Arch. Moll.	Band 80	Nummer 1/3	Seite 57–84	Frankfurt a. M., 1. 4. 1951

Die Herkunft und Verwandtschaftsbeziehungen der Wasserschnecke *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH, nebst einer Angabe über ihr Auftreten im Mediterrangebiet.

Von CAESAR R. BOETTGER, Braunschweig.

Mit Tafel 4.

I.

Als im Jahr 1889 eine in England aufgefundene Hydrobiide als neue Art unter dem Namen „*Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH" beschrieben worden war (68), suchte man schon bald nach Verwandtschaftsbeziehungen dieser auffälligen Schnecke unter außereuropäischen Arten, ohne allerdings zu endgültigen Ergebnissen zu gelangen. Doch die gelegentlich geäußerten Vermutungen über die Möglichkeit einer Einschleppung der Art nach England verstummten, als man Schalen der Schnecke mit der Zeit auch in alten Sammlungen und sogar „subfossil" in England festgestellt hatte. Die Zugehörigkeit zur indigenen Fauna schien damit sicher zu sein, und selbst Ansichten wie die, daß die neue Art erst im Mittelalter aus der in Europa weit verbreiteten *Hydrobia (Peringia) ulvae* PENNANT (als *Paludestrina stagnalis* BASTER bezeichnet, doch nicht *Hydrobia stagnalis* BASTER = *stagnorum* GMELIN = *ventrosa* MONTAGU) entstanden sei, wurden geäußert, um das plötzliche Überhandnehmen und die rasche Ausbreitung in Europa zu erklären (75, S. 456-457).

Im Jahr 1930 konnte nun auf dem Internationalen Zoologen-Kongreß in Padua dargetan werden, daß „*Hydrobia*" *jenkinsi* E. A. SMITH nicht in die Gattung *Hydrobia* HARTMANN, sondern tatsächlich in die Gattung *Potamopyrgus* STIMPSON gehört (7, S. 265-266), wodurch frühere Vermutungen (51, S. 222) und dahingehende Untersuchungen durch J. THIELE (85, S. 373) bestätigt wurden. Schon dieser Befund der Zugehörigkeit des Tieres zu einer bestimmten Gattung verbietet die Annahme einer erst kürzlich erfolgten artlichen Entstehung aus generisch von ihm verschiedenen *Hydrobia*-Arten. Nunmehr war aber die Wahrscheinlichkeit doch wieder recht groß, daß das unvermittelte Auftreten eines in der europäischen Fauna recht fremdartig anmutenden Vertreters einer hauptsächlich aus der Südhemisphäre beheimateten Gattung auf eine Einschleppung aus überseeischen Ländern zurückzuführen ist. Ich hatte in den vorhergegangenen Jahren eingehend nach Verwandtschaftsbeziehungen der europäischen Schnecke geforscht, bis ich endlich in der Mollusken-Sammlung des Zoologischen Museums in Berlin unter dem bereits aus der Zeit von E. v. MARTENS stammenden Material von *Potamopyrgus (Lyrodes)*

crystallinus PFEIFFER[1]) zu dieser Art gestellte Populationen fand, die im Schalenbau und in der Radula vollständig mit *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH übereinstimmten. Die Radula der europäischen Schnecke war zuerst durch B. B. WOODWARD abgebildet worden (89). Ich hielt mich also zu der Annahme berechtigt, "*Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH" zu *Potamopyrgus (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER zu stellen und die europäische Schnecke für eine aus Mittelamerika eingeschleppte Art zu halten (7, S. 266-268). Gegen eine Vereinigung sprachen gewisse Unterschiede, die bereits H. M. GWATKIN im Bau der Radula festgestellt hatte (39, S. 298). Doch fand ich in den angeblich aus Südamerika stammenden Schneckenausbeuten im Berliner Museum sowohl solche Tiere, die die von H. M. GWATKIN für *crystallinus* PFEIFFER angegebenen Charaktere der Radula zeigten, als auch solche, die darin mit *jenkinsi* E. A. SMITH übereinstimmten. Ich nahm also an, daß im Ursprungsland eine größere Mannigfaltigkeit im Bau der Radula zu finden und „bei der Überführung nach Europa eine bestimmte Form zu einer gewissen Konstanz geworden sei" (7, S. 267). Bestärkt wurde ich in meiner Ansicht dadurch, daß bereits E. v. MARTENS auf die große Variabilität der Radula von *Potamopyrgus (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER hingewiesen hatte (45, S. 209).

II.

Später kamen mir bei Prüfung weiteren Materials jedoch gewisse Bedenken. Die Möglichkeit, daß bei einer Revision der in Betracht kommenden mittelamerikanischen Schnecken auf Grund der Radulae artliche Trennungen notwendig werden könnten, hatte ich bereits 1930 in Erwägung gezogen (7, S. 267).

[1]) Die für diese Art in Betracht kommende Untergattung wurde bisher meist als *Pyrgophorus* ANCEY bezeichnet. Doch dürfte *Pyrgophorus* ANCEY 1888 (Typus: *Pyrgulopsis spinosa* CALL & PILSBRY) identisch mit *Lyrodes* DÖRING 1884 (Typus: *Lyrodes guaraniticus* DÖRING) sein und daher aus Prioritätsgründen *Pyrgophorus* ANCEY in die Synonymie von *Lyrodes* DÖRING fallen. Übrigens glaubt J. P. E. MORRISON, *Lyrodes* DÖRING sogar generisch von *Potamopyrgus* STIMPSON trennen zu können (46). Diese Unterscheidung von 2 besonderen Gattungen auf Grund der von *Potamopyrgus* aus Neu-Seeland (Schalenstacheln nur Bildungen des Periostrakum, Penis einfach, Augen auf Sockeln, ovipar) in verschiedenen Merkmalen abweichenden untersuchten amerikanischen *Lyrodes*-Arten (an den Schalenstacheln kann auch die Kalkschale Anteil haben, Penis mit Anhängen, Augen nicht auf Sockeln, ovovivipar) erscheint zunächst recht einleuchtend. Doch liegen die Verhältnisse nach meinen Beobachtungen offenbar doch nicht so einfach. So treffen 2 der von J. P. E. MORRISON angegebenen Unterscheidungsmerkmale nicht zu: auch bei manchen altweltlichen Arten kann die Kalkschale Anteil an der Schalenstruktur haben, und dann gibt es auch auf Neu-Seeland mindestens eine lebendiggebärende Art (*Potamopyrgus badia* GOULD). Allerdings möchte ich diese Merkmale systematisch recht gering bewerten. Wichtig wird es sein, den Bau des Geschlechtsapparates, besonders des Penis, bei weiteren Spezies zu untersuchen, bevor endgültige Entscheidungen über die Systematik getroffen werden. Auf alle Fälle bestehen zwischen *Potamopyrgus* s. str. und *Lyrodes* DÖRING nahe Verwandtschaftsbeziehungen; diese Schnecken gehören zu den zahlreichen Faunenelementen innerhalb der verschiedensten Tiergruppen, die auf enge zoogeographische Zusammenhänge großer Teile Südamerikas mit Neu-Seeland hinweisen. Die von J. P. E. MORRISON berücksichtigten Arten dürften die Extreme der Gruppe darstellen, und es bleibt abzuwarten, ob auf Grund der anatomischen Untersuchung weiterer Arten tatsächlich eine scharfe generische Trennung zwischen den amerikanischen und den altweltlichen Arten durchgeführt werden kann.

Je mehr Exemplare des Berliner Materials ich aber prüfte, desto deutlicher ließen sich trotz einer erheblichen Variationsbreite bei den Radulae nach dem Bau der Mittelplatte doch 2 verschiedene Grundtypen unterscheiden. Beide Typen fanden sich in dem mir vorliegenden Material aus Südamerika, während bei den europäischen Schnecken nur der eine Radula-Typ mit einer ziemlich flach und breit gebuchteten Mittelplatte vertreten war. Ich mußte daher annehmen, daß die von mir bisher als *Potamopyrgus (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER angesehenen Schnecken aus Mittelamerika mindestens 2 verschiedene Arten enthielten, von denen nur die eine nach Europa gelangt sei. Diese Ansicht habe ich mehrfach in Briefen an ausländische Kollegen geäußert, als ich sie zur Mithilfe bei der Lösung der Frage aufforderte. So wandte ich mich endlich auch an Dr. J. P. E. MORRISON in Washington mit der Bitte, doch einmal europäische Exemplare von *P. jenkinsi* mit dem reichen Material amerikanischer Arten von *Potamopyrgus* in den Sammlungen der Smithsonian Institution zu vergleichen, um festzustellen, welches nunmehr der richtige Name der mit *P. jenkinsi* identischen Art sei. Er war so freundlich, sich dieser Aufgabe zu unterziehen und kam zu der nicht erwarteten Feststellung, daß *P. jenkinsi* mit keiner der in der Sammlung in Washington vorhandenen Arten identisch ist. Das war umso auffälliger, als wohl angenommen werden darf, daß eine Art im allgemeinen dann am ehesten verschleppt wird, wenn sie auch im Ursprungsland häufig ist und ferner aus einem dem Weltverkehr hinreichend erschlossenen Land stammt. Solche amerikanische Schnecken werden aber sicher in der Sammlung der Smithsonian Institution nicht fehlen.

Da somit der amerikanische Ursprung von *jenkinsi* nicht bestätigt werden konnte, wurde erneut versucht, Verwandtschaftsbeziehungen der Schnecke mit den bisher beschriebenen Arten der Gattung *Potamopyrgus* STIMPSON s. lat. ausfindig zu machen. Dabei war es hinderlich, daß Vergleichsmaterial im allgemeinen spärlich zu erlangen war und andererseits die vorhandenen Abbildungen der Arten oft recht unzureichend sind. Die Durchsicht der *Potamopyrgus*-Bestände des Senckenberg-Museums in Frankfurt a. M., die mir Herr Dr. A. ZILCH in zuvorkommender Weise zur Verfügung stellte, brachte nun das überraschende Ergebnis, daß Exemplare des von der Südinsel von Neu-Seeland stammenden *Potamopyrgus badia* GOULD, welche Art ich bisher nur aus der Literatur kannte, vollständig mit dem europäischen *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH übereinstimmen, allerdings ebenfalls mit den bereits erwähnten Teilen des *Potamopyrgus*-Materials aus dem Berliner Museum, die bisher als *Potamopyrgus (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER angesehen worden sind.

III.

Bevor jedoch auf die Zusammenhänge des in Europa vorkommenden *Potamopyrgus* mit *Potamopyrgus badia* GOULD eingegangen werden kann, erscheint es notwendig, die in Frage kommende neuseeländische Art aus ihrem Ursprungsland zu besprechen. Der beste Kenner der Molluskenfauna Neu-Seelands, H. SUTER, hat die dort beheimateten Arten der Gattung im allgemeinen richtig beurteilt (83, S. 230-235). Während beispielsweise *Potamopyrgus antipodorum* GRAY in ganz Neu-Seeland vorkommt, ist *badia* GOULD auf die Süd-

insel und *corolla* GOULD auf die Nordinsel Neu-Seelands beschränkt. Es handelt sich bei diesen beiden um zwar miteinander verwandte, doch stets gut zu unterscheidende, besondere Arten. *Potamopyrgus corolla* GOULD, mit welcher Art der europäische *Potamopyrgus* irriger Weise bereits in Verbindung gebracht worden ist, hat eine Schale mit gewölbten, durch eine tiefe Naht getrennten Windungen, wobei vor allem die letzte recht bauchig ist. *Potamopyrgus badia* GOULD ist meist kleiner, hat eine schlankere Schale mit weniger tiefer Naht und weniger bauchiger letzter Windung. In der Gestalt der Schale ist vor allem *P. corolla* GOULD recht variabel; es gibt von ihm bauchigere und schlankere Exemplare, wobei auch letztere jedoch durch die tiefere Naht und die stärker gewölbte letzte Windung leicht von *P. badia* GOULD unterschieden werden können. Wenn Stacheln oder Borsten auf den Schalen vorhanden sind, ist die Unterscheidung noch leichter. Bei *P. corolla* GOULD kommen außer glatten Schalen solche mit einem Besatz von verschieden kräftigen, abstehenden Konchinstacheln vor. Bei *P. badia* GOULD kann man Exemplare mit ungekielter und solche mit gekielter Schale unterscheiden; die Kielanlage läuft in verschieden starker Ausbildung meist als fadenförmige Konchinleiste parallel zur Naht. Ob diese Kielanlage manchmal noch auf die Kalkschicht übergreift und sogar noch durch eine weitere Kante zwischen Kiel und Naht begleitet sein kann, wie das bei europäischen Exemplaren von *P. jenkinsi* E. A. SMITH vereinzelt beobachtet ist, konnte bei dem geringen von der neuseeländischen Art zur Verfügung stehenden Material nicht festgestellt werden. Das Periostrakum kann bei *P. badia* GOULD mehr oder weniger stark an der Kielbildung beteiligt sein und die Konchinleiste gar in freie Borsten auslaufen, wobei die Leiste zwischen den Borsten manchmal nur schwach ausgebildet ist oder überhaupt fehlen kann; stets sind die Borsten kürzer als die Stacheln auf der Schale von *P. corolla* GOULD.

