

Zur Kenntnis der großen Wegschnecken (*Arion* s. str.) Deutschlands.

Von CAESAR R. BOETTGER, Braunschweig.

Mit 2 Abbildungen

Sexualbiologische Untersuchungen sind in jüngerer Zeit oft der Anlaß gewesen, daß Anschauungen über die systematische Wertung verschiedener Nacktschneckenformen revidiert werden mußten. Nicht allein hat man erkannt, daß die frühere Ansicht über die Systematik der großen Limaces mit ihrer starken Zusammenfassung vieler Formen zu wenigen Arten irrig war, die Untergattung *Limax* s. str. vielmehr in eine Reihe auch anatomisch scharf getrennter Arten zu gliedern ist, die gar nicht in der Lage sind, miteinander zu kopulieren oder gar Hybriden zu bilden. Auch unter den Arionidae hatte man die großen Wegschnecken der Untergattung *Arion* s. str. falsch beurteilt, denn man war zu dem Schluß gekommen, in Europa nördlich der Pyrenäen nur eine einzige Art anzunehmen, während es sich tatsächlich um 2 verschiedene Spezies handelt.

Freilich lassen sich die großen Arionen nicht nach ihrer Färbung in verschiedene Arten einteilen. So sind denn auch die schon von LINNÉ in seiner „Systema Naturae“, Ed. X aufgestellten Arten *Limax ater* und *Limax rufus* (21, S. 652) bereits durch O. F. MÜLLER nicht mehr artlich unterschieden worden (26, S. 2-4), und dieser wie J. F. GMELIN in der Editio XIII der „Systema Naturae“ faßten alle Farbvarianten als Formen von *Limax ater* zusammen (14, S. 3099-3100). Nur der außerdem noch 1767 auf Albinos solcher Schnecken in der Editio XII der „Systema Naturae“ begründete *Limax albus* L. (22, S. 1081) wurde zunächst und zwar sowohl von O. F. MÜLLER (26, S. 4-5) als auch von J. F. GMELIN (14, S. 3100) als besondere Art anerkannt. In der Folgezeit scheute man sich anscheinend oft, die in solch verschiedenartigen Färbungen auftretenden Arionen mit einem eine bestimmte Farbe angehenden Artnamen zu bezeichnen und gebrauchte deshalb häufig die jüngere, jedoch indifferente Bezeichnung *Arion empiricorum* FÉRUSAC 1819. Die Annahme einer Zusammengehörigkeit aller großen Arionen außer denen der Pyrenäenhalbinsel in eine einzige Art schien gesichert, als sich auch der bekannte Nacktschneckenpezialist H. SIMROTH dafür aussprach (35, S. 231, 257).

Doch hat es nicht an Forschern gefehlt, die auf Grund anatomischer Verschiedenheiten im Bau des Geschlechtsapparates unserer großen Arionen sich gegen deren Zusammenfassung in eine Art wandten. So hat vor allem C. POLLONERA 2 Arten unterschieden, die er als *Arion ater* L. und *Arion empiricorum* FÉR. bezeichnete (30, S. 4-6). Nach ihm ist der die skandinavischen Länder bewohnende *Arion ater* L. im Genitalapparat durch das sehr kleine obere Atrium von dem weiter südlich beheimateten *Arion empiricorum* FÉR. konstant unterschieden. Auch W. E. COLLINGE sprach sich auf Grund seiner Untersuchungen der Geschlechtsorgane der Arionen für die Anerkennung verschiedener Arten aus, nahm aber außer der Zuteilung einzelner Formen zu besonderen Spezies der Pyrenäenhalbinsel neben *Arion ater* L. und *Arion empiricorum* FÉR. noch einen *Arion rufus* L.

an (4, S. 448), wclch letzteren er durch die Verschiedenheit der Geschlechtswege zu belegen suchte (5). Diese bemerkenswerten Beobachtungen wurden jedoch nicht beachtet und unsere Arionen weiterhin allgemein systematisch in eine Art zusammengefaßt. Auch P. HESSE hat 1926 in seiner Aufzählung der Nacktschnecken der paläarktischen Region an der Beschränkung auf eine Art festgehalten, die er entgegen den Nomenklaturbestimmungen ebenfalls als *Arion empiricorum* FÉR. benannte (16, S. 122-123, 140).

Erst U. GERHARDT fiel es bei seinen sexualbiologischen Untersuchungen an Nacktschnecken auf, daß die von L. E. ADAMS beschriebene Begattung eines englischen *Arion*, der als *Arion ater* L. bezeichnet wurde (2), so stark von der oft geschilderten und auch von U. GERHARDT beobachteten (10, S. 445-446) Kopulation kontinentaler Arionen abweicht, daß es sich unmöglich um dieselbe Art handeln kann (11, S. 571-577). Die Richtigkeit der Schilderung des Begattungsvorganges der britischen Arionen durch L. E. ADAMS konnte U. GERHARDT an schwarzen Tieren aus Cambridge nachprüfen und die Beschreibung noch ergänzen. Die begattungslustigen Schnecken bleiben nach dem Vorspiel mit den rechten Seiten der Vorderkörper eng aneinandergedrückt sitzen, und ganz allmählich und leicht übersehbar treten die verhältnismäßig kleinen Geschlechtsatrien zwischen den Halspartien als schmaler weißer Streifen hervor, der rhythmisch etwas breiter und dann wieder kaum sichtbar ist. Die ganze Begattung dauert höchstens 30 Minuten. Die Begattung der auf dem europäischen Kontinent meist beobachteten *Arion*-Art, die besonders eingehend von K. KÜNKEI beschrieben worden ist (18, S. 365-367), verläuft dagegen anders. Nachdem die Schnecken am Ende des Vorspiels ihre Vorderkörper in Begattungsstellung gebracht haben, werden die Geschlechtsatrien erst nach einer Ruhepause von etwa 5 Minuten plötzlich und gleichzeitig entfaltet. Die Atrien der kontinentalen Art sind wesentlich größer als die der britischen Schnecke, und durch ihre Ausstülpung werden die Vorderkörper der sich begattenden Tiere erheblich auseinandergeschoben; dazwischen befindet sich die bläulich-weiße Masse der gegeneinandergedrängten Atrien. Neben der Form der Atrien ist auch eine lange Begattungsdauer von 2 Stunden und mehr für diese Art charakteristisch. Die bei beiden Arten verschieden aussehenden Paarungen hat U. GERHARDT 1944 nebeneinander abgebildet (12, Taf. 6 Fig. 15-16). Auffallend war, daß U. GERHARDT bei rötlich- bis hell lehmfarbigen Arionen aus dem südlichen Wales Begattungen beobachten konnte, die mit denen kontinentaler Tiere übereinstimmten (11, S. 576-577), so daß also offenbar auf den Britischen Inseln 2 verschiedene Arten großer Arionen vorkommen.

Endgültige Klärung über die britischen Arionen brachte eine sehr sorgfältige Arbeit H. E. QUICK's (31), von dem bereits U. GERHARDT's Material aus Wales stammte. H. E. QUICK konnte mit seinen Schneckenzuchten die Beobachtungen U. GERHARDT's bestätigen und durch seine anatomischen Untersuchungen die Morphologie des Geschlechtsapparates der beiden Formen festlegen. Diese unterscheiden sich durch den Bau der Endwege der Geschlechtsteile, wie schon C. POLLONERA richtig beobachtet hatte (30, S. 4-6). Nunmehr kann an ihrer artlichen Verschiedenheit nicht mehr gezweifelt werden. Die eine Art, *Arion ater* L., die in England in Gebirgslagen, vor allem in Torfmooren und *Sphagnum*-Sümpfen, vorkommt, ist im allgemeinen von schwarzer Farbe; manchmal kommen auch dunkelbraune und dunkelrauchbraune Exemplare vor (31, S. 250, 256). Der andere *Arion* ist in England allgemein verbreitet und umfaßt Tiere von gelber,

roter bis brauner und grauer Farbe. Auf letztere Art fixierte H. E. QUICK den von LINNÉ aufgestellten Namen *Limax rufus* (21, S. 652) und benannte sie *Arion rufus* L. (31, S. 259). Er war zu dieser Maßnahme als erster revidierender Autor berechtigt, da unter den von LINNÉ zu seiner Art gezogenen Literaturangaben auch eine englische (LISTER) gehört, unter der zweifellos die Art zu verstehen ist, die H. E. QUICK gemeint hat.

Arion rufus L. ist nach H. E. QUICK's Feststellungen an britischen Exemplaren durchschnittlich etwas größer als *Arion ater* L., 14-15 cm bei *rufus* gegenüber 10-13 cm bei *ater* (31, S. 250). Nach meinen Beobachtungen an *Arion rufus* L. ist die Größe jedoch von ökologischen Faktoren beeinflussbar, und im allgemeinen entstehen an wärmeren Biotopen größere Tiere als an kühlen Standorten oder solchen mit sonst ungünstigen Lebensbedingungen; so bleibt *Arion rufus* L. an letzteren Stellen mitunter kleiner. Noch stärker scheint die Größe bei den verwandten Arten der Pyrenäenhalbinsel zu schwanken, was offenbar mit der noch extremeren Beschaffenheit der Biotope in Verbindung zu bringen ist.

