>				+		+		+
<i>Vallonia tenuilabris</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Acanthinula aculeata</i>	+	○	+	+		+		+
<i>Spermodea lamellata</i>			+	+		+		+

	Präglazial	Glaziale u. interstadiale Höhlensedimente/Süddeutschl.	Interglaziale				Würmerglazial (Westfalen)	Rezent (Nordwestdeutschland)
			Süd- und Mitteldeutschland	Nordwestdeutschland	Holland	England		
<i>Chondrula tridens</i>	+		+	+			+	
<i>Jamnia quadridens</i>	+						+	
<i>Ena montana</i>		+	+	+		+	+	
<i>Ena obscura</i>	+		+			+	+	
<i>Zebrina detrita</i>	+		+				+	
<i>Catinella arenaria</i>						+	+	
<i>Succinea putris</i>	+		+	+	+	+	+	
<i>Succinea antiqua</i>						+		
<i>Succinea oblonga</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Oxyloma elegans</i>	+		+	+	+	+	+	
<i>Oxyloma sarsi</i>	+				+	+	+	
<i>Punctum pygmaeum</i>	+		+	+		+	+	
<i>Discus ruderatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Discus rotundatus</i>	+	+	+	+		+	+	
<i>Discus perspectivus</i>			+					
<i>Arion spec.</i>				+		+	+	
<i>Vitrina pellucida</i>			+	+		+	+	
<i>Vitriobranchium breve</i>	+		+				+	
<i>Semilimax semilimax</i>	○		+			+	+	
<i>Eucobresia diaphana</i>			+	+		+	+	
<i>Phenacolimax major</i>							+	
<i>Vitrea crystallina</i>	+	+	+	+		+	+	
<i>Vitrea contracta</i>		+	+	+		+	+	
<i>Vitrea diaphana</i>	+		+				+	
<i>Vitrea subrimata</i>	○		+					
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Nesovitrea petronella</i>						+	+	
<i>Aegopinella pura</i>		+	+			+	+	
<i>Aegopinella nitidula</i>	+		+	+		+	+	
<i>Aegopinella nitens</i>	+	+	+				+	
<i>Aegopis verticillus</i>	+		+					
<i>Oxychilus cellarius</i>			+	+		+	+	
<i>Oxychilus villae</i>	+		+					
<i>Oxychilus alliaris</i>						+	+	
<i>Oxychilus glaber</i>	+		+				+	
<i>Daudebardia rufa</i>	○		+				+	
<i>Daudebardia brevipes</i>			+				+	
<i>Zonitoides nitidus</i>	+		+	+		+	+	
<i>Zonitoides excavatus</i>						+	+	
<i>Milax spec.</i>	+		+				+	
<i>Limax spec.</i>	+	+	+	+		+	+	
<i>Deroceras spec.</i>				+		+	+	
<i>Euconulus fulvus</i>	+	+	+	+		+	+	

	Präglazial	Glaziale u. interstadiale Höhlensedimente/Süddeuschl.	Süd- und Mitteldeutschland	Nordwestdeutschland	Holland	England	Würmperiglazial (Westfalen)	Rezent (Nordwestdeutschland)
<i>Cecilioides acicula</i>	+		+	+		+		+
<i>Cochlodina laminata</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Cochlodina commutata</i>			+					
<i>Cochlodina orthostoma</i>		+						+
<i>Clausilia parvula</i>		+	+	+		+		+
<i>Clausilia bidentata</i>			?	+	+	+		+
<i>Clausilia dubia</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Clausilia cruciata</i>	+		+	+				+
<i>Clausilia pumila</i>	+		+	+	+	+	+	+
<i>Iphigena ventricosa</i>	+	+	+	+		+		+
<i>Iphigena plicatula</i>	+	+	+	+				+
<i>Iphigena lineolata</i>	+	+	+					+
<i>Laciniaria plicata</i>	+	+	+					+
<i>Laciniaria biplicata</i>			+	+	+			+
<i>Laciniaria cana</i>	+		+	+				+
<i>Balea perversa</i>			+			+		+
<i>Fusulus interruptus</i>			+					
<i>Graciliaria filograna</i>			+	+		+		+
<i>Bradybaena fruticum</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Candidula unifaciata</i>	+		+	+				+
<i>Helicella itala</i>			+			+		+
<i>Helicella obvia</i>	+		+					(+)
<i>Monacha cartusiana</i>	+		+	+				+
<i>Monacha granulata</i>						+		
<i>Zenobiella umbrosa</i>			+					
<i>Perforatella bidentata</i>	+		+	+	+			+
<i>Perforatella incarnata</i>	+		+	+				+
<i>Trichia hispida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trichia sericea</i>			+					+
<i>Trichia striolata</i>	+		+	+	+	+		+
<i>Trichia villosa</i>			+					
<i>Euomphalia strigella</i>	+		+	+				+
<i>Drepanostoma nautiliforme</i>	○		+					
<i>Helicodonta obvoluta</i>	+		+	+		+		+
<i>Chilostoma banaticum</i>	+		+	+				
<i>Helicigona lapicida</i>	+	+	+	+		+	+	+
<i>Arianta arbustorum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>I. isognomostoma</i>	+	+	+	+				+
<i>Cepaea nemoralis</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Cepaea hortensis</i>	+	+	+	+		+		+
<i>Cepaea vindobonensis</i>	+		+	+				
<i>Cepaea silvatica</i>	○		+					
<i>Helix pomatia</i>	+		+	+				(+)

sächlich aus Holland bekannt ist, sehr zurück. Im Elster/Saale-Interglazial (Holstein-Warmzeit, Needien) ist der Anteil der Tanne sehr hoch, daneben tritt aber auch die Erle hervor, während die übrigen Laubbäume stark abfallen. Erst das letzte Interglazial (Riß/Würm, Saale/Weichsel, Eem) ist im nordwestdeutschen Raum besser bekannt. Da diese Warmzeit und das folgende Würmglazial die wichtigsten Faktoren für die Besiedlung Nordwestdeutschland darstellen, soll darauf etwas näher eingegangen werden. Eingeleitet wurde das letzte Interglazial in Nordwestdeutschland durch eine Birkenzeit, in der wärmeliebende Bäume nur gelegentlich auftraten. Dann folgte eine Kiefer-Birken-Zeit, in der auch Ulme und Eiche einwanderten. In der folgenden Kiefern-Eichenmischwald-Zeit war eine geschlossene Walddecke erreicht. Während die Birke abnahm, hatte die Eiche ihr erstes, in der folgenden Kiefern-Eichenmischwald-Hasel-Zeit ihr zweites Maximum. Dann traten Hasel und Linde hinzu und nahmen rasch zu (Hasel-Zeit, Hasel-Linden-Zeit). In diesem Abschnitt erreichte das letzte Interglazial sein klimatisches Optimum. Das Klima war warm-kontinental mit einem geringen atlantischen Einschlag (SELLE 1957). Eine reiche Säugerfauna ist nachgewiesen (Höhlenbär, Brauner Bär, Höhlenlöwe, Fuchs, Wolf, Ur, Wisent, Wildpferd, Riesen- und Rothirsch, Waldelefant u. a.).

Während dieser Waldphase erreichte auch die Molluskenfauna ein Optimum. Eine Reihe von wärmeliebenden Südeuropäern reichte bis Nordwestdeutschland, so bis zum Harz *Cepaea vindobonensis*, *Chilostoma (Drobacia) banaticum*, *Helix pomatia*, *Chondrula tridens*, *Graciliaria filograna* und *Pomatias elegans* (letztere aber wohl aus dem Südwesten eingewandert). Mit Ausnahme von *Pomatias elegans* erreichten alle diese Arten während der Eem-Warmzeit am Harz den nordwestlichsten Punkt ihrer Verbreitung, der auch postglazial nicht mehr überschritten wurde. *Chilostoma banaticum* ist heute auf Siebenbürgen, Banat und Slowenien beschränkt, während *Cepaea vindobonensis* in einigen Vorposten bis in das sächsische Elbtal reicht. *Graciliaria filograna* ist noch heute in einigen Vorbergen des Thüringer Waldes und am Ostharz vertreten. Auch *Oxychilus depressus* und der heute südostalpine *Fusulus interruptus* reichten im Eem bis an den Nordrand des Harzes. Die auf Grund der Flora gemachte Annahme, daß das Eem ein warmkontinentales Klima hatte, wird durch die Landschneckenfauna voll bestätigt. Die kontinentaleren Arten reichten später (im Postglazial) nicht mehr so weit nach Nordwesten (*Oxychilus depressus* postglazial z. B. nur bis zum oberen Neckar). Dagegen schoben die Arten mit mehr atlantischem Einschlag sich postglazial noch weiter vor (z. B. *Pomatias elegans*). *Graciliaria filograna* hat als einzige der erwähnten Arten während des letzten Interglazials sogar England erreicht (KERNEY 1959). Auch *Acicula polita* (KERNEY 1959), *Clausilia pumila*, *Cl. parvula*, *Iphigena ventricosa* und *Discus ruderatus* treten in englischen Interglazialen auf, fehlen aber der rezenten Fauna. *Pomatias elegans* wurde erst kürzlich (DAVIS 1955, SPARKS 1957) für den mittleren Abschnitt der Eem-Warmzeit in England gemeldet. Von den Südeuropäern ist die Süßwasserschnecke *Belgrandia marginata* bemerkenswert, die bis Niedersachsen (Lehrdingen bei Verden) und Brandenburg (Potsdam) reichte und heute auf Südwest-Frankreich und Katalonien beschränkt ist (SCHMIERER 1936, BOETTGER 1954, STEUSLOFF 1954). In diesem Zusammenhang ist auch auf die Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) hinzuweisen. Sie ist seit dem Pliozän bekannt und reichte im letzten Interglazial über Mitteleuropa bis nach England, wurde dann durch das Würmglazial wieder zurückgedrängt und stieß erst im Postglazial wieder nach Norden bis Dänemark und Schweden vor, wo sie erst zu Beginn des Subatlantikums wieder verschwand. Sie verlangt während des wärmsten Monats eine Durchschnittstemperatur von 19°—20° (ULLRICH 1956).

Ein Teil der interglazial nach Nordwesten vorgedrungenen Arten könnte sicherlich auch heute in den Gebieten leben, die während des Würmglazials geräumt wurden. Auf Grund einzelner Arten lassen sich daher keine sicheren Rückschlüsse auf das Klima vergangener Zeiten ziehen. Die entsprechend den existenzökologischen Bedingungen möglichen Siedlungsräume sind zum großen Teil aus ausbreitungsökologischen bzw. zeitlichen Gründen noch nicht ausgefüllt. Hinzu kommen postglaziale Klimaschwankungen geringeren Ausmaßes und Eingriffe des Menschen. So ist es z. B. ausgesprochenen Waldarten wegen der künstlichen Reduktion der Waldgebiete heute nicht mehr möglich, ihr potentiell Areal zu besiedeln (vgl. *Discus ruderatus*, *Iphigena densestriata*, *Clausilia cruciata*, *Graciliaria filograna*). Vielmehr verlieren diese Arten heute noch an Gebiet, ungeachtet eventueller günstiger klimatischer Bedingungen.

Der warm-kontinentalen Hasel-Linden-Zeit des Eems, die den Höhepunkt für südosteuropäische Elemente bildete, folgte im nordwestdeutschen Raum die Hainbuchen-Zeit mit gemäßigt atlantischem Klima, dessen Winter etwa den heutigen entsprochen haben. Wahrscheinlich setzte in dieser Phase der Vorstoß der westlichen Arten ein. Gleichzeitig trat aber eine ziemlich starke Vermoorung ein, die zu einem Zurückgehen des Waldes führte, während die Erle an Bedeutung gewann. In diese Zeit fällt wohl der Vorstoß der *Perforatella bidentata* von Osten her. *Vertigo moulinsiana* ist eine ausgesprochen stenöke Art, die hohe Ansprüche an die Wärme (mindestens 10° durchschnittliche Jahrestemperatur) und an die Feuchtigkeit (mindestens 600 mm Jahresniederschlag) stellt. Sie ist in den Interglazialen mehrfach vertreten und dürfte den feuchtwarmen Phasen zuzuordnen sein. Ihr Vorkommen bzw. Aussterben läßt sich auch für postglaziale Klimaschwankungen als Indikator heranziehen. Dagegen dürfen euryöke Arten als Klimazeiger nur bedingt gewertet werden. So läßt sich z. B. aus einem ‚verhältnismäßig häufigen‘ Vorkommen von Nacktschnecken nicht, wie es REMY (1959) macht, auf eine Zeit größerer Feuchtigkeit schließen. Ausgesprochen hygrophile Arten können auch in kontinentalen oder ariden Gebieten vorkommen, wenn nur mikroklimatisch ein entsprechender Ausgleich vorhanden ist (vgl. z. B. *Succinea*-Arten).

Eine zunehmende Abkühlung führte im Eem schließlich zur Abnahme wärme liebender Arten unter den Laubbäumen und zum Vorherrschen der Fichte. Das Klima wurde kühlatlantisch bis montan mit milden Wintern (Kiefern-Fichten-Tannen-Zeit). Gegen Ende des letzten Interglazials dominiert wieder die Kiefer, und die Tundra beginnt sich auszubreiten. Auffällig ist, daß in der Eem-Warmzeit, auch während ihres Klimaoptimums, die Buche bei uns fehlte. Dagegen läßt das Vorkommen von Plantane und Walnuß den Schluß zu, daß die Temperaturen wohl so hoch gewesen sind wie in der postglazialen Wärmezeit. Ob die Temperatur höher als im Postglazial war, scheint mir jedoch fraglich. Die Feuchtigkeitsgrade des Postglazials sind aber wohl nicht erreicht worden. Die Annahme erfährt durch die Landschneckenfauna eine gute Stütze.

Insgesamt sind in Nordwestdeutschland aus den Interglazialen 74 Landschnecken bekannt geworden (= 79% der rezenten Fauna). Von diesen fehlen 5 Arten (= 7%) heute im Gebiet; sie kommen nur noch südlich bzw. südöstlich des interglazialen Areals vor.

Der zunehmenden Abkühlung gegen Ende der Eem-Warmzeit lief eine langsame Abnahme der Land- und Süßwassermollusken parallel. Der Rückzug und das Aussterben zahlreicher Arten läßt sich in den Ablagerungen der größeren westfälischen Flüsse sehr gut verfolgen. Hier sind vor allem die Emscher und die

Lippe von STEUSLOFF (1933a, 1933b, 1934, 1938, 1942, 1943, 1951, 1953) eingehend untersucht worden. Die Verarmung der Molluskenfauna steigert sich vom ausklingenden Interglazial bis zum Hochglazial. Die Schwankungen der Artenzahlen (Land- und Süßwasser) sind in Tab. 11 dargestellt (die Artenzahlen beziehen sich nur auf die ehemalige und heutige Talaue).

Tab. 11 Schwankungen der Artenzahlen (Land- und Süßwasser) seit der Eem-Warmzeit in den Talauen Westfalens

Ablagerung:	Interglazial (Eem-WZ)	Beginnendes Würmglazial	Ausklingendes Würmglazial	Holozän	Rezent
Biotop:					
Fließende Gewässer	8	4	—	12	12
Stehende Gewässer	13	8	2	22	23
Austrocknende Gewässer	5	6	2	5	5
Nasse Wiesen	4	2	—	7	9
Trockene Wiesen	11	10	8	11	12
Gebüsch und Auewald	2	—	—	11	8

In Anlehnung an BÜDEL (1960) wird hier das Würmglazial als einheitliche große Vereisungsphase aufgefaßt, daß nicht durch deutliche Interstadiale (Göttweig, Paudorf) in drei einzelne Abschnitte zerfällt. Im westfälischen Raum lassen sich daher die pleistozänen Ablagerungen wie folgt parallelisieren:

- kreuzgeschichtete Sande — Spätglazial
- periglaziale Lößauere — Höhepunkt des Würmglazials, Hochglazial; Hauptlößzeit (BÜDEL)
- Schneckensande — steigendes Würmperiglazial, Frühglazial; Fließerdezeit (BÜDEL)
- Knochenkiese — ausklingendes Interglazial (Eem)

Der Schnitt zwischen Eem-Warmzeit und Frühglazial hat etwa bei 75 000 Jahren gelegen. In den z. T. viele Meter mächtigen pleistozänen Ablagerungen ist im westfälischen Raum an Hand der Molluskenfauna keine Gliederung des Würmglazials zu erkennen. Doch lassen sich weiter südlich (z. B. in Böhmen) Interstadiale durch Verschiebungen der Molluskenfauna wahrscheinlich machen.

Aus den zahlreichen periglazialen Aufschlüssen in Westfalen wird nun ersichtlich, daß das herannahende Eis der letzten Eiszeit zwar zu einer Abnahme der Artenzahl geführt hat, aber keineswegs eine völlige Auslöschung des Lebens im nordwestdeutschen Raum bewirkte. Es ist ja bekannt und war schon DARWIN auf seiner Weltreise aufgefallen, daß im ozeanischen Klima am Gletscherrand oft eine üppige Vegetation zu beobachten ist. Nun lassen sich allerdings die Verhältnisse des Würmperiglazials nicht ohne weiteres mit dem heutigen Periglazial vergleichen. Die Ausdehnung des Inlandeises bewirkte vor allem eine Temperatursenkung und somit eine große Änderung der klimatischen Verhältnisse. Es lief aber nicht eine entsprechende Niederschlagserhöhung parallel, so daß in der Umgebung des Eises ein kalt-trockenes Klima herrschte. Die Temperaturenniedrigung betrug nach verschiedenen Autoren zwischen 6° und 13,5° (SCHWARZBACH 1961). Neuerdings hat KAISER (1960) festgestellt, daß die eiszeitliche Temperaturminderung zumindest kurzfristig 15°—16° in Bodennähe betragen haben muß. Diese Temperatursenkung hat jedoch keine Allgemeingültigkeit und

ist vor allem auch regional verschieden. So wird z.B. für Westfrankreich eine Senkung der Julitemperatur um 7° , der Wintertemperatur um 0° — 3° angegeben. In Mitteleuropa lagen die Januarmittel (reduziert auf NN -92 m) zwischen -14° und -22° , die Julimittel (ebenfalls reduziert auf -92 m) zwischen $+10^{\circ}$ und $+5^{\circ}$ (vgl. POSER 1947, 1948, 1950; BÜDEL 1949, 1950, 1951, 1953, 1960; KLUTE 1949, 1951; SCHWARZBACH 1961).

Diese Klimadaten sind nun von ausschlaggebender Bedeutung für die Beurteilung des Molluskenlebens in Nordwestdeutschland während des Würmglazials. Die auch hier zahlreich und in manchen Ablagerungen zu Zehntausenden angehäuften ‚Lößschnecken‘ geben nun einen weiteren Hinweis, daß das periglaziale Klima der Würmeiszeit nicht mit dem des heutigen periglazialen Raumes gleichgesetzt werden darf. Sowohl *Trichia hispida* wie auch *Succinea oblonga* reichen heute nur bis zum 60. Breitengrad und füllen den Periglazialraum nicht aus. Andererseits fehlen die heute auf Löß nicht seltenen *Helicella itala*, *H. obvia* und *Candidula unifasciata* als wärmeliebende Arten der periglazialen Lößbaue völlig. Schließlich seien noch *Trichia striolata* und *Clausilia parvula* erwähnt, die beide in Süddeutschland im periglazialen Löß nachgewiesen sind, aber in Westfalen in etwa 300 km Entfernung vom Eisrand nicht mehr leben konnten, obwohl auch hier eine periglaziale Lößbaue vorhanden war. Dagegen deutet *Helicopsis striata* (in Westfalen mit Sicherheit im Löß noch nicht nachgewiesen) auf kontinentaleres Klima hin. Aus all diesen Gründen ist es aber irreführend, von einer ‚Lößfauna‘ zu sprechen. Viel treffender ist der von STEUSLOFF (1942) in Anlehnung an die Periglazialflora C. A. WEBER's geprägte Begriff ‚periglaziale Molluskenfauna‘. Dies gilt umso mehr, als inzwischen eine ganze Reihe von Arten bekannt geworden ist, die während des Würmglazials in Nordwestdeutschland gelebt haben. Die Zahl dieser Arten geht über die der wenigen üblicherweise als Lößschnecken bezeichneten Arten weit hinaus. Aus dem Würmperiglazial Westfalens sind nach den umfangreichen Aufsammlungen STEUSLOFF's (Emsher-Lippe-Tal) und meinen eigenen Funden (Lippe-Ahse-Tal) folgende Arten bekannt geworden: *Cochlicopa lubrica*, *Columella columella*, *Truncatellina cylindrica*, *Vertigo antivertigo*, *V. pygmaea*, *V. substriata*, *V. parcedentata*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia pulchella*, *V. costata*, *V. tenuilabris*, *Succinea antiqua*, *S. oblonga*, *Punctum pygmaeum*, *Discus rotundatus*, *Arion spec.*, *Eucobresia diaphana*, *Nesovitrea hammonis*, *N. petronella*, *Limax spec.*, *Deroceras spec.*, *Euconulus fulvus*, *Clausilia pumila*, *Trichia hispida*, *Helicigona lapicida*, *Arianta arbustorum* (vgl. auch Tab. 10). Von diesen Arten sind heute nur die kaltsteno-thermen *Columella columella*, *Succinea antiqua*, *Vertigo parcedentata* und *Vallonia tenuilabris* im Gebiet nicht mehr vorhanden bzw. völlig ausgestorben. Damit wird aber deutlich, daß 24% der rezenten Landschneckenfauna Nordwestdeutschlands die letzte Eiszeit an Ort und Stelle überdauert haben. Eine Auswertung der von HÄSSLEIN (1960) für den süddeutschen Raum angegebenen Würm-Überdauerer ergibt einen noch höheren Prozentsatz (30%, für Landschnecken). Die folgenden Arten sind bislang nur im süddeutschen Periglazial beobachtet worden: *Ena montana*, *Discus ruderatus*, *Vitrea contracta*, *Aegopinella pura*, *Ae. nitens*, *Cochlodina laminata*, *C. orthostoma*, *Clausilia parvula*¹, *Cl. dubia*, *Iphigena ventricosa*, *I. plicatula*, *I. lineolata*, *Laciniaria plicata*, *Bradybaena fruticum*, *Isognomostoma isognomostoma*, *Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *Acicula polita*, *Colu-*

¹ In einer beiläufigen Bemerkung gibt ANDREAE (1900) *Clausilia parvula* jedoch als häufig für den rheinischen Löß an. Aus Westfalen ist die Art periglazial nicht bekannt.

mella edentula, *Abida secale*, *Chondrina avenacea*. Für *Chondrula tridens* ist ein Ausharren im Maingebiet ziemlich sicher. Somit ergeben sich für den gesamten mitteleuropäischen Raum ebenfalls 30% Würmeiszeit-Überdauerer unter der rezenten Landschneckenfauna. Auch HASSLEIN (1960) kommt zu dem Schluß, daß die Annahme, jeder Eisvorstoß habe im mitteleuropäischen Periglazialraum zu einer radikalen Austilgung aller ‚baumholden‘ Mollusken geführt, kaum zu Recht bestehen dürfte. Nur die wärmeliebenden Arten wurden aus Mitteleuropa in die südlichen Refugien abgedrängt.

Die Tatsache, daß fast ein Drittel der rezenten Fauna während der letzten Eiszeit in Mitteleuropa gelebt hat, legt die Frage nach den lokalklimatischen Verhältnissen nahe. In Mitteleuropa herrschte während jener Zeit die Frostschutt- und Löß-Tundra (vgl. Abb. 11). Auch die ‚klassischen‘ Lößschnecken *Succinea oblonga* fa. *elongata* und *Pupilla muscorum* sind Feuchtlufttiere und keineswegs xerophil. Von *Trichia hispida* ist die fa. *terrena* im Löß zwar nicht selten, aber es finden sich alle Übergänge zur typischen Form. Selbst *Columella columella* kommt in ihrem heutigen Lebensraum nicht selten an nassen Stellen vor. Nun gehörte Westfalen nach POSER (1947) zu einem Gebiet, das während der Würmeiszeit das ganze Jahr hindurch unter maritimen Einfluß stand (glazial-maritime Provinz, Abb. 12). Die Winter waren relativ kurz. Der Sommer hatte eine lange Auftauperiode, doch blieb das Juli-Mittel unter 10°. Westliche und südwestliche Winde brachten im Sommer wie im Winter Niederschläge. Auch im Winter sollen kurze Auftauperioden vorhanden gewesen sein. Diesen Angaben, die sehr schön zur würmeiszeitlichen Molluskenfauna passen, ist von KAISER (1960) energisch widersprochen worden. Doch wurden von WEHRLI (1956) die Angaben POSER's für Westfalen bestätigt. Ohne die sorgfältigen Untersuchungen von KAISER (1960) bezweifeln zu wollen, scheint mir die Annahme POSER's —

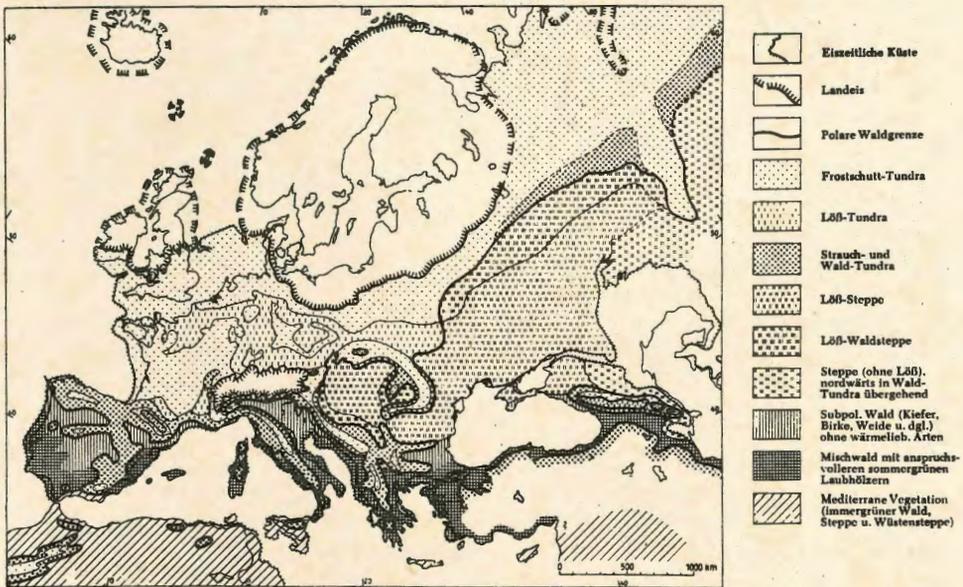


Abb. 11 Klimazonen Europas während der Würm-Eiszeit. Nach BÜDEL (1949) aus WOLDSTEDT (1954) (ergänzt).

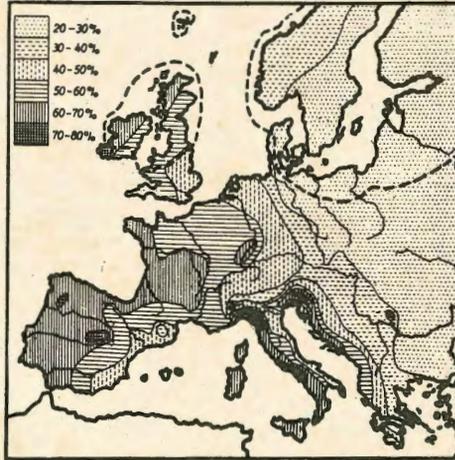


Abb. 12 Anteil der Niederschläge während des Maximums der Würm-Vereisung, berechnet in Prozent der rezenten Niederschläge (nach KLEIN 1951).

zumindest für den westfälischen Raum — nicht unberechtigt zu sein, denn sie findet durch die Landschneckenfauna eine Stütze. Zwar werden die Niederschläge hinter den heutigen wesentlich zurückgeblieben sein, vor allem in Eisrandnähe; in größerer Entfernung vom Eise (Frankreich, Belgien, Holland, Westdeutschland) dürften aber reichlichere Niederschläge gefallen sein, die wenigstens lokal den heutigen Verhältnissen entsprochen haben. Nach KLEIN (1951) betragen die Niederschläge in unserem Gebiet etwa 40%—60% der rezenten Niederschläge (Abb. 12). Im Gegensatz zum heutigen Periglazial mit seinem humiden Klima und damit abwärts gerichteter Wasserbewegung war im semiariden Periglazial der Würmeiszeit die Wasserbewegung im Boden aufwärts gerichtet. Die lockere Pflanzendecke (Moose, Gräser) ermöglichte im Sommer ein ziemlich warmes Mikroklima, so daß unter der Pflanzendecke das Bodeneis auftaute und reichlich Feuchtigkeit nach oben gebracht wurde. Die sommerliche Auftauperiode reichte dabei zeitlich für die Entwicklung der Mollusken voll aus. Da es zu keiner starken Auslaugung des Bodens (Podsolierung) kommen konnte, blieb die Reaktion des Bodens neutral bis basisch. Außerdem brachte der Brodelboden stets wieder frischen kalkreichen Boden zur Oberfläche. Da der Löß ferner durch seine Struktur gute Schlupfmöglichkeiten bietet, konnte sich im Periglazial in unserem Gebiet eine relativ reiche Landschneckenfauna halten. Zwar war der Biotop ökologisch eingengt und bot nicht allen interglazialen Arten optimale existenzökologische Bedingungen, seine klimatischen und edaphischen Gegebenheiten ermöglichten aber 25 Landschnecken-Arten, hier zu leben und die Eiszeit zu überdauern. Die Wassermollusken des Würmperiglazials lassen ähnliche Schlüsse zu (STEUSLOFF 1943, ANT 1963).