Eine gewisse Konfusion in der Benennung der Arten war zeitweise dadurch entstanden, daß A. A. GOULD zunächst beide Arten mit der Fundortsangabe Banks Peninsula, einer Halbinsel der Südinsel Neu-Seelands, beschrieben hat und zwar 1847 *Melania corolla* GOULD (26, S. 223) und 1848 *Amnicola badia* GOULD (27, S. 74-75). Eine Klarstellung versuchte F. W. HUTTON, der noch 1880 in seinem Manual of the New Zealand Mollusca für die inzwischen aufgestellte monotypische Gattung *Potamopyrgus* STIMPSON (79, S. 53-54) allein die Art *corolla* GOULD als häufige Schnecke der Nordinsel von Neu-Seeland angab und die übrigen, jetzt in dieselbe Gattung gerechneten Arten Neu-Seelands als zur Gattung *Bythinella* MOQUIN-TANDON gehörig aufzählte (33, S. 81-83). Im Jahr 1882 aber sah F. W. HUTTON auf Grund der ursprünglichen Fundortsangabe für *Melania corolla* GOULD die in Frage kommende *Potamopyrgus*-Art der Südinsel für *Potamopyrgus corolla* GOULD an und stellte *Amnicola badia* GOULD in seine Synonymie; die Art der Nordinsel bezeichnete er mit dem Namen *Potamopyrgus cumingiana* P. FISCHER (34, S. 144-145; Taf. 1 Fig. A, B, E, F). C. HEDLEY & H. SUTER sind zunächst diesen Anschauungen F. W. HUTTON's über die Definition von *Melania corolla* GOULD gefolgt; doch gaben sie beide in Betracht kommende Arten, von ihnen nach F. W. HUTTON's Beispiel als *Potamopyrgus corolla* GOULD und *Potamopyrgus cumingiana* P. FISCHER benannt, sowohl für die Nord- als auch für die Südinsel von Neu-Seeland an (31, S. 619; 80, S. 221-222).

Diese Festlegung von *Melania corolla* GOULD nach dem in der Originalbeschreibung angegebenen Fundort als eine Schnecke der Südinsel von Neu-Seeland besteht aber offenbar zu Unrecht. Schon die ursprüngliche Beschreibung von *Melania corolla* GOULD (26, S. 223) und noch mehr die Angaben und Abbildungen von *Amnicola corolla* GOULD aus dem Jahr 1852 (29, S. 129; Taf. 9 Fig. 149a-c) lassen vermuten, daß A. A. GOULD doch eher die in Betracht kommende Art der Nordinsel von Neu-Seeland vor sich hatte. Einwandfrei aber dürfte diese Frage 1905 durch H. SUTER mit einer 1897 erfolgten Anfrage bei Dr. W. H. DALL geklärt sein, welch letzterer den Typus von *Melania corolla* GOULD in Washington prüfte und feststellte, daß A. A. GOULD unter diesem Namen die Art der Nordinsel beschrieben hat und daß daher die Ansicht von F. W. HUTTON nicht richtig war (82, S. 260-261). Es hat sich also bei der Originalbeschreibung von *Melania corolla* GOULD tatsächlich um eine falsche Fundortsangabe gehandelt.

Somit ist *Potamopyrgus (Potamopyrgus) corolla* GOULD die richtige Bezeichnung für die Schnecke der Nordinsel von Neu-Seeland. *Paludestrina cumingiana* P. FISCHER (21, S. 208, Taf. 4 Fig. 7) fällt ebenso in ihre Synonymie wie auch *Hydrobia crossei* FRAUENFELD (23, S. 595, 596), welchen Namen G. RITTER v. FRAUENFELD als Ersatz für *Paludestrina Cumingiana* P. FISCHER aufgestellt hatte, weil er diese Bezeichnung durch *Hydrobia cumingii* ORBIGNY als präokkupiert wähnte. Die Art der Südinsel aber hat den ältesten Namen *Potamopyrgus (Potamopyrgus) badia* GOULD zu führen. Doch stimme ich nicht mit H. SUTER überein, wenn er *Hydrobia fischeri* DUNKER aus dem See Rotoiti auf der Nordinsel von Neu-Seeland (18, S. 152-153) in die Synonymie von *P. badia* GOULD stellt (83, S. 231). Ich sehe in der genannten „*Hydrobia*" vielmehr die schlanke Form von *P corolla* GOULD, die durch W. DUNKER für artlich verschieden von der typischen *corolla* GOULD mit bauchiger Schale gehalten worden ist. Es handelt sich um dieselbe Schnecke, die schon P. FISCHER ebenfalls als besondere Art unter dem Namen *Paludestrina salleana* FISCHER beschrieben hat (21, S. 208-209, Taf. 4 Fig. 6) und die H. SUTER als Subspezies zu *P. corolla* GOULD stellt (83, S. 233). Daß H. SUTER's Meinung über die Zugehörigkeit von *Hydrobia fischeri* DUNKER zu *P. badia* GOULD nicht zutreffend sein kann, geht schon daraus hervor, daß ihm Schneckenmaterial vom Originalfundort von *Hydrobia fischeri* DUNKER, dem See Rotoiti auf der Nordinsel Neu-Seelands, vorgelegen und er es unbedenklich als *P. corolla* GOULD subsp. *salleana* FISCHER bestimmt hat (81, S. 247). Daß er trotzdem *Hydrobia fischeri* DUNKER von der Nordinsel in die Synonymie von *P. badia* GOULD der Südinsel gestellt hat (83, S. 231), ist wohl darauf zurückzuführen, daß er die Originalbeschreibungen nicht eingesehen hat und den Angaben von F. W. HUTTON gefolgt ist. Dieser hat sich nämlich durch die schlankere Gestalt der Schale von *Hydrobia fischeri* DUNKER dazu verleiten lassen, zu dieser Art Schnecken von Dunedin auf der Südinsel von Neu-Seeland zu rechnen (33, S. 82), die zweifellos zu *P. badia* GOULD gehört haben dürften. Daher stellte dann F. W. HUTTON 1882 *Hydrobia fischeri* DUNKER fälschlich in die Synonymie seines „*Potamopyrgus corolla*" (34, S. 145), der nach den obigen Ausführungen jedoch *P badia* GOULD im Sinne H. SUTER's und nach der gegenwärtigen Ansicht ist.

Übrigens ist offenbar die schlanke, meist auch recht dünnschalige Form von *P. corolla* GOULD keine Subspezies der Art, sondern eine Standortsmodifika-

tion, die nach H. SUTER an gewissen Biotopen im ganzen Verbreitungsgebiet der Art auf der Nordinsel Neu-Seelands vorkommen kann. Daher hat sie auch keinen besonderen Namen zu führen, und *Paludestrina salleana* P. FISCHER samt *Hydrobia fischeri* DUNKER fällt in die Synonymie von *P. corolla* GOULD.

Anders als mit *Hydrobia fischeri* DUNKER liegen die Verhältnisse mit *Hydrobia reevei* FRAUENFELD. Die Originalexemplare der letzteren Art waren zusammen mit *Hydrobia spelaea* FRAUENFELD (= *Potamopyrgus spelaeus* FRAUENFELD) in Höhlen mit *Dinornis*-Knochen auf Neu-Seeland gesammelt worden (22, S. 1024-1025). Da nun *Potamopyrgus spelaeus* FRAUENFELD sonst nur von der Nordinsel Neu-Seelands angegeben worden ist, könnte man annehmen, daß es sich bei *Hydrobia reevei* FRAUENFELD, ebenso wie bei *Hydrobia fischeri* DUNKER, um die schlanke Form von *Potamopyrgus corolla* GOULD handelt. Das ist jedoch nicht der Fall, denn G. RITTER v. FRAUENFELD hat 1865 von *Hydrobia reevei* FRAUENFELD Abbildungen gegeben (24, Taf. 8), die deutlich erkennen lassen, daß es sich um die Form von *Potamopyrgus badia* GOULD mit Kielbildung handelt, die RITTER v. FRAUENFELD offenbar von der Nominatform (27, S. 74-75) für artlich verschieden gehalten hat, denn er erwähnte 1863 außer seiner neuen Art auch *Hydrobia badia* GOULD als ihm vorliegend (22, S. 1021). Was den Fundort von *Hydrobia Reevei* FRAUENFELD anbelangt, so muß er daher auf der Südinsel Neu-Seelands liegen. Es erstreckt sich also das Verbreitungsgebiet von *Potamopyrgus spelaeus* FRAUENFELD noch auf die Südinsel, falls nicht irgendeine Fundortsverwechslung vorgekommen ist. Auf alle Fälle gehört *Hydrobia reevei* FRAUENFELD 1863 in die Synonymie von *Potamopyrgus badia* GOULD 1848. F. W. HUTTON hat sich zunächst durch die Angabe der Schlankheit von *Hydrobia reevei* FRAUENFELD täuschen lassen und 1880 zu *„Bythinella reevei* FRAUENFELD" eine Schnecke von Auckland gerechnet (33, S. 82-83), die wohl in Wirklichkeit zu der schlanken Form von *Potamopyrgus corolla* GOULD der Nordinsel gehört haben wird. Da F. W. HUTTON dann aber 1882 alle in Betracht kommenden schlanken Schnecken in seinem *„Potamopyrgus corolla"* (=*Potamopyrgus badia* GOULD) vereinigte, stellte er richtig auch *Hydrobia reevei* FRAUENFELD in seine Synonymie (34, S. 145). Darin ist ihm H. SUTER gefolgt (83, S. 231)[2]).

Es ergibt sich also für die hier behandelten beiden Arten folgende nomenklatorische Übersicht:

---

[2]) Bei Besprechung der Nomenklatur der in Frage kommenden Schnecken ist vielleicht auch ein Hinweis auf die 1850 beschriebene *Amnicola ciliata* GOULD aus dem Deea River in Liberia (28, S. 196) angebracht, die mehrfach mit den neuseeländischen *Potamopyrgus*-Arten verglichen worden ist. Bereits G. RITTER VON FRAUENFELD hat geäußert, daß er die afrikanischen Schnecken nicht von den neuseeländischen unterscheiden könnte (22, S. 1025). W. H. DALL, an den sich H. SUTER zwecks Prüfung der Originalexemplare gewandt hatte, hielt diese für das, was wir jetzt als *Potamopyrgus badia* GOULD bezeichnen (82, S. 260). Das dürfte jedoch nach den von H. A. PILSBRY gegebenen Abbildungen von 2 Exemplaren der offenbar alle aus einer Quelle stammenden Schnecken von *Amnicola ciliata* GOULD aus der Sammlung der Academy of Natural Sciences of Philadelphia (51, S. 223) nicht zutreffen. Vielmehr ist H. A. PILSBRY beizupflichten, wenn er *Amnicola ciliata* GOULD mit *Paludestrina salleana* P. FISCHER vergleicht (51, S. 222-223), der sie in der Gestalt der Schale sicher sehr ähnlich ist. Dennoch ist *Amnicola ciliata* GOULD zweifellos eine afrikanische *Potamopyrgus*-Art, die erst in neuerer Zeit durch E. DARTEVELLE auch im Brackwasser der

Potamopyrgus corolla (GOULD).

Melania corolla GOULD 1847 (26, S. 223).
Amnicola corolla GOULD 1852 (29, S. 129, Taf. 9 Fig. 149a-c).
Paludestrina Cumingiana P. FISCHER 1860 (21, S. 208, Taf. 4 Fig. 7).
Paludestrina Salleana P. FISCHER 1860 (21, S. 208-209, Taf. 4 Fig. 6).
Hydrobia Fischeri DUNKER 1862 (18, S. 152-153).
Hydrobia Acanthogona (SHUTTLEWORTH) FRAUENFELD 1864 (23, S. 562).
Hydrobia Crossei FRAUENFELD 1864 (23, S. 595, 596).
Potamopyrgus corolla STIMPSON 1865 (79, S. 53-54).
Potamopyrgus cumingiana HUTTON 1882 (34, S. 144-145, Taf. 1 Fig. A, E).
Potamopyrgus corolla SUTER 1913 (83, S. 232-233, Taf. 13 Fig. 24, Taf. 14 Fig. 4).

Potamopyrgus badia (GOULD).

Amnicola badia GOULD 1848 (27, S. 74-75).
Amnicola badia GOULD 1852 (29, S. 126, Taf. 9 Fig. 150).
Hydrobia Reevei FRAUENFELD 1863 (22, S. 1024-1025; 24, S. 526, Taf. 8).
Potamopyrgus corolla HUTTON 1882 (34, S. 145, Taf. 1 Fig. B, F).
Potamopyrgus Badia SUTER 1913 (83, S. 231-232, Taf. 13 Fig. 23).

IV.

Von *Potamopyrgus (Potamopyrgus) badia* GOULD stand mir Material von der Südinsel Neu-Seelands, aus der Hand des verstorbenen H. SUTER in Christchurch, Neu-Seeland zur Verfügung, das jetzt im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. aufbewahrt wird. Zwei solcher von H. SUTER im Fluß Avon bei Christchurch auf der Südinsel von Neu-Seeland gesammelten Exemplare von *P. badia* GOULD sind in Taf. 4 Fig. 1 und 2 dargestellt. Sie stammen also von einem Fundort nahe der Banks Peninsula, wo die Originalexemplare der Art gesammelt sind. Außerdem werden im Senckenberg-Museum noch Schnecken von Rangitoto auf der Südinsel von Neu-Seeland aufbewahrt, die aus der Sammlung O. BOETTGER stammen und die nach meiner Ansicht ebenfalls zu *P. badia* GOULD gehören. Zwei Exemplare dieser Serie werden in Taf. 4 Fig. 3 und 4 wiedergegeben. O. BOETTGER hatte sie als *Potamopyrgus legrandianus* BEDDOME bezeichnet, welche Bestimmung sicher nicht zutrifft. Mir stand im

---

Kongo-Mündung entdeckt worden ist (15a, S. 45, 46). Ihre große Ähnlichkeit mit den *Potamopyrgus*-Arten Neuseelands ist auffällig. Ein Zusammenhang der westafrikanischen Art mit den verwandten neuseeländischen und australischen Schnecken als sporadisch erhaltene Faunenelemente des alten Gondwana-Gebietes erscheint mir nicht recht befriedigend, vor allem, da in Ostafrika und auf Madagaskar bisher keine *Potamopyrgus*-Arten gefunden worden sind. Verständlicher ist wohl die Annahme, daß die durch die Bildung Südamerikas die zerfallende Archhelenis gerade noch erreichenden Faunenelemente sich auch auf afrikanischem Boden festsetzten, dort später allerdings bei weitem nicht die Bedeutung erlangten wie in Südamerika. Typische Repräsentanten dieser Fauna sind beispielsweise die in Afrika nur spärlich vertretenen Bulimulidae. Von Pflanzen sind unter den Cactaceen die *Rhipsalis*-Arten ähnlich verbreitet, die als einzige Gruppe ihrer Familie in Afrika vorkommen. Es ist verständlich, daß die Afrika zuerst erreichenden *Potamopyrgus*-Formen neuseeländischen Arten nahe verwandt waren und noch nicht die Spezialisierung aufweisen, die später die Gruppe in Südamerika in verschiedener Richtung durchmachte.