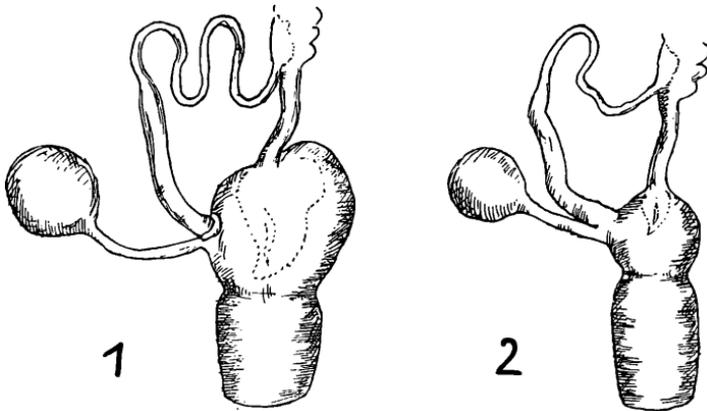


Abb. 1. Endwege des Genitalapparates eines schwarzen Exemplars von *Arion* (*Arion*) *rufus* L. Celle (südliche Lüneburger Heide). Die einzelnen Teile sind voneinander gelöst und ausgebreitet worden. Vergr. etwa 2,4×.

Abb. 2. Endwege des Genitalapparates von *Arion* (*Arion*) *ater* L. Ufer des Diek-Sees (Holstein). Die einzelnen Teile sind voneinander gelöst und ausgebreitet worden. Vergr. etwa 2,4×.

Anatomisch unterscheiden sich *Arion rufus* L. und *Arion ater* L. am Geschlechtsapparat deutlich im Bau des Atriums, das bei beiden Arten aus 2 Abschnitten besteht, einem unteren, durch reichliche Ausstattung mit gelben Drüsen gelblich gefärbten Abschnitt mit leicht angerauhter Oberfläche und einem oberen, weißen, glatten Abschnitt als Erweiterung des Ovidukts; beide Abschnitte sind außen durch eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung, innen durch eine dünne, zirkulare Falte voneinander abgesetzt. Bei *Arion rufus* L. ist der obere Abschnitt des Atriums sehr umfangreich; in seinen oberen Teil mündet der Ovidukt, und zwar liegt diese Stelle nicht in der Mitte, sondern ist zur rechten Körperseite des Tieres hin verschoben, weil der obere Teil des Atriums neben der Einmündung des Ovidukts eine sackartige Ausbuchtung bildet, die den größten Teil der sogenannten Ligula aufnimmt. Diese ist ein umfangreiches, zungenartiges, konisch aufgerolltes Gebilde, das als Verlängerung des Ovidukts über seiner Öff-

nung sitzt, mit der Basis und den Seiten an der Wand des oberen Atriums angeheftet ist und deren Spitze frei in dessen Lumen ragt. Der Ovidukt wird von einem Ast des Retraktormuskels scheidenartig umgeben, der außerdem einen Zweig zum Kanal der Bursa copulatrix entsendet. Diese ist groß, auffallend dünnwandig und meist mit einer flockigen rotbraunen Flüssigkeit gefüllt; ihr Kanal mündet seitlich in den oberen Abschnitt des Atriums unterhalb der Einmündung des Epiphallus, welcher letztere von einer wulstartigen Verdickung eingesäumt wird. Das Vas deferens ist von gleichbleibendem Durchmesser, vielfach gewunden und etwa anderthalbmal so lang als der deutlich abgegrenzte Epiphallus, der wie bei allen Vertretern der Gattung *Arion* FÉR. ohne Ausbildung eines Penis in das Atrium mündet.

Bei *Arion ater* L. sind beide Abschnitte des Atriums weniger dick als bei der anderen Art; der obere Abschnitt ist dazu merklich kürzer als der untere. Der Ovidukt mündet in der Mitte des oberen Atriums; sackartige Ausbuchtungen sind beim geschlechtsreifen Tier nicht vorhanden. Die Ligula ist wesentlich kleiner. Die Bursa copulatrix mündet unmittelbar an der Einmündung des Epiphallus in das obere Atrium. In der natürlichen Lage ist der Epiphallus um das Atrium herumgebogen, und seine Spitze reicht dann bis zur linken Seite etwa an die Trennungsstelle der beiden Atriumabschnitte. Das Vas deferens erlangt nie die anderthalbfache Länge des Epiphallus.

Aufbauend auf eigene frühere Untersuchungen über die Färbung der großen Arionen in Deutschland, überprüfte ich 1940 unmittelbar nach Erscheinen der Arbeit von U. GERHARDT (11) die Anatomie verschiedener Populationen solcher Tiere aus der Umgebung von Berlin. Außerdem standen Alkoholpräparate großer Arionen aus Magdeburg und Stuttgart zur Verfügung. Alle geprüften Exemplare der verschiedenen Farbvarianten gehörten nach dem anatomischen Befund zu einer einzigen Art. Da damals die Arbeit von H. E. QUICK (31) noch nicht erschienen war, verglich ich meine Ergebnisse hauptsächlich mit denen von C. POLLONERA (30) und identifizierte meine Art mit der von ihm als *Arion empiricorum* FÉR. bezeichneten Schnecke (30, S. 5-6). Es handelt sich zweifellos um dieselbe Art, die später von H. E. QUICK mit dem Namen *Arion rufus* L. belegt worden ist. Bei ihrer Aufstellung sollte die Art *Arion empiricorum* FÉR. 1819 offenbar alle großen Arionen umfassen. Durch die Trennung der Arten in *Arion ater* L. und *Arion empiricorum* FÉR. und die Festlegung ihrer unterschiedlichen Anatomie hat C. POLLONERA die erste Revision vorgenommen. Nachdem nunmehr H. E. QUICK den Namen *Arion rufus* L. auf dieselbe Art wie den durch C. POLLONERA revidierten *Arion empiricorum* FÉR. fixiert hat, ist der ältere Name *Arion rufus* L. zu verwenden, und *Arion empiricorum* FÉR. fällt in seine Synonymie, nicht etwa in diejenige von *Arion ater* L.

Seit 1945 wurde von mir der Frage der in Westdeutschland vorkommenden Arionen vermehrte Aufmerksamkeit zugewendet, und große Mengen von Tieren verschiedener Gegenden wurden anatomisch untersucht und auch in der Gefangenschaft gehalten. Das war vor allem der Fall mit zahlreichen Arionen aus der südlichen Lüneburger Heide, besonders aus der Umgebung von Celle. Dort kommen ausnahmslos tief schwarze Arionen vor und zwar vielfach auch in Moor- und Torfgebieten, wo am ehesten *Arion ater* L. zu erwarten gewesen wäre. Die anatomische Untersuchung ergab jedes Mal die einwandfreie Zugehörigkeit der Tiere zu *Arion rufus* L. (Abb. 1). Mit dem gleichen Ergebnis wurden weiterhin Schneck-

ken aus folgenden Gegenden untersucht: Wilhelmshaven, Bremen, zahlreiche Fundorte der näheren und weiteren Umgebung von Braunschweig bis in den Harz, Hannover, Laubach (Oberhessen), Bad Homburg v. d. Höhe, Frankfurt am Main, Enkheimer Ried bei Frankfurt a. M.¹⁾. Die Tiere waren verschieden gefärbt, doch in der Mehrzahl schwarze und dunkle Exemplare. Ferner kann ich mich noch gut aus früherer Zeit auf Kopulationen von Arionen aus dem unteren Maintal und dem Rheinland erinnern. Sie verliefen stets nach dem Typ, wie ihn U. GERHARDT für diejenige Art charakterisiert hat, die man jetzt als *Arion rufus* L. zu bezeichnen hat. Da auch diejenigen Arionen aus Deutschland, die durch Beschreibung ihres Begattungsaktes artlich festgelegt werden können, alle als *Arion rufus* L. zu bestimmen sind, darf angenommen werden, daß diese Art als die in Deutschland allgemein verbreitete anzusehen ist.

Doch kommt die Art *Arion ater* L. in der nunmehr anatomisch festgelegten Umgrenzung ebenfalls in Deutschland vor. Sie konnte erstmals 1948 von mir in Holstein am Südufer des Diek-Sees unweit Malente-Gremsmühlen östlich von Plön in Buchenwald in einer individuenreichen Population tiefschwarzer Arionen festgestellt werden (3a, S. 500). Die anatomische Untersuchung ergab einwandfrei ihre zunächst nicht vorausgesehene Zugehörigkeit zu *Arion ater* L. (Abb. 2). Doch ist in Holstein diese Art nicht etwa allgemein verbreitet. Zahlreiche tiefschwarze Exemplare von Heikendorf bei Kiel und von verschiedenen Stellen der Umgebung von Ratzeburg gehören zu *Arion rufus* L.