Die Hauptmasse der periglazialen Landschnecken dürfte in den Flußtälern gelebt haben. An den tiefsten und damit feuchtesten Stellen besiedelten *Arianta arbustorum*, *Columella columella* und die große *Succinea antiqua* die schwach entwickelten Weidengebüsche mit Moosen und Gräsern (*Carex*). Weiter hinauf an den wärmeren Hängen lebten die weniger feuchtigkeitsbedürftigen Arten (*Trichia hispida*, *Succinea oblonga*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia costata*, *V. tenuilabris*). Soweit *Cochlicopa lubrica*, *Vertigo substriata*, *Punctum pygmaeum*, *Dis-*

cus rotundatus und *Euconulus fulvus* hinzutreten, ist dies ein Hinweis auf höhere Feuchtigkeit. Jedoch lassen diese Arten keine Schlüsse auf das Makroklima zu. *Carychium minimum* ist bislang weder aus Nordwest- noch aus Süddeutschland aus dem Periglazial bekannt geworden. Für diese im feuchten bis nassen Moos lebende Land-Basommatophore reichte die Feuchtigkeit nicht aus. Daß hier die Temperatur keine ausschlaggebende Bedeutung hat, zeigt die rezente Verbreitung (*Carychium minimum* geht in Skandinavien bis über den Polarkreis hinaus).

Die übrigen wümrperiglazialen Landschnecken sind bisher allerdings z. T. nur vereinzelt oder in wenigen Stücken nachgewiesen worden. Es sind „Begleiter“ oder „Gäste“ im Sinne GEYER's. Auffällig ist hierbei jedoch, daß es sich bei allen Würmüberdauerern um Arten mit einer heute sehr weiten Verbreitung handelt (Tab. 12). Mit beginnendem Glazial fallen zuerst die mitteleuropäischen, dann die europäischen Arten aus, während heute in der Paläarktis weiter verbreitete Arten sich bedeutend länger halten. Während der maximalen Eisausdehnung blieben nur noch vier europäische Arten im nordwestdeutschen Raum (*Trichia hispida*, *Arianta arbustorum*, *Succinea oblonga*, *Columella columella*).

Cochlicopa lubrica, *Discus rotundatus* und *Clausilia pumila* treten in den periglazialen Ablagerungen allerdings nur sehr selten auf. STEUSLOFF (1938) diskutierte sogar die Möglichkeit, daß sie evtl. aus Quellkalken des letzten Inter-glazials eingeschwemmt sein könnten. Aber das ist sicherlich nicht der Fall; denn

Tab. 12 Verbreitungstypen der periglazialen Landschnecken Westfalens (* nur fossil bekannt).

	holarktisch	paläarktisch	europäisch
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+		
<i>Columella columella</i>			+
<i>Truncatellina cylindrica</i>		+	
<i>Vertigo antivertigo</i>		+	
<i>Vertigo pygmaea</i>	+		
<i>Vertigo substriata</i>			+
* <i>Vertigo parcedentata</i>			?
<i>Pupilla muscorum</i>	+		
<i>Vallonia pulchella</i>	+		
<i>Vallonia tenuilabris</i>		?	
<i>Vallonia costata</i>	+		
<i>Succinea oblonga</i>			+
* <i>Succinea antiqua</i>			?
<i>Punctum pygmaeum</i>	+		
<i>Discus rotundatus</i>			+
<i>Arion spec.</i>			+
<i>Eucobresia diaphana</i>			+
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+		
<i>Nesovitrea petronella</i>		?	+
<i>Limax spec.</i>		+	
<i>Deroceras spec.</i>		?	+
<i>Euconulus fulvus</i>	+		
<i>Clausilia pumila</i>			+
<i>Trichia hispida</i>			+
<i>Helicigona lapicida</i>			+
<i>Arianta arbustorum</i>			+

einmal findet man örtlich z. T. zahlreiche Schalen in ungestörten Ablagerungen mit den übrigen periglazialen Arten, zum andern wurden nicht nur im Emschertal, sondern auch im Lippetal (einschließlich der Ahse) ungestörte periglaziale Genistabsätze aufgefunden. So konnte ich selbst *Discus rotundatus* im Lippe- und Ahsetal bei Hamm in der Lößauwe mehrfach nachweisen. *Discus ruderatus* konnte dagegen im Periglazial Westfalens bislang nicht nachgewiesen werden, da für diese kontinentale Waldschnecke der Wald fehlte. Alle nur gelegentlich in wümpersperiglazialen Schichten auftretenden Arten dürften daher wohl Relikte aus der letzten Warmzeit sein, denen es möglich war, an einigen besonders günstigen Stellen (z. B. Weidengebüsche in Flußtälern) die eiszeitliche Kälteperiode zu überdauern. Bei beginnender Erwärmung (Interstadiale ?, Postglazial) bildeten sie den Ausgangspunkt für die rasch wieder einsetzende Ausbreitung. Während die extrem kälteliebenden Formen ausstarben, füllten die übrigen Periglazialarten das vorher geräumte Areal rasch wieder aus, bevor aus dem Süden die Einwanderung der wärmeliebenden und bei Beginn der Abkühlung abgedrängten Arten wieder einsetzte. Arten aus feuchten Wiesen, Gebüsch oder Wäldern fehlen im Periglazial. Für die Artenarmut des Würmglazials dürfte in Nordwestdeutschland weniger das Makroklima als das Mikroklima (infolge des regional fehlenden Waldes) verantwortlich sein.

2. Spät- und nacheiszeitliche Arealveränderungen¹

Die Ausbreitungszentren des für unser Gebiet besonders wichtigen Arboreals stellen die eiszeitlichen Refugialräume dar, unter denen das mediterrane Großrefugium die größte Bedeutung besitzt. Dieses Refugium ist orographisch, edaphisch und klimatisch sehr differenziert, so daß wohl den Anforderungen der verschiedensten Arten genügt werden konnte. Häufig nimmt die ökologische Valenz nicht nur im Laufe der Phylogenie, sondern auch mit dem Grad der Adaption an einen Lebensraum ab. Es ist daher erklärlich, daß vom Refugium her sich historisch ein Artengefälle bildete, das bis in den nordeuropäischen Raum reicht. Die Mehrzahl der 'europäischen' Arten erweist sich dabei als expansive mediterrane Arten. Innerhalb des mediterranen Großrefugiums lassen sich 9 Sekundärrefugien unterscheiden, von denen 3 größere Bedeutung für die Besiedlung Mitteleuropas haben.

Außer dem mediterranen Refugium kommt für die postglaziale Besiedlung Nordwestdeutschlands auch eine Einwanderung von einem Refugium in der russischen Strauch- und Waldtundra in Frage. Die Veränderungen, die mit dem Wechsel von Glazial und Interglazial eintraten, sind in West- und Mittelsibirien von auffallend geringer Intensität und räumlicher Ausdehnung gewesen. Die Klimabedingungen waren relativ stabil (vgl. hierzu THIEL 1951, POPOV 1959, WEISCHEIT 1960, FRENZEL 1960). Ein Teil der hier überdauernden Landschnecken-Arten kam auch noch im nordwestdeutschen Periglazialraum vor (s. o.).

In den nordwestdeutschen Invasionsraum schoben sich postglazial nun noch aus zwei weiteren Refugialräumen Arten vor. Es sind dies Arten, die zwar im

¹ Die wichtigsten hier berücksichtigten neueren Arbeiten sind: AVERDIECK & DÖBLING 1959; BUDDE 1939, 1950; BUDDE & BROCKHAUS 1954; FIRBAS 1949, 1952; FRENZEL 1960; GRAHLE 1954; HASSLFIN 1960; HERBST 1928; HOLDHAUS 1954; JAECKEL 1949, 1950, 1954; KALTENBACH 1936; KENNARD 1923; KERNEY 1957; KLÉTT 1927, 1928; DE LATTIN 1949, 1951, 1952, 1957, 1959; PERSCH 1950; PETRBOK 1956; POSER 1948; REINIG 1937, 1938, 1950; SAUERMILCH 1948; SCHLESCH 1952, 1958, 1961; SCHLESCH & JAECKEL 1960; SCHUSTER 1925; SCHWARZBACH 1961; STEUSLOFF 1933, 1937, 1938, 1942, 1943, 1951; THIENEMANN 1950; WEHRLI 1956.

zentral-europäischen Tundrangebiet, aber nicht in Nordwestdeutschland die Eiszeit überdauerten. Aus dem Westen (England) kamen *Acicula lineata inchoata*, *Zonitoides excavatus*, *Catinella arenaria* (wahrscheinlich mehr aus dem Südwesten), *Spermodea lamellata*, *Arion ater* und vielleicht auch *Monacha granulata* (vgl. hierzu Abb. 13).

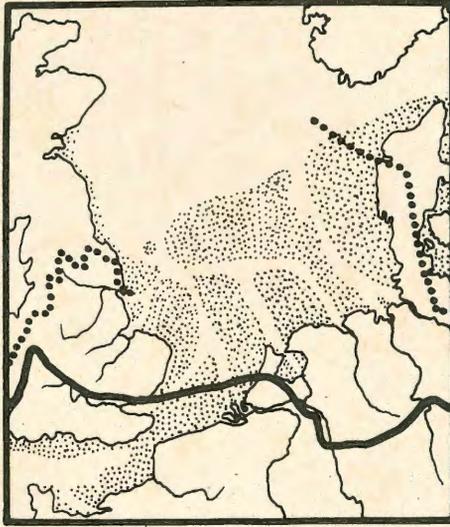


Abb. 13 Südgrenze der maximalen (—) und der letzten (Würm) Vereisung (····) in Nordwesteuropa. Landgewordener Meeresboden punktiert, Verlauf der Flüsse ausgespart. (Nach SCHWABEDISSEN, WOLDSTEDT u. a. kombiniert).

Aus Süddeutschland schoben die dort im Periglazial lebenden Arten ihr Areal postglazial nach Norden vor und erreichten unser Gebiet. Es sind dies: *Ena montana*, *Vitrea contracta*, *Aegopinella pura*, *Ae. nitens*, *Cochlodina laminata*, *Clausilia parvula*, *Iphigena ventricosa*, *I. plicatula*, *Isognomostoma isognomostoma*, *Acicula polita* und *Columella edentula*. Manche dieser Arten kamen aber gleichzeitig oder etwas später aus anderen Gebieten ebenfalls zu uns.

Es lassen sich somit für den nordwestdeutschen Raum für die postglaziale Besiedlung folgende Einwanderungswege annehmen (vgl. Abb. 11 und 14):

1. Südwesten. Strahlungszentrum ist das westmediterrane Refugialgebiet an der Ostküste Spaniens, an der Westküste Italiens und z. T. auch in Südfrankreich.
2. Südosten. Strahlungszentrum ist das ostmediterrane Refugialgebiet, das sich für Landschnecken wahrscheinlich von Oberitalien bis nach Kleinasien erstreckte.
3. Osten. Strahlungszentrum ist das asiatische Waldgebiet.
4. Westen. Strahlungszentrum ist das Periglazial in Südengland.
5. Süden. Strahlungszentrum ist das Periglazial Süddeutschlands.

Diese postglazialen Einwanderwege lassen sich aus der sukzessiven Abnahme der Artenzahlen bestimmter Verbreitungstypen rekonstruieren (vgl. auch Kap. V).

Für die vom Eis bedeckten Gebiete ist Nordwestdeutschland, speziell Westfalen, in geringem Maße gleichzeitig Ausbreitungszentrum der Periglazialarten.

In diesem Zusammenhang sei kurz auf das Problem der ‚Glazialrelikte‘ und ‚boreo-alpinen Elemente‘ eingegangen. Ein Eiszeitrelikt soll dabei im Sinne von EKMAN-THIENEMANN wie folgt definiert sein. Der Bestand einer Art ist in einer Gegend ein Relikt, wenn die Art selbst oder ihre Stammform dort unter Naturverhältnissen zurückgelassen wurde, die der betreffenden Gegend jetzt

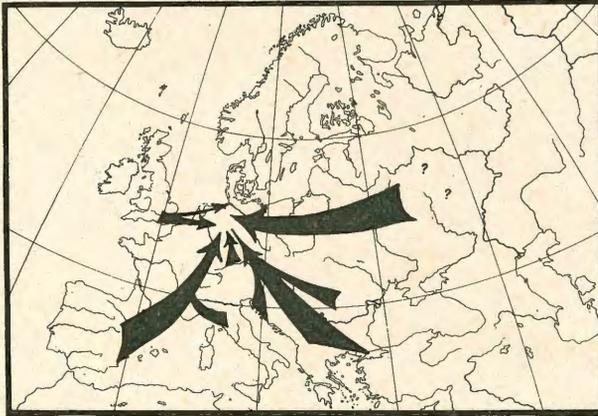


Abb. 14 Postglaziale Einwanderwege nach Nordwestdeutschland.

fremdartig sind. Pseudorelikte dagegen sind Bestände, die in dem betreffenden Gebiet nicht ursprünglich beheimatet, sondern dorthin neu zugewandert sind, denen jedoch nur dank ehemaliger, jetzt nicht mehr herrschender Naturverhältnisse dieses Gebiet zugänglich geworden war. In der Vergangenheit wurden nun unter dem Begriff ‚boreo-alpiner Verbreitung‘ Artenareale verstanden, die keineswegs echten glazialreliktären Charakter haben. Echte boreo-alpine Arten müssen während der Eiszeit in Mitteleuropa gelebt und sich bei beginnender Erwärmung in die Hochgebirge im Süden, in hohe Gebirgslagen in Mitteleuropa und nach Skandinavien zurückgezogen haben. Nun scheint z. B. das rezente Verbreitungsbild von *Clausilia cruciata*, *Vertigo alpestris* oder *Discus ruderatus* diese Bedingungen zu erfüllen. Diese Arten fehlen aber der mitteleuropäischen Periglazialfauna (lediglich *Discus ruderatus* tritt in süddeutschen glazialen bzw. interstadialen Höhlensedimenten auf). Interglazial waren sie dagegen vorhanden. Auch *Zoogenetes harpa*, das klassische Beispiel für boreoalpine Verbreitung, ist nicht als Glazialrelikt anzusehen. Bei dieser Art handelt es sich um eine typische sibirische Waldschnecke. Sie ist in Nordwestdeutschland, dessen Periglazialfauna sehr gut bekannt ist, noch nicht beobachtet worden. Das rezente Verbreitungsgebiet erstreckt sich ziemlich geschlossen von Skandinavien über Sibirien bis nach Nordamerika. Ihre Vorkommen in südlichen Hochgebirgen sind dagegen auffallend spärlich und sicherlich als isolierte prä- oder interglaziale Reliktpunkte aufzufassen. Die Schwierigkeit in der Beurteilung derartiger rezenter disjunkter Areale liegt darin, daß meistens nur wenige oder gar keine periglazialen Funde aus dem Zwischengebiet vorliegen. Es sind daher auch solche Arten als boreoalpin bezeichnet worden, deren disjunkte Areale erst im Postglazial entstanden sind. Bei den sibirischen Waldarten fand eine starke postglaziale Ausweitung ihres Areals nach Westen statt (Kiefern-Birken-Zeit). Die Disjunktion trat wahr-

scheinlich schon während der folgenden Wärmezeit ein, wobei die Arten sich in die höheren Lagen der Mittelgebirge zurückzogen (z. B. *Clausilia cruciata*). Als sichere boreoalpine Arten wären demnach nur *Columella columella* und *Vertigo parcedentata* anzusehen (Voraussetzung: *C. columella* spezifisch getrennt von *C. edentula*; ferner spezifische Übereinstimmung zwischen *V. parcedentata* und *V. genesii*, was jedoch durch STEUSLOFF (1942) überzeugend dargestellt wurde). Vielleicht ist *Vertigo arctica* ein weiteres boreoalpines Element. Schwierig ist die Beurteilung von *Vertigo substriata*. SUNIER (1926) gibt an, daß sie sich innerhalb Europas nur so weit findet, wie der Laubwald reicht. Sie tritt aber zuweilen auch auf feuchten Wiesen und in Landklimahochmooren auf (vgl. die ausführlichen Angaben bei JAECKEL sen. 1951; ferner JAECKEL jun. 1953). Im Periglazial tritt diese hohe Feuchtigkeit liebende Art nur sehr vereinzelt auf. Um als echtes Glazialrelikt gelten zu können, müßte sie heute ein beschränkteres Vorkommen zeigen. STEUSLOFF (1949) kommt zu dem Schluß, daß z. B. ihr Vorkommen in der Lüneburger Heide nicht als arktisch-alpines Relikt anzusehen ist, sondern daß hier ursprüngliche Lebensbedingungen des gegenwärtigen mitteleuropäischen Klimas gegeben sind, die andernorts weithin vom Menschen vernichtet wurden.

Es sei hier vermerkt, daß die süddeutsche von der westfälischen Periglazialfauna abweicht. Die Fernwirkung der alpinen Eiskappe war wohl nicht so groß wie in Nordwestdeutschland die der nordischen. Die orographischen Verhältnisse (Höhlen u. ä.) waren zudem in Süddeutschland günstiger für eine Eiszeitüberdauerung. Die Periglazialarten, die im Spät- und Postglazial ihr Areal weiter ausdehnten, könnten vielleicht in Anlehnung an HOLDHAUS (1954) als Remigranten bezeichnet werden.

Postglaziale Disjunktionen erfuhren aber nun nicht nur die sibirischen Waldarten. Auch die wärmeliebenden Arten aus dem Südwesten und Südosten wurden nach der postglazialen Wärmezeit infolge Klimaverschlechterung lokal oder regional ausgelöscht und reduzierten ihr Areal auf mikroklimatisch geeignete Biotope (vgl. die Ausführungen über *Pomatias elegans* in Kap. III). Die expansiven wärmeliebenden Arten können frühestens den nordwestdeutschen Raum gegen Ende der Eichenmischwaldzeit (Littorina-Zeit, etwa 5500 bis 2500 v. Chr.) oder kurz danach erreicht haben.

Die Ursache der postglazialen Arealveränderungen ist wohl in den von REINIG (1938) angegebenen Verlagerungen der Zyklone zu suchen. Ihnen entsprechen eine gleichsinnige Verlagerung der den einzelnen Arten zukommenden Klimaverhältnisse. Der geringen Siedlungsdichte in den Invasionsräumen kommt ebenfalls große Bedeutung zu. Heute haben noch keineswegs alle Arten ihr potentielles Areal besiedelt. Die schnelle Ausbreitung mancher Tierarten in historischer Zeit zeigt, daß nach einmaliger Überwindung ökologischer, orographischer, klimatischer oder biotischer Schranken die vorgefundenen ökologischen Verhältnisse zweifellos optimal sind. Mit zunehmender Entfernung vom Glazialrefugium nimmt aber der Bestand an Ökotypen ab, und die Ausbreitungsgeschwindigkeit verringert sich. Daher sind rasch und weit vorgedrungene Arten z. T. nicht mehr in der Lage, andere Biotope zu besiedeln, obwohl diese nur gering unterschieden sind. Aber auch Arten, die die Eiszeit nördlich der Alpen in ökologisch stark eingegengten Biotopen überdauert haben, sind nach der Eiszeit nur bedingt fähig, ihr Areal weiter auszudehnen. Als Beispiele seien hier *Clausilia parvula*, *Cochlodina orthostoma*, *Iphigena ventricosa*, *I. plicatula* und *Ena montana* genannt.

In der Alleröd-Zeit (10 000 — 9 000 v. Chr.) wurde ein erstes spätglaziales Klimaoptimum erreicht (vgl. hierfür und für die folgenden Ausführungen Abb. 9 und 15). Ebenso wie das nur sehr kurze Bölling haben diese beiden wärmeren Perioden wohl noch nicht zu einer Einwanderung wärmeliebender Arten nach Nordwestdeutschland geführt (im Alleröd war das Juli-Mittel noch um 4° niedriger als heute). Es dürfte wohl lediglich zu einer Ausdehnung lokaler Reliktareale gekommen sein.

DIETZ, GRAHLE & MÜLLER (1958) versuchen, außer einem pollenanalytischen auch einen malakoanalytischen Nachweis von Bölling und Alleröd zu erbringen. Aus dem außerordentlich geringen Material können m. E. jedoch keine so weitreichenden Schlüsse gezogen werden, wie die Autoren es tun. Es scheint mir nicht zulässig, auf Grund von Schwankungen der Stückzahlen zwischen 0 und 128 entsprechend dem Pollendiagramm ein Malakodiagramm aufzustellen. Für die Ablagerung der Mollusken gelten zudem ganz andere Bedingungen als beim Niederschlag des Pollen. An Landschnecken wurden 4 Arten nachgewiesen: *Vallonia pulchella* (Alleröd, Pollenzone IIa/IIb; jüngere Tundrenzeit, Pollenzone III), *Carychium minimum* (ältere Tundrenzeit/Alleröd, Pollenzone Ic/IIa), *Cochlicopa lubrica* und *Vertigo alpestris* (beide jüngere Tundrenzeit, Pollenzone III). Bei *Vallonia pulchella* und *Cochlicopa lubrica* handelt es sich um Würmeiszeit-Überdauerer. *Vertigo alpestris* (vielleicht Verwechslung mit *V. parcedentata*?) hat möglicherweise aus dem Osten kommend das Gebiet schon erreicht, während *Carychium minimum* aus dem Westen zugewandert ist, allerdings auffallend früh; sie tritt in den übrigen bekannten Ablagerungen durchweg erst später auf. (Auf die Wassermollusken soll hier nicht eingegangen werden.)

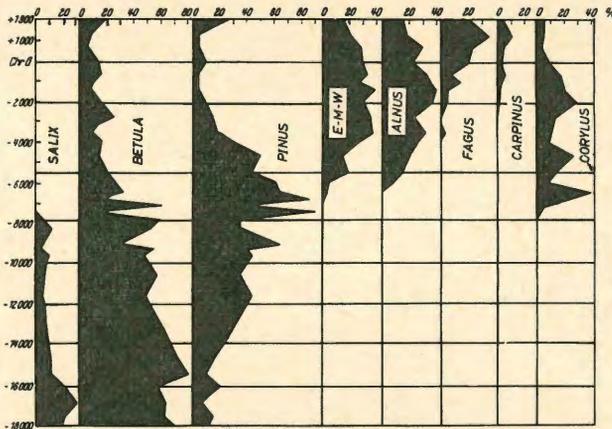


Abb. 15 Entwicklung der Vegetation in Nordwestdeutschland seit dem Würm-Glazial, dargestellt durch den Pollenniederschlag (nach EBERS, verändert).

In der nach 9000 v. Chr. einsetzenden Zeit der Klimaverschlechterung lagen die Temperaturen in Deutschland 7°—8° tiefer als heute. Es dürften daher um 8000 v. Chr. ähnliche Verhältnisse wie im frühen Spätglazial hinsichtlich der Molluskenbesiedlung geherrscht haben. Für die Entstehung des rezenten Faunenbildes standen daher insgesamt bis heute etwa 10 000 Jahre zur Verfügung

Der endgültige Eisrückgang setzte dann jedoch sehr rasch ein. Während der Kiefern-Birkenzeit (Präboreal, Vor-Wärmezeit) haben die Vorposten der sibirosiatischen Waldarten von Osten her unser Gebiet erreicht und während des Höhepunktes des Boreals (um 6000 v. Chr.) mit langsamer Zunahme und dann Vorherrschen der Hasel ihre größte Ausdehnung nach Westen besessen. Kalt-

stenotherme Periglazialarten, wie z. B. *Columella columella*, haben sich vereinzelt bis ins Präboreal in Nordwestdeutschland gehalten. Gleichzeitig schoben sich aber auch im Süden die expansiven Arten weiter nach Norden und Nordosten vor. Erst die postglaziale Wärmezeit (Atlantikum, 5000 bis 2500 v. Chr.) führte zu einer erhöhten Einwanderung in den nordwestdeutschen Raum. Während dieser Zeit lagen nicht nur die Temperaturen um 2°—3° höher als heute, sondern es war auch feuchter. Daher herrschten optimale Bedingungen für die Ausbreitung und das Vorkommen der Mollusken.

Es erhebt sich hier die Frage, ob die Arealausdehnungen der Landschnecken der Verschiebung bestimmter Pflanzenassoziationen parallel läuft. Nach den bisherigen Erfahrungen bei vergleichbaren Vegetationsfolgen und Besiedlungen von Kahlschlägen scheint dies nicht der Fall zu sein. Derartige Parallelisierungen können zu Fehlschlüssen bei der Beurteilung der Bindung heutiger Molluskenbiozöosen an bestimmte heute vorkommende Pflanzenassoziationen führen. M. E. ist anzunehmen, daß während des Höhepunktes des Boreals die Birken-Kiefern-Espen-Wälder mit reichlicher Haselbeimischung von Molluskengesellschaften besiedelt wurden, die heute an mitteleuropäische Laubwälder gebunden sind. Das gleiche gilt für die borealen Mischwälder aus Kiefer, Birke, Ulme und Eiche mit zunehmender Fichtendurchsetzung. Entsprechend konnten während des Atlantikums manche Arten in den Mittelgebirgen, deren klimatische Waldgrenze einige hundert Meter höher lag als heute, höher hinaus vordringen, bei nachfolgender Klimaverschlechterung aber nur an mikroklimatisch besonders günstigen Stellen hinreichende Lebensbedingungen finden. Sie kommen heute daher in ganz anders zusammengesetzten Waldgesellschaften vor.

Im folgenden soll nun versucht werden, für eine Reihe von Arten die postglazialen Arealveränderungen und die Besiedlung Nordwestdeutschlands zu rekonstruieren. Hierfür können zwar zahlreiche postglaziale (holozäne, alluviale) Ablagerungen herangezogen werden; aber es ergeben sich doch erhebliche Schwierigkeiten. In den alluvialen Ablagerungen erscheinen nämlich interglaziale und periglaziale Arten, da die Bäche und Flüsse pleistozäne Ablagerungen angeschnitten und als Genist wieder abgesetzt haben. Ähnliche Vorgänge geschehen auch noch heute mit pleistozänen bzw. holozänen Ablagerungen.

Von den postglazialen Einwanderern haben nach den wenigen bisher vorliegenden sicher datierten fossilen Funden die sibiropasiatischen Waldarten am ehesten Nordwestdeutschland, speziell Westfalen erreicht. Es sind dies: *Truncatellina costulata*, *Vertigo substriata*, *V. alpestris*, *Discus ruderratus*, *Clausilia pumila*, *Laciniaria cana*, *L. plicata*, *Bradybaena fruticum* und *Perforatella bidentata*. Von diesen haben *V. substriata* und *V. alpestris* allerdings auch im mediterranen Refugium die Eiszeit überdauert und sind von Süden und Westen vorgestoßen (*V. substriata* dazu vereinzelt auch im Periglazial). Ähnlich wie es DE LATTIN (1959) für Lepidopteren angibt, ist für den größten Teil dieser sibiropasiatischen Arten mit beginnendem Atlantikum das Klima zu feucht und zu warm, so daß es zu Disjunktionen kam, die das bereits erwähnte boreoalpine Verbreitungsbild bedingen. Auch für Landschnecken steht fest, daß diese Arten heute noch im Westen ihres Verbreitungsgebietes an Gebiet verlieren. Dies gilt besonders für *Laciniaria plicata* (vgl. hierzu auch JAECKEL 1949), *Discus ruderratus*, *Vertigo alpestris* und *Clausilia pumila*. *V. alpestris* lebte bis zum Atlantikum noch bei Laer am Teutoburger Wald (HILTERMANN & LÜTTIG 1960) und in den Baumbergen (vgl. Karte 7), heute findet sich diese Art nur noch im Süntel (STEUSLOFF 1952, ANT 1958). *V. substriata*, die ziemlich weit nach Westen reicht, ist heute ebenfalls im Rückgang begriffen. Auch *Discus*

runderatus nimmt im Westen ab (postglazial bis England, vgl. Abb. 22). Ein großer Teil all dieser Gebietsverluste wird aber auch auf das Konto ‚Einflüsse des Menschen‘ kommen.