Senckenberg-Museum Vergleichsmaterial von *legrandianus* BEDDOME von Tasmanien aus der Hand seines Autors zum Vergleich zur Verfügung. Um die Unterschiede in der Schale zwischen *badia* GOULD und *corolla* GOULD zu erläutern, ist in Fig. 5 eine Schale von *corolla* GOULD von der Nordinsel Neu-Seelands dargestellt. Taf. 4 Fig. 6-9 sind Exemplare von *P. jenkinsi* E. A. SMITH aus Europa, Fig. 6 von den Britischen Inseln, Taf. 4 Fig. 7 und 8 von der Ostseeküste, Taf. 4 Fig. 9 und 10 aus dem deutschen Binnenland; sie zeigen deutlich die Übereinstimmung mit *P. badia* GOULD.

Es ist nun sonderbar, daß nicht allein der europäische *P. jenkinsi* E. A. SMITH mit *P. badia* GOULD übereinstimmt, sondern offenbar auch die Schnecken mancher Populationen aus Mittelamerika in dem Berliner Museum. Auf meine Bitte hin war Herr Dr. S. JAECKEL so liebenswürdig, mir das gesamte seinerzeit von mir durchgesehene Material des Zoologischen Museums in Berlin hierher nach Braunschweig zu schicken, so daß ich es erneut eingehend zu prüfen in der Lage war. Ich konnte meine damaligen Feststellungen nur bestätigen und wiederum die vollständige Identität einer Reihe von Proben, die als *P. crystallinus* PFEIFFER bezeichnet sind und von verschiedenen Fundorten in Mittelamerika stammen sollen mit unserem europäischen *P. jenkinsi* E. A. SMITH und nunmehr auch mit *P. badia* GOULD feststellen. Daß aber die neuseeländische Art ebenfalls nach Mittelamerika eingeschleppt worden ist, erscheint unwahrscheinlich. Verständlicher ist die Annahme, daß im Museum irgendeine Verwechslung vorgekommen ist. Wie eine solche zustande gekommen ist, läßt sich jetzt wohl kaum mehr feststellen. Möglicherweise reicht die Angelegenheit bis in die Zeiten von E. v. MARTENS zurück, und die Angabe dieses Autors über die große Variabilität der Radula von *P. crystallinus* PFEIFFER (45, S. 209) ist darauf zurückzuführen, daß er, wie später auch ich, ein tatsächlich aus 2 Arten bestehendes Material geprüft hat. Nach meiner neuerlichen Erkenntnis sind die in Frage kommenden Bestände des Berliner Museums artlich zu trennen: einmal *Potamopyrgus (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER, wozu vor allem die umfangreiche Ausbeute aus Venezuela gehört, und dann *Potamopyrgus (Potamopyrgus) badia* GOULD. Ob es sich bei den Tieren letzterer Art um solche aus Neu-Seeland oder aus Europa (*P. jenkinsi* E. A. SMITH) handelt, läßt sich natürlich nicht erkennen. Doch ist wohl eine neuseeländische Herkunft anzunehmen, falls das Material schon 1873 E. v. MARTENS vorgelegen hat. Da es aber offensichtlich mit irrigen Fundortsangaben versehen ist, habe ich es hier nicht weiter berücksichtigt.

Als ich seinerzeit *P. jenkinsi* E. A. SMITH auf Grund der Bestände des Berliner Museums mit *P. (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER in Zusammenhang brachte, da war deutlich die Variationsbreite in der Schale sowie in der Radula bei den mir vorliegenden „mittelamerikanischen" Schnecken in der damaligen Zusammenfassung des Materials wesentlich größer als bei den europäischen Tieren. Es unterschied sich also die Zusammensetzung der europäischen Tiere merklich von der vermuteten Stammform, weshalb ich die europäische Form subspezifisch von der Stammform im Ursprungsland unterschied[3]). Außerdem konnte mit

[3]) Ich bezeichnete die europäische Schnecke zunächst als *Potamopyrgus crystallinus carinatus* J. T. MARSHALL (7, S. 275-276). Die Namen *Hydrobia ventrosa* var. *carinata* J. T. MARSHALL (44, S. 141) und *Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH (68, S. 142-145) sind gleichzeitig veröffentlicht worden. Da jedoch die Zeilenpriorität des ersteren Namens

einer gewissen Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die eigenartige Fortpflanzungsweise der europäischen Schnecken, bei der die Ausbildung von Männchen unterdrückt ist, sich erst im Neuland herausgebildet hat. Daher wurde eine Artänderung der Schnecke vermutet, die erst nach ihrer Verschleppung durch den Menschen in einen anderen Kontinent entstanden ist (7, S. 275). Derartige Gründe für die Annahme einer Änderung der Art im Neuland sind jetzt nicht mehr vorhanden, nachdem Verwechslungen in der Fundortsangabe und damit zusammenhängend eine irrtümliche Artbestimmung bei Teilen des Berliner Sammlungsmaterials wahrscheinlich ist, ferner die europäische *Potamopyrgus*-Form mit den neuseeländischen *P. badia* GOULD in Verbindung gebracht werden muß. Nach meinen Untersuchungen stimmt *P. jenkinsi* E. A. SMITH vollständig mit *P. badia* GOULD überein; es liegen keinerlei Anzeichen dafür vor, daß die Variationsbreite in der Ausbildung der Schale im Ursprungsland größer ist als in Europa. Auch die von H. SUTER für *P. badia* GOULD erwähnte große Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Schale (einfache gerundete Umgänge, Kielbildung, Stachelbildung) auf der Südinsel von Neuseeland (82, S. 264-265), ist nicht größer als bei der europäischen Schnecke.

Allein über die Fortpflanzungsart der neuseeländischen Schnecke ist man nicht hinreichend unterrichtet. Lebendig gebärend aber ist sie nach dem Vorhandensein von Jungtieren in einer getrockneten Schale. Doch ist es bisher unbekannt, ob bei *P. badia* GOULD auf Neu-Seeland etwa noch Männchen vorkommen, was bei *P. jenkinsi* E. A. SMITH nicht der Fall ist. Das ließe sich an lebendem Material von der Südinsel Neu-Seelands leicht entscheiden und wird hoffentlich bald untersucht werden. Erst dann, wenn Männchen vorhanden sein sollten, müßte man auf Grund dieser Besonderheit in der Fortpflanzungsweise die europäische Schnecke subspezifisch von der neuseeländischen trennen. Andernfalls müßte wohl *Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH in die Synonymie von *Potamopyrgus badia* GOULD fallen. Um eine Namensänderung vor der endgültigen Entscheidung zu vermeiden, gebrauche ich allein aus Zweckmäßigkeitsgründen für die europäische Schnecke einstweilen noch die Bezeichnung *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH weiter; ich vermute aber, daß auch sie einfach als *Potamopyrgus badia* GOULD zu benennen ist.

Doch eine Besonderheit von *P. jenkinsi* in Europa ist noch zu besprechen; man hat sie erst vor einiger Zeit festgestellt. Bekanntlich ist man schon frühzeitig auf das Fehlen von Männchen bei *P. jenkinsi* aufmerksam geworden (84), und man nahm für die Art eine parthenogenetische Fortpflanzung an (12; 13; 53; 58; 59; 7). Daß diese Vermutung richtig war, ging aus cytologischen Untersuchungen der sich entwickelnden Eizellen durch A. RHEIN hervor. Er erkannte 1935, daß bei der Schnecke eine diploide Parthenogenese vorlag (55); die bei somatischen Mitosen beobachtete Chromosomenzahl 20-22 tritt auch in den Tochterplatten der Reifungsteilung auf. Der Annahme einer parthenogenetischen Fortpflanzung der Art widersprach H. KRULL in demselben Jahr. Er wollte in den Gonaden der Schnecken zwischen zahlreichen Dotterkörnchen

---

auch durch die Aufstellung durch 2 verschiedene Autoren nach den gültigen Nomenklaturbestimmungen nicht verbindlich ist, gilt die erste spätere Festlegung, durch die zugunsten von *jenkinsi* E. A. SMITH entschieden worden ist (47; 8, S. 63).

zeitweise Spermien beobachtet haben; so vermutete er, daß die Tiere die Fähigkeit ausgebildet hätten, gegen Ende einer Vermehrungsperiode vor der nächsten Oogenese für den eigenen Bedarf Sperma hervorzubringen (42, S. 445-447). H. KRULL war der Meinung, daß *P. jenkinsi* hermaphroditisch und wahrscheinlich selbstbefruchtend sei. Daß seine Angaben wohl sicher auf falsch gedeuteten Beobachtungen beruhen, konnte A. R. SANDERSON 1939 zeigen (60;61). Sie bestätigte dagegen das Ergebnis von A. RHEIN, daß die Fortpflanzung der Art den Typus einer diploiden Parthenogenese aufweist. Doch stellte sie an dem von ihr untersuchten Schneckenmaterial aus der Grafschaft Angus in Schottland eine andere Chromosomenzahl fest, nämlich 36-44. Im Verhältnis zu der von A. RHEIN in Deutschland untersuchten diploiden handelt es sich also bei der Schnecke aus der Grafschaft Angus um eine tetraploide Form. Nicht gerechtfertigt ist aber meines Erachtens der von A. R. SANDERSON gezogene Schluß, eine tetraploide Form von *P. jenkinsi* für die gesamten Britischen Inseln anzunehmen und sie einer diploiden kontinentalen Form gegenüberzustellen. Daß *Potamopyrgus* auf den Britischen Inseln allgemein tetraploid ist, wäre noch zu beweisen; eine solche Annahme erscheint mir sogar recht unwahrscheinlich. Es wird vielmehr angenommen, daß auch auf den Britischen Inseln größtenteils die diploide Form von *Potamopyrgus* vorkommt und diese einst von der Südinsel Neu-Seelands nach England eingeschleppt worden ist. Diese diploide Schnecke ist wohl hauptsächlich in Europa ausgebreitet worden und auch auf dem Kontinent aufgetreten. Vermutlich wird dann im Verlauf des noch zu besprechenden Vordringens auf den Britischen Inseln nach Norden unter besonderen Verhältnissen eine polyploide Form sekundär entstanden sein. Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, ob diese Form in Schottland allgemein verbreitet ist und ob sie auch noch in anderen Gebieten innerhalb der nördlichen Verbreitungszone der Art in Europa vorkommt. Es ist wohl zu vermuten, daß sich die tetraploide Schnecke aus der eingeschleppten diploiden Form im Neuland gebildet hat und daß der Mensch soweit an der Entstehung der neuen Form beteiligt ist, als er die Art durch Verschleppung in die Nordhemisphäre veränderten Verhältnissen aussetzte, die eine Polyploidie zur Folge hatten. Daß Neu-Seeland neben einer diploiden auch eine tetraploide Form nach Europa eingeschleppt worden ist und beide in verschiedenen Gegenden zur Präponderanz gelangt sind, erscheint weniger einleuchtend. Sollte meine Ansicht richtig sein, so ist wohl die nomenklatorische Fixierung der in Schottland vorkommenden tetraploiden Form von *P. jenkinsi* notwendig. Ich schlage für sie folgende Bezeichnung vor:

Potamopyrgus (Potamopyrgus) jenkinsi septentrionalis n. subsp.

Eine Unterart von *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH, die sich cytologisch durch die Chromosomenzahl 36-44 auszeichnet, also gegenüber der diploiden Nominatform tetraploid ist.

Originalfundort: Barry Burn bei Carnoustie, Grafschaft Angus (Schottland).

Sollte sich die Identität von *Potamopyrgus jenkinsi jenkinsi* E. A. SMITH mit *Potamopyrgus badia* GOULD erweisen, so wäre die neu beschriebene Schnecke als Subspezies zu dieser zu stellen.

V.

Gegen eine Einschleppung von *P. jenkinsi* durch den Menschen aus überseeischen Ländern wurde das Vorhandensein „subfossiler" Schalen der Art auf den Britischen Inseln geltend gemacht[4]). Bei den früher angenommenen Verwandtschaftsbeziehungen der Schnecke mit *P. (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER aus Zentralamerika konnte die Art doch erst in europäischen Schichten auftreten, die jünger als die Entdeckung Amerikas durch die Spanier sind. Bei einer Identität von *P. jenkinsi* E. A. SMITH mit *P. badia* GOULD aus Neu-Seeland müssen die Ablagerungen mit *Potamopyrgus* in Europa sogar noch jünger sein. Neu-Seeland ist doch erst 1642 durch den Seefahrer ABEL J. TASMAN entdeckt worden. Im Jahr 1769 landete JAMES COOK auf Neu-Seeland und nahm die Inseln für England in Besitz. Die eigentliche Kolonisation des Landes aber begann erst mit dem 19. Jahrhundert.