Das Auffinden von *Arion ater* L. in Holstein ließ einen Vergleich mit Arionen aus Dänemark wünschenswert erscheinen. U. GERHARDT hatten schwarze Tiere aus der Umgebung von Kopenhagen vorgelegen; über die Artzugehörigkeit war er sich nicht klar geworden, vermutete aber die Zugehörigkeit zu *Arion ater* L. (11, S. 575). Herrn Dr. HANS SCHLESCH in Kopenhagen gehört mein Dank, daß er mich in seiner gewohnten Zuvorkommenheit mit Material versorgte. Schwarze Tiere aus dem Süden der Insel Seeland und aus dem Gebiet nördlich von Kopenhagen gehörten auffallenderweise zu *Arion rufus* L., albinotische Schnecken von Hellebak bei Helsingør in NO-Seeland und von Fusingö bei Randers in Ost-Jütland dagegen zu *Arion ater* L. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß *Arion rufus* L. in der Umgebung von Kopenhagen eingeschleppt worden ist, was auch anderwärts bei verschiedenen Populationen skandinavischer Arionen anzunehmen ist. Immerhin kann der Fundort im Süden von Seeland möglicherweise autochthon sein, denn eine Reihe von dortigen Tieren weist auf Zusammenhänge mit dem benachbarten deutschen Küstengebiet hin.

Nach dem mir vorliegenden Material an Arionen aus Holstein und Dänemark sind die Tiere in den anatomischen Verhältnissen stets einwandfrei als *Arion rufus* L. oder *Arion ater* L. zu erkennen. Anzeichen für das Vorhandensein von Hybriden oder von Populationen, die auf eine Vermischung beider Arten zurückzuführen sind, wie das H. E. QUICK für möglich hält (31, S. 255), habe ich nicht feststellen können. Ich vermute, daß bei dem verschiedenen Ablauf des

¹⁾ Für Beschaffung von Material habe ich folgenden Herren zu danken: cand. OTTO GRAFF, Ratzeburg (Holstein), HERMANN MEINKEN, Bremen, Prof. Dr. FERDINAND PAX, Bremerhaven, Dr. ADOLF ZÄNKERT, Laubach (Oberhessen) und Dr. ADOLF ZILCH, Frankfurt a. M. Ferner gebührt mein Dank allen Angehörigen und Studierenden meines Instituts, des Zoologischen Instituts der T. H. Braunschweig, die auf zahlreichen Exkursionen in der näheren und weiteren Umgebung von Braunschweig und des Harzes das anfallende Material an Arionen mir zur anatomischen Untersuchung übergaben.

Begattungsaktes auch gar keine Bastardierung der beiden Arten zustande kommen wird. Doch sind zum endgültigen Nachweis noch weitere Untersuchungen nötig.

Die derzeitige Kenntnis von der Verbreitung der großen Wegschnecken läßt bei aller Lückenhaftigkeit im einzelnen doch die großen Zusammenhänge bereits erkennen. Die Familie der Arionidae ist offenbar einst von Asien ausgegangen und hat sich von dort sowohl nach Amerika wie ins europäische Faunengebiet bis Nordafrika ausgebreitet. In Europa sind Arionidae mindestens bis ins Oligozän zurückzuverfolgen. Wie bei vielen alten Faunenelementen der europäischen Region hat sich seit dem Tertiär der Schwerpunkt ihrer Verbreitung nach Westen in die vom Ozean beeinflussten Länder verlagert, während neue Faunenelemente aus Südosten, später aus Osten hinzukamen; so ist die Verbindung der europäischen Arioniden mit ihren asiatischen Verwandten verloren gegangen. Das Subgenus *Arion* s. str., in das die hier besprochenen Arten zu rechnen sind, hat offensichtlich seine hauptsächliche Verbreitung in den europäischen Ländern am Atlantischen Ozean. In der nördlichen Hälfte der Pyrenäenhalbinsel kommen mehrere Arten vor, die wohl unter den lebenden Vertretern des Subgenus *Arion* s. str. durch den Bau der Geschlechtswege und ihre Jugendfärbungen als die ursprünglichsten Formen der großen Arionen anzusehen sind. Es sind das *Arion (Arion) sulcatus* MORELET²⁾, *Arion (Arion) lusitanicus* MABILLE, *Arion (Arion) hispanicus* SIMROTH und *Arion (Arion) dasilvae* POLLONERA, deren Artberechtigung und systematische Stellung zueinander noch zu erforschen sind. Auch ihre Verbreitungsgrenzen sind noch festzulegen. Nördlich an diese Arten schließt sich wohl sicher das Verbreitungsgebiet von *Arion (Arion) rufus* L. an. Dieser hat unter den lebenden Vertretern von *Arion* s. str. die weiteste Verbreitung. Er reicht vom Atlantischen Ozean über West- und Mitteleuropa ostwärts bis nach Ostpreußen ins Samland hinein³⁾, in das Gebiet um Posen, das nördliche Karpathenvorland, das westliche Ungarn und Teile von Bosnien. Die Alpen werden anscheinend allein von *Arion (Arion) rufus* L. besiedelt; doch wird auch er in den Alpen nach Südosten seltener und fehlt meist am Abfall des Gebirges nach Italien. In der Nordhälfte Italiens gibt es aber vereinzelt Fundorte der Art, die ihre Entstehung der Ausbreitung durch den Menschen verdanken dürften. Ihre Nordgrenze verläuft durch die Britischen Inseln und Dänemark. Auf der skandinavischen Halbinsel kommt sie, durch den Menschen verschleppt, an einzelnen Stellen in der Kulturzone vor; ein durch anatomische Prüfung von Belegexemplaren bestätigter Fundort ist der Schloß-

²⁾ Nach den Nomenklaturbestimmungen ist es natürlich nicht statthaft, *Arion sulcatus* MORELET 1845 als Varietät zu *Arion lusitanicus* MABILLE 1868 zu stellen, wie das P. HESSE 1926 tut (16, S. 124). Sollten beide in eine Art zusammengehören, so hat *Arion sulcatus* MORELET die Priorität. Doch bin ich von der artlichen Zusammengehörigkeit der beiden Schnecken noch nicht überzeugt, ebenso wenig wie ich die von H. SIMROTH angenommene Identität von *Arion sulcatus* MORELET mit *Arion empiricorum* FÉRUSAC (also wohl *Arion rufus* L.) (36, S. 346—348) für richtig halte. Daher unterlasse ich die Vereinigung, bis die einstweilen noch ausstehende erneute anatomische Prüfung des Geschlechtsapparates der in Betracht kommenden Arten erfolgt ist.

³⁾ Bezüglich der Erwähnung von *Arion empiricorum* FÉRUSAC von Rosenowskaja in Lettgallen (17, S. 211, 224), welcher Fundort auch schon weiter in die Literatur eingegangen ist, stimme ich H. SCHLESCH bei, daß die Bestimmung der Belegexemplare wohl falsch ist und daß es sich wahrscheinlich um dunkle Exemplare von *Limax (Limax) cinereoniger* WOLF gehandelt hat (32, S. 299).

park von Solliden unweit Borgholm auf der Insel Öland an der schwedischen Ostküste (31, S. 255, 257, 259). Im einzelnen bleibt die Nordgrenze der Art noch festzulegen, da *Arion (Arion) rufus* L. bisher nicht einwandfrei von *Arion (Arion) ater* L. unterschieden worden ist. Beachtung verdient auch die artliche Festlegung der Arionen von Irland, vor allem da im Süden der Insel eine weitere Gattung der Arioniden, *Geomalacus* ALLMANN vertreten ist, die außerdem im westlichen Teil der Pyrenäenhalbinsel, in Portugal, beheimatet ist.

Nordwestlich des Verbreitungsgebietes von *Arion (Arion) rufus* L. liegt dasjenige von *Arion (Arion) ater* L. Doch kommen in einer gewissen Zone beide Arten vor, wenn sie auch in demselben Gebiet anscheinend in verschiedenen Biotopen leben. Ob *Arion (Arion) ater* L. in Westeuropa nach Süden auf den Kontinent reicht oder gar sein Areal irgendwo mit den Arten der Pyrenäenhalbinsel in Verbindung kommt, bleibt zu erforschen. In Frankreich ist von einem Vorkommen eines anatomisch oder sexualbiologisch belegten *Arion (Arion) ater* L. bisher nichts bekannt geworden. Wenn L. GERMAIN *Arion (Arion) ater* L. neben *Arion (Arion) rufus* L. für Frankreich anführt (13, S. 72-74), so scheint die erstere Art für Frankreich doch nicht hinreichend belegt, da die erwähnten anatomischen Einzelheiten eher auf die von C. POLLONERA (30) angegebenen Unterscheidungsmerkmale der Arten als auf eigene Untersuchung französischer Exemplare zurückgehen dürften⁴⁾. Auf den Britischen Inseln ist jedoch *Arion (Arion) ater* L. weit verbreitet und erreicht in England in der Grafschaft Devon (31, S. 256) sein bis jetzt bekanntes südlichstes Fundgebiet überhaupt. Von den Britischen Inseln erstreckt sich das Verbreitungsgebiet von *Arion (Arion) ater* L. über das Meer nach Osten bis Norwegen hinein, über Jütland, die dänischen Inseln, das südliche Schweden bis auf die schwedischen Inseln Öland und Gotland. In Finnland fehlt die Art. Von der jütischen Halbinsel kommt die Art nach Süden bis nach Holstein vor (Diek-See). Weiter nach Osten erreicht *Arion (Arion) ater* L. nach unserer derzeitigen Kenntnis das Südufer der Ostsee nicht mehr; Wegschnecken aus Pommern, sowohl aus der Umgebung von Stettin wie von der Insel Wollin, gehörten nach dem Begattungsvorgang zu *Arion (Arion) rufus* L. (11, S. 572). In Schweden geht *Arion (Arion) ater* L. nach Norden nicht weit über Stockholm hinaus und besiedelt ganz Skandinavien ungefähr bis 60° nördlicher Breite. Doch in der Küstenzone Norwegens reicht er unter dem mildernnden Einfluß der warmen Meeresströmungen nordwärts bis etwa 70° (27, S. 20-21); die skandinavischen Fundorte von *Arion* s. str. hat F. ÖKLAND auf einer Landkarte zusammengestellt (28, Taf. 2). Die Arionen, die von den Britischen Inseln^{4a)} bis auf die Faröer nach Norden reichen, sind wohl dieser Art zuzurechnen, ebenso wie die nach Island eingeschleppten Tiere.