In den südlichen Refugien lebten stationäre und expansive Arten gemischt. Die Zahl der expansiven Arten, die nach Norden vordrangen, ist aber nur sehr gering. Innerhalb des mediterranen Großrefugiums überdauerten die Eiszeit von den heutigen nordwestdeutschen Arten: *Pomatias elegans*, *Clausilia dubia* (einschließlich nahe verwandter Formen), *Pyramidula rupestris* (auch weiter östlich noch), *Chondrina avenacea* (vornehmlich auch im Südwesten), *Jaminia quadridens*, *Zebrina detrita*, *Vitrea diaphana*, *Milax rusticus*, *Limax maximus* (be-



Abb. 16 Verbreitungsgrenze von *Lauria cylindracea* als Beispiel einer weit nach Nordosten vorgeschobenen atlantischen Art.

sonders auch im Südwesten), *Cecilioides acicula*, *Candidula unifasciata* (mit Bevorzugung des Südwestens), *Monacha cartusiana* und *Helicodonta obvoluta*. Unter den wärmeliebenden Arten haben folgende den Südwesten bevorzugt und sind demnach auch von hier in nordöstlicher Richtung zu Beginn des Atlantikums vorgestoßen: *Iphigena rolphi*, *Balea perversa* (auch im Süden), *Azeca menkeana*, *Cochlicopa lubricella*, *Abida secale* (auch im Südosten), *Pupilla bigranata* (vielleicht auch im Südosten), *Lauria cylindracea* (in Küstennähe, vgl. Abb. 16), *Discus rotundatus*, *Arion rufus*, *Arion hortensis*, *Arion intermedius*, *Phenacolimax major*, *Aegopinella nitidula*, *Clausilia bidentata*, *Helicella itala*, *Trichia striolata* (wohl auch im Südosten) und *Cepaea nemoralis* (manche dieser Arten sind aber keineswegs extrem wärmeliebend). Einige dieser Arten kamen sowohl aus dem Südwesten wie auch aus dem Südosten zu uns. So erreichte z. B. *Abida secale* mit ihrem nordwestlichen Vorstoß das Wesergebirge, kam aber über den Kamm des Wesergebirges wohl nicht mehr hinaus. Der nordöstliche Vorstoß richtete sich bis nach Holland, wahrscheinlich wurde aus dieser Richtung auch das Sauerland besiedelt. Alle diese Populationen fielen aber in historischer Zeit der Waldverwüstung zum Opfer, so daß heute nur noch einige Reliktposten bestehen. Ähnlich wie am Kaiserstuhl südöstliche und südwestliche Elemente zusammentreffen, schieben sich im Gebiet des Sauerlandes und des Wesergebirges die Areale aus diesen beiden Richtungen übereinander (leider machen sich gerade hier die Eingriffe des Menschen sehr störend bemerkbar).

Bei der nachfolgenden Klimaverschlechterung (Subboreal, Subatlantikum, ab 2500 v. Chr.) erfolgte dann die Zersplitterung dieser Areale, indem die Arten lokal oder regional ausstarben bzw. sich an einigen besonders günstigen Stellen halten konnten. So kommt *Iphigena plicatula* heute nicht mehr in Holland vor (LOOSJES 1953), war aber postglazial dort vertreten. Postglaziale Disjunktionen — zum Teil wohl unterstützt durch Eingriffe des Menschen — finden sich auch bei *Iphigena lineolata*, *Helicodonta obvoluta*, *Pomatias elegans*, *Lauria cylindracea* und *Azeca menkeana*, deren nördliches Reliktareal sich um das Gebiet des Beltsees erstreckt (vgl. SCHLESCH & JAECKEL 1960, Karte; SCHLESCH 1961; ferner die Verbreitungskarten in Kap. II).

Von den Arten, die im Südosten ihr Hauptrefugium gehabt haben, sind zu nennen: *Chondrula tridens* (auch noch in weiter östlich gelegenen Refugien; Eiszeitüberdauerung im Maintal ziemlich sicher!), *Abida frumentum*, *Semilimax kotulae*, *Daudebardia rufa*, *D. brevipes*, *Cochlodina orthostoma* (auch im Osten und vereinzelt im süddeutschen Periglazial), *Helicella obvia*, *Euomphalia strigella* und *Isognomostoma isognomostoma*. *Orcula doliolum* überdauerte die Eiszeit auch zu einem geringen Teil im Südwesten. *Laciniaria plicata* und *Clausilia cruciata* sind sowohl aus dem Südosten wie auch aus dem Osten gekommen. Bei diesen Arten müssen bereits prä- oder interglazial disjuncte Areale angenommen werden. Daher überdauerte *Laciniaria plicata* die Würmeiszeit vielleicht auch im Südwesten und *Clausilia cruciata* lokal auch im Süden, da nicht anzunehmen ist, daß die Arten postglazial so weit in südliche Refugialräume eingedrungen sind, andererseits große Gebiete dazwischen nicht besiedelt haben. Manche Arten sind im Maingebiet steckengeblieben und erreichen heute innerhalb der Kontinentalitätszone (vgl. Abb. 2) ihre Nordwestgrenze. Im Wesergebirge und Teutoburger Wald reichen Südosteuropäer ziemlich weit nach Nordwesten, während sie den Nordrand des Haarstranges wohl kaum überschritten haben (z. B. *Daudebardia rufa*). Das hat sicherlich orographische Gründe. Zwar stellen Flüsse im allgemeinen keine Faunenscheide dar, da durch die Mäandrierung Landschnecken sehr leicht auf die andere Seite gelangen können, doch ist die Lippe z. T. von einer breiten Sandterrasse begleitet, die wohl eine orographische Barriere darstellte. Zudem entspringt die Lippe in einem Gebiet, wo kein Kalk ansteht, so daß auch hier keine große flußabwärtsgerichtete Faunenausbreitung möglich war. Daher dürfte es sich auch erklären, daß in den Beckumer Bergen südöstliche Arten fehlen. Lediglich *Orcula doliolum* kommt hier vor; sie könnte aus dem Südosten gekommen sein, aber ebenso wahrscheinlich ist eine Besiedlung von Westen her. (*Helicodonta obvoluta* war postglazial in den Beckumer Bergen vorhanden).

Den west- und südwesteuropäischen Arten boten sich bei ihrer Arealausweitung nach Norden und Nordosten keine großen Schwierigkeiten. Da sie zugleich feuchtigkeitsliebend sind, gehen sie viel weiter nach Norden bzw. nach Nordosten als die Südosteuropäer. Für die aus dem Südwesten und Westen vordringenden Arten waren die Klimabedingungen viel homogener. Daher dehnten sich ihre Areale auch mehr konzentrisch von ihrem mediterranen Refugium her aus.

Für *Clausilia dubia* sind zwei Hauptausbreitungsrichtungen sehr wahrscheinlich. Die Zuwanderung aus dem Südosten reichte bis nach Südostwestfalen, die andere kam aus dem Südwesten und richtete sich bis nach England und ins Münsterland bis an den Teutoburger Wald (möglicherweise handelt es sich hierbei sogar um subspezifisch getrennte Formen). Das Areal in Schleswig-Holstein

kann evtl. von Südosten her vorgeschoben worden sein, oder es wurde frühzeitig vom westlichen Flügel getrennt.

Kurz betrachtet werden soll noch das isolierte Vorkommen von *Pyramidula rupestris* im Hönnetal und am Weißenstein bei Hohenlimburg, weitab von ihrem Hauptverbreitungsgebiet (weitere isolierte Vorkommen in Südbelgien und im Lahn- und Werratal, vgl. Karte 5). Ihr Vorkommen als solches ist wohl erklärlich, interessant dagegen ist ihr Fehlen auf allen anderen von mir bislang untersuchten Massenkalkfelsen des Sauerlandes. Dies ist nur so zu erklären, daß es sich bei diesen Felsen um erst in historischer Zeit entwaldete, isoliert liegende kleine Plätze handelt, die von der sehr lichtliebenden Art noch nicht besiedelt werden konnten und wohl nicht besiedelbar sind, da sie durch orographische und biotische Schranken getrennt sind.

Beachtenswert ist auch das Vorkommen von *Clausilia parvula*. Eine Würm-Eiszeit-Überdauerung in Süddeutschland ist sicher (vgl. HÄSSLEIN 1960). Die Art hat später dann ihr Areal nur noch wenig erweitert (in den Beckumer Bergen postglazial vorhanden). Eigenartigerweise findet sie sich heute aber nur bzw. vorzugsweise in den Kalkgebieten. Es dürfte sich hierbei aber weniger um mikroklimatisch bedingte Rückzugsareale handeln als vielmehr um eine Bevorzugung von Gebieten mit reicher Zerklüftung und guten Schlupfmöglichkeiten (die Art ist sehr schattenliebend). Eine Parallelerscheinung der Eiszeitüberdauerung in den süddeutschen Karstspalten und Höhlen ist ihr heutiges Ausharren in Felsspalten in Mesobrometen.

Die postglazialen Invasionsarten Nordwestdeutschlands verteilen sich hinsichtlich ihrer Refugialräume und ihrer Herkunft wie folgt (ohne Berücksichtigung der Periglazialarten, die die Eiszeit in Nordwestdeutschland überdauerten):

Osten	13 %
Südosten	15 %
Südwesten	26 %
Mediterranes Großrefugium	18 %
Südengland	10 %

Der Rest (= 18 %) hat möglicherweise in Süddeutschland oder nicht genauer bekannten Refugien die Eiszeit überdauert.

3. Änderungen in historischer Zeit

Im Zuge der zunehmenden Besiedlung und damit verbundenen Rodung der Wälder wurden das Wald- und Landschaftsbild erheblich beeinflusst und z. T. sogar grundsätzlich geändert. Während zu Beginn der vorgeschichtlichen Rodungsperiode zumeist leichte Böden (Sandterrassen, trockene Löß- und Kalkbörden) bearbeitet wurden, besiedelte man später, mit zunehmender Verbesserung der Ackergeräte, auch schwere Böden. Die Bergländer sind daher bis zur Bronzezeit kaum von Ackerbauern bearbeitet worden. Nach der Bronzezeit, als es wieder feuchter und kühler wurde und die Buchenausbreitung beendet war, wurden die Trockenbörden wieder vielfach von Wald überzogen (HESMER 1958). Auch nach der Römerzeit kam es mancherorts wieder zu einer Waldausdehnung. Da alle diese frühen Rodungen in Bezug auf Nordwestdeutschland aber nur lokalen Charakter gehabt haben, kam es zu einer schnellen Schließung der Walddecke, wenn der Ackerbau zurückging oder ganz erlosch. Dementsprechend dürfte es auch zu keiner großen Störung der Landtierwelt, speziell der Landschnecken gekommen sein. Lokale Auslöschungen wurden schnell wieder

aufgefüllt. Das Niederrheingebiet, das zur Zeit der Römer stärker besiedelt war als im Mittelalter oder heute, hat dagegen wohl ausgedehntere Kulturlächen besessen. Im Zuge der ersten Rodungsperiode (um 2000 v. Chr.) entstand aber bereits durch Entwaldung und Anlage menschlicher Siedlungsflächen die *Calluna*-Heide. In diese Zeit fällt auch die Entstehung zahlreicher Binnendünen.

Mit Beginn der mittelalterlichen Rodung (etwa ab 600 n. Chr.) ist dann wieder mit erheblichen Waldrodungen zu rechnen, die sich in der Folgezeit immer mehr auch auf die Fauna auswirkten. Starke Rodungsperioden mit größerer Störung des Floren- und Faunenbildes lagen im 9./10., im 12./13. und im 15./16. Jahrhundert. Wenn auch mit stellenweiser starker Rodung zu rechnen ist — die Göttinger Leinetalung ist z. B. schon um 1200 n. Chr. fast völlig entwaldet (vgl. MÜLLER-WILLE 1948, Abb. 1 und 2) —, so dürfte doch bis etwa 1500 die Aufsplitterung geschlossener Verbreitungsareale noch nicht so weit vorgeschritten gewesen sein, daß es nicht zu einer Schließung der Verbreitungslücken gekommen wäre, wenn die Rodung unterbrochen worden wäre. Die Waldabnahme seit 1500 ist dagegen als derart stark anzusetzen, daß etwa ab 1600 die Störung irreversibel wird. Dabei ist das regionale postglaziale Florenbild häufig leichter zu rekonstruieren als das lokale im Mittelalter, da die Eingriffe des Menschen zufälliger, unkontrollierbarer und radikaler sind. Außer der Rodung nahm in den folgenden Jahrhunderten die Waldverwüstung immer mehr zu, die in einen völligen Raubbau mit Vernichtung großer bewaldeter Flächen ausartete. Nur vereinzelt waren noch ungestörte Verhältnisse anzutreffen. So betrug z. B. in Wittgenstein-Hohenstein der Anteil der Buche um 1730 noch 87,5 % (Eiche 3,8 %, Nadelholz 0,4 %, Niederwald 8,3 %) (BUDDE & BROCKHAUS 1954). Als letzte Phase dieses Raubbaues haben die Waldverwüstungen im Kriege und in der Nachkriegszeit zu gelten. In Nordrheinwestfalen bestanden 1946 über 10 % Kahlfläche (1954 noch knapp 3 %) (HESMER 1958). Dieser wieder aufgeforstete Wald kommt für eine Molluskenbesiedlung aber nur

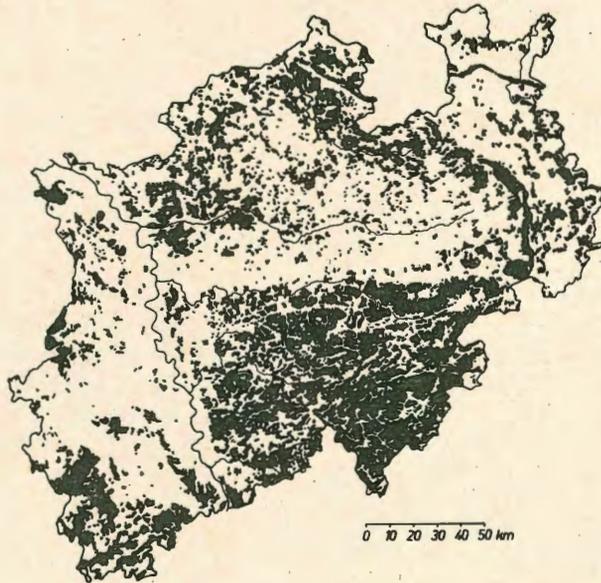


Abb. 17 Heutige Waldverbreitung in Nordrhein-Westfalen (nach HESMER 1958).

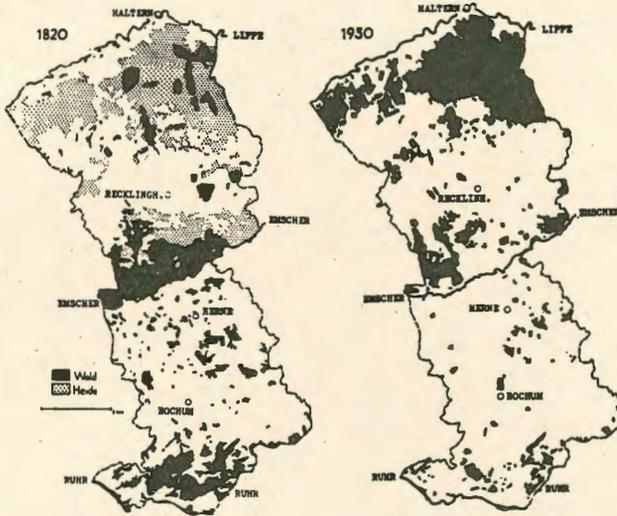


Abb. 18 Wald- und Heideverbreitung im mittleren Ruhrgebiet um die Jahre 1820 und 1930 (nach HEESE aus HESMER 1958).

bedingt in Frage. Anders liegen die Verhältnisse, wenn nicht Fremdhölzer gepflanzt wurden, sondern die Flächen weithin sich selbst überlassen blieben. Dann kam es zu reichlichem Stockausschlag und somit infolge der vermehrten Deckung zu günstigeren Bedingungen für das Molluskenleben. Dies führte z. T. zu erheblichen Steigerungen der Individuenzahlen, wie ich es in Hamm im ehemaligen Südenstadtpark sehr gut beobachten konnte. Neue Arten dagegen konnten nicht mehr einwandern.

Es ist anzunehmen, daß im späten Postglazial der größte Teil Nordwestdeutschlands von einer geschlossenen Walddecke überzogen war. Heute beträgt der Anteil des Waldes in Nordrheinwestfalen nur noch 23,8 % (in der Bundesrepublik 28,3 %) (vgl. Abb. 17). Es ist verständlich, daß daher von den Waldarten unter den Mollusken nur noch Reliktpopulationen vorhanden sind. Einige wenige Arten sind als Kulturfolger heute in Nordwestdeutschland weit verbreitet und täuschen eine ehemals weite Verbreitung vor. Unter diesen Arten, die z. T. reine Waldarten sind, sind die folgenden: *Discus rotundatus*, *Trichia hispida*, *Oxychilus cellarius* und *Arion rufus*. Sie fehlen lediglich den großen Heide- und Moorebenen. Ohne eine eingehende Orientierung über die Geschichte des Waldes in einem bestimmten Gebiet ist eine Aussage über den Molluskenbestand heute nicht mehr möglich. Als Beispiel sei das Gebiet zwischen Lippe und Ruhr herausgegriffen. Durch die Waldverwüstungen waren große Teile des Gebietes völlig entwaldet worden, so daß es auf dem Sandboden zur ausgedehnten Heidebildung gekommen war (Abb. 18). Vergleicht man den Zustand um 1820 mit dem um 1930, so ergibt sich, daß ein großer Teil des damals verheideten Gebietes heute bewaldet ist, andererseits aber der damalige Waldbestand noch weiter abgenommen hat. Wenn man daher in den heutigen Wäldern dieses Gebietes eine außerordentlich verarmte Molluskenfauna antrifft, obwohl es sich um ausgesprochen natürliche Wälder handelt, so ist dies darauf zurückzuführen, daß eine Wiederbesiedlung des aufgeforsteten Gebietes kaum

möglich war, da die nächsten Reliktareale zu weit entfernt lagen. Aus dem gleichen Grunde sind manche natürlichen (nicht ursprünglichen) Wälder des Teutoburger Waldes artenarm. Eine Wiederbesiedlung des lange Zeit entwaldeten Gebietes war nur wenigen Arten möglich. Alle anspruchsvolleren Arten fehlen. In solchen Buchenwäldern trifft man daher häufig nur *Cochlicopa lubrica*, *Trichia hispida*, *Oxychilus cellarius*, *Clausilia bidentata*, *Cochlodina laminata*, *Nesovitrea hammonis*, *Punctum pygmaeum*, *Carychium minimum* und einige Nacktschnecken an. Auf Grund eingehender, möglichst quantitativer Molluskensammlungen läßt sich daher auch eine Aussage über die Geschichte des Waldes machen.

Als Stütze für obige Ausführungen ist in der Tab. 13 eine Reihe von Aufsammlungen zusammengestellt worden. Zu den einzelnen Spalten sei folgendes vermerkt:

- 1 Lienen A: Buchenwald, Südwesthang, reichlich Unterholz; Kalk; Fagetum boreoatlanticum elymetosum.
- 2 Lienen B: Buchenstangenwald, Südwesthang, reichlich Unterholz; Kalk; relativ jung, keine einheitliche Pflanzenassoziation; Niederwaldwirtschaft.
- 3 Lienen C: Buchenwald, Südwesthang, wenig Unterholz; Kalk; seit längerem wieder aufgestet, zum Teil starke Bodenerosion (freigelegte Wurzelsysteme).
- 4 Iburg A: Großer Freeden, Südwesthang, Buchenwald (Fagetum boreoatlanticum elymetosum), reich an Unterholz; Kalk (vgl. BURRICHTER 1953).
- 5 Iburg B: Langer Berg, Südhang, Eichenhainbuchenwald (*Quercus-Carpinetum primuletosum veris*); durch Einfluß des Menschen (Niederwaldwirtschaft) entstanden, im 18. Jahrhundert sehr stark verwüstet, z. T. *Calluna*-Heide (vgl. BURRICHTER 1953). Boden: mullartige Rendzina.
- 6 Iburg C: Kleiner Freeden, Südhang, azidophiler Buchenmischwald; durch Weidegang, Streunutzung und Plaggenstich in früheren Jahrhunderten wurde die Strauch- und Krautschicht vernichtet (BURRICHTER 1953), heute noch unter Niederwaldwirtschaft. Löß.
- 7 Iburg D: Kleiner Freeden, Südwestseite, Eichenhainbuchenwald (*Quercus-Carpinetum typicum*), früher mit hohem Buchenanteil (BURRICHTER 1953), auch heute noch Buchen eingeprengt. Eingriffe des Menschen sehr stark. Basenarme Braunerde.
- 8 Lengerich A: Hohnerberge, Kalk; frischgeschlagene Schneise 1956.
- 9 Lengerich B: Hohnerberge, Kalk; Kahlschlag (wie A), aber 1957.
- 10 Hamm: mehrere Schuttflächen am Südrand der Stadt, aus den Jahren 1947—1951; z. T. mit *Salix*, *Populus*, *Betula*, *Lactuca* und *Epilobium* bestanden; stets reich an organischen Stoffen (Abfall).
- 11 Lauenburg/Bodenwerder. Ruine, Mauern, feucht und stark beschattet. Kalkstein bzw. Kalkmörtel.
- 12 Küsterburg/Beverungen. Bedingungen wie 11.
- 13 Kruckenburg/Karlshafen. Kalkmauern, sehr spaltenreich, wenig Deckung, aber am Fuße stellenweise ziemlich feucht.
- 14 Hönnetal, Kalkfelsen bei Klusenstein und andere Felspartien (Massenkalk). (In der Tabelle sind nicht alle gefundenen Arten aufgenommen).

Wie die Tab. 13 lehrt, besitzen die weniger gestörten Waldgesellschaften die höchste Artenzahl (Spalte 1, 4, 8 und 14), während die durch den Menschen stark in Mitleidenschaft gezogenen Gebiete noch nicht wieder aufgefüllt wurden. Die höchste Artenzahl erreicht das Hönnetal (Spalte 14), da es sich hier um ein sehr reich gegliedertes ungestörtes Gebiet handelt.

Die Besiedlung von Kahlschlägen ist für verschiedene Tiergruppen schon eingehend untersucht worden (vgl. LEITINGER-MICOLETZKY 1940, TISCHLER 1955). Nach meinen eigenen Beobachtungen können kleinere Arten wie *Punctum pygmaeum*, *Carychium minimum*, verschiedene Vertigonen und auch *Discus rotundatus* einen mehrjährigen Kahlschlag ohne weiteres überwinden, wenn das Gebiet genügend Niederschläge erhält und der Boden nicht zu sehr

Tab. 13 Landschneckenfunde aus gestörten und ungestörten Biotopen (Näheres im Text)

	Lienen A	Lienen B	Lienen C	Iburg A	Iburg B	Iburg C	Iburg D	Lengerich A	Lengerich B	Hamm/Schutt	Lauenburg	Küsterburg	Kruckenburg	Hönnetal
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Pomatias elegans</i>	+							+						
<i>Acicula polita</i>								+						
<i>Carychium minimum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+		+
<i>Azeqa menkeana</i>	+													+
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Columella edentula</i>			+											+
<i>Vertigo pusilla</i>	+		+	+	+	+	+							+
<i>Vertigo substriata</i>						+								+
<i>Abida secale</i>	+											+	+	
<i>Pupilla muscorum</i>										+	+		+	
<i>Vallonia pulchella</i>	+		+			+	+			+	+	+		+
<i>Vallonia costata</i>			+		+	+	+			+		+	+	+
<i>Acanthinula aculeata</i>	+	+		+				+						+
<i>Ena montana</i>								+						
<i>Ena obscura</i>	+	+			+			+			+			+
<i>Succinea oblonga</i>							+			+		+		
<i>Punctum pygmaeum</i>	+	+	+	+	+		+	+	+				+	+
<i>Discus rotundatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arion rufus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Arion circumscriptus</i>	+	+		+	+	+	+	+				+	+	+
<i>Arion subfuscus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+
<i>Arion intermedius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+
<i>Arion hortensis</i>			+								+			
<i>Vitrina pellucida</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+
<i>Eucobresia diaphana</i>								+						
<i>Phenacolimax major</i>								+						+
<i>Vitrea crystallina</i>	+		+	+		+								+
<i>Vitrea contracta</i>	+		+											+
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Aegopinella pura</i>			+											+
<i>Aegopinella nitidula</i>	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Oxychilus cellarius</i>	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oxychilus alliarius</i>					+									+
<i>Limax maximus</i>	+	+										+		
<i>Limax cinereoniger</i>	+	+	+											+
<i>Limax flavus</i>										+				
<i>Limax tenellus</i>	+			+										
<i>Limax marginatus</i>	+			+										
<i>Deroceras reticulatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euconolus fulvus</i>	+		+	+	+									+
<i>Cecilioides acicula</i>								+						+
<i>Cochlodina laminata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+				+
<i>Clausilia parvula</i>	+		+	+				+		+			+	+

Forts. Tab. 13

	Lienen A	Lienen B	Lienen C	Iburg A	Iburg B	Iburg C	Iburg D	Lengerich A	Lengerich B	Hamm/Schutt	Lauenburg	Küsterburg	Kruckenburg	Hönnetal
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Clausilia bidentata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Clausilia dubia</i>												+		+
<i>Iphigena rolphi</i>													+	+
<i>Iphigena ventricosa</i>				+										+
<i>Iphigena plicatula</i>	+			+				+				+		+
<i>Iphigena lineolata</i>								+					+	+
<i>Laciniaria plicata</i>				+										
<i>Laciniaria biplicata</i>	+	+												
<i>Perforatella incarnata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+
<i>Trichia hispida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Helicodonta obvolvata</i>	+				+						+			+
<i>Helicigona lapicida</i>					+			+				+		
<i>Arianta arbustorum</i>				+									+	+
<i>I. isognomostoma</i>			+											
<i>Cepaea nemoralis</i>		+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+
<i>Cepaea hortensis</i>	+			+	+						+			+
<i>Helix pomatia</i>													+	+
Artenzahl	36	23	27	30	26	21	21	29	13	16	17	20	21	43

ausgetrocknet bzw. die Bodenkrume bei Hanglage abgeschwemmt wird. Alle größeren Arten sterben jedoch schon bald ab; z. T. ziehen sie sich auch in umliegende Gebüsche zurück. Im Teutoburger Wald ließ sich in den Jahren 1956/57 der Rückgang der Landschnecken in einigen Kahlschlägen sehr gut verfolgen. Auf den im Jahr 1956 geschlagenen Schneisen im Raum Lengerich war 1957 von den größeren Arten nichts mehr vorhanden (vgl. Tab. 13, Spalte 8 und 9). *Pomatias elegans*, die im Vorjahr noch lebend zwischen den gefällten Buchen zu finden gewesen war, lag in hunderten von gebleichten Schalen auf dem Boden.

Die pflanzliche Besiedlung der Schutthalden in den Städten erfolgte nach dem Kriege in wenigen Jahren. Von den Landschnecken stellten sich alsbald ein: *Trichia hispida*, *Oxychilus cellarius*, *Pupilla muscorum*, *Aegopinella nitidula*, *Discus rotundatus*, *Clausilia bidentata*, *Succinea oblonga* u. a. (vgl. Tab. 13, Spalte 10).