Auf Grund der vorliegenden Unterlagen und nach einer Korrespondenz mit Mr. A. S. KENNARD in Beckenham, Kent, stellte ich seinerzeit fest, daß die subfossilen Funde von *Potamopyrgus* auf den Britischen Inseln sich auf ein Vorkommen in jungen Kulturschichten beziehen und daß sie zweifellos jünger sind als das 16. Jahrhundert (7, S. 268). Diese Altersbestimmung war hinreichend, um die damals von mir vermutete Einschleppung aus Amerika annehmen zu können. Bei einem in der Literatur erwähnten Vorkommen eines einzigen Exemplars des doch sonst stets in Mengen auftretenden *P. jenkinsi* in einer altalluvialen Schicht in Limerick auf der Insel Irland (72, S. 85; 40, S. 178-179) vermutete ich, daß die kleine Schneckenschale vielleicht nachträglich am Fundort in das in Betracht kommende ältere Erdreich gelangt ist (7, S. 268-269). A. S. KENNARD hat damals meiner Ansicht beigestimmt, später jedoch seine Meinung geändert und erneut das Vorhandensein von *P. jenkinsi* auf den Britischen Inseln schon vor der Zeit der Entdeckung Amerikas angenommen (38). Er glaubte nämlich einen weiteren Nachweis von *Potamopyrgus* in älteren Ablagerungen zu haben und zwar durch das Auffinden von Schalen der Art in einer vor längerer Zeit in Bath in der Grafschaft Gloucester gesammelten Erdprobe römischen Alters (38). Die neuerliche Überprüfung des in Frage kommenden *Potamopyrgus*-Materials aus A. S. KENNARD's Sammlung durch P. BONDESEN & E. W. KAISER hatte nun das überraschende Ergebnis, daß sämtliche Exemplare aus den Ablagerungen der Römerzeit bei Bath nicht zu *P. jenkinsi* zu rechnen sind, sondern einwandfrei zu der indigenen Art *Hydrobia ventrosa* MONTAGU (= *stagnorum* GMELIN) gehören (11, S. 258). Übrigens ist auch meine Annahme bezüglich des Alters des bereits erwähnten, in der altalluvialen Erdprobe von der Insel Irland gefundenen *Potamopyrgus*-Exemplars durch die Revision von P. BONDESEN & E. W. KAISER bestätigt worden; die Nachprüfung ergab nämlich, daß es sich um eine noch lebend gesammelte Schnecke gehandelt hat (11, S. 257). P. BONDESEN & E. W. KAISER konnten ferner nachweisen, daß es sich auch bei dem „subfossilen" *Potamopyrgus*-Material der übrigen in der Literatur benannten englischen Fundorte um Schalen handelt, die recht wenig fossilisiert sind und deren Periostrakum noch recht frisch und unbeschädigt ist (11, S. 257). Bei dem jetzt erfolg-

[4]) Die Angabe eines subfossilen Vorkommens von *P. jenkinsi* in Lettland (64) konnte bald auf eine irrtümliche Bestimmung der Schneckenschalen zurückgeführt werden (7a).

ten Nachweis einer artlichen Zusammengehörigkeit von *P. jenkinsi* mit *P. badia* GOULD von Neu-Seeland ist das auch nicht anders zu erwarten. Ich möchte daher nunmehr annehmen, daß die Ablagerungen auf den Britischen Inseln, in denen *Potamopyrgus* festgestellt wurde, nicht allein jünger als das 16. Jahrhundert sind, sondern vermutlich kaum in die Zeit um 1800 zurückreichen. Keiner der vorliegenden Funde scheint dazu in Widerspruch zu stehen.

VI.

Die Herkunft des in Europa aufgetretenen *Potamopyrgus* von der Südinsel Neu-Seelands ist hinsichtlich der klimatischen Verhältnisse, unter denen die Tiere im Neuland zu leben gezwungen sind, sicherlich auch verständlicher als eine solche aus dem tropischen Mittelamerika. Auf der Südinsel Neu-Seelands herrscht ein Klima, das dem Europas ähnlicher ist. Es ist immerhin auch bemerkenswert, daß gerade eine Schnecke der Südinsel Neu-Seelands mit seinem gemäßigten Klima bei uns heimisch geworden ist und nicht eine Art der wärmeren Nordinsel. Der in seiner Heimat so häufige *P. corolla* GOULD hat in Europa keine Kolonien gebildet. Das Exemplar eines *Potamopyrgus* (Taf. 4 Fig. 5a), das Prof. Dr. J. THIELE um das Jahr 1890 in einer von dem verstorbenen Prof. Dr. W. WELTNER bei Rovigno an der Adria zusammengebrachten Ausbeute mediterraner Mollusken festgestellt und für eine neue Art gehalten hatte (*Potamopyrgus weltneri* THIELE MS), konnte von mir allerdings als eine nicht ausgewachsene Schale von *P. corolla* GOULD erkannt werden (7, S. 270-271). Nach meiner Ansicht dürfte es aber im Museum auf eine nicht geklärte Weise in die Ausbeute gelangt sein. Wenn es tatsächlich von Rovigno stammen sollte, so hat doch die Einschleppung der Art dorthin nicht zu einer Koloniebildung der Schnecke im Gebiet der Adria geführt. Auffällig wäre das sicher gewesen, denn man muß eine solche Einschleppung eher an den Schnittpunkten des Weltverkehrs erwarten. Immerhin scheinen auch bei der Einbürgerung von *P. badia* GOULD in Europa zufällige Ereignisse mitgespielt zu haben, denn es ist doch bemerkenswert, daß nur die eine Art bei uns heimisch wurde. Beispielsweise ist eine andere, ebenfalls auf der Südinsel häufige Art ihrer Gattung, *P. antipodorum* GRAY, nicht Glied unserer Adventivfauna geworden, obwohl ihr autochthones Areal sogar noch größer ist und sich bis auf die Nordinsel Neu-Seelands erstreckt.

Günstig für die Ausbreitung von *P. jenkinsi* in Europa ist es sicher gewesen, daß bei dieser Schnecke die Ausbildung von Männchen unterdrückt ist, daß also jedes einzelne, zufällig verschleppte Tier jeweils der Anlaß zur Bildung einer neuen Kolonie der Art sein kann. Dann können die Massenvorkommen von *Potamopyrgus*, ähnlich wie vielfach bei eingeschleppten Tieren, vielleicht auch nicht selten mit Vorteilen in Verbindung gebracht werden, die damit zusammenhängen, daß die Tiere ins Neuland ihre Parasiten nicht mitgebracht haben oder dort weniger Feinden ausgesetzt sind, die die indigenen Arten dezimieren. So ist gelegentlich zu beobachten, daß die einheimischen *Hydrobia*-Arten, die oft mit *P. jenkinsi* in gemischten Populationen leben, stark von den parthenogenetischen Stadien von Trematoden befallen und nicht selten kastriert sind, während *Potamopyrgus* von den Parasiten überhaupt nicht befallen werden (59, I, S. 75; 7, S. 268). Wenn bei starkem Parasitenbefall bis zu 90% aller

Hydrobien ausfallen und die fortpflanzungsfähigen Schnecken noch beiden Geschlechtern angehören, die *Potamopyrgus*-Art dagegen in allen Exemplaren der Population Nachkommenschaft produziert, so ist es verständlich, daß die neue Art bei sonst günstigen Lebensbedingungen zahlreich auftreten kann.

In seiner neuseeländischen Heimat ist *P. badia* GOULD eine Süßwasserschnecke, die nach H. SUTER Gewässer wie Seen, Flüsse und Creeks besiedelt (83, S. 232). Welche Salzmengen im Wasser dieses Süßwassertier in Neu-Seeland noch ertragen kann und ob es überhaupt dort in Brackwassergebiete vordringt, wird nicht angegeben. Dagegen vermerkt H. SUTER, daß *P. antipodorum* GRAY oft in Brackwasser lebt (83, S. 231).

Es ist also gar nicht verwunderlich, daß *P. jenkinsi* in Europa im Süßwasser des Binnenlandes vorkommt, was man bei uns mit Erstaunen wohl aus dem Grunde feststellte, weil man die Art zunächst mit den einheimischen Hydrobien verglich. Von Süßwasseransammlungen bevorzugt die Schnecke in Europa solche, die eine Bewegung des Wassers aufweisen, also strömendes oder wellenbewegtes Wasser haben, doch auch große Gewässer, in denen eine gewisse Wasserzirkulation stattfindet. Das dürfte etwa den Angaben über die Biotope von *P. badia* GOULD in Neu-Seeland entsprechen. A. E. BOYCOTT hat bereits festgestellt, daß die Süßwasservorkommen von *P. jenkinsi* auf den Britischen Inseln sich meist auf fließendes Wasser beziehen; er kennt dort nur wenige Fundorte der Art in stehendem Wasser (14, S. 141). Die Schnecke meidet also stehende Gewässer nicht vollständig. Sie ist hierin sicherlich widerstandsfähiger als der bei uns einheimische *Theodoxus (Theodoxus) fluviatilis* L., der im Binnenland auf fließende Gewässer und die wellenbewegte Zone von Seen beschränkt ist. Auch im Ertragen von salzhaltigem Wasser wird nach meinen Beobachtungen unsere *Theodoxus*-Art von *P. jenkinsi* E. A. SMITH übertroffen[5]). Nach meinen Laboratoriumsversuchen kann *P. jenkinsi* noch bei einem Salzgehalt im Wasser bis etwa 17‰ leben und sich fortpflanzen (8, S. 67), während unter denselben Verhältnissen die Grenze für *Theodoxus fluviatilis* L. bei 15‰ liegt. Dabei können mitunter andere Umweltsfaktoren fördernd oder hemmend auf das Ertragen einer Salzkonzentration einwirken (9, S. 360). So stimmt A. E. ELLIS der Angabe bei, daß *P. jenkinsi* in Brackwasser bis 20‰ vorkommt (20, S. 18), und W. ADAM gibt an, daß die Art in Salzkonzentrationen von 20-22‰ leben kann (2, S. 9), eine Beobachtung, die ich bisher nicht gemacht habe. Doch bemerkt W. ADAM, daß Exemplare von *P. jenkinsi*, die in Brackwasser mit einem höheren Salzgehalt als 18‰ geboren worden sind, dort nie Geschlechtsreife erlangen (2, S. 9); das kommt praktisch auf meine Beobachtungen heraus. Allerdings vermag *Potamopyrgus* für kurze Zeit einmal eine vorübergehende Zunahme der Salzkonzentration seines Wohngewässers zu ertragen, nach Laboratoriumsversuchen

[5]) Es ist bemerkenswert, daß E. L. B. SMIDT vor einigen Jahren im Hafen von Kopenhagen bei neugeborenen Exemplaren von *P. jenkinsi* in wenigen Fällen ein kleines Velum feststellen konnte, das aber so weit rückgebildet war, daß die Tierchen nicht mehr damit schwimmen konnten (67, S. 272). Es ist ein interessantes Beispiel dafür, daß Süßwassertiere in Brackwasser mitunter in der Ausbildung einer Brutpflege weniger spezialisiert sind als im Süßwasser und dadurch manchmal Anklänge an ihre marinen Ahnen aufweisen. So zeigt also die Süßwasserschnecke *P. jenkinsi*, die ein Larvenstadium unterdrückt und die Brutpflege so weit getrieben hat, voll entwickelte Junge zu gebären, im Brackwasser gelegentlich einen Zustand, der an die Ahnen mit freischwimmenden Larven erinnert.

von W. ADAM bis 32‰ (2, S. 9)[6]). Diese Fähigkeit wird in der Küstenregion des Meeres manchmal Kolonien der Art förderlich sein. Auch ein unmittelbarer Wechsel in der Salzkonzentration des Wassers wird von *Potamopyrgus* leicht überstanden (59, I, S. 67; 8, S. 63). Bemerkenswert ist nun, daß sowohl von *Theodoxus* wie von *Potamopyrgus* bei steigendem Salzgehalt des Wassers innerhalb der angegebenen Grenzen in zunehmendem Maße kleine Wasseransammlungen stehenden Wassers besiedelt werden können und zwar zuweilen auch stagnierende Brackwassertümpel mit recht fauligem Wasser. Das hat darin seinen Grund, daß vielen Tieren in reinem Süßwasser die Beschaffung der für ihre Osmoregulation benötigten Energien und die für diese Arbeitsleistung erforderliche Sauerstoffmenge nur bei hohem respiratorischem Wert des Wassers gewährleistet ist, also entweder in kaltem Wasser oder in strömenden und wellenbewegten Gewässern, wo die das Tier umgebende Wasserschicht rasch ersetzt wird. Weil nun mit steigendem Salzgehalt innerhalb der von der betreffenden Art ertragenen Salzkonzentrationen die osmoregulatorischen Anforderungen an das Individuum geringer werden und daher der Sauerstoffbedarf weniger groß ist, vermag die Art zuletzt auch in brackigen stehenden Gewässern zu leben. Dabei ist *P. jenkinsi* ebenfalls wieder etwas anspruchsloser bezüglich der Wohngewässer als *Theodoxus fluviatilis* L. Allgemein aber zeigt *P. jenkinsi* auch in den Brackwasseransammlungen unserer Küstengebiete durchaus die Eigenschaften einer Süßwasserschnecke (10, S. 157-158), die sie doch ursprünglich ist. Es ist zu vermuten, daß sich die Art auf der Südinsel von Neu-Seeland an geeigneten Brackwasserbiotopen nicht anders verhält.

Auffällig ist aber, daß in Europa *P. jenkinsi* offensichtlich zuerst die Brackwassergebiete der Küstenzone besiedelt hat und dann erst landeinwärts in Süßwasser aufgetreten ist, sowohl auf den Britischen Inseln wie später auf dem Kontinent. Das hängt wohl sicher mit der Art seiner Einschleppung zusammen. Zweifellos sind Exemplare der Schnecke von der Südinsel Neu-Seelands einst durch den Schiffsverkehr zufällig in das Gebiet eines englischen Hafens geraten und haben dort die Freiheit erlangt. Das wird wahrscheinlich sogar das Gebiet der unteren Themse gewesen sein, wo später, als man auf die Art aufmerksam geworden war, offenbar schon eine besonders dichte Besiedlung durch die Schnecke bestand; auch die bereits erwähnten, früher als subfossil angesehenen Funde sind, soweit sie überhaupt für die Art in Betracht kommen, nicht weit von dort gemacht worden. Die Annahme, daß Vertreter dieser kleinen Prosobranchier-Art die lange Zeit einer Segelschiffreise von Neu-Seeland nach England unter günstigen Bedingungen außerhalb des Wassers überdauern können, ist nach Beobachtungen an dem zählebigen *P. jenkinsi* im Laboratorium wohl berechtigt. Bei dieser überseeischen Einschleppung ist verständlich, daß Tiere der Art zuerst in das Brackwasser der Küstenzone gelangten und dort weiterlebten, da sie einen gewissen Salzgehalt ertragen können. Dann aber erfolgte die weitere Ausbreitung im Neuland. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß die Einschleppung mehrfach zustande kam; wenigstens hat man keine Veranlassung

[6]) Wahrscheinlich handelt es sich bei dem Auffinden von *Potamopyrgus* in einem Brackwassertümpel auf der Insel Bornholm um einen solchen Fall, wo die Schnecke vorübergehend in Brackwasser von 33‰ Salzgehalt geraten ist (37, S. 31). Es erscheint gewagt, auf das Antreffen eines einzelnen Exemplares in dieser Salzkonzentration hin annehmen zu wollen, daß die Art allgemein so lebt (37, S. 31).

für eine derartige Vermutung, und außerdem sind doch stets solche Verschleppungen in ihrem Zusammenspiel an eine Reihe von Faktoren mit vielen Zufälligkeiten gebunden.