⁴⁾ Über die systematische Stellung des aus dem Nordteil des Zentralgebirges Frankreichs (Dép. Nièvre) beschriebenen *Arion brevirei* POLLONERA (29, S. 294—295, Taf. 3 Fig. 28, 36) können zur Zeit keine bestimmten Angaben gemacht werden. Anscheinend gehört die Schnecke nicht zu *Arion (Arion) rufus* L., vielleicht überhaupt nicht zu *Arion* s. str.

^{4a)} Nachträglich konnte ich eine Reihe schwarzer Arionen sezieren, die Herr Prof. Dr. PAUL REMY in Nancy im Jahr 1926 während einer Fahrt des „Pourquoi-Pas?“ auf der Insel Skye an der Westküste Nord-Schottlands gesammelt hatte und die er mir freundlicherweise zur Untersuchung übersandte. Die Tiere gehören nach dem anatomischen Befund einwandfrei zu *Arion (Arion) ater* L. Sie waren auf der Insel im Küstengebiet des Loch na Dal auf einer feuchten Wiese in einer Höhe von 20-30 m gefunden worden (22. 7. 1926).

Bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Exemplaren von *Arion (Arion) ater* L. zeigt der jugendliche Geschlechtsapparat noch deutlich eine sackartige Ausbuchtung im oberen Abschnitt des Atriums neben der Einmündung des Ovidukts, die vollständig derjenigen bei *Arion (Arion) rufus* L. entspricht. Nur bleibt bei letzterer Art die Ausbuchtung am Atrium beim geschlechtsreifen Tier erhalten, während sie sich bei *Arion (Arion) ater* L. zurückbildet, bis bei der geschlechtsreifen Schnecke der obere Abschnitt des Atriums gleichmäßig um den zentral einmündenden Ovidukt ausgebildet ist. Daher ist anscheinend *Arion (Arion) rufus* L. als die ursprünglichere Art anzusehen, und *Arion (Arion) ater* L. hat sich stärker von der gemeinsamen Stammform differenziert. Da *Arion (Arion) rufus* L. sich offenbar an die Arten der Pyrenäenhalbinsel anschließt, was auch aus dem von H. SIMROTH beobachteten und abgebildeten Begattungsvorgang von *Arion (Arion) lusitanicus* MABILLE (36. S. 344-345, Taf. 13 Fig. 5) hervorgeht⁵⁾, dürfte eine Entwicklungsreihe von Süden nach Norden anzunehmen sein.

Die eingangs erwähnte große Variabilität in der Färbung der großen Wegschnecken ist bei den verschiedenen Arten des Subgenus *Arion* s. str. nicht im gleichen Ausmaß zu finden. Bei den Arten der nördlichen Pyrenäenhalbinsel ist bisher noch nicht solch reichliches Material untersucht worden, um die Verhältnisse bei diesen Arten abschließend beurteilen zu können. Doch scheint mir die Mannigfaltigkeit in den Farben bei ihnen derjenigen von *Arion (Arion) rufus* L. kaum nachzustehen. Da die bereits erwähnten Zusammenstellungen der Farbvarianten durch O. F. MÜLLER (26, S. 2-4) und J. F. GMELIN (14, S. 3099-3100) zweifellos solche der beiden Arten *Arion (Arion) ater* L. und *Arion (Arion) rufus* L. umfassen, sei als Beispiel für die große Veränderlichkeit von *Arion (Arion) rufus* L. die Aufzählung der verschiedenen Färbungen durch C. POLLONERA (30, S. 5-6) oder A. MOQUIN-TANDON (25, S. 10-13, Taf. 1 Fig. 1-27) erwähnt, welch letzterer nur französische, offenbar größtenteils oder allein zu *Arion (Arion) rufus* L. gehörige Formen berücksichtigt hat.

Um die einzelnen Farbvarianten der Wegschnecken richtig beurteilen zu können, ist es notwendig, auf das Zustandekommen der Färbung dieser Tiere einzugehen. Sie beruht nämlich auf 2 voneinander vollständig unabhängigen Farbkomponenten. Der eine Farbstoff ist ein Pigment, ein Melanin; er verursacht je nach dem Maß seiner Entwicklung den Grad der Schwarzfärbung der Schnecke. Er befindet sich in Form von kleinen Granula in besonderen, unter dem Epithel diffus verteilten Melanophoren von recht unregelmäßiger Gestalt und mit oft langen Fortsätzen. Der andere Farbstoff ist rotgelb und ruft die sogenannte Rotfärbung des Tieres hervor. Er liegt nicht in Chromatophoren, ist vielmehr in Form von kleinen, runden, lebhaft gefärbten Körperchen in Drüsenzellen der Haut enthalten. Über die chemische Zusammensetzung dieses eigenartigen Farbstoffes der Wegschnecken hat man sich wiederholt beschäftigt (23, S. 245-248; 8; 33, S. 110-114; 15, S. 640-641; 3, S. 517; 6; 7; 9). Es dürfte nunmehr feststehen, daß es sich um ein Lipochrom handelt, das C. DHÉRÉ und C.

⁵⁾ Offenbar haben H. SIMROTH (36) und U. GERHARDT (11, S. 577) verschiedene Arten vor sich gehabt, wie aus den Beobachtungen des Geschlechtsaktes der Schnecken hervorgehen dürfte. U. GERHARDT hält es für möglich, daß ihm *Arion (Arion) sulcatus* MORELET vorgelegen hat. Er bemerkte, daß ihn die Begattung der portugiesischen Schnecken mehr an *Arion (Arion) ater* L. als an *Arion (Arion) empiricorum* FÉRUSSAC (= *rufus* L.) erinnert habe (11, S. 577).

BAUMELER Rufin benannt haben (6). Das in der Haut enthaltene Lipochrom kann in den Körperschleim abgegeben werden und diesen dann rotgelb färben, was vor allem eintritt, wenn man die Tiere unsanft anfaßt. In Alkohol ist das Rufin löslich, weshalb Alkoholpräparate von solchen Tieren die rote Farbe verlieren; etwa vorhandener schwarzer Farbstoff bleibt dagegen erhalten.

Die große Mannigfaltigkeit in der Färbung von *Arion (Arion) rufus* L. wird nun dadurch hervorgerufen, daß bei den Schnecken jeweils verschiedene Stufen in der Intensität der Melaninausbildung mit dem Vorhandensein oder Fehlen von Rufin kombiniert sein können. Dabei wird das Rufin mehr oder weniger durch Melanin überdeckt. Wenn beide Farbstoffe vorhanden sind, was das Häufigere ist, können die Tiere die verschiedensten Farben von rot über heller und dunkler braun bis schwarz aufweisen. Bei den sogenannten roten Schnecken ist reichlich Rufin vorhanden und wenig Melanin. Bei schwarzen Wegschnecken ist es manchmal an der Färbung nicht festzustellen, ob sie überhaupt Rufin enthalten; dann bringt eine histologische Untersuchung der Haut oder eine Behandlung in Alkohol die Entscheidung. Wenn Rufin den Tieren vollständig fehlt, so können sie nur in verschiedener Intensität schwarz sein. Bei besonders reichlichem Gehalt an Melanin greifen bei den dann tief schwarzen Schnecken im extremen Fall die großen Pigmentmengen sogar auf die sonst im Mittelfeld grau gefärbte Sohle über. Fehlt außer Rufin auch Melanin, so handelt es sich um Albinos, die vollständig weiß sind. Ist kein Melanin und nur Rufin vorhanden, sind die Tiere gelblich; ein derartiger Fall ist als Flavismus zu bezeichnen.⁶⁾ Wie die weißen Arionen hat man auch die gelben Exemplare zunächst als eine besondere Art angesehen und sie als *Limax succineus* MÜLLER beschrieben (26, S. 7-8). Werden gelbe Tiere in Alkohol konserviert, so geht die Färbung verloren und die Tiere werden weiß, da sich doch das Rufin in Alkohol löst.