Die sekundären Sukzessionen der Vegetation (nach Brand, Kahlschlag) verlaufen ähnlich wie die primären im Postglazial, so daß bei natürlicher Verjüngung nach einigen Jahrhunderten sich die natürlichen (nicht immer auch die ursprünglichen) Waldgesellschaften einfinden. Die Lüneburger Heide war im Postglazial — mit Ausnahme der Fichteninsel im Süden — von ausgedehnten buchenreichen Wäldern bedeckt (65 % *Fagus*, 25 % *Carpinus*) (FIRBAS 1952). Das Gebiet war aber bereits dann im Neolithikum reich von Menschen besiedelt, so daß eine sehr frühe Entstehung der Zwergstrauchheiden angenommen werden kann. Im Mittelalter wurden für die Lüneburger Saline riesige Holzmengen benötigt, so daß schon im 14. Jahrhundert aus fernerer Gebieten Holz heran-

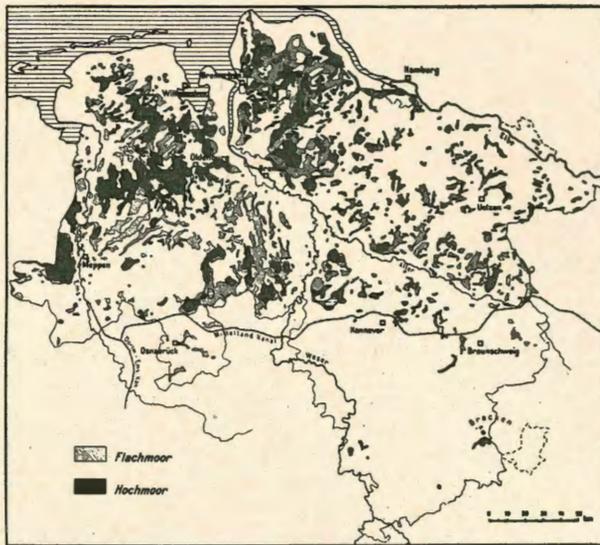


Abb. 19 Verbreitung von Flach- und Hochmooren in Niedersachsen (nach SELLE).

transportiert werden mußte. Die Lüneburger Heide ist heute sehr molluskenarm, weite Gebiete sind völlig ohne Landschnecken.

Im nordwestdeutschen Raum nehmen die Flach- und Hochmoore einen großen Raum ein (vgl. Abb. 19). In Niedersachsen beträgt der Anteil der Moore 15 % der Bodenfläche (SELLE 1949). Von natürlichen Waldgesellschaften sind u. a. Inseln von Eichen-Hainbuchen-Wäldern eingesprengt. Während die Niedermoore noch ein geringes Molluskenleben ermöglichen, sind die Hochmoore ausgesprochen schneckenfeindlich. So erklärt sich das Fehlen von Gehäuseschnecken auf weite Strecken hin. Dies gilt auch für das Münsterland, wo *Balea perversa*, *Clausilia dubia*, *Laciniaria biplicata* und *Helicodonta obvolvata* schon seit langem nicht mehr vorkommen. In den Beckumer und Baum-Bergen dürften manche Arten sich noch längere Zeit gehalten haben, wie vereinzelte subfossile Funde zeigen.

Eine ausgesprochene Reliktfauna besitzen auch Steilhänge, Felspartien und Ruinen. Vor allem die ersteren tragen vielfach noch ursprünglichen Wald, der infolge der Unzulänglichkeit des Gebietes nicht gerodet wurde. Diese Stellen, oft nur wenige Quadratmeter groß, sind noch ungestört und spiegeln die ursprüngliche Fauna wider (vgl. die Massenkalkgebiete im Sauerland mit *Pyramidula rupestris*, *Iphigena rolphi*, *Daudebardia*; das Neandertal und manche Partien in den Beckumer Bergen und im Teutoburger Wald). Da die Umgebung ringsum vielfach völlig entwaldet ist, lassen sich Rückschlüsse auf die frühere Besiedlung des Gesamtgebietes und auch auf die Vegetation ziehen. Es ist daher durchaus möglich, auf Grund des relikthaften Vorkommens mancher Waldarten unter den Landschnecken auf eine ehemals weitere Verbreitung der Edellaubwälder zu schließen (Luzulo-Fagetum, Phyllitido-Aceretum, Melico-Fagetum, Cephalanthero-Fagetum) (vgl. auch Tab. 13). Ähnliche Verhältnisse liegen bei den Ruinen vor, doch wird hier das ursprüngliche Bild etwas gestört, da wahrscheinlich auch Arten mit dem Burgenbau eingeschleppt wurden. Im allgemeinen haben die Burgen zur Zeit ihres Baues in einem noch relativ ungestörten Gebiet gelegen.

Erst später wurden größere Teile des Waldes um die Burgen herum abgeholzt. An den Burgen bzw. Ruinen fanden die Mollusken aber optimale Bedingungen: Feuchtigkeit, Schatten, Wärme und gute Deckung. An Ruinen wie auch an natürlichen Felsen können Landschnecken Klimaänderungen bedeutend besser überstehen als in ökologisch eingengerteren Wäldern oder Gebüsch, da hier eine bedeutend größere Abwechslung im Biotop vorliegt. So ist auch von manchen Pflanzen bekannt, daß sie mit zunehmender Kälte auf Süd- und Südwestseiten von Burgen oder Felsen wandern und umgekehrt. Daher waren hier für manche Arten Ausweichbiotope gegeben (vgl. Tab. 13, Spalte 11, 12 und 13). So liegen z. B. die östlichsten Fundpunkte von *Iphigena rolphi* fast alle an Ruinen (Falkenburg, Sparrenburg, Kruckenburg; dagegen im Hönnetal, Neandertal und Siebengebirge noch reichlich in Wäldern vertreten). Es ist nicht anzunehmen, daß diese ziemlich seltene Art an den Ruinen immer nur eingeschleppt wurde.

Der starke Rückgang der stenöken *Vertigo moulinsiana* steht in engem Zusammenhang mit dem Verschwinden der Sümpfe. Die Art war früher weiter verbreitet (zahlreiche subfossile Funde, vgl. Karte 6) und hat heute noch einige Reliktposten inne, wobei aber auch hier eine langsame Abnahme festzustellen ist (vgl. die eindrucksvollen Karten bei KÜMMEL 1938 sowie die Verbreitungskarte von *V. moulinsiana* in Europa bei BUTOT & NEUTEBOOM 1958). Auch Waldarten sind vor Eingriff des Menschen am Niederrhein reichlich vertreten gewesen. Spärliche Reste leben noch heute in der Rheinaue: *Discus ruderratus*, *Helicodonta obvolvata*, *Acanthinula aculeata*, *Abida frumentum*, *Ena montana* (vgl. auch STEUSLOFF 1929). An die ehemals weite Verbreitung des Auenwaldes erinnern noch *Trichia striolata*, *Clausilia dubia* und *Vitrinobrachium breve*.

Besondere Beachtung verdienen in diesem Zusammenhang noch die Kalk-Halbtrockenrasen (Mesobrometen). Diese relativ xerotherme Pflanzengesellschaft kommt nur in Verbindung mit Kalkboden vor und stößt keilartig ins nordwestdeutsche Flachland vor, wo sie ihre Nordgrenze erreicht (BURRICHTER 1954). Es werden vorzugsweise warme Süd- und Südwesthänge besiedelt, und zwar dort, wo der Wald abgeholzt wurde. Daher findet sich diese Ersatzgesellschaft auch in allen Altersstadien. Bei fehlender Beweidung gehen die Mesobrometen schnell ins Gebüschstadium über. Als extremer Biotop sind die Kalk-Halbtrockenrasen relativ artenarm; jedoch findet sich eine typische Artenkombination mit *Helicella itala*, *Candidula unifasciata*, *Pupilla muscorum* und *Cecilioides acicula*, zum Teil in sehr hohen Individuenzahlen. Je nach dem Alter der Kalktriften treten andere Arten hinzu. Mit zunehmender Bewachsung nehmen die lichtliebenden Helicellen ab. So war beispielsweise *C. unifasciata* in den Jahren nach dem Krieg in den Beckumer Bergen (Brunsberg) nicht selten. Infolge starker Bewachsung war die Art jedoch 1960/61 erloschen. Sofern genügend Deckung und Feuchtigkeit vorhanden sind, treten in den Mesobrometen als Waldzeitrelikte auf: *Cochlodina laminata*, *Clausilia bidentata*, *Aegopinella nitidula*, *Nesovitrea hammonis* und *Discus rotundatus*. In typisch ausgebildeten Mesobrometen fehlen sie. Dagegen läßt sich im Gebüschstadium bereits wieder eine Zunahme feststellen. Liegen die Mesobrometen in Massenkalkgebieten mit reichlichen Spalten und Klüften (Sauerland), so harren auch *Clausilia parvula* und *Helicigona lapicida* noch aus. Lebende Tiere dieser Arten finden sich dann meist nur tief in den Spalten, wo es schattig und feucht genug ist, während man leere Schalen mit lebenden Helicellen zusammen findet. Zahlreiche vor mir im Sauerland untersuchte Mesobrometen dieser Art ließen oftmals den Schluß auf eine ehemals weitere Verbreitung des Waldes zu. In allen diesen Fällen handelt es sich um

außerordentlich kleine Reliktpopulationen, denen die mikroklimatischen und mikroorographischen Verhältnisse ein Ausharren ermöglichen. Schwierig gestaltet sich die Beantwortung der Frage nach dem Zeitpunkt der Einwanderung der südlichen wärme- und lichtliebenden Arten. Die Helicellen treten in den Alluvialablagerungen erst sehr spät auf. Es ist anzunehmen, daß diese Arten bereits vor dem Bewuchs mit dichtem Laubwald Nordwestdeutschland erreicht haben. Der Wald war anfangs sehr licht; die Temperaturen lagen aber bereits so hoch, daß ein Leben für diese Arten ohne weiteres möglich war. Zudem „hinkte der Wald im Postglazial hinter der Temperatur nach“. Die Helicellen waren also schon da, als die Mesobrometen entstanden, zumindest an einigen Stellen, z. B. dort, wo gerodet worden war. Außerdem ist ein Ausharren in den dealpinen Grasheiden wahrscheinlich möglich gewesen, da es sich hierbei keineswegs nur um Steilhänge gehandelt hat (vgl. BUDDE 1950). STEUSLOFF (1937) nimmt ein Vordringen von den Lößhängen des Mittelrheins von Süden her und aus den Seitentälern von Westen her an, ohne allerdings das Vorhandensein in diesen Gebieten erklären zu können.

Schließlich seien noch einige Arten genannt, die heute noch in erkennbarer Ausbreitung begriffen sind (vgl. STEUSLOFF 1937, 1949). So hat *Monacha cartusiana* in jüngster Zeit ihr Areal erheblich weiter nach Norden ausgedehnt (Niederrhein). Die Besiedlung erfolgte wohl von Frankreich und Belgien her. Die sehr licht- und wärmeliebende Art vermochte im ehemaligen Auenwald nicht zu leben; erst als dieser durch den Menschen in Trockenrasen umgewandelt wurde, fand sie günstige Bedingungen. *Perforatella rubiginosa* hat dagegen von Osten her ihr Areal weiter nach Westen ausgedehnt. Hier schuf der Mensch durch Anlage von Wiesen in den Talauen die Voraussetzung für das Vordringen. Gebüsche meidet die Art völlig. In alluvialen Ablagerungen ist *P. rubiginosa* bislang noch nicht gefunden worden, so daß ihre Einwanderung ins norddeutsche Flachland wohl erst in historischer Zeit erfolgt ist. Während LOENS (1894) in Westfalen nur zwei Exemplare aus dem Genist der Werse bei Münster kannte, ist die Art heute am Niederrhein und im Lippetal nicht selten.

4. Adventivfauna

Durch den im Laufe der letzten Jahrhunderte immer mehr zunehmenden Handel und Gütertausch und die vor allem seit den letzten hundert Jahren immer engeren Verkehrsbeziehungen ist es zur Einschleppung und Einbürgerung nicht einheimischer Schneckenarten gekommen. Die meisten Arten dürften dabei unbeabsichtigt durch den Menschen verschleppt sein. Als Beispiel für frühzeitige absichtliche Ansiedlung durch den Menschen ist *Helix pomatia* zu nennen, die im Mittelalter als Fastenspeise und Delikatesse eingeführt und gezüchtet wurde. Die Weinbergschnecke war aber nicht nur interglazial bereits in Nordwestdeutschland vorhanden, sondern sie erreichte auch im warmen Subboreal schon Schleswig-Holstein (Kjökkenmöddingablagerung am Nordufer des Windebyer Noors bei Karlshöhe-Eckernförde, JAECKEL jun. 1960), wobei wohl nicht anzunehmen ist, daß die Art damals als Speisetier eingeführt wurde. Es ist daher zu fragen, ob sich die Weinbergschnecke an warmen Stellen Nordwestdeutschlands seit jener Zeit nicht gehalten hat. Da sie aber gerade an zahlreichen Stellen, wo sie zu erwarten wäre, fehlt, ist dies unwahrscheinlich. Sie wurde also wohl an vielen Orten, vielleicht z. T. schon zur Römerzeit („roman snail“) nur eingeschleppt. Die nah verwandte *Helix aspersa* wird gelegentlich ebenfalls eingeführt und manchmal auch als Speisetier gehalten. Da sie in Hol-

land und Belgien einheimisch ist, können aber die Vorkommen am Niederrhein ursprünglich sein (vgl. STEUSLOFF 1939).

Die Beurteilung des rezenten Faunenbildes wird vor allem auch dadurch erschwert, daß manche einheimischen Arten, die lokal nicht ursprünglich vorkommen, in andere, manchmal recht nah gelegene Gebiete eingeführt werden. Das gilt z. B. für *Cepaea hortensis*, *C. nemoralis*, *Limax maximus*, *Arion hortensis*, *Trichia hispida*, *Helicella itala* und *Candidula unifasciata*.

Noch nicht entscheidbar ist die Frage, ob *Deroceras reticulatum* ursprünglich in Nordwestdeutschland vorkam.

Ich hatte früher (1957) angenommen, sie sei im westfälischen Raum einheimisch und bevorzuge die etwas gebirgigen Gebiete. Die Unterscheidung von *D. agreste* war von mir damals nach der Lage der Genitalorgane vorgenommen worden. Herr Dr. C. O. van REGTEREN ALTENA — Leiden konnte nun Material aus Westfalen nachprüfen und hält alles — nach eingehender Prüfung des Penis — für *D. reticulatum*. *D. agreste* ist daher mit Sicherheit noch nicht für unser Gebiet nachgewiesen worden. Immerhin bleibt es auffällig, daß *agrestis*-ähnliche Stücke mehr die Ebene zu besiedeln scheinen.

JAECKEL jun. (1960) und LOHMANDER (1959) halten *Zonitoides excavatus* für eingeschleppt. Das mag für Jütland zutreffen; in Nordwestdeutschland (Neuenburger Urwald, Wiesmoor) ist diese euatlantische Art aber sicherlich ursprünglich. Auf die Verbreitung von *Oxychilus alliarinus* ist in Zukunft besonders zu achten, da diese in Nordwestdeutschland autochthone Art in den letzten Jahren verschiedentlich in andere Biotope verschleppt worden ist. *Helicella obvia* ist in Westfalen mehrfach aufgetreten. Sie hält sich meist einige Jahre, wobei sich auch eine geringe Ausdehnung der Populationen beobachten läßt. Es hat den Anschein, als ob diese südöstliche Art im Postglazial zwar nicht mehr bis zu uns vorgedrungen ist, aber in Nordwestdeutschland durchaus leben könnte. *Cepaea nemoralis* und *Limax maximus* sind möglicherweise vor sehr langer Zeit bei uns eingeschleppt worden und haben sich eingebürgert. Die Arten fehlen an manchen Stellen. Da beide Arten z. T. heute noch in Ausbreitung begriffen sind, ist es schwierig zu entscheiden, ob diese Ausbreitung von eingeschleppten Populationen ausgeht. Da *Cepaea nemoralis* im Interglazial in Nordwestdeutschland schon vorhanden war, handelt es sich evtl. nur um die Endphase der seit dem Postglazial erfolgten Neubesiedlung des im Würmglazial geräumten Areals.

Mit Gemüse-, Frucht- und Blumenimporten sind u. a. bislang gelegentlich eingeführt worden: *Limax valentianus*, *Deroceras caruanae*, *Milax gagates*, *Helix aperta*, *Eobania vermiculata*, *Theba pisana*, *Ciliella ciliata*, *Trichia villosa*, *Monacha cartusiana*, *Cochlicella acuta*, *Helicella bolenensis*, *Cernuella neglecta*, *Helicella conspurcata* und *Zebrina detrita*. *Oxychilus draparnaudi* ist schon seit über hundert Jahren als eingeschleppt bekannt, hat sich auch an manchen Stellen bis heute gehalten, aber wohl nicht weiter ausdehnt.

V. Analyse der Faunenelemente

Beim Vergleich der Verbreitungsgebiete von Arten der verschiedensten Ländertiergruppen hat man schon seit langem bestimmte ähnliche wiederkehrende Areale zu Gruppen zusammengefaßt. In jüngerer Zeit unterschied REBEL (1932) acht 'Faunenelemente': eurosibirisch, boreal, alpin, boreoalpin, mediterran, atlantisch, pontisch und pontomediterran. Diese Begriffe werden aber den tatsächlichen Verhältnissen — vor allem bei den Landmollusken — nicht voll gerecht (vgl. auch SCHILDER 1952, DE LATTIN 1957, REINIG 1938, 1950). Es sollte grundsätzlich zwischen einem Verbreitungstypus und einer Ausbreitungstendenz unter-

Tab. 14 Chorologische Verbreitungstypen der Landschneckenarten in Nordwestdeutschland

	Paläarktisch	Europäisch	Westeuropäisch	Euatlantisch	Subatlantisch	Euatlantisch-mediterran	Südlich (mediterran)	Mitteleuropäisch	Boreoalpin	Alpin-karpathisch	Südöstlich	Ostlich	Adventiv
<i>Pomatias elegans</i>							+						
<i>Acicula lineata</i>						+							
<i>Acicula polita</i>								+					
<i>Carychium minimum</i>		+											
<i>Carychium tridentatum</i>		?											
<i>Azeca menkeana</i>			+										
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+	+											
<i>Cochlicopa lubricella</i>			+										
<i>Cochlicopa nitens</i>		?	+										
<i>Pyramidula rupestris</i>						+							
<i>Columella edentula</i>	+	+											
<i>Trunc. costulata</i>												+	
<i>Trunc. cylindrica</i>		+											
<i>Vertigo pusilla</i>		?	+										
<i>Vertigo antivertigo</i>		?	+										
<i>Vertigo moulinsiana</i>			+		+								
<i>Vertigo pygmaea</i>			+										
<i>Vertigo heldi</i>			?										
<i>Vertigo substriata</i>					+				+				
<i>Vertigo alpestris</i>									+				
<i>Vertigo parcedentata</i>									+				
<i>Vertigo angustior</i>			+										
<i>Orcula doliolum</i>											+		
<i>Abida secale</i>						+							
<i>Abida frumentum</i>											+		
<i>Chondrina avenacea</i>			+				+						
<i>Pupilla muscorum</i>	+	+											
<i>Pupilla sterri</i>	+												
<i>Pupilla bigranata</i>			+										
<i>Lauria cylindracea</i>				+			+						
<i>Vallonia pulchella</i>	+	+											
<i>Vallonia costata</i>	+	+											
<i>Vallonia adela</i>		?											
<i>Vallonia enniensis</i>			+				+						
<i>Acanthinula aculeata</i>			+										
<i>Spermodea lamellata</i>				+									
<i>Chondrula tridens</i>											+		
<i>Jaminia quadridens</i>			+				+						
<i>Ena montana</i>		+											
<i>Ena obscura</i>		+											
<i>Zebrina detrita</i>							+						
<i>Catinella arenaria</i>				+									

Forts. Tab. 14

	Paläarktisch	Europäisch	Westeuropäisch	Euatlantisch	Subatlantisch	Euatlantisch-mediterran	Südl. (mediterr.)	Mitteleuropäisch	Boreoalpin	Alpin-karpathisch	Südöstlich	Ostlich	Adventiv
<i>Succinea putris</i>	?	+											
<i>Succinea oblonga</i>	?	+											
<i>Oxyloma elegans</i>	?	+											
<i>Oxyloma sarsi</i>		?											
<i>Punctum pygmaeum</i>	+	+											
<i>Discus ruderatus</i>									+			+	
<i>Discus rotundatus</i>					+								
<i>Arion rufus</i>					+								
<i>Arion ater</i>				+									
<i>Arion circumscriptus</i>								+					
<i>Arion subfuscus</i>	?	+											
<i>Arion hortensis</i>					+								
<i>Arion intermedius</i>					+								
<i>Vitrina pellucida</i>	+	+											
<i>Vitrinobrachium breve</i>							+	+					
<i>Semilimax semilimax</i>								+					
<i>Semilimax kotulae</i>											+		
<i>Eucobresia diaphana</i>								+					
<i>Phenacolimax major</i>			+										
<i>Vitrea crystallina</i>		+											
<i>Vitrea contracta</i>		+											
<i>Vitrea diaphana</i>							+	+					
<i>Nesovitrea hammonis</i>	+	+											
<i>Nesovitrea petronella</i>		+											
<i>Aegopinella pura</i>		+											
<i>Aegopinella nitidula</i>					+								
<i>Aegopinella nitens</i>							+	+					
<i>Aegopinella epipedostoma</i>								+					
<i>Oxychilus cellarius</i>		+											
<i>Oxychilus draparnaudi</i>						+							+
<i>Oxychilus alliarius</i>				+									
<i>Oxychilus glaber</i>								+			+		
<i>Daudebardia rufa</i>											+	+	
<i>Daudebardia brevipes</i>											+	+	
<i>Zonitoides nitidus</i>	+	+											
<i>Zonitoides excavatus</i>				+									
<i>Milax rusticus</i>							+						
<i>Limax maximus</i>						+							
<i>Limax cinereoniger</i>		+											
<i>Limax flavus</i>								+					
<i>Limax tenellus</i>									+				
<i>Limax marginatus</i>		+								+			
<i>Deroceras laeve</i>	+	+											

	Paläarktisch	Europäisch	Westeuropäisch	Euatlantisch	Subatlantisch	Euatlantisch-mediterran	Südlich (mediterran)	Mitteleuropäisch	Borealpin	Alpin-karpathisch	Südöstlich	Östlich	Adventiv
<i>Deroceras reticulatum</i>		?					+						+
<i>Deroceras agreste</i>		?						+					
<i>Euconulus fulvus</i>	+	+											
<i>Cecilioides acicula</i>							+						
<i>Cochlodina laminata</i>		+											
<i>Cochlodina orthostoma</i>											+	+	
<i>Clausilia parvula</i>		?						+					
<i>Clausilia bidentata</i>					+								
<i>Clausilia dubia</i>											+		
<i>Clausilia cruciata</i>									+				
<i>Clausilia pumila</i>												+	
<i>Iphigena rolphi</i>			+										
<i>Iphigena ventricosa</i>		+											
<i>Iphigena plicatula</i>		+											
<i>Iphigena lineolata</i>			+										
<i>Laciniaria plicata</i>											+	+	
<i>Laciniaria biplicata</i>		+											
<i>Laciniaria cana</i>												+	
<i>Balea perversa</i>			+				+						
<i>Bradybaena fruticum</i>												+	
<i>Candidula unifasciata</i>							+	+					
<i>Candidula caperata</i>					+								+
<i>Helicopsis striata</i>			+					+					
<i>Trochoidea geyeri</i>								?					
<i>Helicella itala</i>					+								
<i>Helicella obvia</i>											+		+
<i>Monacha cartusiana</i>			+				+						
<i>Monacha cantiana</i>				+									
<i>Perforatella bidentata</i>												+	
<i>Perforatella incarnata</i>								+					
<i>Perforatella rubiginosa</i>												+	
<i>Trichia hispida</i>		+	+										
<i>Trichia sericea</i>								+					
<i>Trichia striolata</i>					+								
<i>Euomphalia strigella</i>											+		
<i>Helicodonta obvolvata</i>							+						
<i>Helicigona lapicida</i>					+								
<i>Arianta arbustorum</i>		+											
<i>I. isognomostoma</i>										+			
<i>Cepaea nemoralis</i>					+								
<i>Cepaea hortensis</i>		+											
<i>Helix pomatia</i>											+		+
<i>Helix aspersa</i>			+				+						+

schieden werden. Der Verbreitungstypus oder das Geo-Element ist statisch. Er gibt das rezente Verbreitungsgebiet an und wird daher auch als geographisches Faunenelement bezeichnet. Die Ausbreitungstendenz gibt Entstehungsgebiet und Herkunft an. Leider ist bislang nicht immer eine scharfe Trennung zwischen diesen beiden Begriffen durchgeführt worden. So handelt es sich bei der Bezeichnung ‚südöstliches Faunenelement‘ in den meisten Fällen nur um einen weit nach Nordwesten vorgeschobenen Flügel des ‚holomediterranen Elements‘, selten aber um ein echtes südöstliches (pontomediterranes) Element. Daher läßt sich auch kein ‚europäisches Element‘ ausscheiden. Es ist vom ‚mediterranen Element‘ nur schwierig zu trennen. Auch der Begriff ‚boreoalpin‘ ist nicht immer eindeutig (vgl. Kap. III). Eine zu einer bestimmten Ausbreitungstendenz gehörende Art muß heute nicht unbedingt den ganzen Raum einnehmen, der diesem Typus zukommt. Eine Deckung mit chorologischen Arealen ist nicht erforderlich, vielmehr kann es durch klimatische Änderungen zu manchmal schwierig zu deutenden Arealen kommen. Auch durch Eingriffe des Menschen können Arealgrenzen verschoben oder verwischt werden. Doch konzentrieren sich die Arealgrenzen von Artengruppen um ein bestimmtes Zentrum.

In Tab. 14 sind die Landschnecken-Arten Nordwestdeutschlands entsprechend den allgemein unterschiedenen chorologischen Verbreitungstypen aufgeführt. Da manche Arten mehreren Verbreitungstypen zugeordnet werden können, soll von einer prozentualen Aufgliederung abgesehen werden.

Für den nordwestdeutschen Raum möchte ich folgende Ausbreitungstendenzen unterscheiden: holo-mediterran, atlanto-mediterran, adriato-mediterran, ponto-mediterran, atlanto-britannisch, sibi-ro-asiatisch, holo-paläarktisch und zentro-europäisch.

In Abb. 20. ist das Verbreitungsareal von *Monacha cartusiana* als Beispiel einer holo-mediterranen Art dargestellt. Abb. 21 zeigt die Verbreitung von *Monacha (Ashfordia) granulata*, einer atlanto-britannischen Art, während Abb. 22 die Verbreitung von *Discus ruderatus*, einer sibi-ro-asiatischen Art, angibt, die im Westen eine boreoalpine Disjunktion zeigt, ohne im Glazial nach-

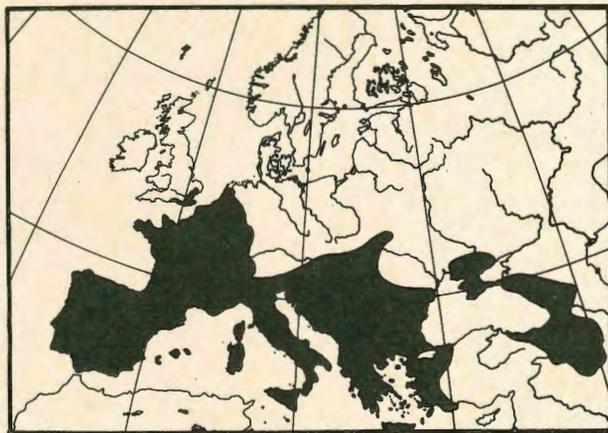


Abb. 20 Verbreitungsareal von *Monacha (Monacha) cartusiana* als Beispiel einer holo-mediterranen Art.

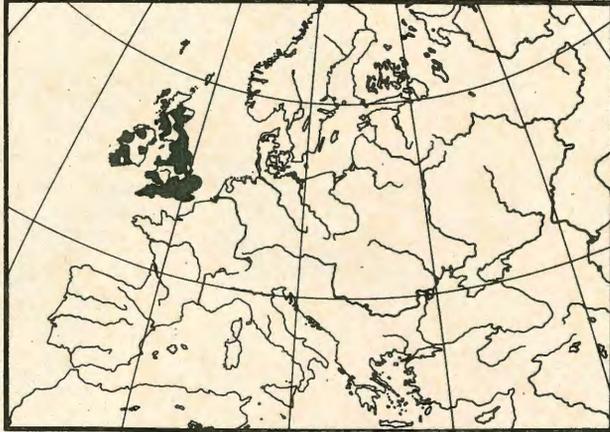


Abb. 21 Verbreitungsareal von *Monacha (Ashfordia) granulata* als Beispiel einer atlanto-britannischen Art.

gewiesen zu sein und als Glazialrelikt gelten zu können. Aus Abb. 23 ergibt sich der ungefähre Verlauf der Grenzen des holo-mediterranen, des sibiropazifischen und des atlanto-britannischen Elements.