Nachdem aber die zufällige Entstehung einer *Potamopyrgus*-Kolonie in Europa geglückt war, machten sich auch bei dieser Art die natürlichen Ausbreitungsmöglichkeiten geltend. Eine aktive Ausbreitung, die allmähliche Gewinnung an Areal durch die Schnecke, kommt sicher vor. Doch das bei *Potamopyrgus* so häufige Auftreten in einem geeigneten Gewässer, zunächst ohne Zusammenhang mit anderen Fundorten, weist schon auf die weit größere Bedeutung passiver Ausbreitungsmittel für das Tier hin. Solche können verschiedener Art sein. Bei Wasserbewegungen werden mitunter Schnecken mitgeführt, vor allem wenn diese in Ballen von Wasserpflanzen geschützt sind oder auch an Treibholz und dergleichen sitzen; mitunter kann auch der Wind an der Verschleppung beteiligt sein. Eine große Bedeutung bei der Ausbreitung dieser kleinen Wasserschnecken kommt zweifellos der Verschleppung durch andere Lebewesen zu (7, S. 273). Für eine Ausbreitung von *Potamopyrgus* unter Wasser werden wohl hauptsächlich Fische in Frage kommen. Wie andere Hydrobiiden wird auch *Potamopyrgus* von vielen Fischen gern gefressen[7]). So kann man in Aquarien, in denen Fische gehalten werden, im allgemeinen keine *Potamopyrgus* ziehen, weil auch kleine Fischarten die Jungschnecken meist bald aufgefressen haben; nur starkes Wasserpflanzengewirr vermag sie manchmal zu schützen. Doch können wahrscheinlich auch Exemplare von *Potamopyrgus* gelegentlich den Verdauungstraktus von Fischen ohne Schaden durchlaufen und bei Wanderfischen dann in neuen Gewässern wieder abgesetzt werden; bei einheimischen *Hydrobia*-Arten liegen derartige Beobachtungen über eine Passage von Fischen bereits vor (7, S. 273). Im Laboratoriumsversuch hat J. D. Dean festgestellt, daß vom Flußbarsch *(Perca fluviatilis* L.*)* gefressene *Potamopyrgus*-Schnecken in den Exkrementen unbeschädigt wieder abgesetzt worden sind, während die Schnecken vom Karpfen *(Cyprinus carpio* L.*)* verdaut wurden (16).

Für eine Ausbreitung von lebenden Exemplaren von *Potamopyrgus* durch die Luft können, wie bei anderen kleinen Wasserschnecken, verschiedene Wasserinsekten, etwa Wasserkäfer, in Frage kommen; wichtiger aber ist offensichtlich die Verschleppung durch Wasservögel. Das dürfte sogar noch an dem Verbreitungsgebiet von *Potamopyrgus* in Europa zu erkennen sein. Vor allem ist dadurch zu erklären, daß die Schnecke nach ihrer Ansiedlung auf den Britischen Inseln gerade in den Küstenzonen der südlichen Nordsee und der Ostsee ausgebreitet wurde. Bei den Wanderbewegungen von Wasservögeln dieser Gebiete ist nämlich eine nordöstliche Richtung und umgekehrt oft vertreten. Auch sind solche Ausbreitungen vielfach biotopgebunden, was wohl damit zusammenhängen dürfte, daß die Vögel immer die ihnen zusagende Umwelt aufsuchen. So mag es zu erklären sein, daß auch auf dem europäischen Kontinent *Potamopyrgus* zunächst wieder im Brackwasser der Küstenzone auftrat; er wird wohl durch Vögel dorthin gebracht worden sein, die sich in demselben Biotop an der englischen Küste mit Schnecken der Art beladen hatten. Erst als *Potamopyrgus*

[7]) Selbst als Nahrung junger Lachse *(Salmo salar* L.*)* kommt *Potamopyrgus* in Frage, wie im Dee in der englischen Grafschaft Cheshire nachgewiesen worden ist (15, S. 81). In dem Magen der Lachse fanden sich dort neben recht verschiedenartigen Wasser- und Lufttieren auch Exemplare von *P. jenkinsi* und anderer Süßwasserschnecken.

aus diesem Strandgebiet an verschiedenen Stellen in größerem Umfang in die benachbarten Süßwasseransammlungen eingedrungen war, setzte durch die dortige Wasservogelfauna überall rasch die Besiedlung der Binnengewässer durch *Potamopyrgus* ein, die dem ursprünglichen Biotop der Art in der neuseeländischen Heimat entsprach. Natürlich ist außer durch Tiere die Schnecke gelegentlich auch weiterhin durch den Menschen passiv verschleppt, vielleicht auch durch wasserbauliche Arbeiten ausgebreitet worden.

Auf alle Fälle handelt es sich nicht um eine Art, die ursprünglich ein Brackwasserbewohner war und erst in jüngster Zeit zum Süßwassertier geworden ist, wie oft angenommen wurde. Vielmehr ist *Potamopyrgus* eine Süßwasserschnecke, die wie viele andere eine geringe Salzkonzentration im Wasser aushält, und in Zusammenhang mit dieser Fähigkeit ist wahrscheinlich auch über das Brackwasser ihre Einschleppung nach Europa gelungen. Das erste Auftreten der Schnecke im Brackwasser hängt also mit der Art ihrer Einschleppung zusammen, und Süßwasser wurde unabhängig in verschiedenen Ländern besiedelt, sobald Tiere der Art dorthin verschleppt wurden. Eine besondere Süßwasserrasse von *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH gibt es nicht.

VII.

Bei den bisher mit *P. jenkinsi* in Europa besetzten Gebieten lassen sich 4 verschiedene Abschnitte unterscheiden, die allerdings nicht immer scharf voneinander getrennt sind, deren Besiedlung sich vielmehr örtlich und auch zeitlich überschneidet. Es handelt sich um Fundorte in folgenden Ländermassen:

1. Britische Inseln,
2. Küstenländer der südlichen Nordsee und um die Ostsee,
3. Mitteleuropäisches Binnenland,
4. Nordost-Spanien.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß als Ausgangspunkt für die Ausbreitung von *P. jenkinsi* in Europa das Gebiet der unteren Themse zu gelten hat. Offensichtlich ist von dorther die weitere Besiedlung der gesamten Britischen Inseln erfolgt. Das Vorhandensein von lebenden Exemplaren dieser Schnecke läßt sich in England bis 1859 zurückverfolgen, in welchem Jahr sie als *Rissoa castanea* (JEFFREYS) G. B. SOWERBY angeführt wird (welcher Name durch *Rissoa castanea* H. P. C. MÖLLER 1842 ebenso präokkupiert ist wie die spätere Bezeichnung *Hydrobia ferussina* J. G. JEFFREYS 1862 durch *Hydrobia ferussina* D. DUPUY 1851) (7, S. 275). Der Nachweis von Schalen der Art in jüngsten Kulturschichten nicht weit entfernt von dem wahrscheinlichen Ort der Einschleppung läßt vermuten, daß dieses Ereignis noch in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts zurückzuverlegen ist.

Mit dieser Annahme würde ein weiterer Frühnachweis der Art nicht in Widerspruch stehen, falls er bestätigt werden könnte. A. W. STELFOX hat nämlich ein Exemplar von *P. jenkinsi* in einer Schachtel mit Schalen von *Valvata (Cincinna) piscinalis* MÜLLER entdeckt, die um das Jahr 1837 im Lough Neagh im Norden von Irland gesammelt und seitdem in einer Sammlung aufbewahrt worden sind (70). Da das einzelne Schneckchen nachträglich in der Sammlung unter die Valvaten geraten sein kann, erscheint es mir nicht ratsam, diesen Fund

für Altersfeststellungen zu verwerten. Sollte die Art tatsächlich bereits um 1837 in Irland vorgekommen sein, so bewiese das nur, daß schon in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine Verschleppung der Schnecke von Südost-England aus erfolgt ist; für eine solch frühe sekundäre Ausbreitung in Europa sind sonst keinerlei Anhaltspunkte vorhanden. Daß aber etwa der Norden Irlands als Basis für die europäische Ausbreitung der Schnecke anzusehen ist, muß nach unserer Kenntnis über ihre Verbreitung als unwahrscheinlich abgelehnt werden.

Offenbar ist zunächst der Eindringling auf ein verhältnismäßig kleines Areal im Gebiet der Themse-Mündung beschränkt geblieben, bis sich dort allmählich individuenreiche Populationen herausgebildet hatten; dann erst begannen Verschleppungen verschiedener Art häufiger wirksam zu werden, und die Ausbreitung über größere Gebiete begann. Nachdem man auf die Schnecke durch ihre Neubeschreibung im Jahr 1889 als eine von den in England indigenen Hydrobien zu unterscheidende Art aufmerksam geworden war, wurde sie in der Folgezeit an vielen Stellen in England gefunden, allerdings zuerst mit einem deutlich erkennbaren Schwerpunkt im Südosten. Doch auch nach Irland muß sie frühzeitig gelangt sein, wo sie wohl bis 1893 (59, I, S. 72-73), sicher etwa bis 1896 (69, S. 118-119) zurückzuverfolgen ist. Seit der Jahrhundertwende konnte eine immer dichtere Besiedlung der gesamten Britischen Inseln durch *Potamopyrgus* festgestellt werden, nicht allein in den Küstengebieten, sondern auch im Süßwasser des Binnenlandes. B. HUBENDICK hat neuerdings die britischen Fundorte sehr instruktiv auf 2 Karten zusammengestellt (32, S. 496-497). Im Jahr 1928 hatte *Potamopyrgus* den Norden von Schottland und die Orkney-Inseln erreicht (50). In der Gegenwart dürfte das gesamte Gebiet der Britischen Inseln zum Verbreitungsareal der Art in Europa zu rechnen sein, wenn auch vielleicht in Schottland ihre Fundorte noch nicht so eng liegen wie weiter im Süden.

Es ist bemerkenswert, daß das erste Auftreten von *P. jenkinsi* auf dem Kontinent nicht etwa in der Küstenzone gegenüber den Britischen Inseln erfolgt ist, auch nicht in den Gebieten benachbarter Häfen, sondern weiter entfernt in den Küstenabschnitten der westlichen Ostsee. Nachdem 1908 der Nachweis der Schnecke im Brackwasser des Breitling bei Warnemünde in Mecklenburg als erste Feststellung der Art auf dem europäischen Kontinent durch U. STEUSLOFF erfolgt war (71; 72), konnte sie später nach Funden im Kaiser-Wilhelm-Kanal bis 1900 zurückverfolgt werden (17, S. 56; 7, S. 261; 5, S. 336). Neuerdings hat Herr Dr. S. JAECKEL im Berliner Zoologischen Museum sogar in Material vom Kirchsee bei Kirchdorf auf der Insel Poel in der Wismarer Bucht, das aus dem Jahr 1887 stammt (leg. M. BRAUN), einwandfrei zu *P. jenkinsi* gehörige Schalen gefunden; er hat sie mir freundlicher Weise zur Begutachtung übersandt. Nach dieser Angabe erscheint es trotz des frühzeitigen Vorkommens der Art im Kaiser-Wilhelm-Kanal wenig einleuchtend, daß der Schiffsverkehr von den Britischen Inseln nach dem Kontinent für die Ausbreitung von *Potamopyrgus* verantwortlich gemacht werden kann, wie zunächst angenommen wurde (71, S. 81; 72, S. 88; 17, S. 65; 3, S. 44), dann aber schon U. STEUSLOFF zweifelhaft erschien (73, S. 205). Eine Einschleppung der Schnecken durch Wasservögel erscheint in diesem Fall viel wahrscheinlicher. Die Küstenländer der westlichen Ostsee liegen innerhalb der von den Britischen Inseln nach Nordosten gerichteter Fluglinien zahlreicher Vögel und bieten in vielen, abwechs-