Die auftretenden verschiedenen Färbungen von *Arion (Arion) rufus* L. werden dadurch noch mannigfaltiger, daß der Fußsaum der Schnecken nicht die Farbe des übrigen Körpers aufzuweisen braucht, sondern unabhängig rot gefärbt sein kann. Solche Fälle finden sich nicht allein bei braunen und schwarzen Tieren, sondern selbst bei gelben und sogar weißen Exemplaren.

Die Wertung der verschiedenen Farbvarianten stößt auf gewisse Schwierigkeiten. Nach den von H. SIMROTH über die Ursache der Färbung angestellten Versuchen (35, S. 264-276) und den von K. KÜNDEL durchgeführten Zuchtreihen (18, S. 337-343), welche beide Autoren mit Schnecken arbeiteten, die sämtlich jetzt als *Arion (Arion) rufus* L. anzusehen sind, wird ein einheitliches Bild nicht erreicht. Nach H. SIMROTH hat es den Anschein, als ob die verschiedene Färbung durch die Umwelt hervorgerufen wird. K. KÜNDEL kommt dagegen zu dem Ergebnis, daß gewisse Faktoren auch vererbt werden. Ich war zunächst von der offensichtlich starken Beeinflussung der Färbung durch die Umwelt beeindruckt. Doch bald erkannte ich an dem Entstehen unterschiedlich gefärbter Tiere unter denselben Umweltsbedingungen in der Gefangenschaft, daß an dem Zustandekommen der zahlreichen Varianten neben phänotypischen auch genotypische Fak-

⁶⁾ Neuerdings hat M. DE LARAMBERGUE ein solches gelbes Tier von *Arion (Arion) rufus* L., bei dem die Besonderheit in der Färbung richtig in einem Mangel an Melanin festgestellt worden ist, als Albino beschrieben (19). Ich habe in der letzten Zeit gelbe Arionen ohne Melanin oder nur mit Spuren dieses Farbstoffes in Buchenwald auf der Asse, einem Höhenzug südöstlich von Braunschweig, mehrmals angetroffen.

toeren mitsprechen müssen. Systematische Zuchtversuche wurden deshalb in der Folgezeit angelegt. Inzwischen konnte L. MARENBACH an Arionen aus der Umgebung von Frankfurt a. M. ebenfalls experimentell die phänotypische Beeinflussung der Färbung nachweisen (24). Ferner ist, nachdem diese Arbeit bereits in Druck gegeben war, eine Studie von R. ALBONICO über Untersuchungen an großen Wegschnecken nach Material aus der Schweiz erschienen (2a). Seine Tiere wie diejenigen, mit denen L. MARENBACH experimentiert hatte, rechne ich auf Grund ihrer Fundorte zu der Art *Arion (Arion) rufus* L. R. ALBONICO ist nach seinen Untersuchungen im Gelände und seinen allerdings nicht über mehrere Generationen fortgeführten Zuchten zu dem Ergebnis gelangt, daß die Färbung außer auf phänotypische offensichtlich auch auf genotypische Faktoren zurückzuführen ist. Das entspricht durchaus meiner Ansicht.

Die Anlage von Zuchten von *Arion (Arion) rufus* L. ist nicht schwer, und die Tiere pflegen sich in Gefangenschaft leicht über mehrere Generationen hin fortzupflanzen. Nur macht sich bei Vererbungsversuchen der Umstand störend bemerkbar, daß diese Art sich leicht durch Selbstbefruchtung fortpflanzt. Vor allem, wenn man erwachsene Tiere eine gewisse Zeit allein hält, um sie für eine beabsichtigte Paarung aufzusparen, ist stets die Gefahr einer Selbstbefruchtung vorhanden. Man erhält dann mitunter Filialgenerationen, die die Anlage der Versuche stören, da sie auf die Herkunft von allein einem Elterntier zurückzuführen sind.

Aus meinen Zuchten ist zu erkennen, daß sich die Eigenschaften, Melanin und Rufin bilden zu können, vollständig unabhängig voneinander vererben. Vor allem ist in Zuchten schwarzer Schnecken ohne die Fähigkeit der Rufinbildung, welche Tiere entsprechenden Populationen des Freilandes entnommen waren, in 3 Generationen nie Rufin aufgetreten. Die betreffenden Tiere wurden nach der Eiablage getötet und die Haut untersucht. In Zuchten von Tieren mit Rufin wies die Nachkommenschaft stets dieses Lipochrom auf, ganz unabhängig davon, wieviel Melanin gleichzeitig vorhanden war.

Ferner dürfte nach entsprechenden Zuchten sicher sein, daß die verschiedenen Grade im Vorhandensein von Melanin bei Tieren desselben Ortes eine Allelreihe bilden, wobei der höhere Gehalt an Melanin über den niedrigen Gehalt an diesem Pigment als rezessiven Erbfaktor sich dominant vererbt.

Ob es bei den Wegschnecken auch einen erblichen graduellen Unterschied im Vorhandensein von Rufin gibt, konnte nicht endgültig geklärt werden, da nicht genügend verschiedene Stufen rechtzeitig zur Verfügung standen. Doch hat es nach meinem Material den Anschein, als ob das nicht der Fall ist und man nur zwischen einem Vorhandensein oder Fehlen von Lipochrom als Mutanten zu unterscheiden hat; dabei vererbt sich dann das Fehlen von Rufin als rezessiver Faktor gegenüber der Fähigkeit einer Ausbildung dieses Farbstoffes. Verschiedene Intensitäten in der Rotfärbung vererben sich nach meinen Beobachtungen nicht; sie sind vielmehr phänotypisch bedingt, worauf noch eingegangen wird. Zusammen aufgezogene Tiere eines Geleges hatten stets denselben Grad der Rotfärbung, falls Rufin überhaupt vorhanden war.

Außerdem ist wahrscheinlich die besondere Färbung des Fußsaumes der Wegschnecken ein erbliches Merkmal. Die Einzelheiten konnten bisher nicht untersucht werden.

Bei der Beurteilung der Farbvarianten von Arionen ist zu bedenken, daß die Färbung der Tiere im Verlauf ihres Lebens einem Wechsel unterworfen ist, daß also die adulten Exemplare im allgemeinen ganz anders aussehen als ihre Jugendstadien. Zunächst hat man diese Jugendstadien sogar oft für besondere Arten gehalten; doch hat schon 1872 H. SEIBERT bezüglich der großen Wegschnecken die wahren Zusammenhänge erkannt (34).

Bei der Aufzucht von *Arion (Arion) rufus* L. ist die Brut nach dem Ausschlüpfen fast weiß oder hellgelb. Es ist also anscheinend zuerst das Lipochrom auf dem Körper festzustellen. Die gelbliche Färbung kann dann allmählich in ein dunkles Gelbrot übergehen, was zuletzt zu roten oder braunen Tieren führt. Später als das Rufin, durchschnittlich nicht vor einem Alter von etwa 14 Tagen, beginnt sich das Melanin deutlicher bemerkbar zu machen. Zunächst waren beim Ausschlüpfen der Kopf und die Fühler grau, gelegentlich ins Violett übergehend; jetzt werden bei den Tieren Kopf und Fühler dunkler, zuletzt schwarz. Die Färbung breitet sich dann mit zunehmendem Alter über den ganzen Körper aus. Dabei können also die zuerst fast weißen Tiere, die kein Lipochrom auszubilden vermögen, ausgewachsen mitunter die schwärzesten Exemplare werden. Manchmal bilden die Jungen von *Arion (Arion) rufus* L. in den ersten Wochen Längsbinden auf dem Körper aus, die aber meist bald wieder verschwinden. Nur sehr selten bleiben bei einem einzelnen Exemplar einer Population diese Längsbinden im adulten Stadium erhalten. Auch sonst ist festzustellen, daß innerhalb einer Population einzelne Tiere, die wohl als Kümmerlinge zu werten sind, bei normaler Größe bezüglich der Färbung auf jugendlichem, nicht ausgefärbtem Stadium stehenbleiben, wobei die vom Rücken ausgehende Dunkelung plötzlich nicht mehr weiter fortschreitet.

Gelegentlich sind solche auffällig gefleckten Tiere von stattlicher Größe auch im Freiland anzutreffen. Bemerkenswert ist nun, daß einzelne dieser Exemplare aus dem Freiland in der Gefangenschaft plötzlich anfangen, Melanin zu bilden und dunkel zu werden. Es hat also anscheinend die Veränderung der Umwelt als Anreiz genügt, um die stehengebliebene Ausfärbung der Schnecke wieder in Gang zu bringen. Der Farbwechsel pflegt dann verhältnismäßig rasch vorstatten zu gehen. Immerhin dürften solche Fälle von Verfärbungen von Wegschnecken normaler Größe seltene Ausnahmen sein. Sogar ein vollständig weißes, für ein Albino gehaltenes Exemplar aus dem Eln, einem Höhenzug südöstlich Braunschweig, fing in der Gefangenschaft an, sich auf dem Rücken schwarz zu färben, starb dann allerdings, bevor es ausgefärbt war. Durch seine Umfärbung wurde erwiesen, daß es sich um keinen Albino, sondern um ein in der Färbung auf infantilem Stadium stehengebliebenes Tier gehandelt hat. Wahrscheinlich hat es sich bei der auffälligen Verfärbung einer in Gefangenschaft geratenen Wegschnecke von weißer Farbe, die dann schwarz wurde und über die W. E. COLLINGE berichtet hat (4, S. 442-443), um einen derartigen Fall einer nachträglichen Ausfärbung gehandelt. Erwähnenswert ist noch, daß solche verspätete Veränderung der Farbe sich offenbar nur auf eine vermehrte Ausbildung von Melanin erstreckt. Ich habe nie eine nachträgliche Veränderung der Rotfärbung ausgewachsener Wegschnecken beobachtet.