Die Ausbreitungstendenzen der Landschnecken Nordwestdeutschlands verteilen sich wie folgt:

Holo-mediterran: *Pomatias elegans*, *Pyramidula rupestris*, *Vertigo moulinsiana*, *Vertigo angustior* (?), *Orcula doliolum*, *Pupilla sterri* (kaspisch-europäisch disjunct), *Vallonia enniensis* (?), *Jaminia quadridens*, *Ena obscura*, *Zebrina detrita*, *Oxyloma sarsi* (?), *Eucobresia diaphana*, *Vitrea crystallina*, *Vitrea contracta*, *Limax flavus*, *Deroceras reticulatum* (?), *Ceciloides acicula*, *Monacha cartusiana*, *Perforatella incarnata* (?), Rückzug im Süden), *Trichia sericea* (?), *Helix aspersa*. — Atlanto-mediterran: *Carychium tridentatum*, *Azeca menkeana*, *Truncatellina cylindrica*, *Abida secale*, *Pupilla bigranata*, *Lauria cylindracea*, *Acanthinula aculeata*, *Discus rotundatus*, *Arion rufus*, *Arion intermedius*, *Phenacolimax major*, *Aegopinella nitidula*, *Oxychilus cellarius*, *Limax maximus*, *Iphigena rolphi*, *Balea perversa*, *Candidula caperata*, *Helicella itala*, *Helicigona lapicida* (?), *Cepaea nemoralis*. — Adriato-mediterran: *Acicula lineata lineata*, *Acicula polita*, *Abida frumentum*, *Condrina avenacea*, *Arion hortensis*, *Vitrinobrachium breve* (?), *Semilimax semilimax* (?), *Vitrea diaphana*, *Aegopinella pura* (?), *Aegopinella nitens*, *Oxychilus draparnaudi*, *Milax rusticus*, *Limax cinereoniger*, *Limax marginatus*, *Iphigena lineolata*, *Candidula unifasciata*, *Helicodonta obvolvata*. — Ponto-mediterran: *Chondrula tridens* (?), *Daudebardia rufa*, *Daudebardia brevipes*, *Helicella obvia*, *Helix pomatia* (?). — Atlanto-britannisch: *Spermodea lamellata*, *Catinella arenaria*, *Acicula lineata inchoata*, *Arion ater*, *Oxychilus alliarius*, *Zonitoides excavatus*, *Clausilia bidentata* (?), *Cepaea hortensis* (?). — Sibiropazifisch: *Carychium minimum*, *Cochlicopa lubricella*, *Cochlicopa nitens*, *Columella edentula*, *Truncatellina costulata*, *Vertigo pusilla*, *Vertigo antivertigo*, *Vertigo pygmaea*, *Vertigo heldi* (?), *Vertigo substriata*, *Vertigo alpestris*, *Vertigo parcedentata genesii*, *Vallonia tenuilabris*, *Vallonia adela*, *Ena montana*, *Succinea putris*, *Succinea oblonga*, *Discus ruderratus*, *Arion circumscriptus*, *Arion*

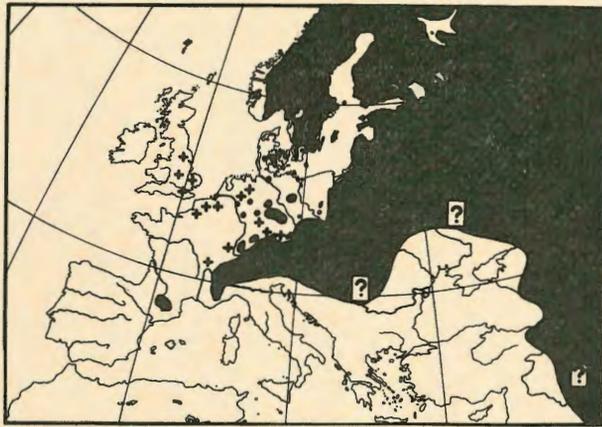


Abb. 22 Verbreitungsareal von *Discus ruderatus* als Beispiel einer sibi-ro-asiatischen Art. + fossile Fundpunkte (Interglazial und Postglazial nicht immer zu trennen). Infolge fehlender Angaben ist das geschlossene Areal nicht überall gesichert.

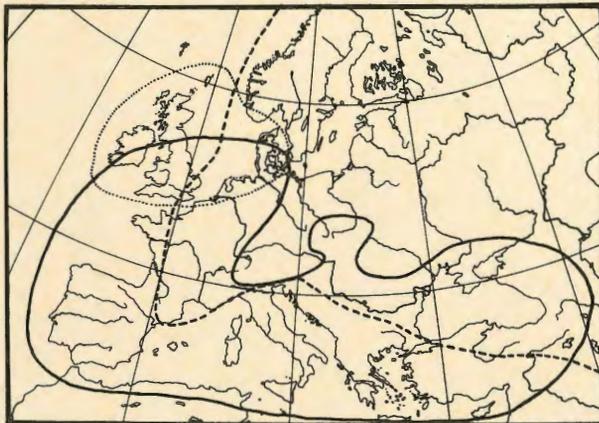


Abb. 23 Ungefäherer Verlauf der Arealgrenzen des holo-mediterranen (—), sibi-ro-asiatischen (----) und atlanto-britannischen (····) Faunenelements.

subfuscus, *Nesovitrea petronella*, *Limax tenellus*, *Deroceras laeve* (europäisch-ostasiatisch disjungiert), *Deroceras agreste* (?), *Cochlodina laminata*, *Cochlodina orthostoma*, *Iphigena ventricosa*, *Laciniaria plicata*, *Laciniaria cana*, *Bradybaena fruticum*, *Perforatella bidentata*, *Perforatella rubiginosa*, *Euomphalia strigella*. — Holo-paläarktisch: *Cochlicopa lubrica*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia pulchella*, *Vallonia costata*, *Oxyloma elegans* (= pfeifferi), *Punctum pygmaeum*, *Vitrina pellucida*, *Nesovitrea hammonis*, *Zonitoides nitidus*, *Euconulus fulvus*. Von den holo-paläarktischen Arten sind außer *Vitrina pellucida* und *Zonitoides nitidus* alle auch aus dem Periglazial Westfalens bekannt (*V. pellucida* kam sicherlich auch vor, die zarten Gehäuse wurden bei der starken Wasserbewegung zerrollt; *Z. nitidus* fehlte sicherlich infolge mangelnder Feuchtigkeit). Die holo-paläarktischen Arten stellen die eurytherme Ur-

fauna Nordwestdeutschlands dar. Einige dieser Arten wurden wahrscheinlich während der Eiszeit europäisch-ostasiatisch disjungiert. — Zentro-europäisch: Die Arten dieses Elements besitzen ein z. T. sehr zerrissenes Areal, so daß eine endgültige Aussage nicht immer möglich ist. Es handelt sich um folgende Arten: + *Clausilia parvula*, *Clausilia cruciata*, + *Clausilia dubia*, *Clausilia pumila*, + *Iphigena plicatula*, *Laciniaria biplicata*, + *Helicopsis striata*, *Monacha cantiana*, *Trichia hispida*, *Trichia striolata*, *Arianta arbustorum*, + *Isognomostoma isognomostoma*. Von diesen Arten sind nur *Trichia hispida*, *Arianta arbustorum* und *Clausilia pumila* im Periglazial Westfalens nachgewiesen. Dagegen lebten die mit + versehenen Arten während der Eiszeit in Süddeutschland. Auf eine ehemals weitere Verbreitung deuten Reliktareale außerhalb des heutigen Hauptverbreitungsgebietes hin: *Clausilia parvula* in den Südalpen (Balkan?), *Clausilia cruciata* in den Apennin, *Clausilia pumila* im Balkan, *Iphigena plicatula* in Italien, *Laciniaria biplicata* auf dem Balkan und *Monacha cantiana* in den Südostalpen und in der Toskana.

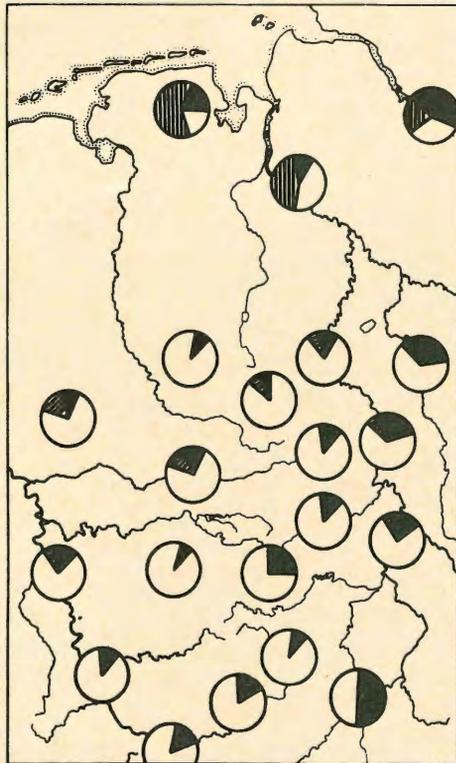


Abb. 24 Zoogeographische Lokalspektren in Nordwestdeutschland, dargestellt durch den relativen Anteil südlicher  östlicher  und westlicher  Elemente. 

Der prozentuale Anteil der einzelnen Elemente in Nordwestdeutschland beträgt:

holo-mediterran	16,0 %
atlanto-mediterran	16,0 %
adriato-mediterran	13,6 %
ponto-mediterran	4,0 %
atlanto-britannisch	6,4 %
sibiro-asiatisch	24,8 %
holo-paläarktisch	8,0 %
zentro-europäisch	9,6 %
ungewiß	1,6 %

In zoogeographischen Lokalspektren weichen die Anteile der einzelnen Faunenelemente naturgemäß erheblich vom Durchschnitt Nordwestdeutschlands ab. In Abb. 24 ist der relative Anteil der einzelnen Elemente für 21 Punkte Nordwestdeutschlands zusammengestellt. Hierfür wurden nur Punkte ausgewählt, deren Fauna annähernd vollständig bekannt ist und die alle den gleichen Anteil weitverbreiteter Arten besitzen. Diese Arten sowie einige unsichere Elemente blieben unberücksichtigt. Es ergeben sich dann etwa 40 ‚zoogeographische Differential- oder Zeigerarten‘, deren relativer Anteil für die einzelnen Punkte bestimmt wurde. Bei der Betrachtung derartiger Kleinräume unterscheidet man der Einfachheit halber zwischen ‚südlichen‘, ‚östlichen‘ und ‚westlichen‘ Arten. Unter ‚westlich‘ werden nur die zum atlanto-britannischen Element gehörenden Arten verstanden. Aus Abb. 24 wird ersichtlich, daß der Anteil des atlanto-britannischen Elements in Küstennähe am größten ist, aber noch tief bis ins Binnenland reicht (Niederrhein, Lippe- und Wesertal). Östliche Arten erreichen den größten Anteil im Elbe- und Leinetal, nehmen nach Süden und Südwesten aber stark ab. Doch zeigt sich am Vogelsberg noch einmal eine Steigerung. Südliche Arten im weitesten Sinne stellen an allen Orten — mit Ausnahme der Küstengebiete — die Hauptmasse. Besonders hoch ist der Anteil in relativ isolierten, warmen Flußtälern (Rhein-, Hönne-, Lahn- und Diemeltal) sowie in Gebieten mit vornehmlich südwest-exponierten Kalkhängen (Teutoburger Wald, Wesergebirge, Egge). Während im Neandertal und im Wesergebirge noch ein geringer Prozentsatz westlicher Arten zu verzeichnen ist, fehlen diese in den übrigen Gebieten völlig.

VI. Zusammenfassung

1. Nach Literaturangaben und Sammlungsmaterial sowie auf Grund eigener faunistischer Studien wurde die rezente, subfossile und postglaziale Verbreitung der Landschnecken Nordwestdeutschlands dargestellt. Bei 54 Arten wurden die hier verlaufenden Verbreitungsgrenzen durch Punktverbreitungskarten genauer festgelegt.

2. Für eine Reihe von Arten wird die Abhängigkeit der Aktivität von der relativen Luftfeuchtigkeit ermittelt. Die meisten Landschnecken haben ihr Optimum zwischen 70 % und 90 % relativer Luftfeuchtigkeit. Nur wenige Arten sind im Freien auch unter 50 % relativer Luftfeuchtigkeit aktiv.

3. In makroklimatisch trockenen Gebieten wird von den Landschnecken ein mikroklimatischer Ausgleich gesucht. Wo dieser Ausgleich nicht mehr möglich ist, findet die Art ihre natürliche Verbreitungsgrenze.
4. In Gebieten mit hohen Niederschlägen wird bei manchen Clausiliiden das Clausilium reduziert (Beispiel *Cochlodina laminata*).
5. Bei den Arioniden gehen die größten Arten mit der relativ kleineren Oberfläche am weitesten nach Norden (Skandinavien). Kleinere Arten sind in trockeneren Gebieten auf Biotope mit höherer Feuchtigkeit angewiesen.
6. Ein Vergleich der Areale wärmeliebender Arten mit den durch Zusammenfassung mehrerer meteorologischer Faktoren ermittelten Ozeanitäts- und Kontinentalitätszonen ergibt eine gute Übereinstimmung.
7. An etwa 500 Fundpunkten, an denen aktive Tiere beobachtet wurden, vorgenommene LUX-Messungen machen eine Unterscheidung zwischen lichtliebenden, lichtfliehenden und lichtindifferenten Arten möglich.
8. Die höheren Artenzahl auf Kalkboden wird bestätigt und der positive Einfluß kalkhaltigen Bodens auf die Entwicklung experimentell geprüft. Bei Kalkmangel ist die Mortalität von *Trichia hispida* erhöht, während *Helicella itala* weniger Windungen baut.
9. An etwa 400 Fundpunkten wurde in 4000 Einzelmessungen der pH-Wert des Bodens gemessen. Mit steigendem pH-Wert nehmen Arten- und Individuenzahl zu (limitierende Werte im Untersuchungsgebiet bei pH 4 und pH 8). Ein Maximum wird bei pH 7 erreicht. Oberhalb des Neutralpunktes sinken Arten- und Individuenzahl wieder ab.
10. Im atlantischen Bereich sind die Südhänge, in trockeneren Gebieten die Nordhänge reicher besiedelt.
11. Es wird die vertikale Verbreitung (unter Ausschluß des Harzes) angegeben.
12. Von den Landschnecken Nordwestdeutschlands sind bislang 61 % bereits präglazial bekannt; aus verschiedenen Interglazialen sind insgesamt 79 % der rezenten Arten in Nordwestdeutschland nachgewiesen; 24 % haben die letzte Eiszeit am Ort überdauert (im gesamten mitteleuropäischen Raum etwa 30 %). Alle Würm-Überdauerer stellen Arten mit einer heute sehr weiten Verbreitung dar.
13. Durch Isolierung während einer Eiszeit ist es in Südengland zur Rassenbildung gekommen (*Acicula lineata inchoata*, *Truncatellina cylindrica britannica*).
14. Im Zuge der postglazialen Besiedlung wanderten ein: aus dem Osten 13 %, aus dem Süden 15 %, aus dem Westen (Südengland) 10 %, aus dem Südwesten 26 % und aus dem mediterranen Großrefugium 18 % der Arten. Für 18 % der Einwanderer läßt sich das Refugium nicht genau ermitteln.
15. Die postglaziale Einwanderung einer Reihe von Landschnecken wird im einzelnen mit der Waldgeschichte diskutiert.
16. Der große Einfluß des Menschen in historischer Zeit zeigt sich in stark unterschiedlichem Molluskenbesatz ähnlicher Biotope. Moor- und Heidegebiete sind fast ohne Landschnecken. Burgen und Ruinen stellen gute Ausweichbiotope dar. Kalk-Halbtrockenrasen weisen neben neu eingewanderten wärme- und licht-

liebenden Arten häufig noch reliktdre Waldarten auf. In jüngerer Zeit eingewandert und noch in Ausdehnung begriffen sind *Monacha cartusiana* und *Perforatella rubiginosa*.

17. Mit Gemüse-, Frucht-, Blumen-, Futtermittel- und Samen-Importen sind zahlreiche südliche Arten nach Nordwestdeutschland eingeschleppt worden. Da auch lokal autochthone Arten verschleppt werden, ist diese Arealausweitung bei manchen Arten von einer natürlichen Ausbreitung kaum zu trennen.

18. Bei der zoogeographischen Analyse wird zwischen Verbreitungstypus (statisch, chorologisch) und Ausbreitungstendenz (dynamisch, chronologisch) unterschieden. Die Landschnecken Nordwestdeutschlands lassen sich folgenden Ausbreitungstendenzen zuordnen: holo-mediterran (16,0 ‰), atlanto-mediterran (16,0 ‰), adriato-mediterran (13,6 ‰), ponto-mediterran (4,0 ‰), atlanto-britannisch (6,4 ‰), sibi-ro-asiatisch (24,8 ‰), holo-paläarktisch (8,0 ‰), zentroeuropäisch (9,6 ‰), (ungewiß 1,6 ‰).

19. Die holo-paläarktischen Arten stellen die Urfauna dar. Sie sind eurytherm und lebten fast alle bereits während der letzten (Würm-) Eiszeit in Westfalen. In Süddeutschland ist der Anteil der Periglazial-Arten größer.

20. Für zoogeographische Lokalspektren wird der relative Anteil ‚zoogeographischer Differential- oder Zeigerarten‘ bestimmt.

Schriftenverzeichnis

- Adam, W.: Révision des Mollusques de la Belgique I. Mollusques terrestres et dulcicoles. — Mém. Mus. roy. d'Hist. nat. Belg., 106 : 1 — 298, Bruxelles 1947.
- Altum, B.: Nachlese der Schnecken Westfalens. — Natur u. Offenbarung, 14 : 571 — 572, Münster (Westf.) 1868.
- Andreae, A.: Landschnecken aus Central- Ostasien. — Mitth. Roemer-Mus., 12 : 1 — 14, Hildesheim 1900.
- Andres, H., Geisenheyner, L., & Le Roi, O.: Bericht über die zwölfte Versammlung des Botanischen und des Zoologischen Vereins. — S.-B. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1911 : 43 — 48, Bonn 1912.
- Andres, H., & Petri, W.: Versammlung zu Stromberg am 6. und Exkursionen in der Umgebung Strombergs und am Rothenfels (bei Münster a. Stein) am 6. und 7. Juni 1933. — S.-B. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., D 1932/33 : 70 — 71, Bonn 1934.
- Ant, H.: Die Schnecken und Muscheln der Umgebung von Hamm. — Natur u. Heimat, 16 (3) : 88 — 98, Münster (Westf.) 1956.
- , Westfälische Nacktschnecken. — Natur u. Heimat, 17 (1) : 1 — 20, Münster (Westf.) 1957.
- , Die Verbreitung von *Pomatias elegans* in Westfalen. — Arch. Moll., 86 (1/3) : 57 — 61, Frankfurt (M) 1957.
- , Die Weinbergschnecke in Westfalen. — Natur u. Heimat, 17 (4) : 104 — 108, Münster (Westf.) 1957.
- , Landschnecken auf Korallenoolith der Nammer Klippen. — Natur u. Heimat, 18 (3) : 82 — 88, Münster (Westf.) 1958.
- , Beobachtungen zur Ökologie und Biologie einiger Landschnecken im Naturschutzgebiet 'Uphoffs Busch' bei Ochtrup. — Natur u. Heimat, 19 (2) : 44 — 53, Münster (Westf.) 1959.
- , Zur Frage der Artberechtigung, der Synonymie und der Verbreitung von *Vertigo heldi* (CLESSIN, 1877). — Arch. Moll., 90 (4/6) : 165 — 169, Frankfurt (M) 1961.
- , Die wärm-periglaziale Molluskenfauna des Lippe- und Ahse-Tales bei Hamm. — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1963 : 77 — 86, Stuttgart 1963.
- , Eine neue Nacktschnecke, *Boettgerilla (pallens?) vermiformis*, in Westfalen. — Natur u. Heimat, 23, Münster (Westf.) 1963 (im Druck).
- , Liste der bisher im Naturschutzgebiet Heiliges Meer und seiner näheren Umgebung sowie am Uffelner Kalkberg festgestellten Land- und Süßwassermollusken. — Natur u. Heimat, 23, Münster (Westf.) 1963 (im Druck).
- Arends, A. W., & Pouderoyen, L. P.: Over het voorkomen van *Vitrina (Eucobresia) diaphana* DRAP. in Nederland. — Basteria, 21 (1/2) : 6 — 11, Lisse 1957.
- Averdieck, F., & Döbling, H.: Das Spätglazial am Niederrhein. — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., 4 : 341 — 362, Krefeld 1959.
- Bach, M.: Systematisches Verzeichniss der bis jetzt bei Boppard, Trier und einigen anderen Orten der preußischen Rheinprovinz aufgefundenen Mollusken. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl., 1 : 13 — 16, Bonn 1844.
- , *Helicophanta brevipes* DRAP. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl., 1 : 49 — 50, Bonn 1844.
- , Conchyliologische Bemerkungen. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 7 : 217 — 221, Bonn 1850.
- Bärtling, R.: Das Diluvium des niederrheinisch-westfälischen Industriebezirks und seine Beziehungen zum Glazialdiluvium. — Z. dtsh. Geol. Ges., Mon.-Ber., 64 (3) : 155 — 177, Stuttgart 1913.
- Bayer, Ch.: On an aberrant form of *Truncatellina* found in the Netherlands. — Zool. Meded., 20 : 206 — 210, Leiden 1938.
- Benthem Jutting, W. S. S. van: Mollusca (I). A. Gastropoda Prosobranchia et Pulmonata. — Fauna van Nederland, 7 : 1 — 387, Leiden 1933.
- , Lijst van Gemeenten als Vindplaatsen van Nederlandsche Mollusken. — Basteria, 11 (1/3) : 54 — 86, Lisse 1947.
- , Land- en zoetwatermollusken van Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog. — Basteria, 20 (2/3) : 41 — 61, Lisse 1956.
- Bertkau, P.: Bericht über die Herbstversammlung des naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande, Westfalens und des Reg. Bez. Osnabrück am 6. Oktober 1889 zu Bonn. — Correspondenzbl. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 1889 (2) : 55 — 73, Bonn 1889.

- Beyer, H.: Die Tierwelt der Quellen und Bäche des Baumbergegebietes. — Abh. westf. Prov. mus., 3 : 9 — 187, Münster (Westf.) 1932.
- , Über das Vorkommen der Landdeckelschnecke *Pomatias elegans* MÜLL. in Westfalen. — Natur u. Heimat, 3 (3) : 83 — 84, Münster (Westf.) 1936.
- Blum, J.: Die Schneckenfauna von Schaumburg in Nassau. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 16 : 180 — 182, Frankfurt (M) 1884.
- Blumberger, W.: Untersuchungen über den Calciumstoffwechsel bei Pulmonaten. — Diss. Köln 1959.
- Blume, W.: *Laciniaria plicata* DRAP. im Taunus. — Arch. Moll., 73 (2/3) : 125 — 126, Frankfurt (M) 1941. [Berichtigung p. 221].
- Boeckel, W.: Die Schneckenfauna eines alluvialen Kalktufflagers bei Dermbach (Rhön). — Arch. Moll., 69 : 169 — 173, Frankfurt (M) 1937.
- Boettger, C. R.: Land- und Süßwasserconchylienfauna der deutschen nordfriesischen Inseln. Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 39 : 14 — 17, Frankfurt (M) 1907.
- , Die Clausilien einiger Taunus-Ruinen. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 53 : 25 — 27, 48, Frankfurt (M) 1911.
- , Die Molluskenfauna der preußischen Rheinprovinz. — Arch. Naturgesch., 78 A (8) : 149 — 310, Berlin 1912.
- , Das Vorkommen der Landschnecke *Vertigo (Vertigo) moulinsiana* DUP. in Deutschland und ihre zoogeographische Bedeutung. — S.-B. Ges. naturforsch. Freunde, 1936 (1/3) : 101 — 113, Berlin 1936.
- , Bemerkungen über die in Deutschland vorkommenden Bernsteinschnecken (Fam. Succineidae). — Zool. Anz., 127 (3/4) : 49 — 64, Leipzig 1939.
- , Die Nordgrenze der Nachtschnecke *Milax rusticus* MILLET in Westdeutschland. — Arch. Moll., 78 (1/3) : 53 — 56, Frankfurt (M) 1949.
- , Zur Kenntnis der großen Wegschnecken (*Arion* s. str.) Deutschlands. — Arch. Moll., 78 (4/6) : 169 — 186, Frankfurt (M) 1949.
- , Ein Albino der Nachtschnecke *Limax cinereoniger* WOLF. — Arch. Moll., 79 (4/6) : 127 — 128, Frankfurt (M) 1950.
- , Die westeuropäische Landschnecke *Zonitoides excavatus* BEAN in Deutschland. — Arch. Moll., 79 (4/6) : 129 — 130, Frankfurt (M), 1950.
- , Die Nordgrenze der Nachtschnecke *Milax rusticus* MILLET in Westdeutschland. — Arch. Moll., 81 (1/3) : 86 — 87, Frankfurt (M) 1952.
- , Land- und Süßwasserschnecken der Insel Sylt (Nordfriesische Inseln). — Arch. Moll., 82 (4/6) : 147 — 150, Frankfurt (M) 1953.
- , Die Molluskenfauna des Interglazials von Lehringen bei Verden in Niedersachsen. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Abh., 100 (2) : 247 — 285, Stuttgart 1954.
- , Höhlenfauna und Glazialzeiten. — Verh. dtsh. Zool. Ges. Graz 1957 : 125 — 127, Leipzig 1958.
- Boettger, O.: Zur Molluskenfauna des Vogelsberges. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 10 : 108, Frankfurt (M) 1878.
- , Clausilien aus dem Rhöngebirge. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 11 : 51 — 52, Frankfurt (M) 1879.
- , Zur Fauna von Homberg (Kassel). — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 11 : 83 — 86, Frankfurt (M) 1879.
- , Zur Molluskenfauna der Eifel. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 12 : 15 — 17, Frankfurt (M) 1880.
- , Ein Fundort von *Daudebardia brevipes* FÉR. westlich des Rheins. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 18 : 145 — 146, Frankfurt (M) 1886.
- , Die Entwicklung der *Pupa*-Arten des Mittelrheingebietes in Zeit und Raum. — Jb. Nass. Ver. Naturk., 42 : 227 — 327, Wiesbaden 1889.
- Borcherding, F.: Ein Beitrag zur Molluskenfauna der Küste des nordwestlichen Deutschlands. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 12 : 21 — 25, Frankfurt (M) 1880.
- , Zur Molluskenfauna von Osnabrück. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 12 : 89 — 96, 101 — 103, Frankfurt (M) 1880.
- , Zur Verbreitung der *Vitrina diaphana* DRAP. im nordwestlichen Deutschland. — Malakozool. Bl., 12 : 83 — 84, Cassel 1880.
- , Zur Molluskenfauna des Artlandes. Quakenbrück und Umgebung. — Malakozool. Bl., N. F. 3 : 142 — 149, Cassel 1880.
- , *Hyalina Draparnaldi* BECK im nordwestlichen Deutschland. — Malakozool. Bl., N. F. 4 : 1 — 10, Taf. 1, Kassel 1881.