lungsreichen Gewässern den wandernden Tieren geeignete Rastplätze und gute Aufenthaltsbedingungen. Es ist daher wohl kein Zufall, daß *Potamopyrgus* auf dem europäischen Kontinent gerade in diesem Gebiet zuerst angetroffen wurde; dort mögen sich tatsächlich die ersten Kolonien der Art auf dem Kontinent gebildet haben. Nach dem erwähnten Fund an der Wismarer Bucht liegt also das erste Auftreten der Schnecke an der westlichen Ostsee noch eine Anzahl von Jahren weiter zurück, als man bisher annahm. Ihr Vordringen in die Ostseeländer muß wohl etwa zu derselben Zeit erfolgt sein, als sie sich auch, nach ihrer allgemeinen Festsetzung in der Küstenzone Südost-Englands, anschickte, sich über die gesamten Britischen Inseln auszubreiten. Auch im Ostsee-Gebiet dauerte es anscheinend wieder eine gewisse Zeit, bis sich individuenreiche Populationen gebildet hatten und eine weitere Ausbreitung einsetzte. Von der Küste Mecklenburgs und der Nachbargebiete ist *P. jenkinsi* offenbar mit der Zeit sowohl nach Osten wie nach Westen in den Küstengebieten der Meere ausgebreitet worden; außerdem kann stets neuer Nachschub von den Britischen Inseln hinzugekommen sein. Besonders günstig waren für die Schnecke die Lebensmöglichkeiten an der Ostsee, weil infolge der Abnahme ihres Salzgehaltes nach Osten hin für das Tier geeignete Gewässer immer häufiger wurden und es endlich sogar in der Küstenzone des Meeres selbst sich ansiedeln konnte. So bevölkert beispielsweise *Potamopyrgus* den Greifswalder Bodden zusammen mit den indigenen *Hydrobia*-Arten. Nach meinen Feststellungen waren schon in den 30er Jahren die Länder an der deutschen Ostseeküste vollständig von der Art besiedelt. Auch die Haffe boten der Schnecke günstige Daseinsbedingungen, so daß diese Gewässer jetzt ebenfalls von ihr besetzt sind (56, S. 35, 37, 42, 44, 45; 57, S. 141, 153-154; 75, S. 455; 48, S. 255; 49, S. 468). Ostwärts reicht die Art einstweilen bis in den Rigaer Meerbusen, wo sie 1927 zuerst festgestellt wurde (64, S. 71), und bis in die gegenüberliegenden Gebiete Finnlands, von wo sie seit 1933 von mehreren Stellen bekannt ist (43; 1; 88, S. 265). Schon 1926 fand man sie erstmals auf den Ålands-Inseln (41). Nach Norden reichte bisher das Verbreitungsgebiet von *Potamopyrgus* allgemein nicht über 61° nördl. Br. hinaus. Im Ostseeraum umschloß es eine Reihe Fundorte in Dänemark (seit 1915) (11, S. 254-257) und Schweden (seit 1920) (32, S. 499). Auf Bornholm wurde die Schnecke erstmals 1926 gefunden (11, S. 254-255; 37, S. 31). Im Jahr 1950 konnte nun B. Hubendick nachweisen, daß sie 1945 am Nordende des Bottnischen Meerbusens beobachtet worden ist (32, S. 498), womit also im Gebiet der Ostsee ihr Verbreitungsareal erheblich weiter nach Norden vorgeschoben ist, bis annähernd 66° nördl. Br., also nicht weit vom Polarkreis.

Über Schleswig-Holstein und Jütland steht das Verbreitungsgebiet von *P. jenkinsi* im Ostseegebiet mit dem an der südlichen Nordsee in Verbindung, wohin die Art sowohl von den Britischen Inseln als auch von bereits bestehenden kontinentalen Populationen aus gelangt sein kann. An der Nordsee liegen die Existenzmöglichkeiten für die Schnecke nun nicht so günstig wie im Ostseeraum, weil die Schnecke den hohen Salzgehalt vieler Brackwassertümpel nicht erträgt und aus demselben Grund auch nicht in der Nordsee selbst leben kann. Aber Brackwasseransammlungen mit geringem Salzgehalt und Süßwasser bevölkert sie an der Nordsee jetzt auch allgemein. So konnte ich beispielsweise 1949 an der Küste der ostfriesischen Insel Wangerooge das Fehlen von *Potamopyrgus* feststellen, während dort im Meerwasser Hydrobien reichlich vor-

kamen. Im Innern der Insel aber lebte *P. jenkinsi* in einem schwach salzigen Tümpel in Gemeinschaft mit der Garnele *Palaemonetes varians* LEACH. In Ostfriesland fand ich 1950 *Potamopyrgus* im Ems-Jade-Kanal zusammen mit ausgesprochenen Süßwassertieren, vor allem auch mit mehreren Arten von Planorbiden vergesellschaftet, die im allgemeinen nur sehr geringe Salzbeimengungen im Wasser ertragen. Schon frühzeitig waren im Gebiet der deutschen Nordseeküste Süßwasservorkommen von *Potamopyrgus* bekannt geworden. Ein 1908 im Süßwasser der Weser bei Bremen gemachter Fund, der zunächst für „*Hydrobia stagnalis* BASTER" gehalten worden war (30), konnte später als *Potamopyrgus* erkannt werden (74, S. 9). Nicht weit von diesem Fundort entfernt wurde die Schnecke 1909 im Binnendeichland in einem Fleth zwischen Seehausen und Lankenau gesammelt (74, S. 9). Im Gebiet der Elbemündung traf man sie bei Stade 1922 in einer Ziegeleigrube an (74, S. 9). Weiter nach Westen, in den Niederlanden, ist *Potamopyrgus* 1913 erstmals aufgefunden worden (66, S. 68-69). Inzwischen hat er in dem an geeigneten Gewässern reichen Land offenbar eine große Ausbreitung gefunden (6, S. 60). Im benachbarten Belgien wurde die Art erstmals 1927 in einer einzelnen leeren Schale am Ufer der Schelde bei Antwerpen nachgewiesen (19, S. 34); sie konnte dort inzwischen sowohl im Brackwasser wie im Süßwasser weiter an Gebiet gewinnen (2). Noch über Belgien hinaus hat sich *Potamopyrgus* westwärts nach Französisch-Flandern ausgebreitet, denn die durch R. SCHODDUYN 1923 erfolgte Angabe einer „*Paludestrina* sp." aus dem Kanal von Bergues unweit Dünkirchen (Dép. du Nord) und aus der Slack bei Ambleteuse (Dép. Pas-de-Calais) (65, S. 196-197) ist nach P. PELSENEER auf *Potamopyrgus* zu beziehen (7, S. 262). Noch weiter westlich ist *Potamopyrgus* 1922 vor der französischen Küste auf den Normannischen Inseln festgestellt worden (4). Doch ist er dorthin wahrscheinlich unmittelbar von England aus verschleppt worden; mit den kontinentalen Funden der Art weiter im Osten besteht offenbar weder ursächlich noch örtlich ein Zusammenhang.

Aus den Untersuchungen über das kontinentale Vorkommen von *P. jenkinsi* dürfte hervorgehen, daß die Art heutigentags ein geschlossenes Verbreitungsgebiet in den Ländern um die südliche Nordsee und in der Ostseezone besiedelt hat, das von Französisch-Flandern im Westen bis zum Rigaer Meerbusen im Osten reicht und sich nach Norden allgemein bis zu 61° nördl. Br. erstreckt, im Bottnischen Meerbusen sogar noch darüber hinaus bis zu seinem Nordende (etwa 66° nördl. Br.). Bemerkenswert ist, daß *Potamopyrgus* in Norwegen noch nicht aufgetreten ist, was vielleicht mit den Flugrichtungen der für die Ausbreitung in Frage kommenden Vögel zusammenhängen könnte; mit der Zeit wird die Schnecke wahrscheinlich auch Norwegen nicht auslassen.

Aus der bis tief landeinwärts besiedelten Küstenzone von Nord- und Ostsee, wo sowohl Brackwasser- wie Süßwasseransammlungen von der Art bevölkert werden, ist sie nun an verschiedenen Stellen bereits weit ins mitteleuropäische Binnenland ausgebreitet worden. Es sind einige Abschnitte festzustellen, die mehr oder weniger dicht von ihr besiedelt worden sind; aber diese Abschnitte sind einstweilen noch von einander getrennt. Doch dürfte es nur eine Frage der Zeit sein, bis sich die einzelnen Verbreitungsareale zusammenschließen und *Potamopyrgus* allgemein die für die Art geeigneten Gewässer Mitteleuropas geschlossen besiedeln wird.

Das zuerst bekannt gewordene ausgesprochene Binnenlandvorkommen von *Potamopyrgus,* das sich anscheinend auch als erstes gebildet hat und wo er sich obendrein am weitesten landeinwärts erstreckt, umfaßt einen Abschnitt in der mittleren Elbe und die Saale. Die Ausbreitung dorthin dürfte mit dem Vorkommen in Mecklenburg zusammenhängen, welches Land mit seinen vielen Seen der Schnecke besonders geeignete Daseinsmöglichkeiten bietet. Vielleicht ist sie ins Elbegebiet auch über den Elbe-Trave-Kanal vorgedrungen, wo sie durch E. SCHERMER seit 1932 beobachtet wurde (62, S. 95; 63, S. 83-84). Im Gebiet von Magdeburg stellte sie K. REGIUS im Jahre 1936 in der Stromelbe bei Hohenwarte im Kreis Jerichow I fest (54, S. 229; 54a, S. 147). In der Nähe von Magdeburg hat aber *Potamopyrgus* entfernt von der Elbe auch ein salzhaltiges Gewässer besiedelt. Seit 1938 fand nämlich K. REGIUS die Art in der Sülze bei Dodendorf (54a). Dort ist sie ein Eindringling der jüngsten Zeit und offenbar in der Ausbreitung begriffen. Die ebenfalls in den Salzgewässern jener Gegend lebende, doch einem anderen Biotop entstammende *Hydrobia (Hydrobia) stagnorum* GMELIN (= *stagnalis* BASTER = *ventrosa* MONTAGU) verliert dagegen an Boden, weil ihre Wohngewässer in zunehmendem Maße trockengelegt und der Landwirtschaft nutzbar gemacht werden. Noch früher als im Elbeabschnitt bei Magdeburg kennt man *Potamopyrgus* aus der Saale, wo sie nach S. JAECKEL schon 1922 zwischen Bernburg und Kalbe gesammelt worden ist (35). Die Saale ist anscheinend bereits ziemlich dicht von der Schnecke besiedelt worden, denn S. JAECKEL stellte Schalen der Art auch in 1942 bei Leuna gesammeltem Saale-Genist fest, also nicht weit von Naumburg (36, S. 268-269). Es ist derjenige Fundort, der zur Zeit am weitesten landeinwärts liegt. Am nächsten dem Vorkommen in der mittleren Elbe ist ein Fundort im Mittellandkanal nördlich von Braunschweig, wo *Potamopyrgus* von mir zuerst 1949 angetroffen wurde (10, S. 122-123).

Ebenfalls aus dem Verbreitungsgebiet der Schnecke in Mecklenburg scheint sie in die weitere Umgebung von Berlin gelangt zu sein. Schon 1923 war sie nicht weit von der mecklenburgischen Grenze in der Havel hinter ihrem Ausfluß aus dem Stolpsee bei Zootzen in der Uckermark gefunden worden (74, S. 9). Doch dauerte es längere Zeit, bis das Tier weiter in die Mark Brandenburg vordrang. Auf häufigen Exkursionen ist vor allem das Berliner Gebiet von zahlreichen Zoologen, auch von mir mit meinen Studenten, unter Kontrolle gehalten worden, wobei niemals *Potamopyrgus* gefangen wurde. Dann trat er plötzlich seit 1944 nacheinander an einer Reihe von Stellen auf, die früher ziemlich regelmäßig von uns besucht worden waren. Herr Dr. S. JAECKEL in Berlin hatte die große Liebenswürdigkeit, mir das neuerlich zusammengetragene Material der Art zur Ansicht zu übersenden und die Veröffentlichung der Fundorte in dieser Arbeit zu gestatten, wofür ihm und den Sammlern herzlich gedankt sei. Es handelt sich um folgende 5 Fundorte in der Umgebung von Berlin:

Stranggraben bei Strausberg (T. SCHMIERER 1944).
Quellen am Westufer des Stienitzsees bei Strausberg (H. P. PLATE 1947).
Stienitzsee bei Strausberg (H. P. PLATE 1948).
Abfluß des Üdersees bei Finowfurth (T. SCHMIERER 1944).
Tegeler See (S. JAECKEL und H. P. PLATE 1947).

An den zuerst genannten 4 Fundorten wurden nur Exemplare mit ungekielten Schalen gefunden. Im Tegeler See überwiegen dagegen Schnecken mit

gekielten Schalen. Es wurden festgestellt: in einer Population von 110 Exemplaren 4 mit glatter Schale, in einer anderen von 51 Exemplaren 5 mit glatter Schale und in einer weiteren von 42 Tieren 9 mit glatter Schale.

Die Art ist also offenbar zur Zeit in einer raschen Ausbreitung in der Berliner Umgebung begriffen. Ein weiterer, etwas entfernter gelegener neuer Fundort ist die Schlaube bei Finkenheerd unweit Frankfurt a. d. Oder, wo S. JAECKEL und A. TETENS die Art 1946 sammelten und zwar nur mit ungekielter Schale. Ich habe die Schlaube in den Jahren 1923-1925 mehrfach auf ihre Fauna hin untersucht und kann versichern, daß damals *Potamopyrgus* noch nicht dort vorkam. Auch hat in späteren Jahren Herr Ingenieur A. TETENS, damals in Finkenheerd, jetzt in Leipzig, die Art nicht in der Schlaube gefunden.

Unabhängig von diesem Binnenlandvorkommen von *P. jenkinsi* hat sich noch weiter im Osten, in Polen, die Art weit landeinwärts angesiedelt. Im Jahr 1933 konnte sie J. URBANSKI in der ehemaligen Provinz Posen in dem etwa 10 km östlich von Hohensalza (Inowroclaw) gelegenen und von der Netze durchflossenen, über 15 km langen, aber sehr schmalen Pakosch-See (Trlag-See) feststellen (86, S. 112-114; 87, S. 445-446, Taf. 4 Fig. 3).