Der Vorgang der Ausfärbung der jungen Arionen im Verlauf ihres Wachstums bis zum geschlechtsreifen Stadium kann nun phänotypisch stark beeinflußt

werden und zwar mitunter in einem Ausmaß, daß das Erkennen der erblichen Merkmale wesentlich erschwert ist. Schon im Freiland dürfte das oft daran zu erkennen sein, daß in einem begrenzten Gebiet die Jugendformen von *Arion (Arion) rufus* L. in verschiedenen Jahreszeiten manchmal unterschiedlich gefärbt sind; auch H. SIMROTH ist das bereits aufgefallen (35, S. 270-272). Ferner ist die Tatsache, daß so häufig die in der Gefangenschaft geborene Nachkommenschaft von Freilandtieren ohne ersichtlichen Grund in der Färbung von den Eltern abweicht, phänotypisch begründet.

Allgemein ist festzustellen, daß offensichtlich die Bildung von Melanin stärker als die von Rufin phänotypisch beeinflusst wird. Im einzelnen lassen sich durch Versuche gewisse Umweltfaktoren ermitteln, die auf die Art der Ausfärbung der Arionen während des Wachstums einwirken. Nach meinen Laboratoriumsversuchen fördert Wärme die Ausbildung von Rufin, falls die Anlage zu seiner Bildung vorhanden ist, während Kälte sie hemmt. Das widerspricht den Versuchen von R. ALBONICO, der der Ansicht ist, daß die Umweltfaktoren keinen Einfluß auf den roten Farbstoff ausüben (2a, S. 422). Erneute Nachprüfung war wegen der Kürze der Zeit nicht mehr möglich. Vielleicht spricht zu Gunsten meiner Auffassung die Beobachtung von L. MARENBACH, daß bei ihren Versuchen Wärme leuchtend rotgelbe Schnecken ergab, Kälte dagegen nur ockergelbe bis blaßgelbe (24, S. 481). Immerhin dürften diese Versuche nicht als ein endgültiges Ergebnis anzusehen sein, da die Tiere anscheinend nicht bis zur Ausfärbung gehalten wurden.

Anders als die Rufinbildung verhält sich bei Temperaturunterschieden die Ausbildung von Melanin. Sie tritt bei kühl aufgestellten Zuchten stärker auf als in warmen Räumen⁷⁾. Offenbar ist bei niedrigen Temperaturen im Stoffwechsel der Schnecken der Abbau weniger vollständig und liefert gegenüber höheren Wärmegraden daher mehr Schlacken, was sich unter anderem in einer vermehrten Ablagerung von Melanin äußert. L. MARENBACH will dagegen festgestellt haben, daß umgekehrt Wärme die Melaninbildung der Schnecken fördert und Kälte sie hemmt (24, S. 481-482). Ich halte das nicht für zutreffend und führe L. MARENBACH's Schlüsse auf eine voreilige Beurteilung von Jugendstadien zurück, denn bis zur Ausfärbung hat sie die Tiere offenbar nicht gezüchtet. Junge Schnecken aber gedeihen allgemein bei Wärme besser und wachsen schneller, so daß die Jungtiere sich rascher auszufärben beginnen. R. ALBONICO kommt wie ich zu dem Schluß, daß bei *Arion (Arion) rufus* L. geringe Temperatur eine stärkere Ausbildung von Melanin hervorruft, hohe Temperatur dagegen eine Hemmung bewirkt (2a, S. 396-405).

Bereits 1876 hat nach Freilandbeobachtungen F. LEYDIG vermutet, daß Feuchtigkeit die Ausbildung des schwarzen Farbstoffes bei den Wegschnecken fördert (20, S. 266-270). Dagegen meint R. ALBONICO, daß umgekehrt geringe Feuchtigkeit eine stärkere Ausbildung von Melanin bewirkt, hohe Luftfeuchtigkeit dagegen eine solche hemmt (2a, S. 409-412). Ich bin zu anderen Ergebnissen gelangt. In meinen Versuchen konnte ich nämlich keinerlei Einfluß des Feuchtig-

⁷⁾ In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß es H. SIMROTH auch bei *Arion (Carinarion) circumscriptus* JOHNSTON (als *bourguignati* MABILLE) gelang, dunkle Tiere des Waldes und des Winters in der Gefangenschaft durch Wärme heller zu färben (35, S. 288).

keitsgrades weder auf die Bildung von Rufin noch von Melanin feststellen und bin der Ansicht, daß Feuchtigkeit keinerlei Einfluß auf die Färbung der Arionen ausübt. Wenn im Behälter der in Gefangenschaft gehaltenen Tiere die Feuchtigkeit zu groß oder zu gering ist, erhöht sich dagegen die Sterblichkeit der Schnecken. Die an sich richtigen Beobachtungen von F. LEYDIG sind wohl so zu erklären, daß in den feuchten Schluchten, in denen die schwarzen Schnecken bevorzugt angetroffen wurden, wahrscheinlich auch eine verhältnismäßig niedrige Temperatur geherrscht haben wird, so daß der Melaninreichtum durch den geringen Wärmegrad verursacht worden ist.

Licht übt offenbar keinen Einfluß auf die Färbung der Arionen aus, was auch L. MARENBACH festgestellt hat (24, S. 479-481).⁸⁾ Die von mir auf verschiedenfarbigem Untergrund herangezogene Brut zeigte keinerlei Unterschiede in der Färbung. Auch beeinflusste weder farbiges Licht, wozu rotes und blaues Glas benutzt wurde, noch Dunkelheit die normale Ausfärbung der Schnecken. Doch liegen bezüglich des Sonnenlichtes die Verhältnisse insofern verwickelter, als auch die Wärmestrahlung und die auf den Stoffwechsel einwirkenden chemisch wirksamen Teile des Lichtes Berücksichtigung finden müssen. Damit hängt wohl zusammen, daß in offenen Freilandkäfigen die Arionen besonders leuchtende, satte Farben aufwiesen.

Ein von mir nicht untersuchter Umweltfaktor ist der Luftdruck in verschiedenen Höhenlagen. R. ALBONICO konnte feststellen, daß geringer Luftdruck eine stärkere Ausbildung von Melanin, hoher Luftdruck aber eine Hemmung derselben bewirkt (2a, S. 405-409). In Hinblick auf das bei geringem Luftdruck kleinere Sauerstoffangebot und die dadurch hervorgerufene schwächere Oxydation im Stoffwechsel mit erhöhter Anreicherung von Abbauprodukten erscheint eine vermehrte Bildung von Melanin durchaus verständlich.

Ein Einfluß des Chemismus des Bodengrundes auf die Ausbildung der Farbe von *Arion* konnte nicht nachgewiesen werden. K. KÜNKEL hat aber vermutet, daß bei *Arion (Arion) rufus* L. die Bildung des Rufins durch chemische Einflüsse, wahrscheinlich durch den Genuß von Humussäure, unterdrückt werden kann (18, S. 342-343). Weder L. MARENBACH (24, S. 486) noch ich konnten diese Beobachtung bestätigen. Dagegen wurde festgestellt, daß auf stark humusaurem Boden die Arionen an Größe zurückbleiben, sie dort also offensichtlich schlechtere Lebensbedingungen vorfinden. Stärker als auf die chemischen Einwirkungen des Bodengrundes reagieren wohl die Schnecken auf diejenigen der Nahrung. Ich habe zwar keine speziellen Untersuchungen darüber ausgeführt, aber auch nichts von derartigen Einwirkungen bei meinen abwechslungsreich gefütterten Zuchten bemerkt. Doch hat L. MARENBACH verschiedene dahingehende Versuche angestellt und gefunden, daß das Vorhandensein organischer Salze und Vitamine für die Farbbildung wichtig sind; fehlen diese Stoffe, so erlangen die Tiere weder ihre natürliche Farbe noch ihre normale Größe (24, S. 487-493). Es handelt sich also bei den letzteren Fällen um ausgesprochene Mangelerscheinungen, die im Freiland kaum vorkommen dürften. In der Natur wird diesen omnivoren

⁸⁾ *Arion (Arion) rufus* L. ist übrigens kein ausgesprochenes Nachttier, wie L. MARENBACH angibt (24, S. 493), sondern richtet sich nach dem Grad der Feuchtigkeit, kann daher unter zusagenden Bedingungen sowohl am Tag wie während der Nacht aktiv sein.