- , Fünf Tage im Teutoburger Walde. — Malakozool. Bl., N. F. 4 : 11 — 31, Kassel 1881.
- , Beitrag zur Molluskenfauna der nordwestdeutschen Tiefebene. — Malakozool. Bl., N. F. 3 : 142 — 149, Cassel 1881.
- , Beiträge zur Molluskenfauna des nordwestlichen Deutschlands. — Malakozool. Bl., N. F. 5 : 83 — 109, Kassel & Berlin 1882.
- , Die Molluskenfauna der nordwestdeutschen Tiefebene. — Abh. Naturw. Ver. Bremen, 8 (1) : 255 — 363, Bremen 1883.
- , Nachtrag zur Molluskenfauna der nordwestdeutschen Tiefebene. — Abh. Naturw. Ver. Bremen, 8 : 551 — 557, Bremen 1883.
- , Verzeichnis der bis jetzt von Lüneburg und Umgegend bekannten Mollusken. — Jh. naturw. Ver. Fürstentum Lüneb., 9 (1883/84) : 71 — 100, Lüneburg 1884.
- , Zweiter Nachtrag zur Molluskenfauna der nordwestdeutschen Tiefebene. — Abh. naturw. Ver. Bremen, 9 (2) : 141 — 166, Bremen 1885.
- , Beiträge zur Mollusken-Fauna der nordwestdeutschen Tiefebene nebst einigen allgemeinen faunistischen und sonstigen auf das Gebiet bezüglichen Bemerkungen. — Jh. naturw. Ver. Fürstentum Lüneb., 10 (1885/87) : 43 — 72, Lüneburg 1887.
- , Dritter Nachtrag zur Molluskenfauna der nordwestdeutschen Tiefebene nebst Bemerkungen über die Fauna, insbesondere der Mollusken, des Zwischenahner Meeres, des Dümmer Sees und des Steinhuder Meeres. — Abh. naturw. Ver. Bremen, 10 : 335 — 367, Bremen 1888.
- , Vier Wochen in Nassau an der Lahn. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 22 : 65 — 81, Frankfurt (M) 1890.
- , Die Tierwelt, besonders des Regierungsbezirks Stade. — Landesk. Reg.-Bez. Stade, 1 : 181 — 212, Bremen 1909.
- Boycott, A. E.: The oecology of British land Mollusca, with special reference to those of ill-defined habitat. — Proc. Malacolog. Soc. London, 18 (5) : 213 — 224, London 1929.
- Brandes, R., & Krüger, F.: Neue physikalisch-chemische Beschreibung der Mineralquellen zu Pyrmont nebst naturgeschichtlicher Darstellung ihrer Umgebung. — Pyrmont 1826.
- Brandt, R.: Verzeichnis der Weichtiere der Hamburgischen Umgebung. — Verh. Ver. naturw. Heimatforsch., 26 (1937) : 71 — 84, Hamburg 1938.
- , Die Molluskenfauna des Segeberger Gipsberges. — Arch. Moll., 75 (5/6) : 273 — 275, Frankfurt (M) 1943.
- Brelie, G. v. d., Kilpper, K. u. Teichmüller, R.: Das Pleistozän-Profil von Frimmersdorf an der Erft. — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., 4 : 179 — 196, Krefeld 1959.
- Brelie, G. v. d., Rein, U., Klusemann, H., Teichmüller, R., & Wortmann, H.: Pleistozänprofile im Essener Raum. — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1956 : 113 — 132, Stuttgart 1956.
- Brockhausen, H.: Eine botanische Exkursion um Rheine. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1908 : 73 — 77, Bonn 1909.
- Brockmeier, H.: Einige seltenere Schnecken von Grevenbrück im südlichen Westfalen und *Helix lapicida* L. ohne Carina. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges. 19 : 103 — 105, Frankfurt (M) 1887.
- , Auffällige Erscheinungen in der Verbreitung von Land- und Süßwassermollusken am Niederrhein. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1907 : 95 — 97, Bonn 1908.
- , Lößbildung und Lößschnecken. — Z. dtsh. geol. Ges., 83 (8) : 584 — 594, Stuttgart 1932.
- Bruggen, A. C. van: New data on recent Dutch Mollusca, a critical compilation, 1. — Basteria, 21 (3) : 46 — 52, Lisse 1957.
- , New data on recent Dutch Mollusca, a critical compilation, 2. — Basteria, 21 (4/5) : 74 — 82, Lisse 1957.
- Brunnacker, M. & K.: Gehäuseschneckenfauna und Boden. — Zool. Anz., 163 (5/6) : 128 — 134, Leipzig 1959.
- Budde, H.: Pollenanalytische Untersuchung eines Sauerländischen Moores bei Lützel. — Decheniana, 97 B : 169 — 187, Bonn 1938.
- , Die ursprünglichen Wälder des Ebbe- und Lennegebirges im Kreise Altena auf Grund pollenanalytischer, forstgeschichtlicher und floristischer Untersuchungen. — Decheniana, 98 B : 165 — 207, Bonn 1939.
- , Versuch einer Rekonstruktion der Vegetation Westfalens in der älteren Nachwärmezeit von 500 v. Chr. bis 1000 n. Chr. — Natur und Heimat, 10 (3) : 127 — 132, Münster (Westf.) 1950.
- , Die Pflanzengesellschaften der Wälder, Heiden und Quellen im Astengebirge, Westfalen. — Decheniana, 105/106 : 219 — 245, Bonn 1951/52.

- Budde, H., & Brockhaus, W.: Die Vegetation des Südwestfälischen Berglandes. — *Dedheniana*, 102 B : 47 — 275, Bonn 1954.
- Budde, H., & Steusloff, U.: Drei Torflager aus der Allerödzeit in den jungdiluvialen Absätzen der Emscher und der Lippe. — *Natur und Heimat*, 11 (2) : 33 — 39, Münster (Westf.) 1951.
- Büdel, J.: Die räumliche und zeitliche Gliederung des Eiszeitklimas. — *Naturwiss.*, 36 : 105 — 112, 133 — 139, Berlin 1949.
- , Die Klimaphasen der Würmeiszeit. — *Naturwiss.*, 37 (19) : 438 — 449, Berlin 1950.
- , Die Klimazonen des Eiszeitalters. — *Eiszeitalter und Gegenwart*, 1 : 16 — 26, Öhringen (Württ.) 1951.
- , Die „periglazial“-morphologischen Wirkungen des Eiszeitklimas auf der ganzen Erde. — *Erdkunde*, 7 : 249 — 266, Bonn 1953.
- , Die Gliederung der Würmkaltzeit. — *Würzb. Geogr. Arb.*, 8 : 1 — 45, Würzburg 1960.
- Burrichter, E.: Wald- und Forstgeschichtliches aus dem Raum Iburg, dargestellt auf Grund pollenanalytischer und archivalischer Untersuchungen. — *Natur und Heimat*, 12 (2) : 33 — 45, Münster (Westf.) 1952.
- , Die Wälder des Meßtischblattes Iburg, Teutoburger Wald. — *Abh. Landesmus. Naturk.*, 15 (3) : 1 — 92, Münster 1953.
- , Die Halbtrockenrasen im Teutoburger Wald bei Iburg und Laer. — *Natur und Heimat*, 14 (2) : 39 — 45, Münster (Westf.) 1954.
- Butot, L. J. M., & Neuteboom, W. H.: Over *Vertigo moulinsiana* (DUPUY) en haar voorkomen in Nederland. — *Basteria*, 22 (2/3) : 52 — 63, Lisse 1858.
- Büttner, K.: Die Land- und Süßwasser-Mollusken der Insel Langeoog. — *Arch. Moll.*, 56 : 82 — 86, 180, Frankfurt (M) 1924.
- , Die Molluskenfauna der Umgebung von Arnberg. — *Abh. Westf. Prov. mus. Naturk.*, 3 : 189 — 194, Münster (Westf.) 1932.
- Clasen, I.: Über einen neuen Fundort der Rauschschnecke *Daudebardia rufa* DRAPARNAUD in Niedersachsen. — *Beitr. Naturk. Niedersachs.*, 4 (4) : 120 — 121, Osnabrück 1951.
- Claudius, W.: Flüchtige Blicke in die Natur des Südrandes des Herzogthums Lauenburg. — *Jh. naturwiss. Ver. Fürstenth. Lüneb.*, 2 : 118 — 119, Lüneburg 1866.
- Clauss, E.: Neue Landschneckenfunde am Nordostrand des Harzes. — *Arch. Moll.*, 90 (4/6) : 181 — 183, Frankfurt (M) 1961.
- Clessin, S.: Mollusken aus der Rhön. — *Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges.*, 16 : 186 — 188, Frankfurt (M) 1884.
- Dalsum, J. v.: Over het voorkomen van *Fruticicola striolata* (C. PFEIFFER, 1828) in Nederland. — *Basteria*, 12 (1) : 4 — 7, Lisse 1948.
- Davis, A.-G.: On the geological history of some of our snails, illustrated by some Pleistocene and Holocene deposits in Kent and Surrey. — *J. Conch.*, 23 (11) : 355 — 364, London 1953.
- , *Truncatellina cylindrica britannica* (PILSBRY) in Dorset and Isle of Wight. — *J. Conch.*, 24 (2) : 61 — 62, London 1955.
- Degner, E.: Zur Molluskenfauna der Halligen. — *Arch. Moll.*, 57 : 75 — 78, Frankfurt (M) 1925.
- , Zur Molluskenfauna des Egge-Gebirges. — *Arch. Moll.*, 59 : 150 — 155, Frankfurt (M) 1927.
- , Über das Fleisch- und Kalkbedürfnis von *Cepaea nemoralis* L. — *Arch. Moll.*, 60 : 209 — 213, Frankfurt (M) 1928.
- , Bemerkenswerte Molluskenfunde aus Schleswig-Holstein. — *Arch. Moll.*, 65 : 18 — 20, Frankfurt (M) 1933.
- Dieckhoff, P.: Das Pflanzen- und Tierleben in den Bergwerken. — *Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst*, 24 : 43 — 44, Münster (Westf.) 1896.
- Die mar, F. H.: Die Molluskenfauna von Cassel. — *Ber. Ver. Naturk.*, 26/27 (1878/1880) : 91 — 122, Cassel 1880.
- , Ein Fundort für *Daudebardia* und *Acme*. — *Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges.*, 12 : 109 — 110, Frankfurt (M) 1880.
- , Spangenberg. Zur Molluskenfauna von Cassel. — *Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges.*, 13 : 51 — 53, Frankfurt (M) 1881.
- , Zur Molluskenfauna von Cassel. Zierenberg. — *Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges.*, 14 : 11 — 18, Frankfurt (M) 1882.

- , Einiges über die Daudebardien der Molluskenfauna von Kassel. I. II. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 14 : 44 — 47, 89 — 91, Frankfurt (M) 1882.
- , Zur Molluskenfauna von Cassel. Das Ahnathal. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 15 : 74 — 79, Frankfurt (M) 1883.
- , Die Molluskenfauna von Niederhessen. — Festschr. Ver. Naturk. Cassel 50-j. Best. 1886 : 184 — 194, Cassel 1886.
- Dietz, C., Grahle, H. O., & Müller, H.: Ein spätglaziales Kalkmudde-Vorkommen im Seck-Bruch bei Hannover. — Geol. Jb., 76 : 67 — 102, Hannover 1958.
- Dobbrück, L.: Zur Molluskenfauna der Umgebung von Arnberg. — Abh. westf. Prov. mus. Naturk., 5 (2) : 3 — 4, Münster (Westf.) 1934.
- Dunker, W.: Conchylien, welche sich in der Grafschaft Schaumburg und der Umgegend finden. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 19 : 82 — 86, Münster (Westf.) 1891.
- Eckstein, K.: Die Mollusken aus der Umgegend von Gießen. — Ber. Oberhess. Ges. Natur.-Heilk., 22 : 187 — 193, Gießen 1883.
- Ehrmann, P.: Mollusca. — Tierwelt Mitteleuropas, 2 (1) : 1 — 264, Leipzig 1933.
- Eisenach, : Naturgeschichtliche Mittheilungen aus dem Kreise Rotenburg. II. — Ber. Wetterau. Ges. Naturk., 1883/85 : 1 — 48, Hanau 1885.
- Farwick, B.: Die Bernsteinschnecken (*Succinea*) Westfalens. — Natur u. Offenbarung, 20 : 40 — 45, Münster (Westf.) 1874.
- , Zur Kenntnis der einheimischen Schnecken. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 3 (1874) : 26 — 33, Münster (Westf.) 1875.
- , Verzeichniss der Weichthiere Westfalens und Lippe-Dehmold's nach den darüber bekannt gewordenen Materialien und eigenen Beobachtungen. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 4 (1875) : 49 — 57, Münster (Westf.) 1876.
- , Thierwelt des Viersener Gebietes. — Correspondenzbl. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 1892 (1) : 60, Bonn 1892.
- Firbas, F.: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. — Jena 1949, 1952.
- , Die quartäre Vegetationsentwicklung zwischen den Alpen und der Nord- und Ostsee. — Erdkunde, 5 (1) : 6 — 15, Bonn 1951.
- Flohn, H.: Allgemeine atmosphärische Zirkulation und Paläoklimatologie. — Geol. Rdsch., 40 : 153 — 178, Stuttgart 1952.
- , Studien über die atmosphärische Zirkulation in der letzten Eiszeit. — Erdkunde, 7 : 266 — 275, Bonn 1953.
- Forcart, L.: Die Taxonomie und Nomenklatur der als *Succinea elegans* und *Succinea pfeifferi* bekannten Bernsteinschnecken. — Arch. Moll., 85 (1/3) : 15 — 17, Frankfurt (M) 1956.
- , Taxionomische Revision paläarktischer Zonitinae, I. — Arch. Moll., 86 (4/6) : 101 — 136, Frankfurt (M) 1957.
- , Taxionomische Revision paläarktischer Zonitinae, II. — Arch. Moll., 88 (1/3) : 7 — 34, Frankfurt (M) 1959.
- , Die paläarktischen Arten des Genus *Columella* (Moll., Styl., Pupillidae). — Ver. Naturf. Ges. Basel, 70 (1) : 7 — 18, Basel 1959.
- Franz, H.: Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. — Zoogeographica, 1 : 551 — 565, Jena 1933.
- Franz, V.: Die mitteldeutsche Frühlingspforte. — Abh. Ber. Naturk. Vorgesch., 8 (2) : 79 — 85, Magdeburg 1950.
- Frenzel, B.: Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Rekonstruktionsversuch der letzt-eiszeitlichen und wärmezeitlichen Vegetation Nord-Eurasiens. — Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math.-naturwiss. Kl., 1960 (6) : 287 — 453, 2 Karten, Wiesbaden 1960.
- Furon, R.: Causes de la répartition des êtres vivants. — Paris 1958.
- Gaschott, O.: Molluskenfauna der Rheinpfalz. I. Rheinebene und Pfälzerwald. — Mitt. Pfälz. Ver. Naturk. Pollidica, N. F. 2 : 33 — 113, Kaiserslautern 1927.
- , Molluskenfauna der Rheinpfalz. II. Nord- und Westpfalz. — Mitt. Pfälz. Ver. Naturk. Pollidica, N. F. 3 : 201 — 265, Kaiserslautern 1930.

- Gebhardt-Dunkel, E.: Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken. — Zool. Jb. (Physiol.), 64 (2) : 235 — 266, Jena 1953.
- Gehrs, C.: Verzeichnis der in unmittelbarer Nähe und im größeren Umkreise der Stadt Hannover beobachteten Mollusken. — Jber. naturhist. Ges. Hannover, 31/32 : 33 — 43, Hannover 1883.
- , Nachträge zu meinem im 32. Jahresbericht veröffentlichten Verzeichniss der hier vorkommenden Mollusken. — Jber. Naturhist. Ges. Hannover, 34/37 : 68 — 69, Hannover 1888.
- Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. — 4. Aufl. Braunschweig 1961.
- Geyer, D.: Beiträge zur Molluskenfauna des württembergischen Schwarzwaldes. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 65 : 64 — 76, Stuttgart 1909.
- , Die deutschen *Pupilla*-Arten. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 42 : 12 — 18, Frankfurt (M) 1910.
- , Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. — 3. Aufl. Stuttgart 1927.
- Geyer, D., & Le Roi, O.: Über die Clausilien der Rheinprovinz. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1911 : 33 — 42, Bonn 1912.
- Gieseking, E.: Über Elberfelder Mollusken und ihre Fundorte. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1908 : 37 — 42, Bonn 1909.
- , Zur Molluskenfauna auf Elberfelder Gebiet. — Jber. Naturw. Ver. Elberfeld, 12 : 27 — 36, Elberfeld 1909.
- Goldfuß, O.: Verzeichniss der in der Umgegend von Bonn beobachteten Land- und Wassermollusken. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 8 : 309 — 326, Bonn 1851.
- , Verzeichniss der bis jetzt in der Rheinprovinz und Westphalen beobachteten Land- und Wasser-Mollusken, nebst kurzen Bemerkungen über deren Zungen, Kiefer und Liebespfeile. — Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 13 : 29 — 86, Bonn 1856.
- , Die Binnenmollusken Mittel-Deutschlands. — Leipzig 1900.
- , Nachtrag zur Binnenmollusken-Fauna Mittel-Deutschlands. — Z. Naturw., 77 : 231 — 310, Halle 1904.
- Grahle, H.-O.: Zur Molluskenfauna Schleswig-Holsteins. I. — Arch. Moll., 64 (4/5) : 61 — 64, Frankfurt (M) 1932.
- , Rezente und holozäne Mollusken aus dem Flußgebiet der Leine bei Hannover. — Ber. Naturhist. Ges. Hann., 102 : 13 — 24, Hannover 1954.
- Griepenburg, W.: Die Tierwelt der Höhlen bei Kallenhardt. — Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., 1939 (1) : 17 — 26, 's-Gravenhage 1939.
- , Die Tierwelt der beiden Hülllöcher im Sauerland. — Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., 1939 (2/4) : 72 — 79, 's-Gravenhage 1939.
- Gross, H.: Die postglaziale Klimaverschlechterung. — Abh. naturwiss. Ver. Bremen, 35 (10) : 259 — 279, Bremen 1958.
- , Die bisherigen Ergebnisse der C¹⁴-Messungen und paläontologischen Untersuchungen für die Gliederung und Chronologie des Jungpleistozäns in Mitteleuropa und den Nachbargebieten. — Eiszeitalter und Gegenwart, 9 : 155 — 187, Öhringen (Württ.) 1958.
- Guenther, E. W.: Zur Gliederung des Jungpleistozäns im mitteleuropäischen Periglazialgebiet. — Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holst., 29 (2) : 65 — 72, Kiel 1959.
- Haeckel, W.: Ein neuer Fundort der Knoblauchschncke, *Oxybilus alliaris* MILLER, in Niedersachsen und ihre Verbreitung in Deutschland und den deutsch-schweizerischen Alpen. — Beitr. Naturk. Niedersachs., 11 (3) : 75 — 76, Hannover 1958.
- Hagen, B.: Die bestimmenden Umweltsbedingungen für die Weichtierwelt eines süddeutschen Flußufer-Kiefernwaldes (*Mollusca terrestria* in *Pineto-ericae*). — Veröff. Zool. Staats-Samml. Münch., 2 : 161 — 276, München 1952.
- Hartmann, E.: Schnecken in Münsters Kellern und Gärten. — Natur und Heimat, 15 (2) : 33 — 47, Münster (Westf.) 1955.
- Hässlein, L.: Weichtierfauna der Landschaften an der Pegnitz. Ein Beitrag zur Ökologie und Soziologie niederer Tiere. — Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg, 29 (2) : 1 — 148, Nürnberg 1960.
- , 9. Die Molluskenfauna des Siebengebirges und seiner Umgebung. — In: PAX, F.: Siebengebirge und Rodderberg. — Decheniana, Beih., 9 : 1 — 28, Bonn 1961.
- Hegewisch, W.: Die Land- und Süßwasser-Conchylien einiger Gegenden Norddeutschlands. I. — Hannover 1831.

- Heimburg, H. v.: Zur Molluskenfauna von Oldenburg. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 9 : 17 — 21, Frankfurt (M) 1877.
- , Zur Molluskenfauna von Oldenburg. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 10 : 4 — 6, Frankfurt (M) 1878.
- Heineken, P.: Die freie Hansestadt Bremen und ihr Gebiet in topographischer, medicinischer und naturhistorischer Hinsicht. 2. — Bremen 1837.
- Henrard, J. T.: Over het voorkomen van *Cochlicopa minima* in Nederland. — Basteria, 3 (4) : 62 — 63, Lisse 1938.
- Herbst, R.: Beiträge zur Conchylienfauna von Südhannover. — Jber. Niedersächs. Zool. Ver., 5/10 (1913/1918) : 1 — 21, Hannover 1919.
- , Subfossile Schnecken und Muscheln im Gebiete der oberen und mittleren Leine. — Jber. Niedersächs. geol. Ver. Hannover (Geol. Abt. Naturhist. Ges.), 21 : 44 — 63, Hannover 1928.
- Herre, W.: Tierwelt und Eiszeit. — Biol. gen., 19 (4) : 464 — 489, Wien 1951.
- , Die Bedeutung der Eiszeiten für die Tierwelt. — Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holst., 29 (2) : 46 — 49, Kiel 1959.
- Hesemann, J.: Elster- und Saale-Eiszeit in Westfalen und anschließendem Rheinland nach ihrer Geschiefeführung. — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1956 : 49 — 54, Stuttgart 1956.
- Hesmer, H.: Wald und Forstwirtschaft in Nordrhein-Westfalen. — Hannover 1958.
- Hesse, P.: Beitrag zur Molluskenfauna Westfalens. — Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 35 : 83 — 103, Bonn 1878.
- , Die Molluskenfauna von Pyrmont. — Malakozool. Bl., N. F. 2 : 1 — 13, Cassel 1880.
- , Zur Fauna des Harzes. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 15 : 44 — 46, Frankfurt (M) 1883.
- , Zur Kenntnis der Molluskenfauna Westfalens. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 7 (1878/79) : 73 — 99, 8 (1879/80) : 66 — 73, 19 (1890/91) : 79 — 86, Münster (Westf.) 1879, 1880, 1891.
- Hiltermann, H., & Lüttig, G.: Der Quellkalk von Laer (Kreis Osnabrück-Land). — Veröff. Naturw. Ver. Osnabrück, 29 : 67 — 75, Osnabrück 1960.
- Höppner, H., & Le Roi, O.: Bericht über die elfte Versammlung des Botanischen und des Zoologischen Vereins zu M.-Gladbach. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1911 : 1 — 6, Bonn 1912.
- , Bericht über die dreizehnte Versammlung des Botanischen und des Zoologischen Vereins für Rheinland und Westfalen zu Iserlohn. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1911 : 131 — 134, Bonn 1912.
- , Bericht über die vierzehnte Versammlung des Botanischen und des Zoologischen Vereins zu Düren. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1912 : 1 — 2, Bonn 1913.
- , Bericht über die neunzehnte Versammlung des Botanischen und des Zoologischen Vereins in Altena i. W. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., D 1913 : 93 — 95, Bonn 1914.
- Holdhaus, K.: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. — Abh. Zool. Bot. Ges. Wien, 18 : 1 — 493, Innsbruck 1954.
- Honigmann, H.: Beitrag zur Molluskenfauna des Teutoburger Waldes. — Abh. Ber. Mus. Natur-Heimatk. Naturw. Ver. Magdeburg, 2 (1) : 39 — 48, Magdeburg 1909.
- Hudec, V.: Kritické hodnocení druhu rodu *Cochlicopa* RISSO 1826 (Mollusca) z Československa. — Acta Acad. Sci. Cech. Basis Brunensis, 32 (7) : 277 — 299, Brno 1960.
- Huntemann, J.: Zur Fauna und Flora der Insel Arngast im Jadebusen. I. Die Tierwelt von Arngast. — Abh. naturwiss. Ver. Bremen, 7 (2) : 141 — 144, Bremen 181.
- Jaeckel, S. sen.: Zur Kenntnis der Molluskenfauna Lüneburgs. — Arch. Moll., 62 : 130 — 132, Frankfurt (M) 1930.
- , Die Molluskenfauna der Quellen am Springbruch bei Potsdam. — Mitt. Naturk. Vorges. Mus. Magdeburg, 3 (9) : 61 — 68, Magdeburg 1951.
- , Mollusken aus mitteldeutschen Gebirgen (Thüringer Wald, Harz, Sächsische Schweiz). — Mitt. Berliner Malakolog., 4 : 3 — 7, Berlin-Zehlendorf 1953.
- , Landmollusken des Kyffhäuser-Gebirges. — Mitt. Berliner Malakolog., 7 : 85 — 96, Berlin-Zehlendorf 1954.
- , Mollusken von Zorge (Südharz). — Mitt. Berliner Malakolog., 12 : 198 — 203, Berlin-Zehlendorf 1957.
- Jaeckel, S. jun.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna des Weserberglandes. — Arch. Moll., 66 (6) : 340 — 353, Frankfurt (M) 1934.

- , Seltene Landschnecken in Schleswig-Holstein. — *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst.*, 22 (2) : 319 — 332, Kiel und Leipzig 1938.
- , Zur Kenntnis der Molluskenfauna von Brückenau (Rhön). — *Arch. Moll.*, 74 (2/3) : 119 — 123, Frankfurt (M) 1942.
- , Die Molluskenfauna des postglazialen Querkalkes an der mecklenburgischen Küste bei Meschendorf. — *Arch. Moll.*, 77 (1948/1/6) : 91 — 97, Frankfurt (M) 1949.
- , Die Helicellen in Schleswig-Holstein. — *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst.*, 24 (1) : 62 — 65, Kiel 1949.
- , Landschnecken aus spät- und postglazialen Ablagerungen in Schleswig-Holstein. — *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst.*, 24 (2) : 72 — 79, Kiel 1950.
- , Zur Land-Süßwasser- und Brackwassermolluskenfauna der nordfriesischen Inseln. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 1 : 15 — 17, Kiel 1952.
- , Neue Fundorte von Landschnecken Schleswig-Holsteins. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 3 : 6 — 11, Kiel 1953.
- , Die Mollusken einiger schleswig-holsteinischer Naturschutzgebiete (II). — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 8 : 8 — 10, Kiel 1957.
- , Die Mollusken einiger schleswig-holsteinischer Naturschutzgebiete, III. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 9 : 7 — 9, Kiel 1958.
- , Die Mollusken einiger schleswig-holsteinischer Naturschutzgebiete, IV. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 10 : 25 — 27, Kiel 1960.
- , Neue Fundorte von Landschnecken Schleswig-Holsteins II. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 4 : 13 — 19, Kiel 1954.
- , Neue Fundorte von Landschnecken Schleswig-Holsteins III. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 5 : 16 — 22, Kiel 1955.
- , Neue Fundorte von Landschnecken Schleswig-Holsteins IV. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 6 : 12 — 17, Kiel 1956.
- , Neue Fundorte von Landschnecken Schleswig-Holsteins, V. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 7 : 6 — 9, Kiel 1956.
- , Neue Fundorte von Landschnecken Schleswig-Holsteins, VI. (übrige Stylommatophoren; Basommatophoren; Prosobranchier). — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 8 : 10 — 16, Kiel 1957.
- , Die Landschnecken Schleswig-Holsteins und ihre Verbreitung. — *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holst.*, 27 (1) : 70 — 97, Kiel 1954.
- , Land-, Süßwasser- und Brackwassermollusken der Insel Helgoland. — *Faunist. Mitt. Norddeutschl.*, 8 : 17 — 18, Kiel 1957.
- , In Schleswig-Holstein eingeschleppte Land-, Süßwasser- und Brackwassermollusken. — *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.*, 31 : 56 — 65, Kiel 1960.
- Janssen, C. R.: On the lateglacial and postglacial vegetation of South Limburg (Netherlands). — *Wentia*, 4 : 1 — 112, Amsterdam 1960.
- Jeannel, R.: La Genèse des Faunes Terrestres. — Paris 1942.
- Kaiser, K.: Klimazeugen des periglazialen Dauerfrostbodens in Mittel- und Westeuropa. Ein Beitrag zur Rekonstruktion des Klimas der Glaziale des quartären Eiszeitalters. — *Eiszeitalter und Gegenwart*, 11 : 121 — 141, Öhringen (Württ.) 1960.
- , Gliederung und Formenschatz des Pliozäns und Quartärs am Mittel- und Niederrhein, sowie in den angrenzenden Niederlanden unter besonderer Berücksichtigung der Rheinterrassen. — *Festschr. 33. dtsh. Geographentag Köln*, S. 236 — 278, Wiesbaden 1961.
- Kaiser, K., & Schüttrumpf, R.: Zur Gliederung mittel- und jungpleistozäner Schichten in der Niederrheinischen Bucht. — *Eiszeitalter u. Gegenwart*, 11 : 166 — 185, Öhringen (Württ.) 1960.
- Kaltenbach, H.: Die Conchylienfauna des Heiligenstädter Mergellagers. — *Arch. Naturgesch.*, N. F. 5 (2) : 256 — 286, Leipzig 1936.
- Kennard, A. S.: The Holocene Non-marine Mollusca of England. — *Proc. Malacolog. Soc. London*, 15 : 241 — 259, London 1923.
- , The Pleistocene Non-marine Mollusca of England. — *Proc. Malacolog. Soc. London*, 16 : 84 — 97, London 1924.
- Kerney, M.: Early Post-Glacial Deposits in King's County, Ireland, and their Molluscan Fauna. — *J. Conch.*, 24 (5) : 155 — 164, London 1957.
- , An Interglacial Tufa near Hitchin, Hertfordshire. — *Proc. Geol. Ass.*, 70 (4) : 322 — 337, London 1959.
- Kilpper, K.: Eine Pliozän-Flora aus den Kieseloolith-Schichten von Frimmersdorf (Kreis Grevenbroich). — *Fortschr. Geol. Rheinl. Westf.*, 4 : 55 — 68, Krefeld 1959.