Früher als im ostelbischen Binnenland hat sich weiter westlich im rheinisch-westfälischen Industriegebiet ein von *Potamopyrgus* besiedelter Raum gebildet. Zuerst hat D. GEYER ohne nähere Einzelheiten 1927 den Dortmund-Ems-Kanal als Fundort der Art aufgeführt (25, S. 167). U. STEUSLOFF fand 1933 im Unterlauf der Lippe je eine *Potamopyrgus*-Schale im Genist des Flusses unmittelbar unterhalb des Kanals, der den Fluß nördlich Datteln überschreitet, sowie bei Dorsten in Westfalen (76, S. 203, 208; 77, S. 48). Eine größere Kolonie der Art konnte U. STEUSLOFF nach Angaben aus dem Jahr 1933 noch weiter unterhalb in der Lippe oberhalb Schermbeck nahe Schloß Hagenbeck feststellen (76, S. 208). Im Jahr 1938 sammelte er die Art außerdem in der Lippe bei Flaesheim nahe Haltern in Westfalen (78, S. 83). Ferner liegt im Lippe-System im Bereich des Dortmund-Ems-Kanals in Westfalen ein Vorkommen von *Potamopyrgus* bei Lüdinghausen, wo er 1939 in Zuflüssen der Stever zahlreich angetroffen wurde (52). Daß die Art auch in den Häfen des Rhein-Herne-Kanals, z. B. Gelsenkirchen, nicht selten ist, hatte U. STEUSLOFF schon 1933 berichtet (76, S. 208).

Außer diesem einstweilen noch nicht zu einem geschlossenen Verbreitungsgebiet vereinigten Vorkommen von *P. jenkinsi* im mitteleuropäischen Binnenland ist nun die Art noch weiter entfernt im Mediterrangebiet unvermutet aufgetreten. Herr Tierarzt H. SARTORIUS in Braunschweig legte mir nämlich im Frühjahr 1950 eine Serie lebender, ihm unbekannter kleiner Wasserschnecken vor, die aus Barcelona in Nordspanien stammten. Ein Aquarienliebhaber, Herr W MEYER in Barcelona, hatte sie dort gefangen. Es handelte sich einwandfrei um Exemplare der Art *P. jenkinsi* und zwar um Tiere, deren Schalen meist mit einer deutlich markierten Konchinleiste versehen sind; nur wenigen Schalen fehlt diese Bildung, während solche mit Borstenbesatz überhaupt nicht in dem mir vorliegenden Material aus Spanien vorhanden sind. Zwei Exemplare der mir vorliegenden Serie sind in Taf. 4 Fig. 11 und 12 wiedergegeben. Die Schnecken aus Barcelona sind dann von mir in einem besonderen, mit Wasserpflanzen besetzten Süßwasserbehälter gehalten worden und haben sich den Sommer 1950 über reichlich fortgepflanzt, wobei ausschließlich Nachkommen-

schaft erzeugt wurde, die glatte Schalen ohne Spur einer Kiel- oder Borstenbildung besitzt (vgl. 8).

Auf eine Anfrage betreffs des Fundortes teilte der Sammler, Herr W. MEYER, mit, daß er die Schnecken in einem ungefähr 7 km langen Bewässerungskanal gefunden hat, der als Acequia Condal bezeichnet wird und der nordöstlich von Barcelona entlang der Eisenbahnlinie Barcelona-Granollers-Empalme nach San Andrés läuft. Dieser Kanal führt Süßwasser und ist reich mit Wasserpflanzen bestanden; mehrmals im Jahr werden die Pflanzen ausgeräumt. Die *Potamopyrgus*-Schnecken sind in diesem Gewässer so häufig, daß man mit einem Netzzug durch die Pflanzen gleich Hunderte von ihnen fangen kann. Die ersten wurden 1947 beobachtet. Von anderen Wasserschnecken hat Herr W. MEYER in dem Kanal nur *Radix limosa* L. (= *pereger* MÜLLER) gesehen.

Auf die Bedeutung des Fundes aufmerksam gemacht, gelang es 1950 Herrn W. MEYER, nach eingehendem Suchen *Potamopyrgus* noch an zwei weiteren Stellen in der Umgebung von Barcelona nachzuweisen. Der eine Fundort liegt südlich der Stadt in den Sümpfen südwestlich der Llobregat-Mündung. Die andere Stelle befindet sich etwas weiter vom Llobregat entfernt in dem als Murtra bezeichneten Sumpfgebiet, das sich vom rechten Ufer des unteren Flußabschnittes bis Castelldefels erstreckt; dort kommt die Schnecke in Massen im Gewirr der Wasserpflanzen eines der zahlreichen Bewässerungsgräben in der Nähe von Gavá an der Eisenbahnlinie Barcelona—Sitges—Zaragoza vor. Am erstgenannten der beiden Fundplätze sind Exemplare mit glatter Schale und solche mit einer Konchinleiste etwa gleich häufig; in der Murtra sind in dem mir vorliegenden Material von einigen Hundert Tieren fast nur glatte Schalen vertreten. An den beiden Fundorten im Süden von Barcelona leben die Schnecken, wie auch in der Acequia Condal, in Süßwasser. In anderen Wasseransammlungen in der Umgebung von Barcelona konnte die Art bisher nicht festgestellt werden.

Das plötzliche Auftreten der Schnecke an Standorten im Mediterrangebiet läßt sich am leichtesten durch die Annahme einer Verschleppung durch Wasservögel von Norden her, von den Britischen Inseln, erklären. Die Gegend von Barcelona wird nicht die einzige Stelle ihres dortigen Vorkommens bleiben; es ist vielmehr zu erwarten, daß nunmehr auch eine rasche Ausbreitung der Art in den Ländern um das Mittelländische Meer beginnen wird.

Abschließend ist also festzustellen, daß die hier besprochene *Potamopyrgus*-Art in der sich wahrscheinlich auf höchstens 150 Jahre belaufenden Zeit seit ihrer Einschleppung nach Europa in ständig fortschreitender Ausbreitung begriffen ist und dadurch auf der nördlichen Halbkugel von ihr Gebiete besiedelt worden sind, die ein Mehrfaches der Ausdehnung in ihrer ursprünglichen Heimat auf der Südhemisphäre ausmachen.

Zusammenfassung.

1. Die bisher angenommene artliche Zusammengehörigkeit der europäischen Schnecke *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH mit dem mittelamerikanischen *Potamopyrgus (Lyrodes) crystallinus* PFEIFFER kann nicht aufrecht erhalten werden. Der Irrtum wurde durch Vergleich von Sammlungsexemplaren mit offensichtlich falscher Fundortsangabe hervorgerufen.

2. *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. SMITH wird für identisch mit der Art *Potamopyrgus (Potamopyrgus) badia* GOULD von der Südinsel Neu-Seelands gehalten. Es konnten keinerlei Merkmale ausfindig gemacht werden, durch die sich beide unterscheiden.
3. *P. badia* GOULD ist auf die Südinsel von Neu-Seeland beschränkt und kommt auf der Nordinsel nicht vor, wo sie durch *P. corolla* GOULD vertreten wird; beide Arten sind als gute Arten zu betrachten. Ihre Nomenklatur wird besprochen.
4. Vermutete Vorkommen von *P. jenkinsi* in älteren Kulturschichten haben sich als irrtümlich herausgestellt. Die Art ist wahrscheinlich zu Beginn des 19. Jahrhunderts durch den Schiffsverkehr von Neu-Seeland nach England verschleppt worden. Das Vorhandensein frischer Sammlungsexemplare läßt sich bis 1859 zurückverfolgen.
5. Die Einschleppung der Art nach Europa ist offenbar im Gebiet der unteren Themse erfolgt. Das dortige Gebiet wurde frühzeitig von der Schnecke besiedelt; außerdem liegen einige nicht weit entfernt gemachte Funde aus jüngsten Kulturschichten vor.
6. Nachdem sich einmal eine individuenreiche Kolonie der Schnecke in Europa gebildet hatte, gewann die Art weiterhin durch die natürlichen Ausbreitungsmittel rasch an Boden. Für besonders wirksam wird die Verschleppung durch Wasservögel gehalten.
7. In ihrer neuseeländischen Heimat ist *P. badia* eine Süßwasserschnecke. Über ihr Vordringen ins Brackwasser liegen keine Angaben vor. Daß die Schnecke in Europa zuerst in Brackwasser mit geringer Salzkonzentration gefunden wurde, hängt anscheinend mit ihrer Verschleppung durch den überseeischen Schiffsverkehr zusammen. Sie besiedelt jetzt zunehmend auch das Süßwasser des Binnenlandes.
8. In der sich höchstens auf 150 Jahre belaufenden Zeit seit der Einschleppung der Schnecke nach Europa hat sie hier bereits ein Gebiet besiedelt, das an Größe das ihrer Heimat auf der Südhemisphäre erheblich übertrifft. Die Art ist in rascher weiterer Ausbreitung begriffen.
9. Die Britischen Inseln sind inzwischen vollständig von *P. jenkinsi* besiedelt worden, nach Norden bis auf die Orkney-Inseln.
10. Auf dem europäischen Kontinent umfaßt ein geschlossenes Verbreitungsgebiet der Art die Länder um die südliche Nordsee und im Ostseeraum von Französisch-Flandern im Westen bis zum Rigaer Meerbusen im Osten; nach Norden reicht das Gebiet im allgemeinen bis 61° nördl. Br., im Bottnischen Meerbusen bis zu seinem Nordende. Ein vereinzelter Fundort auf den Normannischen Inseln dürfte unmittelbarer Verschleppung von England aus seine Entstehung verdanken.
11. Im mitteleuropäischen Binnenland, entfernt von Küstenländern, haben sich bisher 4 Verbreitungsabschnitte von *P. jenkinsi* gebildet:
    a) im Gebiet der Netze,
    b) in der weiteren Umgebung Berlins bis zur Oder.
    c) im Gebiet der mittleren Elbe und der Saale,
    d) im rheinisch-westfälischen Industriegebiet.

    Die Entstehung weiterer dazwischen liegender Populationen ist zu erwarten.

12. Als erster Nachweis der Art im Mediterrangebiet kann ihr Vorkommen an 3 Stellen in der Umgebung von Barcelona in Nordspanien angegeben werden.
13. Eine in der schottischen Grafschaft Angus festgestellte tetraploide Form von *P. jenkinsi* E. A. SMITH wird als *Potamopyrgus jenkinsi septentrionalis* n. subsp. benannt. Die Ausbreitung dieser Form, vor allem im Norden des europäischen Verbreitungsgebietes der Art, bleibt zu untersuchen.
14. Es wird angenommen, daß sich die tetraploide Schnecke aus der eingeschleppten diploiden Form gebildet hat und daß der Mensch soweit an der Entstehung der neuen Form beteiligt ist, als er die Art durch Verschleppung in die Nordhemisphäre veränderten Verhältnissen aussetzte, die eine Polyploidie zur Folge hatte.

Literatur.

1) ÅBERG, G.: Fynd av *Hydrobia Jenkinsi* i Ab Nagu Storlandet Möviken. — Memor. Soc. Fauna et Flora Fennica, **10** (1933-1934), S. 96. Helsingfors 1935.

2) ADAM, W.: Sur la répartition et la biologie de *Hydrobia jenkinsi* SMITH en Belgique. — Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, **18**, No. 23. Bruxelles 1942.

3) ANKEL, W. E.: Hydrobienschill und Hydrobienkalk. — Natur u. Museum, **59**, S. 33-49. Frankfurt a. M. 1929.

4) ANONYMUS: Recorder's Report. — J. of Conch., **16**, (No. 8), S. 273. London and Leeds 1922.

5) ARNDT, W.: Die Tierwelt des Nordostseekanals und ihr Lebensraum. — Naturforscher, **8**, S. 113-118, 159-162, 188. Berlin-Lichterfelde 1931. **8**, S. 332-338. Berlin-Lichterfelde 1932.

6) BENTHEM JUTTING, W. S. S. VAN: Lijst van Gemeenten als Vindplaatsen van Nederlandsche Mollusken. — Basteria, **11**, S. 54-87. Lisse 1947.

7) BOETTGER, C. R.: Artänderung unter dem Einfluß des Menschen. — Atti 11 Congr. Intern. Zoologia, Padova 1930. Arch. Zool. Ital., **16**, S. 250-283. Padova 1931.

7a) — —: Die Artzugehörigkeit der von H. SCHLESCH aus Lettland beschriebenen subfossilen Hydrobiiden. — Arch. Moll. **66**, S. 52-54. Frankfurt a. M. 1934.

8) — —: Hinweise zur Frage der Kielbildung der Schale der Wasserschnecke *Potamopyrgus crystallinus jenkinsi* (E. A. SMITH). — Arch. Moll., **77**, S. 63-72. Frankfurt a. M. 1949.

9) — —: Ein Beitrag zur Frage des Ertragens von Brackwasser durch Molluskenpopulationen. — Hydrobiol., **2** (Nr. 4), S. 360-379, Taf. 8-14. Den Haag 1950.

10) — —: Faunistische Neuerscheinungen im Mittellandkanal nördlich Braunschweig. — Beitr. Naturk. Niedersachs., **3**, S. 116-124. Hannover 1950.

11) BONDESEN, P. & KAISER, E. W.: *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* SMITH in Denmark illustrated by its ecology. — Oikos, **1** (Fasc. 2, 1949), S. 252-281. Lund 1950.

12) BOYCOTT, A. E.: Where is the Male of *Paludestrina jenkinsi*? — J. of Conch., **15** (No. 7), S. 216. Leeds 1917.

13) — —: Parthenogenesis in *Paludestrina jenkinsi*. — J. of Conch. **16** (No. 2), S. 54. Leeds 1919.

14) — —: The Habits of Fresh-Water Mollusca in Britain. — J. Animal Ecology, **5** (No. 1), S. 116-186, Taf. 3-4. Cambridge 1936.

15) CARPENTER, K. E.: The Feeding of Salmon Parr in the Cheshire Dee. — Proc. Zool. Soc. London, 110 (Ser. A), S. 81-96. London 1940.

15a) DARTEVELLE, E.: La côte et l'estuaire du Congo. — Inst. Roy. Colon. Belge, Sect. Sci. Nat. Méd., Mém. Coll. in —8°, 19, Fasc. 2. Bruxelles 1950.

16) DEAN, J. D.: Fish and their relation to *Paludestrina jenkinsi*. — J. of Conch., 11 (No. 1), S. 15. Leeds 1904.