Schnecken meist derart abwechslungsreiches Futter zur Verfügung stehen, daß bei den unterschiedlichen Färbungen die Nahrung wohl kaum als Ursache in Betracht kommt. Ich kann daher L. MARENBACH's Ansicht, daß der Nahrung der größte Einfluß auf die Verschiedenheit der Farbvarianten von *Arion (Arion) rufus* L. zuzuschreiben ist (24, S. 505), nicht beipflichten.

Wenn einmal die geschlechtsreif gewordenen Arionen⁹⁾ ausgefärbt sind, ist am lebenden Tier ein physiologischer Farbwechsel nicht nachzuweisen. L. MARENBACH hat aber durch mikroskopische Untersuchungen der Haut von Wegschnecken festgestellt, daß die Melanophoren auf Wärme, Wirbeltierhormone, Vitamine und verschiedene andere Stoffe reagieren (24, S. 494-504). Vor allem ist an Hautpräparaten unter Wasser leicht festzustellen, daß die Melanophoren sich bei Wärme expandieren. Doch ist die dadurch hervorgerufene Verdunkelung so gering, daß sie makroskopisch nicht wahrnehmbar ist. Eine Zunahme des Melanins ist damit natürlich nicht verbunden.

Bei dem Vorkommen der verschiedenen Farbvarianten von *Arion (Arion) rufus* L. im Freiland ist es nun auffallend, daß an kühlen Standorten, also vor allem vielfach im Gebirge und im Osten des Verbreitungsgebietes, Schnecken mit reichlicher Ausbildung von Melanin und Mangel an Rufin in den Populationen vorherrschen oder gar allein vorhanden sind.¹⁰⁾ Dagegen herrschen in warmen Gegenden vor allem Tiere mit geringer Ausbildung von Melanin und mit reichlich Rufin vor. Daß sich diese Verhältnisse allein durch Einwirkung phänotypischer Faktoren auf die Ausbildung der Farbstoffe erklären lassen, ist unwahrscheinlich. Mir erscheint die Verteilung der Farbvarianten von *Arion* im Gelände nur verständlich, wenn neben einer genotypischen und phänotypischen Beeinflussung noch der Umstand hinzukommt, daß die einzelnen Mutanten durch bestimmte Umweltsbedingungen begünstigt werden, so daß unter ihnen eine Selektion stattfindet. Es ist zu vermuten, daß die verschiedenen Mutanten mit unterschiedlichem Gehalt an Melanin oder Rufin in ihrer Resistenz gegenüber den Widrigkeiten der Umwelt voneinander abweichen, also an den verschiedenen Biotopen jeweils eine andere Vitalität besitzen. Am leichtesten ist es verständlich, daß die viel Melanin aufweisenden Mutanten im Gebirge und nach Osten zunehmen, denn Schwarz ist die ökonomischste Farbe und die schwarzgefärbten Exemplare dieser doch im allgemeinen wärmebedürftigen Schnecke sind offenbar an kühlen Biotopen durch bessere Wärmeaufnahme vor den hellen Tieren begünstigt und haben sich anscheinend selektiv durchgesetzt. Daß gelegentlich an manchen Orten, wo schwarze Tiere vorherrschen, auch Albinos auftreten können

⁹⁾ Über das normale Wachstum von Wegschnecken hat neuerdings M. ABELOOS an Material von Poitiers und Rennes in Westfrankreich eingehende Untersuchungen angestellt (1). Nach den Abbildungen des Geschlechtsapparates der Schnecken handelt es sich einwandfrei um *Arion (Arion) rufus* L. M. ABELOOS unterscheidet bei dieser Art, ebenso wie bei den anderen in Frankreich beheimateten *Arion*-Arten außer *Arion (Carinarion) circumscriptus* JOHNSTON, 3 aufeinander folgende, irreversible Entwicklungsstufen, eine infantile mit embryonaler Gonade, doch mit raschem Größenwachstum, eine jugendliche mit heranwachsenden Geschlechtsorganen und etwas langsamerem Größenwachstum, sowie ein Reifestadium mit funktionsfähigem Geschlechtsapparat ohne Größenwachstum und mit stationärem Gewicht.

¹⁰⁾ Ebenso wird auch *Arion (Mesarion) subfuscus* DRAPARNAUD in Gebirgsgegenden und nach Norden zu dunkler. Das hat H. SIMROTH ebenfalls schon festgestellt (35, S. 284).

und am Leben bleiben, vermag die bessere Eignung der schwarzen Tiere nicht zu entkräften. Das Auftreten von Arionen mit Rufin an wärmeren Biotopen und ihr Fehlen an kühleren hängt vielleicht damit zusammen, daß solche Schnecken, in deren Stoffwechsel dieses Lipochrom gebildet wird, an eine gewisse Wärme gebunden sind, während die Existenz der Art noch an kühleren Orten möglich ist, wo dann aber die Mutante mit Rufin nicht mehr lebensfähig ist. Es ist beispielsweise auffallend, daß früher im Berliner Tiergarten aufgetretene, offenbar eingeschleppte rote Arionen sich dort nie gehalten haben, sondern stets erloschen sind, während schwarze Tiere zahlreich dort leben. In diesem Zusammenhang ist auch erwähnenswert, daß die von R. ALBONICO in Freilandkäfigen im Gebirge, wo sonst nur dunkle Arionen vorkommen, ausgesetzte rote Exemplare sich nicht als lebensfähig erwiesen (2a, S. 388-389). Welche ökologische Bedeutung das Rufin für die Schnecke hat, ist eine andere Frage. In dieser Hinsicht ist es nicht ganz von der Hand zu weisen, daß es sich vielleicht um eine Warnfarbe handelt. Tatsächlich haben im Gegensatz zu den von vielen Tieren als Nahrung begehrten Limaciden die großen Arionen wohl wenig Feinde, und sie werden von manchen Tieren unter Ekelerscheinungen wieder ausgespicien. An kühlen Biotopen hätte dann aber die dunkle Mutante den größeren selektiven Wert. An ökologisch mehr indifferenten Biotopen können dagegen verschieden gefärbte Mutanten nebeneinander gedeihen, und manche Populationen fallen dadurch auf, daß in ihnen schwarze, dunkelbraune, rotbraune und rote Schnecken gemischt leben. Man kann dann auch nicht selten Tiere der verschiedensten Färbungen miteinander in copula antreffen.

Allgemein ist das Zusammenwirken der einzelnen Umweltfaktoren an den verschiedenen Biotopen doch so wechselnd, daß es nicht zugänglich ist, bestimmte Farbvarianten als charakteristisch für einen Biotop zu halten. So gilt die Feststellung von R. ALBONICO, daß rote Tiere im Waldbiotop vorkommen, dunkle (braune und schwarze) dagegen in offenem Gelände, auf Wiese und Alpweide, anzutreffen sind (2a, S. 422), zweifellos nur für das beschränkte Untersuchungsgebiet in der Schweiz. Anderwärts finden sich ganz andere Verhältnisse, so daß eine Verallgemeinerung nicht möglich ist. Schon vor Jahren fand ich beispielsweise auf der Rauhen Alb in Württemberg gerade auf Wiesen und Weiden vielfach rote Wegschecken, schwarze dagegen mehr im Wald. Ähnliche Beobachtungen hat bereits F. LEYDIG auf der Rauhen Alb gemacht (20, S. 269).

Von *Arion (Arion) ater* L. lag mir bisher kein ausreichendes Material vor, um einen Überblick über die Farbvarianten zu gestatten. Doch dürften bezüglich der Farbkomponenten prinzipiell ähnliche Verhältnisse obwalten als wie bei *Arion (Arion) rufus* L. Bei *Arion (Arion) ater* L. überwiegen nach unseren bisherigen Kenntnissen schwarze Tiere im Freiland bei weitem. Das mag auf denselben Ursachen beruhen wie bei *Arion (Arion) rufus* L. und mit dem Vorkommen in nördlicheren Gebieten oder an entsprechenden Lokalitäten zusammenhängen. Daß bei *Arion (Arion) ater* L. neben Melanin auch das Lipochrom Rufin vorhanden sein kann, dürfte aus dem Befund von H. E. QUICK hervorgehen, daß bei englischen Exemplaren dieser Art auch braune Tiere vorkommen (31, S. 250, 256). Ferner gehören vermutlich große Arionen von brauner Farbe aus Norwegen zu *Arion (Arion) ater* L. (27, S. 18; 28, S. 16-17). Ob diese Art an warmen Fundorten gelegentlich auch in roten Exemplaren vorkommt, ist nicht bekannt. Die aus dem Park von Sverresborg in Bergen in Norwegen bekannt

gewordenen roten Arionen entstammen vielleicht einer Kolonie von *Arion (Arion) rufus* L., die ihre Entstehung einer Verschleppung der Art durch den Menschen verdankt (27, S. 18; 28, S. 16). Bemerkenswert ist aber, daß Albinos bei der nördlichen Art offenbar häufiger vorkommen als bei *Arion (Arion) rufus* L. Es waren zweifellos albinotische Stücke von *Arion (Arion) ater* L., die Anlaß zur Aufstellung von *Limax albus* L. gegeben haben (22, S. 1081), so daß also dieser Name in die Synonymie von *Arion (Arion) ater* L. fällt. In Norwegen finden sich weiße Arionen stellenweise in größerer Zahl, so daß F. ÖKLAND ihre relative Häufigkeit betonen konnte (28, S. 17). Gelbe Tiere, also ohne Melanin, doch mit Rufin, die einwandfrei zu dieser Art gehören, sind bisher nicht festgestellt worden. Auf alle Fälle kann schon jetzt gesagt werden, daß *Arion (Arion) ater* L. bei weitem keine solch große Mannigfaltigkeit in der Färbung aufweist wie *Arion (Arion) rufus* L., zwar wohl grundsätzlich dieselben Farbkomponenten besitzt wie die andere Art, doch eingengt auf ökologischer Grundlage.