- Kinkel, F.: Beitrag zur Molluskenfauna des Vogelsberges. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 12 : 44 — 48, Frankfurt (M) 1880.
- Kirchhoff, G.: Zur Schneckenfauna im Gebiet Dünschede (Kreis Olpe, Sauerland). — Natur und Heimat, 17 (1) : 20 — 24, Münster (Westf.) 1957.
- Klein, A.: Die Niederschläge in Europa im Maximum der letzten Eiszeit. — Diss. Mainz 1951.
- Klett, B.: Die Konchylienfauna diluvialer und alluvialer Ablagerungen in der Umgebung von Mühlhausen i. Th. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 51 : 60 — 68, 104 — 117, 147 — 158; Arch. Moll., 53 : 185 — 200, 54 : 18 — 31, 145 — 151, 56 : 185 — 199, Frankfurt (M) 1919, 1921, 1922, 1924.
- , Die Conchylien diluvialer und alluvialer Schichten in Westthüringen. — Z. Naturw., 87 : 49 — 64, 88 : 57 — 148, Halle/S. 1927, 1928.
- Klute, F.: Rekonstruktion des Klimas der letzten Eiszeit in Mitteleuropa auf Grund morphologischer und pflanzengeographischer Tatsachen. — Geogr. Rdsch., 1 : 81 — 89, 121 — 126, Braunschweig 1949.
- , Das Klima Europas während des Maximums der Weichsel-Würmeiszeit und die Änderungen bis zur Jetztzeit. — Erdkunde, 5 (4) : 273 — 283, Bonn 1951.
- Knapp, R., & Thiele, H. U.: Über Mollusken- und Pflanzengesellschaften in Kalksümpfen. — Arch. Hydrobiol., 48 (1) : 134 — 139, Stuttgart 1953.
- Knipprath, D.: *Helix personata* LAM. und *Helix obvia* HARTM. im Taunus. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 41 : 43 — 44, Frankfurt (M) 1909.
- Kobelt, W.: *Amalia marginata* DRP. in Norddeutschland gefunden. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 1 : 51, Frankfurt (M) 1869.
- , Fauna der Nassauischen Mollusken. — Jb. Nass. Ver. Naturk., 25/26 : 1 — 286, Wiesbaden 1871/72.
- , Erster Nachtrag zur Fauna der nassauischen Mollusken. — Jb. Nass. Ver. Naturk., 39 : 70 — 103, Wiesbaden 1886.
- , Beiträge zur Kenntnis unserer Molluskenfauna. — Jb. Nass. Ver. Naturk., 60 : 310 — 325, Wiesbaden 1907.
- Koch, V. v.: Verzeichniss der bis jetzt in der Umgebung von Braunschweig aufgefundenen lebenden Land- und Süßwasser-Mollusken. — Jber. Ver. Naturw. Braunsch., 2 : 91 — 106, Altenburg 1881.
- , Erster Nachtrag zur Molluskenfauna der Umgebung von Braunschweig. — Jber. Ver. Naturw. Braunsch., 4 (1883/86) : 66 — 72, Braunschweig 1887.
- , Zweiter Nachtrag zur Molluskenfauna der Umgebung von Braunschweig. — Jber. Ver. Naturw., 6 : 30 — 37, Braunschweig 1891.
- Körnig, G.: Beitrag zur Kenntnis der Molluskenfauna des Eichsfeldes. — Mitt. Berliner Malakolog., 14 : 237 — 245, Berlin-Zehlendorf 1959.
- Kohlmann, R.: Molluskenfauna der Unterweser. — Abh. Naturw. Ver. Bremen, 6 : 49 — 97, Bremen 1878.
- Kolasius, H.: Beitrag zur Verbreitung von *Pupilla sterri* VOITH. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 49 : 37 — 40, Frankfurt (M) 1917.
- Kraus, O.: *Pupilla sterri* im Schwemmlöß (Diluvium) der Wetterau. — Arch. Moll., 81 (1/3) : 59 — 60, Frankfurt (M) 1952.
- Kreglinger, C.: Systematisches Verzeichniss der in Deutschland lebenden Binnen-Mollusken. — Wiesbaden 1870.
- Kriván, P.: Die klimatische Gliederung des mitteleuropäischen Pleistozäns. — Acta Geol., 3 : 257 — 382, Budapest 1955.
- Kühnelt, W.: Über Kalklösung durch Landschnecken. — Zool. Jb. (Syst.), 63 (2) : 131 — 144, Jena 1932.
- , Kleinklima und Landtierwelt. — Zoogeographica, 1 : 566 — 572, Jena 1933.
- , Wege zu einer Analyse der ökologischen Valenz. — Zool. Anz., Suppl., 18 : 292 — 299, Leipzig 1955.
- Kümmel, K.: Das Verschwinden der Sümpfe und Moore am Niederrhein. — Dedehiana, 97 B : 63 — 84, Bonn 1938.
- Kuiper, J.: Enkele vondsten van zeldzame slakken in Limburg en Noord-Brabant. — Corr.-Bl. nederl. malacol. Verenig., 35 : 284, Den Haag 1950.
- , Verspreidingschets van het landslakje *Clausilia dubia* DRAP. — Levende Natuur, 53 (12) : 234 — 238, Arnhem 1950.

- , Over *Cochlicopa* in Nederland. — Corr.-Bl. nederl. malacolog. Verenig., 66 : 636 — 639, Leiden 1956.
- Kuntze, R.: Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die xerotherme Fauna in Podolien, Brandenburg, Österreich und der Schweiz. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 21 (3/4) : 629 — 690, Berlin 1931.
- Lais, R.: Zur Molluskenfauna des Gebiets zwischen Maas und Mosel. — Arch. Moll., 58 : 25 — 36, Frankfurt (M) 1926.
- , Die Beziehungen der gehäusetragenden Landschnecken Südwestdeutschlands zum Kalkgehalt des Bodens. — Arch. Moll., 75 (2/3) : 33 — 67, Frankfurt (M) 1943.
- Lattin, G. de: Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. — Verh. dtsh. Zool. Kiel, 1948 : 143 — 151, Leipzig 1949.
- , Über die zoogeographischen Verhältnisse Vorderasiens. — Zool. Anz., Suppl., 15 : 206 — 214, Leipzig 1951.
- , Zur Evolution der westpaläarktischen Lepidopterenfauna. — Decheniana, 105/106 : 115 — 164, Bonn 1951/52. [Bonn 1952].
- , Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. — Zool. Anz., Suppl., 20 : 380 — 410, Leipzig 1957.
- , Postglaziale Disjunktionen und Rassenbildung bei europäischen Lepidopteren. — Zool. Anz., Suppl., 22 : 392 — 403, Leipzig 1959.
- Leege, O.: Die Land- und Süßwassermollusken der Ostfriesischen Inseln. — Festschr. Naturforsch. Ges. Emden, p. 115 — 148, Emden 1915.
- Leitinger-Micoletzky, E.: Die Tiersukzession auf Fichtenschlägen. — Zool. Jb. (Syst.), 73 : 467 — 504, Jena 1940.
- Lengersdorf, F.: Beitrag zur Höhlenfauna des Siebengebirges. — S.-B. naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., D 1926 : 32 — 50, Bonn 1927.
- , Beitrag zur Kenntnis der Höhlenfauna Westfalens. — Verh. naturhist. Ver. Rheinl. Westf., 85 : 106 — 108, Bonn 1929.
- , Funde recenter Höhlentiere aus dem Harz. — Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., 1930 : 132 — 134, Berlin 1930.
- , Die lebende Tierwelt der Harzer Höhlen. — Mitt. Höhlen u. Karstforsch., 1932 : 53 — 66, Berlin 1932.
- , Beitrag zur Kenntnis der Höhlenfauna des Hönnetales in Westfalen. — Mitt. Höhlen- u. Karstforsch., 1938 : 145 — 147, s'Gravenhage 1938.
- , Die lebende Tierwelt der westfälischen Höhlen. — In: LOTZE, F.: Karst und Höhlen in Westfalen. Hagener Beitr. Gesch. Landesk., 3 : 193 — 226, Hagen 1961.
- Le Roi, O.: Die Verbreitung von *Amalia marginata* DRP. in Westdeutschland. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 34 : 40 — 41, Münster (Westf.) 1906.
- , Zur Fauna des Vereinsgebietes. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1907 : 103 — 108, Bonn 1908.
- , Zur Fauna des Vereinsgebietes. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1908 : 104 — 109, Bonn 1909.
- , Zur Fauna des Vereinsgebietes. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1909 : 114 — 119, Bonn 1910.
- , Zur Molluskenfauna der Rheinprovinz. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 43 : 1 — 10, Frankfurt (M) 1911.
- , Über *Chondrula quadridens* (MÜLL.) in der Rheinprovinz. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 44 : 11 — 13, Frankfurt (M) 1912.
- , Zur Fauna des Vereinsgebietes. — S.-B. naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., E 1911 : 173 — 177, Bonn 1912.
- Le Roi, O., & Reichensperger, A.: Die Tierwelt der Eifel in ihren Beziehungen zur Vergangenheit und Gegenwart. — Eifelfestschr., p. 186 — 212, 1 Karte, Bonn 1913.
- Leydig, F.: Über Verbreitung der Thiere im Rhönegebirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheinthal. — Verh. Naturhist. Ges. preuß. Rheinl. Westf., 38 : 43 — 183, Bonn 1881.
- Lienenklaus, E.: Verzeichnis der bis jetzt aus dem Regierungsbezirk Osnabrück bekannten Mollusken. — Jber. Naturw. Ver. Osnabrück, 7 (1885/88) : 33 — 66, Osnabrück 1889.
- Lindholm, W.: Zur Molluskenfauna des Moseltales bis Alf. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 39 (3) : 165 — 167, Frankfurt (M) 1907.

- , Beiträge zur Kenntnis der Nassauischen Molluskenfauna. — Jb. Nass. Ver. Naturk., 63 : 66 — 113, Wiesbaden 1910.
- Lintz, J.: Die Mollusken der Gegend von Dillingen. — Jber. Ges. nützl. Forsch. Trier, 1853 : 39 — 40, Trier 1854.
- Lischke, C. E.: *Amalia marginata* DRAP. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 1 : 81 — 82, Frankfurt (M) 1869.
- Loens, H.: Zur Kenntnis der Schnecken des Münsterlandes. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 17 : 78 — 82, Münster (Westf.) 1889.
- , Tauben als Schneckenausrotter. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 22 : 193 — 195, Frankfurt (M) 1890.
- , Nachtrag zur Molluskenfauna Westfalens. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 18 : 85 — 88, Münster (Westf.) 1890.
- , Zum Formenkreis des *Arion subfuscus* DRAPARNAUD. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 22 : 155 — 161, Frankfurt (M) 1890.
- , Schaden von *Limax cinereus*. Tauben als Schneckenvertilger. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 23 : 3 — 6, Frankfurt (M) 1891.
- , Beiträge zur Molluskenfauna Westfalens. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 23 : 133 — 139, Frankfurt (M) 1891.
- , Die Gastropodenfauna des Münsterlandes. — Malakozool. Bl., N. F. 11 : 121 — 157, Cassel 1891.
- , Vögel und Binnenmollusken. — Zool. Garten, 33 : 49 — 51, Frankfurt (M) 1892.
- , *Succinea oblonga*, *Pfeifferi*, *putris* im Trocknen lebend. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 24 : 130 — 131, Frankfurt (M) 1892.
- , Nachtrag zur Molluskenfauna Westfalens. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 24 : 169 — 170, Frankfurt (M) 1892.
- , Die Mollusken-Fauna Westfalens. — Jber. zool. Sekt. Prov. ver. Wiss. Kunst, 22 (1893/94) : 81 — 98, Münster (Westf.) 1894.
- , Funde aus dem hannoverschen Oberharz. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 26 : 177 — 179, Frankfurt (M) 1894.
- , Eine zoogeographische Unerklärlichkeit. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 33 : 44 — 45, Münster (Westf.) 1905.
- Loosjes, F. E.: De verspreiding van *Clausilia dubia* DRAP. in Nederland. — Levende Natuur, 54 (9) : 173 — 174, Arnhem 1951.
- , Fossil Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) in the Netherlands. — Meded. Geol. Stichting, N. S. 7 : 21 — 24, Maastricht 1953.
- Lotze, F.: Neue Ergebnisse der Quartärgeologie Westfalens I. Über einige Probleme des westfälischen Quartärs. — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1951 : 353 — 360, Stuttgart 1951.
- , Neue Ergebnisse der Quartärgeologie Westfalens VIII. Das Diluvium der Delbrücker Höhe im Zwischengebiet zwischen Lippe und Ems. — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1951 : 193 — 201, Stuttgart 1951.
- , Neue Ergebnisse der Quartärgeologie Westfalens IX. Zur Kenntnis des Quartärs von Münster i. Westf. — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1951 : 257 — 262, Stuttgart 1951.
- , Neue Ergebnisse der Quartärgeologie Westfalens XIII. Quartärstratigraphie und Geschichte der Werretalung bei Holzhausen (Blatt Salzuflen). — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1952 : 161 — 168, Stuttgart 1952.
- , Neue Ergebnisse der Quartärgeologie Westfalens XVI. Das Diluvium der Begatalung (Blatt Salzuflen) — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1952 : 412 — 420, Stuttgart 1952.
- Lozek, V.: Mékkysi ceskoslovenského kvartéru. — Rozpr. Ustr. úst. geol., 17 : 1 — 510, Taf. 1 — 12, Textfig. 1 — 37, Praha 1955.
- , *Vertigo moulinsiana* (DUPUY) in Czechoslovakia. — Basteria, 20 (1) : 12 — 17, Lisse 1956.
- , Československe druhy rodu *Carychium* MÜLLER (Mollusca, Basommatophora). — Acta Soc. Zool. Bohemoslov., 21 (3) : 225 — 232, Praha 1957.
- Lucht, W.: Die Tierwelt der Höhlen an der Hünenpforte bei Hohenlimburg. — Heimatbl. Hohenlimburg Umgeb., 15 (12) : 187 — 191, Hohenlimburg 1954.
- Lundgren, G.: The land mollusca of Värmland and remarks on their ecology. — Ark. Zool., [2] 6 (22) : 443 — 484, 20 Kart., Stockholm 1954.
- Lüttig, G.: Die Mollusken des Interglazials von Elze. — Paläont. Z., 27 (1/2) : 67 — 84, Stuttgart 1953.

- , Vorschläge für eine geochronologische Gliederung des Holozäns in Europa. — Eiszeitalter und Gegenwart, 11 : 51 — 63, Öhringen (Württ.) 1960.
- Mäder, E.: Zur Verbreitung und Biologie von *Zebrina detrita*, *Helicella ericetorum* und *Helicella candidula*, den drei wichtigsten Überträgerschnecken des Lanzetttegels (*Dicrocoelium lanceatum*). — Zool. Jb. (Syst.), 73 (2/3) : 129 — 200, Jena 1939.
- Martens, E. v.: Über die Verbreitung der europäischen Land- und Süßwasser-Gastropoden. — Diss. Tübingen 1855.
- , Eine Ost- und eine West-Gränze. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 2 : 157 — 160, 169 — 172, Frankfurt (M) 1870.
- , *Helix bidens*. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 3 : 123, Frankfurt (M) 1871.
- Mazek-Fialla, K.: Die Abhängigkeit der Weichtierfauna von Landschaftstypus und Mikroumwelt. — Aus der Heimat, 50 (10) : 256 — 264, Öhringen (Württ.) 1937.
- Melchinger, H.: Unterschiede im Gehäusebau und Verhalten der beiden Heideschnecken *Helicella ericetorum* und *Helicella obvia*. — Zool. Jb. (Syst.), 83 (3/4) : 185 — 236, Jena 1955.
- Menke, C. Th.: Synopsis methodica Molluscorum generum omnium et specierum earum, quae in Museo Menkeana adservantur; cum synonymia critica et novarum specierum diagnosis. — Edit. alt. Pyramonti 1830.
- , Pyrmont und seine Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung seiner Mineralquellen. — Pyrmont 1840.
- , Geographische Uebersicht der um die Molluskenfauna Deutschlands verdienten Schriften, Kenner und Sammler. — Z. Malakozool., 5 (1848) : 33 — 78, Cassel 1849.
- Menzel, H.: Über neue Funde von *Cyclostoma elegans*. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 38 : 46 — 48, Frankfurt (M) 1906.
- , Über das Vorkommen von *Cyclostoma elegans* MÜLLER in Deutschland seit der Diluvialzeit. — Jb. Königl. Preuß. Geol. Landesanst. Bergakad., 24 (1903) : 381 — 390, Berlin 1907.
- , Beiträge zur Kenntnis der Quartärbildungen im südlichen Hannover. 4. Das Kalktufflager von Lauenstein. — Jb. Preuss. Geol. Landesanst. 29 (3) : 604 — 609, Berlin 1909.
- , Klimaänderungen und Binnenmollusken im nördlichen Deutschland seit der letzten Eiszeit. — Z. dtsh. Geol. Ges., Abh., 62 (2) : 199 — 267, Berlin 1911.
- , Die Quartärfauna des niederrheinisch-westfälischen Industriebezirks. — Z. dtsh. Geol. Ges., Mon.-Ber., 64 (3) : 177 — 200, Berlin 1913.
- Mörzer Bruijns, M. F.: Over Levensgemeenschappen. — Deventer 1947.
- , On Biotic Communities. — Stat. internat. Géobot. Médit. Alp., 96 : 1 — 59, Montpellier 1950.
- Mörzer Bruijns, M. F., Regteren Altena, C. O. van, & Butot, L. J. M.: The Netherlands as an Environment for Land Mollusca. — Basteria, 23 Suppl. : 132 — 174, Lisse 1959.
- Mohr, E.: Biologische Untersuchungen in der Segeberger Höhle. — Schr. naturw. Ver. Schl.-Holst., 19 (1) : 1 — 25, Kiel 1929.
- Moser, J. G.: Über einen neuen Fundort der *Pupilla sterri*. — Mitt. Berliner Malakolog., 7 : 77 — 78, Berlin-Zehlendorf 1954.
- Mückenhausen, E., & Wortmann, H.: Bodenübersichtskarte von Nordrhein-Westfalen. — Hannover 1953.
- , Erläuterungen zur Bodenübersichtskarte von Nordrhein-Westfalen. — Krefeld 1958.
- Müller, E.-H.: Art und Herkunft des Lösses und Bodenbildungen in den äolischen Ablagerungen Nordrhein-Westfalens unter Berücksichtigung der Nachbargebiete. — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., 4 : 225 — 265, Krefeld 1959.
- Müller-Temme, E.: Der Jahresgang der Niederschlagsmenge in Mitteleuropa. — Westf. Geogr. Stud., 2 : 1 — 48, Münster (Westf.) 1950.
- Müller-Wille, W.: Zur Kulturgeographie der Göttinger Leinetalung. — Göttinger Geogr. Abh., 1 : 92 — 102, Göttingen 1948.
- Niemeier, G.: Das Landschaftsbild des heutigen Ruhrreviers vor Beginn der großindustriellen Entwicklung. Erläuterungen zu einer Karte um 1840. — Westf. Forsch., 5 (1/2) : 79 — 114, Münster (Westf.) 1942.
- Nilsson, A.: Ön Vens recenta och subfossila Land-Molluskfauna. — Kungl. Fys. Sällsk. Handl., N. F., 59 (11) : 1 — 37, Lund 1948.

- , *Cochlicopa nitens* (KOKEIL) GALLENSTEIN und *C. minima* SIEMASHKO, zwei selbständige Arten im Formenkreis der kollektiven *C. lubrica* (MÜLLER). — Ark. Zool., [2] 9 (8) : 281 — 304, Stockholm 1956.
- Odhner, N.: *Succinea sarsi* ESMARK 1886 (= *elegans* QUICK 1933, non RISSO 1826), new to the Danish Fauna. — Vidensk. Meddel. Dansk naturh. Foren., 111 : 217 — 225, Kjöbenhavn 1949.
- Oekland, F.: Methodik einer quantitativen Untersuchung der Landschneckenfauna. — Arch. Moll., 61 (3) : 121 — 136, Frankfurt (M) 1929.
- , Quantitative Untersuchungen der Landschneckenfauna Norwegens. I. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 16 (3/4) : 748 — 804, Berlin 1930.
- Oldham, C.: The influence of lime on the shell of *Arianta arbustorum* (L.). — Proc. Malacolog. Soc. London, 18 (4) : 143 — 144, London 1929.
- Oligschläger, F. W.: Naturhistorische Miscellen. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl., 3 : 15 — 16, Bonn 1846.
- Persch, F.: Zur postglazialen Wald- und Moorentwicklung im Hohen Venn. — Decheniana, 104 : 81 — 93, Bonn 1950.
- Petersen, G.: Ueber *Clausilia parvula* STUD. und einige andere Schnecken in Schleswig-Holstein. — Arch. Moll. 60 (3/4) : 159 — 173, Frankfurt (M) 1928.
- Petersen, H.: Nachtrag zur Fauna Hamburgs. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 6 : 13, Frankfurt (M) 1884.
- , Die Conchylien-Fauna des Nieder-Elbegebietes. — Verh. Ver. naturwiss. Unterhaltung Hamb., 12 (1900/03) : 60 — 90, Hamburg 1904
- Petrbok, J.: The Molluscs of the Bohemian Holocene. — Acta Mus. Nat. Praga, 12 B (1) : 1 — 43, Praha 1956.
- Petry, L.: Beitrag zur Nassauischen Land- und Süßwasserschneckenfauna. — Jb. Ver. Naturk. Nassau, 77 : 27 — 34, München & Wiesbaden 1925.
- Peus, F.: Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 12 (3/4) : 533 — 683, Berlin 1928.
- Pfeffer, G.: Zoologische Kleinigkeiten. — Verh. Ver. naturwiss. Unterh. Hamb., 6 (1883/85) : 97 — 131, Hamburg 1887.
- Pfeiffer, C.: Naturgeschichte der deutschen Land- und Süßwasser-Mollusken. 3 Abt. — Weimar 1821, 1825, 1828.
- Pfeiffer, K. L.: Kalk im Haushalt der Mollusken. — Arch. Moll., 76 (1/3) : 69 — 70, Frankfurt (M) 1947.
- Pfeiffer, L.: Beiträge zur Molluskenfauna Deutschlands, insbesondere der österreichischen Staaten. — Arch. Naturgesch. 7 (1) : 215 — 230, Berlin 1841.
- , Interessante Entdeckung. — Z. Malakozool., 6 (1849) : 96, Cassel 1850.
- Pfitzner, I., & Jaeckel, S.: Beitrag zur Molluskenfauna des Harzes. — Mitt. Berliner Malakolog., 6 : 28 — 50, Berlin-Zehlendorf 1954.
- Pfitzner, I., & Herbst, H. G.: Der Wohlenstein bei Seesen (Harz). Studie einer Pulmonaten-Coenose innerhalb der mitteldeutschen Malakofauna. — Mitt. Berliner Malakolog., 15 : 259 — 271, Berlin-Zehlendorf 1959.
- Pittioni, R.: Der Beitrag der Radiokarbon-Methode zur absoluten Datierung urzeitlicher Quellen. — Forsch. Fortschr., 31 (12) : 257 — 364, Berlin 1957.
- Pitz, Th.: Zur Molluskenfauna des Hönnetales (Sauerland). — Arch. Moll., 75 (2/3) : 162 — 165, Frankfurt (M) 1943.
- Plate, H.-P.: Neue Feststellungen über *Vallonia enniensis* GREDLER. — Zool. Jb. (Syst.), 79 (1/2) : 178 — 187, Jena 1950.
- Poelmann, H.: Ein Beitrag zur Entwicklung der Bäche im Lipperaum. — Natur und Heimat, 10 (1) : 26 — 30, Münster (Westf.) 1950.
- Popov, A. I.: Die Quartärperiode in Westsibirien. — In: Das Eiszeitalter im europ. Teil der UdSSR und in Sibirien, Moskau 1959. (Russ.)
- Poser, H.: Dauerfrostboden und Temperaturverhältnisse während der Würmeiszeit im nicht vereisten Mittel- und Westeuropa. — Naturwiss., 34 (1) : 10 — 18, Berlin 1947.
- , Auftautiefe und Frostzerrung im Boden Mitteleuropas während der Würm-Eiszeit. — Naturwiss., 34 (8/1947) : 232 — 238, Berlin 1948.
- , Äolische Ablagerungen und Klima des Spätglazials in Mittel- und Westeuropa. — Naturwiss., 35 : 269 — 276, 307 — 312, Berlin 1948.

- , Boden- und Klimaverhältnisse in Mittel- und Westeuropa während der Würmeiszeit. — Erdkunde, 2 (1/3) : 53 — 68, Bonn 1948.
- , Zur Rekonstruktion der spätglazialen Luftdruckverhältnisse in Mittel- und Westeuropa auf Grund der vorzeitlichen Binnendünen. — Erdkunde, 4 : 81 — 88, Bonn 1950.
- , Die nördliche Lößgrenze in Mitteleuropa und das spätglaziale Klima. — Eiszeitalter und Gegenwart, 1 : 27 — 55, Öhringen (Württ.) 1951.
- Quick, H. E.: *Codlicopa* in the British Isles. — Proc. Malacolog. Soc. London, 30 (6) : 204 — 214, London 1954.
- Rabeler, W.: Die Tiergesellschaft hannoverscher Talfettwiesen (*Arrhenateretum elatioris*). — Mitt. Florist.-soz. Arbeitsgem., N. F. 3 : 130 — 140, Stolzenau (Weser) 1952.
- , Die Tiergesellschaft eines Eichen-Birkenwaldes im nordwestdeutschen Altmoränengebiet. — Mitt. Florist.-soz. Arbeitsgem., N. F. 6/7 : 297 — 319, Stolzenau (Weser) 1957.
- , Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. 8 : 311 — 332, Stolzenau (Weser) 1960.
- , Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (*Quercus-Fagetum*) im oberen und mittleren Wesergebiet. — Mitt. Florist.-soz. Arbeitsgem., N. F. 9 : 200 — 229, Stolzenau (Weser) 1962.
- Rebel, H.: Zur Frage der europäischen Faunenelemente. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 46 : 49 — 55, Wien 1932.
- Regteren Altena, C. O. van: De Landmollusken van de Sint-Pietersberg. — Natuurhist. Maandblad, 47 (7/8) : 86 — 98, Maastricht 1958.
- , *Milax rusticus* (MILLET), een nieuwe naakte slak voor de Nederlandse fauna, met opmerkingen over zijn anatomie, levenswijze en verspreiding. — Natuurhist. Maandblad, 40 (3) : 39 — 44, Maastricht 1951.
- Regteren Altena, C. O., & Jansen, A. J.: De Landslakken van de Provincie Limburg. — Natuurhist. Maandblad, 21 : 107 — 108, 118 — 124, Maastricht 1932.
- Reichert, W.: Oekologische Beobachtungen über die positive Reaktionsfähigkeit der Gehäuse Schnecken gegenüber Kalkboden. — Arch. Moll., 59 (5) : 305 — 312, Frankfurt (M) 1927.
- Reichling, H. J.: Molluskenkundliche Untersuchungen im Naturschutzgebiet „Norderteich“, Kreis Detmold. — Natur und Heimat, 18 (4) : 111 — 115, Münster (Westf.) 1958.
- Reichmuth, W., & Frömming, E.: Pigmentstudien an Gastropoden. II. Die Abhängigkeit der Konstitution von Körperfärbung und Vorzugstemperatur. — Biol. Zbl. 80 (1) : 67 — 78, Leipzig 1961.
- Rein, U.: Die pollenstratigraphische Gliederung des Pleistozäns in Nordwestdeutschland. — Eiszeitalter und Gegenwart, 6 : 16 — 24, Öhringen (Württ.) 1955.
- Reinhardt, O.: *Hyalina Draparnaldi* BECK in Norddeutschland. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 1 : 49 — 51, 78 — 80, Frankfurt (M) 1869.
- Reinig, W. F.: Die Holarktis. — Jena 1937.
- , Elimination und Selektion. — Jena 1938.
- , Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. — Syllogomena Biol., p. 346 — 378, Leipzig & Wittenberg 1950.
- Remy, H.: Zur Gliederung des Lösses bei Klärlich und Bröl am unteren Mittelrhein mit besonderer Berücksichtigung der Faunen. — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., 4 : 323 — 330, Krefeld 1959.
- Rensch, B.: Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 25 (4) : 757 — 807, Berlin 1932.
- , Untersuchungen über Rassenbildung und Erbllichkeit von Rassenmerkmalen bei sizilischen Landschnecken. — Z. indukt. Abstamm. Vererbbl., 72 (3/4) : 564 — 588, Berlin 1937.
- Richter, K.: Fluorteste quartärer Knochen in ihrer Bedeutung für die absolute Chronologie des Pleistozäns. — Eiszeitalter und Gegenwart, 9 : 18 — 27, Öhringen (Württ.) 1958.
- Riedel, A.: Revision der Zonitiden Polens (*Gastropoda*). — Ann. Zool., 16 (23) : 361 — 464, Warszawa 1957.
- Ringleb, F.: Klimaschwankungen in Nordwestdeutschland. — Diss. Münster (Westf.) 1940.
- , Die thermische Kontinentalität im Klima West- und Nordwestdeutschlands. — Meteor. Rdsch., 1 (3/4) : 87 — 95, Berlin 1947.
- , Die hygrische Kontinentalität im Klima West- und Nordwestdeutschlands. — Meteor. Rdsch., 1 (9/10) : 276 — 282, Berlin 1948.

- , Zur Einteilung West- und Nordwestdeutschlands in Niederschlagsgebiete. — Meteor. Rdsch., 3 (5/6) : 123 — 126, Berlin 1950.
- Roding, G. M.: Mollusken in het Overijssels-Duitse grensgebied. — Corr.-Bl. nederl. malacolog. Verenig., 79 : 784, Vleuten 1959.
- Römer, A.: Catalog der Conchylien-Sammlung des Naturhistorischen Museums zu Wiesbaden. — Jb. Nass. Ver. Naturk., 44 : 17 — 207, Wiesbaden 1891.
- Rotarides, M.: Praegläciális csigák a Solymári barlangból. — Ann. Hist.-nat. Mus. Nation. Hung. (Min.-Geol. Pal.), 36 : 83 — 90, Budapest 1944.
- Rühl, A.: Flora und Waldvegetation der deutschen Naturräume. — Erdkundliches Wissen, 5/6, Wiesbaden 1958.
- , Über die Waldvegetation der Kalkgebiete nordwestdeutscher Mittelgebirge. — Decheniana, Beih. 8 : 1 — 50, Bonn 1960.
- Runge, F.: Die Naturschutzgebiete Westfalens. — Münster (Westf.) 1958. [2. Aufl. 1961]
- , Pflanzengeographische Probleme in Westfalen. — Abh. Landesmus. Naturk. Münster, 21 (1) : 1 — 51, Münster (Westf.) 1959.
- Sandberger, F.: Conchyliologische Nachträge (1851-52). — Jb. Ver. Naturk. Herzogth. Nassau 8 : 163 — 166, Wiesbaden 1852.
- , *Bulimus detritus* MÜLL. bei Weilburg (Nassau) am Aussterben. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 2 : 183 — 184, Frankfurt (M) 1870.
- , Zur nassauischen Conchylienfauna. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 3 : 200, Frankfurt (M) 1871.
- , Bemerkungen über Mollusken der Gegend von Brückenau. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 3 : 200 — 201, Frankfurt (M) 1871.
- , Malakologische Notizen aus 1873. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 5 : 83 — 84, Frankfurt (M) 1873.
- , Malakologische Notizen aus dem Jahr 1876. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 8 : 150 — 151, Frankfurt (M) 1876.
- , Die Mollusken von Unterfranken diesseits des Spessarts. — Verh. physik. med. Ges. Würzburg, N. F. 19 (8) : 1 — 21, Würzburg 1886.
- Sandberger, F., & Koch, K.: Beiträge zur Kenntniß der Mollusken des oberen Lahn- und des Dillgebietes. — Jb. Ver. Naturk. Herzogth. Nassau, 7 : 276 — 285, Wiesbaden 1851.
- Sauermilch, C.: Fauna der beschalten Land- und Süßwassermollusken der Umgebung Holzmindens a. d. Weser. — Arch. Moll., 59 : 181 — 197, Frankfurt (M) 1927.
- , Die Formenkreise der *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis* im Oberwesergebiet. — Arch. Moll., 60 : 197 — 206, Frankfurt (M) 1928.
- , Beitrag zur Molluskenfauna des Oberwesergebiets. — Abh. Westf. Prov. mus. Naturk., 6 (3) : 3 — 18, Münster (Westf.) 1935.
- , Was können subfossile Schneckenfunde von der Landschaftsgeschichte erzählen? — Beitr. Naturk. Niedersachs., 1 (4) : 26 — 29, Braunschweig 1948.
- Schermer, E.: Die Mollusken einiger norddeutscher Quellgebiete. — Arch. Moll., 54 : 166 — 180, Frankfurt (M) 1922.
- Schilder, F. A.: Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). — Jena 1952.
- Schilder, F. A. & M.: Die Bänderschnecken. — Jena 1953/57.
- Schirmer, H.: Luv- und Leegebiete im nordwestdeutschen Flachland. — Meteor. Rdsch., 2 (3/4) : 91 — 92, Berlin 1949.
- Schlesch, H.: Revidiertes Verzeichnis der dänischen Land- und Süßwassermollusken mit ihrer Verbreitung. — Arch. Moll., 66 (6) : 233 — 312, Frankfurt (M) 1934.
- , Kleine Mitteilungen X. — Arch. Moll., 66 (1) : 29 — 49, Frankfurt (M) 1934.
- , Preliminary note on the occurrence of *Carychium tridentatum* RISSO in the Netherlands. — Basteria, 11 (4) : 111 — 112, Lisse 1947.
- , The North European *Helicella*. — J. Conch., 23 (5) : 137 — 144, London 1951.
- , Die Verbreitung von *Cepaea nemoralis interrupta* und anderer Binnenmollusken im südwestlichen Ostseegebiet in Beziehung zur Kontinentalzeit. — Arch. Moll., 81 (4/6) : 127 — 131, Frankfurt (M) 1952.
- , Additional notes on Northern *Helicella*. — J. Conch. 23 (8) : 273 — 274, London 1952.
- , Über das isolierte Vorkommen von *Chondrina clienta* auf Öland und Gotland und anderer südöstlicher Landmollusken in der ostbaltischen Fauna. — Arch. Moll., 87 (1/3) : 45 — 52, Frankfurt (M) 1958.

- , Zwei neue rezente Vorkommen von *Pomatias elegans* (O. F. MÜLLER) in Südseeland und die nördliche Verbreitung dieser Art sowie Bemerkungen über die Verbreitung verschiedener Landschnecken. — Arch. Moll., 90 (4/6) : 215 — 226, Frankfurt (M) 1961
- Schlesch, H., & Jaeckel, S.: *Iphigena lineolata* HELD im Gebiet der Beltsee. — Arch. Moll., 89 (4/6) : 179 — 184, Frankfurt (M) 1960.
- Schlickum, W. R.: *Vitrina (Vitrinobrachium) brevis* am Niederrhein. — Arch. Moll., 78 (1/3) : 61 — 62, Frankfurt (M) 1949.
- , *Dandebaria brevipes* im Bergischen Land und im angrenzenden Sauerland. — Arch. Moll., 84 (4/6) : 181 — 182, Frankfurt (M) 1955.
- Schlickum, W. R. & Thiele, H. U.: Zur Molluskenfauna des Rheinlandes. — Arch. Moll., 91 (4/6) : 167 — 172, Frankfurt (M) 1962.
- Schmid, G.: *Pupilla sterri* VOITH bei Eisenach. — Arch. Moll. 52 (3) : 117 — 119, Frankfurt (M) 1920.
- , Über ein Vorkommen von *Modicella avenacea* BRUG. in Thüringen. — Arch. Moll., 52 (3) : 121, Frankfurt (M) 1920.
- , Malakozoologisches aus Mitteldeutschland. — Arch. Moll., 53 : 200 — 207, Frankfurt (M) 1921.
- Schmidt, A.: Malakologische Mittheilungen. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 8 : 327 — 335, Bonn 1851.
- , Beiträge zur Malakologie. — Berlin 1857.
- , Die kritischen Gruppen der Europäischen Clausilien. — Leipzig 1857.
- , Als Primaner auf Schnecken- und Muschelsuche im Münstereifeler Raum. — Nachr.-Bl. Ver. Alter Münstereifler, Münstereifel 1959.
- Schmidt, H. A.: Zur Abhängigkeit der Entwicklung von Gehäuseschnecken vom Kalkgehalt des Bodens. Dargestellt bei *Oxychilus draparnaldi*. — Arch. Moll., 84 (4/6) : 167 — 177, Frankfurt (M) 1955.
- Schmidt, L.: Über das Vorkommen von *Pupa secale* DRAP. und *Patula rupestris* DRAP. in Thüringen. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 33 : 51 — 52, Frankfurt (M) 1901.
- Schmierer, Th.: Über eine interglaziale Ablagerung nahe Wiedenbrück (Westfalen) und ihre Fauna. — Jb. Preuß. Geol. Landesanst., 53 : 695 — 700, Berlin 1932.
- , Über *Vertigo (Vertigo) moulinsiana* DUPUY und ihre Bedeutung für die Quartärgeologie (Gastrop. Pulmon.). — Märk. Tierw., 2 (1) : 1 — 19, Berlin 1936.
- Schnur, .: Systematische Zusammenstellung der im Regierungsbezirke Trier bisher von mir aufgefundenen Reptilien, Fische und Mollusken. — Jber. Ges. nützl. Forsch. Trier, 1857 : 69 — 72, Trier 1858.
- Schröder, J., & Dehm, R.: Die Molluskenfauna aus der Lehm-Zwischenlage des Deckenschotters von Fischach, Kreis Augsburg. — Geol. Bavarica, 6 : 4 S., München 1951.
- Schröder, R.: Neue Untersuchungen zur Lage der Grenzen zwischen dem Sommer- und Wintermaximum der Niederschläge an deutschen Mittelgebirgen. — Meteor. Rdsch., 2 (3/4) : 89 — 91, Berlin 1949.
- Schüler, H.: Beitrag zur Kenntnis oberbergischer Gehäuseschnecken. — Nachr.-Bl. Oberberg. A. G. naturwiss. Heimatforsch., 4 : 6 — 8, Gummersbach 1933.
- Schuster, O.: Postglaziale Quellkalke Schleswig-Holsteins und ihre Molluskenfauna in Beziehung zu den Veränderungen des Klimas und der Gewässer. — Arch. Hydrobiol., 16 : 1 — 73, Stuttgart 1925.
- Schwarzbach, M.: Das Klima der Vorzeit. — Stuttgart 1961.
- , Aus der Klimageschichte des Rheinlandes. — Geol. Rdsch., 40 : 128 — 136, Stuttgart 1952.
- Seidler, A.: Beitrag zur Fauna der Umgebung von Hanau. — Ber. Wetterau. Ges. Naturk., 1921/1933 : 94 — 96, Hanau 1934.
- , Ein neuer Standort von *Vertigo moulinsiana* DUPUY im Untermaingebiet. — Arch. Moll., 68 : 13 — 15, Frankfurt (M) 1936.
- Selle, W.: Die Moore Niedersachsens. — Geogr. Rdsch., 1 : 401 — 409, Braunschweig 1949.
- , Die Interstadiale der Weichselvereisung. — Eiszeitalter und Gegenwart, 2 : 112 — 119, Öhringen (Württ.) 1952.
- , Das letzte Interglazial in Niedersachsen. — Ber. Naturhist. Ges. Hann., 103 : 77 — 89, Hannover 1957.
- Sibbing, W.: Schnecken des „Uffelner Kalkberges“. — Natur und Heimat, 21 (4) : 117 — 118, Münster 1961.
- Soós, L.: Eine neue *Xerophila* aus Deutschland, *Xer. geyeri*, und anatomische Bemerkungen über *Xer. barcionensis* (BGT). — Arch. Moll., 58 : 96 — 106, Frankfurt (M) 1926.

- Sparks, B. W.: The non-marine Mollusca of the interglacial deposits at Bobbitshole, Ipswich. — Phil. Transact. Roy. Soc. London, B, Biol. Sci., 241 (676) : 33 — 44, London 1957.
- Sparks, B. W., & West, R. G.: The Palaeoecology of the Interglacial deposits at Histon Road, Cambridge. — Eiszeitalter und Gegenwart, 10 : 123 — 143, Öhringen (Württ.) 1959.
- Spengler, E.: Eine Fauna aus dem Alluvium der Horloff bei Grund-Schalheim (Wetterau). — Neues Jb. Geol. Paläont., M.-H., 1950 : 126 — 128, Stuttgart 1950.
- Spengler, L.: Der Kurgast in Ems. — 1 : 31 — 34, Wetzlar 1859.
- Speyer, O.: Systematisches Verzeichniss der in der nächsten Umgebung Fulda's vorkommenden Land- und Süßwasser-Conchylien. — Jber. Ver. Naturk. Fulda, 1 : 1 — 30, Fulda 1870.
- Sporleder, A.: Die Gehäuseschnecken der Siebenberge. — Malakozool. Bl., 13 : 48 — 54, Cassel 1866.
- Steinbacher, G.: Die Einflüsse der Eiszeit auf die europäische Vogelwelt. — Biol. Zbl., 67 : 444 — 456, Leipzig 1948.
- Steusloff, U.: *Goniodiscus ruderatus* (STUD.) am Niederrhein. — Arch. Moll., 60 : 229 — 243, Frankfurt (M) 1928.
- , Zur Molluskenfauna Mecklenburgs. — Arch. Ver. Fr. Naturgesch. Mecklenb., N. F. 3 (1927/28) : 44 — 61, Rostock 1928.
- , Beiträge zur Molluskenfauna des Niederrhein-Gebietes. I. — Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 85 : 71 — 83, Bonn 1929.
- , Beiträge zur Kenntnis der alluvialen und rezenten Molluskenfauna des Emscher-Lippe-Gebietes. — Abh. Westf. Prov. mus. Naturk., 4 : 181 — 218, Münster (Westf.) 1933.
- , Grundzüge der Molluskenfauna diluvialer Ablagerungen im Ruhr-Emscher-Lippe-Gebiet. — Arch. Moll., 65 : 25 — 40, 41 — 49, 97 — 120, 145 — 193, 233 — 244, Frankfurt (M) 1933.
- , Das Periglazial des Jungdiluviums im Emscher- und Lippetal. — SB naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf. 1932/33 C : 17 — 25, Bonn 1934.
- , Beiträge zur Molluskenfauna des Niederrheingebietes II. Lebensraum und Ernährung von *Vertigo moulinsiana* in Mittel-Europa. — Decheniana, 94 : 30 — 46, Bonn 1937.
- , Beachtenswerte Landschnecken in den Rheinauen um Kaiserwerth. — Natur am Niederrhein, 13 (2) : 31 — 42, Krefeld 1937.
- , Neue Beiträge zur Molluskenfauna und Ökologie periglazialer und altalluvialer Ablagerungen im Emscher-Lippe-Raume. Insbesondere über *Vertigo lilljeborgi*, *Vertigo parcedentata* und *Vertigo genesii*. — Arch. Moll., 70 (4) : 161 — 193, Frankfurt (M) 1938.
- , Zur Molluskenfauna von Siegen. — Decheniana, 98 B : 89 — 94, Bonn 1939.
- , Beachtenswerte Funde am Niederrhein und im Sauerlande. — Arch. Moll., 71 (5/6) : 201 — 209, Frankfurt (M) 1939.
- , Ein Beispiel für Zusammenhänge zwischen Klima, Boden und Verbreitung mancher Pflanzenarten am Niederrhein. — Natur am Niederrhein, 16 (2) : 37 — 44, Krefeld 1940.
- , Die Entwicklung der Bäche im Emscher-Raume. — Geol. Meere Binnengew., 5 (1) : 29 — 54, Berlin 1941.
- , Weitere Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Lebensansprüche der *Vertigo genesii-parcedentata* im Diluvium und Alluvium. (Polyploidie während des Periglazials?). — Arch. Moll., 74 (5/6) : 192 — 212, Frankfurt (M) 1942.
- , *Acme inchoata* EHRMANN und ihre Genossen im Kalkbuchenwalde am Südrande des Ruhrgebietes. — Arch. Moll., 75 (2/3) : 151 — 162, Frankfurt (M) 1943.
- , Der Lebensraum der Löß-Schnecken. — Z. Geschiebeforsch. Flachlandsgeol., 19 (1) : 18 — 26, Lübben 1943.
- , Beiträge zur Lebensgeschichte von *Monacha rubiginosa* und *Vertigo substriata*. (Gastropoda). — Arch. Moll., 76 (4/6) : 159 — 166, Frankfurt (M) 1949.
- , Clausilien auf den unteren Terrassen des Niederrheins. — Arch. Moll., 79 (1/3) : 45 — 54, Frankfurt (M) 1950.
- , Neue Beobachtungen und Erkenntnisse über Flora (*Potamogeton vaginatus*; *Armeria iwerseni*; Moose; Zwergweiden), Fauna (Mollusken; *Ovibos*) und Klimageschichte (Allerödphase) des Würmperiglazials in der Niederterrasse der Emscher und der Lippe. — Abh. Landesmus. Naturk. Münster, 14 (2) : 1 — 45, Münster (Westf.) 1951.
- , Mollusken-Besiedlung einer Klippe von Korallen-Oolith im Schneegrunde des West-Süntels (Weserbergland) mit *Vertigo alpestris*. — Arch. Moll., 81 (1/3) : 39 — 43, Frankfurt (M) 1952.
- , Wanderungen und Wandlungen der Süßwasser-Mollusken Mitteleuropas während des Pleistozäns. — Arch. Hydrobiol., 48 (2) : 210 — 236, Stuttgart 1953.
- , Interglazialmollusken von Nedden-Averbergen im Kreis Verden. — Neues Jb. Geol. Paläontol., 100 (2) : 286 — 288, Stuttgart 1954.

- Strebel, H.: Zur Fauna Hamburgs. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 2 : 123 — 125, 3 : 15, Frankfurt (M) 1870, 1871.
- Strubell, B.: *Clausilia orthostoma* MKE. in Thüringen nördlich der Rhön. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 16 : 97, Frankfurt (M) 1884.
- Sunier, A. L. J.: *Vertigo substriata* JEFFREYS Faunae Neerlandicae nova species, een zoogenaamd glacial-relikt. — Zool. Meded. Mus. Leiden, 9 : 113 — 178, Leiden 1926.
- Tenkhoff, A.: Verzeichniss der Mollusken Paderborn's und Umgegend. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 5 : 47 — 50, Münster (Westf.) 1877.
- Tesch, P.: Lijst der land- en zoetwatermollusken aangetroffen in de kwartaire lagen in Nederland. — Meded. Rijks Geol. Dienst, A 3 : 1 — 32, 3 Taf., Leiden 1929.
- , Nieuwe lijst der kwartaire land- en zoetwatermollusken in Nederland. — Meded. Rijks Geol. Dienst, A 10 : 1 — 24, 's-Gravenhage 1944.
- Thiel, E.: Die Eiszeit in Sibirien. — Erdkunde, 5 (1) : 16 — 35, Bonn 1951.
- Thiele, H. U.: Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. — Z. angew. Entom., 39 : 316 — 367, Berlin und Hamburg 1956.
- , Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten vom Kalkgehalt des Standorts. — Z. angew. Entom. 44 (1) : 1 — 21, Hamburg 1959.
- Thienemann, A.: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. — Stuttgart 1950.
- Thomä, C.: Verzeichniß der im Herzogthum Nassau, insbesondere in der Umgegend von Wiesbaden lebenden Weichthiere. — Jb. Ver. Naturk. Herzogth. Nassau, 4 : 206 — 225, Wiesbaden 1849.
- Thomson, P. W.: Das Interglazial von Wallensen im Hils. — Eiszeitalter und Gegenwart, 1 : 96 — 102, Öhringen (Württ.) 1951.
- Thorn, K.: Bemerkungen zu einer Übersichtskarte vermutlicher Glazialreliktpflanzen Deutschlands. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. 8 : 81 — 85, Stolzenau (Weser) 1960.
- Tischbein, .: Schnecken aus dem Diluvialtuff bei Langenholzhausen. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 3 : 54 — 55, Frankfurt (M) 1871.
- Tischler, W.: Biocönotische Untersuchungen an Wallhecken. — Zool. Jb. (Syst), 77 (5) : 283 — 400, Jena 1948.
- , Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. — Braunschweig 1949.
- , Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biocönotik. — Biol. Zbl., 69 (1/2) : 33 — 43, Leipzig 1950.
- , Synökologie der Landtiere. — Stuttgart 1955.
- Trübsbach, P.: Der Kalk im Haushalte der Mollusken. — Arch. Moll., 75 (1) : 1 — 23, Frankfurt (M) 1943.
- , Der Kalk im Haushalte der Mollusken 2., mit besonderer Berücksichtigung des physiologischen Vorganges der Schalenbildung. — Arch. Moll., 76 (4/6) : 145 — 162, Frankfurt (M) 1947.
- Uhl, F.: Beitrag zur Molluskenfauna der Rheinpfalz. I. II. — Arch. Moll., 57 : 73 — 75, 59 : 286 — 304, Frankfurt (M) 1925, 1927.
- , Zur Molluskenfauna des Nahetals. — Arch. Moll., 59 : 78 — 80, Frankfurt (M) 1927.
- Ullrich, H.: Fossile Sumpfschildkröten (*Emys orbicularis* L.) aus dem Diluvialtravertin von Weimar — Ehringsdorf — Taubach und Tonna (Thür.). — Geol., 5 : 360 — 377, Berlin 1956.
- Urbánski, J.: Interglacjalna fauna miczaków (Mollusca) z Zukiewicz kolo Grodna. — Acta Geol. Pol., 2 : 102 — 127, Warszawa 1951.
- Venmans, L.: Malacologische aantekeningen. 6. *Zonitoides excavatus* (BEAN). — Basteria, 14 : 44 — 53, Lisse 1950.
- Voelker, J.: Der chemische Einfluß von Kalziumkarbonat auf Wachstum, Entwicklung und Gehäusebau von *Achatina fulica* BOWDICH (Pulmonata). — Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst., 57 : 37 — 78, Hamburg 1959.
- Voigt, W., Le Roi, O., & Hahne, A.: Bericht über die Versammlung in Burgbrohl und die Exkursionen am 1. und 2. April 1910. — S.-B. Naturh. Ver. preuß. Rheinl. Westf., 1910 : 29 — 41, Bonn 1911.
- Vormann, .: Malacozoologisches aus Westfalen. — Jber. zool. Sekt. westf. Prov. ver. Wiss. Kunst, 18 : 24 — 25, Münster (Westf.) 1890.
- Waldén, H. W.: Om ett par för Sverige nya, anthropochora landmollusker, *Limax valentianus* FÉRUSAC och *Deroceras caruanae* (POLLONERA), jämte några andra, kulturbundna arter. — Göteborg. Vetensk. Handl., B 8 (8) : 1 — 48, Göteborg 1960.

- Watson, H., & Verdcourt, B.: The two British species of *Carychium*. — J. Conch., 23 (9) : 306 — 324, Taf. 9, 10, London 1953.
- Wehrli, H.: Interglaziale und vor-saaleiszeitliche Ablagerungen in der Münsterschen Bucht. — Z. Dtsch. Geol. Ges., 93 : 114 — 127, Berlin 1941.
- , Analyse zweier Faunenfundstellen in den jungpleistozänen Ablagerungen des südlichen Münsterlandes: Ternsche bei Selm und Stuckenbusch bei Herten. — Geol., 5 : 271 — 287, Berlin 1956.
- Weischet, W.: Zum Problem der Stabilität der Klimabedingungen in Westsibirien während der Glaziale und Interglaziale. — Eiszeitalter und Gegenwart, 11 : 77 — 87, Öhringen (Württ.) 1960.
- Wenz, W.: Die Fauna des Kalktuffs von Rendel (Oberhessen). — Arch. Moll., 67 : 100 — 102, Frankfurt (M) 1935.
- Werner, B.: Nachweis des Vorkommens von *Cepaea* auf der nordfriesischen Insel Sylt. — Arch. Moll., 91 (1/3) : 43 — 47, Frankfurt (M) 1962.
- Wessel, C.: *Hyalina draparnauldi* BECK in und bei Hamburg. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 1 : 185, Frankfurt (M) 1869.
- , Die Molluskenfauna von Hamburg. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 2 : 74 — 77, Frankfurt (M) 1870.
- Westermeyer, .: Schneckenlese in Westfalen. — Natur und Offenbarung, 14 : 385 — 391, 443 — 458, 529 — 541, Münster (Westf.) 1868.
- Wieland Los, B. J.: Opgravingen in de Spanjersberg te Santpoort. — Lev. Natuur, 62 : 38 — 44, Amsterdam 1959.
- Wirth, U.: Zur Molluskenfauna Hamburgs. — Naturk. Mitt. (DJN), 3 : 4 — 15, Hamburg 1961.
- Wirtz, D., & Illies, H.: Plio-Pleistozängrenze und Günzeiszeit in Nordwestdeutschland. — Eiszeitalter und Gegenwart, 1 : 73 — 83, Öhringen (Württ.) 1951.
- Wittich, E.: Diluviale Conchylienfaunen aus Rheinhessen. — Nachr.-Bl. dtsh. Malakozool. Ges., 34 : 122 — 130, Frankfurt (M) 1902.
- Woldstedt, P.: Norddeutschland und angrenzende Gebiete im Eiszeitalter. — Stuttgart 1955 —, Das Eiszeitalter. — 1. 2. (2. Aufl.) Stuttgart 1954, 1958.
- Woldstedt, P., Rein, U., & Selle, W.: Untersuchungen an nordwestdeutschen Interglazialen. — Eiszeitalter und Gegenwart, 1 : 83 — 96, Öhringen (Württ.) 1951.
- Wohlstadt, R.: Die Molluskenfauna der diluvialen Travertine von Bilzingsleben bei Kindebrück und Osterode bei Hornburg. — Arch. Moll., 52 : 178 — 183, Frankfurt (M) 1920. Berichtigungen 53 : 184, 1921.
- Wollemann, A.: Fossile Knochen und Gastropodengehäuse aus dem diluvialen Kalktuff und Lehm von Osterode am Fallstein. — Jber. Ver. Naturw. Braunschweig, 15 : 45 — 50, Braunschweig 1907.
- Zachau, A.: Faunistische Notizen I. — Faunist. Mitt. Norddeutsch., 1 (10) : 16 — 25, Kiel 1960.
- Zagwijn, W. H.: Zur stratigraphischen und pollenanalytischen Gliederung der pliozänen und pleistozänen Ablagerungen im Roertalgraben und Venloer Graben der Niederlande. — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., 4 : 5 — 26, Krefeld 1959.
- , Vegetation, climate and radiocarbon datings in the Late Pleistocene of the Netherlands. I. — Meded. Geol. Sticht., N.S. 14 : 15 — 45, Maastricht 1961.
- Zeissler, H.: Die rezenten Schneckenfaunen der westthüringischen Zechsteindolomit-Berge. — Arch. Moll., 86 (4/6) : 151 — 165, Frankfurt (M) 1957.
- , *Azeca menkeana* (C. PFEIFFER) und *Chondrina avenacea* (BRUGIERE) am Hörselberg. — Arch. Moll., 86 (1/3) : 41 — 43, Frankfurt (M) 1958.
- , Vergleichende Betrachtung einer atlantischen (Kongsbjerg auf Møen) und einer kontinentalen (Hörselberg) Trockenrasenfauna. — Arch. Moll., 89 (1/3) : 61 — 65, Frankfurt (M) 1960.
- , *Vertigo alpestris* ALDER in Dänemark. — Arch. Moll., 89 (4/6) : 175 — 177, Frankfurt (M) 1960.
- Zilch, A.: Ein bemerkenswerter Fundort von *Daudebardia rufa* (DRAP.). — Arch. Moll., 69 : 123 — 124, Frankfurt (M) 1937.
- Zimmermann, F.: *Vertigo moulinsiana* DUPUY in Brandenburg. — Mitt. Berliner Malakolog., 5 : 19 — 27, Berlin-Zehlendorf 1954.