Die gemachten Ausführungen sollen einige Beiträge zur Kenntnis unserer großen Wegschnecken liefern. Es wurde dabei besonders auf die vielen noch bestehenden Lücken hingewiesen, weil ihre Lösung die Arbeitskraft eines Einzelnen übersteigt. Die verhältnismäßig leichte Zucht dieser trotz ihrer Größe einjährigen Schnecken ermöglicht an vielen Stellen die Beschäftigung mit den Farbvarianten. Durch die Häufigkeit des Tieres und sein leichtes Auffinden im Gelände kann aber der Wissenschaft reichlich Material zugestellt werden, um die Artzugehörigkeit festzustellen und die Verbreitung der Arten noch genauer zu bestimmen. Soweit man bisher übersehen kann, liegt Westdeutschland fast ganz im Gebiet der Art *Arion (Arion) rufus* L.; nur im Norden, in Schleswig-Holstein, kommt *Arion (Arion) ater* L. stellenweise hinzu oder mag vielleicht in manchen Gegenden sogar vorherrschen. Für Ostdeutschland kommt anscheinend allein *Arion (Arion) rufus* L. in Betracht.

L i t e r a t u r.

- 1) ABELOOS, M.: Recherches expérimentales sur la croissance. La croissance des Mollusques Arionidés. — Bull. Biol. France et Belgique **78** (2. Sem. Fasc. 3—4), S. 215—256. Paris 1944.
- 2) ADAMS, L. E.: Observations on the Pairing of *Arion ater* (L.). — J. of Conch. **13** (4), S. 116-119. Leeds 1910.
- 2a) ALBONICO, R.: Die Farbenvarietäten der großen Wegschnecke, *Arion empiricorum* FÉR., und deren Abhängigkeit von den Umweltsbedingungen. — Rev. Suisse Zool. **55** (25), S. 347-425. Genève 1948.
- 3) BARR, R. A.: Some Notes on the Mucous and Skin Glands of *Arion ater*. — Quart. J. Microsc. Sci., New Ser. **71** (No. 283), S. 503-525, Taf. 38-39. London 1927
- 3a) BOETTGER, C. R.: Über das Vorkommen einer zweiten Art von großen Wegschnecken (*Arion* sens. strict.) in Deutschland. — Verh. dtsh. Zool. Kiel 1948, S. 499-501. Leipzig 1949.
- 4) COLLINGE, W. E.: On some European Slugs of the Genus *Arion*. — Proc. Zool. Soc. London **1897**, S. 439-450, Taf. 29-31. London 1897.
- 5) — — —: Some observations on certain species of *Arion*. — J. of Malac. **6** (1), S. 7-10, Taf. 2. London 1897.

- 6) DHÉRE, C. & BAUMELER, C.: Sur la rufine, pigment tégumentaire de l'*Arion rufus*. — C. R. hebd. Séanc. et Mém. Soc. Biol. **99**, S. 492-496. Paris 1928.
- 7) — & — : Sur la porphyrine tégumentaire de l'*Arion empiricorum*. — C. R. hebd. Séanc. et Mém. Soc. Biol. **99**, S. 726-728. Paris 1928.
- 8) DOR, L.: Urobiline des gastéropodes. — C. R. hebd. Séanc. et Mém. Soc. Biol. **54**, S. 54-56. Paris 1902.
- 9) FRIEDHEIM, E. A. H.: Un système d'oxydo-réduction réversible biologique: Le pigment d'*Arion rufus*. — C. R. Séanc. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève **50** (Suppl. Arch. Sci. Phys. et Nat., 5. Pér. **15**), S. 162-164. Genève 1933.
- 10) GERHARDT, U.: Zur Kopulation der Limaciden. I. Mitteilung. — Z. Morph. Ökol. Tiere **27**, S. 401-450. Berlin 1933.
- 11) — — —: Neue biologische Nacktschneckenstudien. — Z. Morph. Ökol. Tiere **36** (4), S. 557-580. Berlin 1940.
- 12) — — —: Sexualbiologie und Morphologie, dargestellt an zwei Beispielen. — Die Gestalt. Heft 17. Halle 1944.
- 13) GERMAIN, L.: Mollusques terrestres et fluviatiles (première partie). — Faune de France. **21**. Paris 1930.
- 14) GMELIN, J. F.: C. A. LINNÉ, Systema Naturae. Ed. XIII. **1**, 6. Lipsiae 1788.
- 15) GÜNTHER, H.: Die Bedeutung der Hämatoporphyrine in Physiologie und Pathologie. — Ergebn. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Mensch. u. Tiere **20** (1. Abt.), S. 608-764. München u. Wiesbaden 1922.
- 16) HESSE, P.: Die Nacktschnecken der palaearktischen Region. — Abh. Arch. Moll. **2** (1). Frankfurt a. M. 1926.
- 17) JAECKEL, S.: Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna Westrußlands. — Arch. Moll. **58**, S. 208-225. Frankfurt a. M. 1926.
- 18) KÜNKEL, K.: Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg 1916.
- 19) LARAMBERGUE, M. DE: Un individu „albinos“ d'*Arion rufus* L. capturé dans l'Isère. — Bull. Soc. linn. Lyon 1947, S. 198-201. Lyon 1947.
- 20) LEYDIG, F.: Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. — Arch. Naturgesch. **42** (1), S. 209-292, Taf. 9-16. Berlin 1876.
- 21) LINNAEUS, C.: Systema Naturae. Ed. X, 1. Holmiae 1758.
- 22) — — — Systema Naturae. Ed. XII, 1. Holmiae 1767.
- 23) MACMUNN, C. A.: On the Presence of Haematoporphyrin in the Integument of certain Invertebrates. — J. Physiol. **7**, S. 240-252. Cambridge 1886.
- 24) MARENBACH, L.: Über den Farbwechsel von *Arion (Lochea) empiricorum* (FÉRUSSAC) 1819. — Z. wiss. Zool. **152** (4), S. 473-506. Leipzig 1940.
- 25) MOQUIN-TANDON, A.: Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. **2**. Paris 1855.
- 26) MÜLLER, O. F.: Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum, non marinorum, succincta historia. **2**. Havniae et Lipsiae 1774.
- 27) ÖKLAND, F.: Arionidae of Norway. — Skrift. Videnskapselsk. Kristiana. I. Matem.-Naturv. Kl. **1922** (5). Christiania 1922.
- 28) — — —: Die Verbreitung der Landgastropoden Norwegens. — Skrift. norske Vid.-Akad. Oslo. I. Matem.-Naturv. Kl. **1925** (8). Oslo 1925.
- 29) POLLONERA, C.: Specie nuove o mal conosciuto di *Arion* europei. — Atti R. Accad. Sci. Torino **22** (5) 1886-87, S. 290-313, Taf. 3. Torino 1887.
- 30) — — —: Recensement des Arionidae de la Région Paléarctique. — Boll. Mus. Zool. ed Anat. compar. R. Univ. Torino **5** (N. 87). Torino 1890.

- 31) QUICK, H. E.: *Arion ater* (L.) and *A. rufus* (L.) in Britain and their Specific Differences. — J. of Conch. **22** (10), S. 249-261. London 1947.
 - 32) SCHLESCH, H.: Die Land- und Süßwassermollusken Lettlands mit Berücksichtigung der in den Nachbargebieten vorkommenden Arten. — Korresp.-Bl. Naturforscher-Ver. Riga **64**, S. 246-360. Posen 1942.
 - 33) SCHULZ, F. N.: Über das Vorkommen von Gallenfarbstoffen im Gehäuse von Mollusken. — Z. allg. Physiol. **3** (2), S. 91-130. Jena 1903.
 - 34) SEIBERT, H.: Zur Kenntniss unserer Nacktschnecken. — Nachr.-Bl. dtsh. malak. Ges. **4**, S. 83-87. Frankfurt a. M. 1872.
 - 35) SIMROTH, H.: Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. — Z. wiss. Zool. **42**, S. 203-366, Taf. 7-11. Leipzig 1885.
 - 36) — — —: Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna in ihrem Verhältniss zu denen der paläarktischen Region überhaupt. — Nova Acta ksl. Leop.-Carol. dtsh. Akad. Naturf. **56** (2), S. 201-424, Taf. 9-18. Halle 1891.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [78](#)

Autor(en)/Author(s): Boettger Cäsar Rudolf

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der großen Wegschnecken \(Arion s. str.\) Deutschlands. 169-186](#)