17) DECHOW, F.: Die Bodentiere des Kaiser-Wilhelm-Kanals. Dissert. Kiel 1920.

18) DUNKER, W.: Beschreibung einiger von Herrn Dr. v. HOCHSTETTER auf Neuseeland gesammelten Süßwasser-Mollusken. — Malak. Bl., 8, S. 150-154. Cassel 1862.

19) DUPUIS, P.: Faune malacologique de la Belgique. Notes concernant la découverte, par le Dr. GILTAY, de deux espèces de mollusques nouveaux pour la faune belge. — Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 58, S. 31-38. Bruxelles 1927.

20) ELLIS, A. E.: The Habitats of Hydrobiidae in the Adur Estuary. — Proc. Malac. Soc. London, 20 (Part 1), S. 11-18. London 1932.

21) FISCHER, P.: Descriptions d'espèces nouvelles. — J. de Conch., 8, S. 208-211, Taf. 4. Paris 1860.

22) FRAUENFELD, G. RITTER v.: Vorläufige Aufzählung der Arten der Gattungen *Hydrobia* HTM. und *Amnicola* GLD. HLDM. in der kaiserlichen und in CUMING's Sammlung. — Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien, 13 (3. u. 4. Heft), S. 1017-1032. Wien 1863.

23) — —: Verzeichniss der Namen der fossilen und lebenden Arten der Gattung *Paludina* LAM. nebst jenen der nächststehenden und Einreihung derselben in die verschiedenen neueren Gattungen. — Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien, 14, S. 561-672. Wien 1864.

24) — —: Zoologische Miscellen. V. — Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien, 15, S. 525-536, Taf. 8-11, 22. Wien 1865.

25) GEYER, D.: Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken. 3. Aufl. Stuttgart 1927.

26) GOULD, A. A.: Descriptions of the following species of *Melania*, from the collections of the Exploring Expedition. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 2 (1845 to 1848), S. 222-225. Boston 1848. (The part with these pages being issued June-July 1847).

27) — —: (Descriptions of shells from the Collection of the Exploring Expedition). — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 3 (1848 to 1851), S. 73-75. Cambridge 1851. (The part with these pages beeing issued Nov. 1848).

28) — —: (A number of new species of shells from Africa, recently presented by Dr. PERKINS). — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 3 (1848-1851), S. 193-198. Cambridge 1851. (The part with these pages being issued April 1850).

29) — —: Mollusca and Shells. — United States Exploring Expedition under the Command of CHARLES WILKES, 1838-42. Vol. 12. Philadelphia 1852.

30) HASHAGEN, K.: *Hydrobia stagnalis* BASTER im Süßwasser. — Nachr.-Bl. dtsch. malak. Ges., 41, S. 129-131. Frankfurt a. M. 1909.

31) HEDLEY, C. & SUTER, H.: Reference List of the Land and Fresh-Water Mollusca of New Zealand. — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 2. Ser., 7 (1892, Part 4), S. 613-665. Sydney 1893.

32) HUBENDICK, B.: The Effectiveness of Passive Dispersal in *Hydrobia jenkinsi*. — Zool. Bidrag Uppsala, 28, S. 493-504. Uppsala 1950.

33) HUTTON, F. W.: Manual of the New Zealand Mollusca. Wellington 1880.

34) — —: On the New Zealand Hydrobiinae. — Trans. Proc. New Zealand Inst., 14 (Art. 16), S. 143-146, Taf. 1 Fig. A-H. Wellington 1882.

35) JAECKEL, S.: Ein neuer Fundort von *Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH im deutschen Binnenland. — Arch. Moll., 59, S. 255-256. Frankfurt a. M. 1927.

36) — —: Mollusken aus dem Genist der Saale. — Arch. Moll., 75, S. 266-269. Frankfurt a. M. 1943.

37) JOHNSEN, P.: The Rock-pools of Bornholm and their Fauna. — Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. Kobenhavn, 109, S. 1-53, Taf. 3. Kobenhavn 1946.

38) KENNARD, A. S.: The Geological Record of *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH) in the British Isles. — Proc. Malac. Soc. London, 24 (Part 4), S. 156. London 1941.

39) KENNARD, A. S. & WOODWARD, B. B.: Notes on *Paludestrina Jenkinsi* (SMITH) and *P. confusa* (FRAUENF.). — Proc. Malac. Soc. London, 3 (No. 6), S. 297-300. London 1899.

40) —&—: The Post-Pliocene Non-Marine Mollusca of Ireland. — Proc. Geol. Assoc., 28, S. 109-190. London 1917.

41) —&—: List of non-marine Mollusca collected by F. H. SIKES in Finland and Esthonia. — Proc. Malac. Soc. London, 17, S. 165-166. London 1927.

42) KRULL, H.: Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere, 60, S. 399-464. Jena 1935.

43) LUTHER, A.: Über Funde von *Potamopyrgus crystallinus* PFR. *carinatus* J. T. MARSH. an der Südküste Finnlands. — Mem. Soc. Fauna et Flora Fennica, 10 (1933-1934), S. 11-13. Helsingfors 1935.

44) MARSHALL, J. T.: On Hydrobiae and Assimineae from the Thames Valley. — J. of Conch., 6 (No. 4), S. 140-142. Leeds 1889.

45) MARTENS, E. v.: Die Binnenmollusken Venezuelas. — Festschr. Hundertj. Bestehens Ges. naturforsch. Freunde Berlin, S. 157-225. Berlin 1873.

46) MORRISON, J. P. E.: Notes on the Genera *Potamopyrgus* and *Lyrodes*. — Nautilus, 52 (No. 3), S. 87-88. Philadelphia 1939.

47) — —: Concerning „*Hydrobia*" *jenkinsi* E. A. SMITH. — Nautilus, 60 (No. 3), S. 103-104. Philadelphia 1947.

48) NEUBAUR, R.: Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna des Stettiner Haffs und der Swinemünder Bucht. — Z. Fischerei, 25, S. 245-261. Neudamm u. Berlin 1927.

49) NEUHAUS, E.: Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässer. I. Untersuchungen über die allgemeinen hydrographischen und biologischen Verhältnisse. — Z. Fischerei u. Hilfswissensch., 31, S. 427-489. Neudamm u. Berlin 1933.

50) OLDHAM, C.: *Paludestrina jenkinsi* in Orkney and Caithness. — J. of Conch., 18 (No. 9), S. 272. Leeds 1928.

51) PILSBRY, H. A. & BEQUAERT, J.: The Aquatic Mollusks of the Belgian Congo. With a Geographical and Ecological Account of Congo Malacology. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 53 (Art. 2), S. 69-602, Taf. 10-77. New York 1927.

52) PITZ, T.: Eine einwandernde Schnecke. — Natur u. Heimat 6 (1. Heft), S. 20. Münster 1939.

53) QUICK, H. E.: Parthenogenesis in *Paludestrina jenkinsi* from Brackish Water. — J. of Conch., 16 (No. 3), S. 97. Leeds 1920

54) REGIUS, K.: Die Weichtiere in der näheren Umgebung von Magdeburg. 1. Nachtrag. — Abh. Ber. Mus. Naturk. u. Vorgeschichte u. Naturwiss. Ver. Magdeburg, 6 (Heft 3), S. 223-232, Taf. 9. Magdeburg 1936.

54a) — —: *Hydrobia stagnalis* und *Potamopyrgus cristallinus jenkinsi* bei Magdeburg. — Mitteil. Mus. Naturk. u. Vorgeschichte u. Naturw. Arbeitskreis, 2 (Nr. 14), S. 145-151. Magdeburg 1950.

55) RHEIN, A.: Diploide Parthenogenese bei *Hydrobia jenkinsi* SMITH (Prosobranchia). — Naturwissenschaften, 23, S. 100. Berlin 1935.

56) RIECH, F.: Beiträge zur Kenntnis der litoralen Lebensgemeinschaften in der poly- und mesohalinen Region des Frischen Haffes. — Schrift. Physik.-ökonom. Ges. Königsberg i. Pr., 65 (Heft 1), S. 32-47. Königsberg i. Pr. 1926.

57) — —: Faunistische und experimentell-biologische Untersuchungen über die Tierwelt, insbesondere die Parasiten des Frischen Haffes. — Schrift. Königsberg. Gelehrt. Ges., Naturwiss. Klasse, 4 (Heft 8), S. 127-283. Halle (Saale) 1927.

58) ROBSON, G. C.: On the Anatomy of *Paludestrina jenkinsi*. — Ann. Mag. Nat. Hist., 9. Ser., 5, S. 425-431, Taf. 15. London 1920.

59) — —: Parthenogenesis in the Mollusc *Paludestrina jenkinsi*. Part I. — Brit. J. Experim. Biol., 1, S. 65-78. London 1923. — Part II. — Ibid., 3, S. 149-160. London 1926.

60) SANDERSON, A. R.: The cytology of parthenogenesis in the snail *Potamopyrgus jenkinsi* SMITH. — Adv. Scienc., 1 (No. 1), S. 46. London 1939.

61) — —: Maturation in the Parthenogenetic Snail, *Potamopyrgus jenkinsi* SMITH, and in the Snail *Peringia ulvae* (PENNANT). — Proc. Zool. Soc. London, 110 (Ser. A), S. 11-15, Taf. 1. London 1940.

62) SCHERMER, E.: Der Einfluß der Abwässer auf die Molluskenfauna der Trave. — Arch. Moll., 66, S. 86-99. Frankfurt a. M. 1934.

63) — —: Hydrobiologische Untersuchungen im Travegebiet. Teil I. — Forschung. Geogr. Ges. u. Naturh. Mus. Lübeck, 2. Reihe, 42, S. 35-131. Lübeck 1950.

64) SCHLESCH, H.: *Hydrobia jenkinsi* SMITH subfossil in Kurland. — Arch. Moll., 59, S. 69-74. Frankfurt a. M. 1927.

65) SCHODDUYN, R.: Matériaux pour servir à l'Étude biologique des Cours d'eau de la Flandre Française. — Ann. Biol. lacustre, 12, S. 121-215. Bruxelles 1923.

66) SCHOLTEN, J.: Eenige aanteekeningen over de land- en zoetwatermolluskenfauna van Nederland. — Bijdrag. Dierkunde, Feest-Nummer COENRAAD KERBERT, S. 67-71. Leiden 1919.

67) SMIDT, E. L. B.: Biological Studies of the Invertebrate Fauna of the Harbor of Copenhagen. — Vid. Medd. Dansk naturh. Foren. København, 107, S. 235-316. København 1944.

68) SMITH, E. A.: Notes on British Hydrobiae, with description of a supposed new species. — J. of Conch., 6 (No. 4), S. 142-145. Leeds 1889.

69) STELFOX, A. W.: A List of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland. — Proc. Roy. Irish Acad., 29 (Sect. B, No. 3), S. 65-164, Taf. 7. Dublin 1911.

70) — —: *Paludestrina jenkinsi* in Lough Neagh and elsewhere. — Irish Natural. Journ., 1 (No. 9), S. 174-175. Belfast 1927.

71) STEUSLOFF, U.: *Paludestrina jenkinsi* E. A. SMITH an der deutschen Ostseeküste. — Nachr. Bl. dtsch. Malak. Ges., 41, S. 80-81. Frankfurt a. M. 1909.

72) — —: *Paludestrina jenkinsi* SMITH an der deutschen Ostseeküste. — Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, 63, S. 82-93. Güstrow 1909.

73) — —: Zur Conchylienfauna Mecklenburgs. — Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, 66, S. 204-205. Güstrow 1912.

74) — —: Bemerkungen zur *Paludestrina jenkinsi* E. A. SMITH. — Arch. Mecklenburg. Naturforscher, 1 (Heft 2), S. 7-13. Rostock 1924.

75) — —: Die Bedeutung der *Paludestrina jenkinsi* E. A. SMITH für unsere Vorstellungen über Art-Entstehung und Art-Verbreitung. — Verh. Internat. Ver. theoret. u. angew. Limnologie, 3 (2. Teil), S. 454-459. Stuttgart 1927.

76) — —: Beiträge zur Kenntnis der alluvialen und rezenten Molluskenfauna des Emscher-Lippe-Gebietes. — Abh. Westfäl. Prov.-Mus. Naturk., 4, S. 181-218. Münster i. W. 1933.

77) — —: Grundzüge der Molluskenfauna diluvialer Ablagerungen im Ruhr-Emscher-Lippe Gebiete. — Arch. Moll., 65, S. 25-49, 97-120, 145-193, 233-244, Taf. 4-8. Frankfurt a. M 1933.

78) — —: *Potamopyrgus crystallinus carinatus* J. T. MARSHALL mit Kalkkielen auf der Schale. — Arch. Moll., 71, S. 82-86. Frankfurt a. M. 1939.

79) STIMPSON, W.: Diagnoses of Newly Discovered Genera of Gasteropods, belonging to the Sub-Family Hydrobiinae, of the Family Rissoidae. — Amer. J. Conch., 1, S. 52-54. Philadelphia 1865.

80) SUTER, H.: Liste synonymique et bibliographique des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Nouvelle-Zélande. — J. de Conch., 41, S. 220-293, Taf. 9. Paris 1893.

81) — —: Report on the Mollusca collected by Messrs. KEITH LUCAS and G. L. HODGKIN in Six Lakes of New Zealand. — Trans. Proc. New Zealand Inst., 37 (Art. 13), S. 233-257. Wellington 1905.

82) — —: Revision of the New Zealand Species of the Genus *Potamopyrgus*, with Description of a New Species. — Trans. Proc. New Zealand Inst., 37 (Art. 15), S. 258-267. Wellington 1905.

83) — —: Manual of the New Zealand Mollusca. Wellington, N. Z. 1913. Atlas of Plates. Wellington, N. Z. 1915.

84) TAYLOR, F.: *Paludestrina jenkinsi* SMITH at Droylsdan, Lancashire. — J. of Conch., 9 (No. 11), S. 340. Leeds 1900.

85) THIELE, J.: Revision des Systems der Hydrobiiden und Melaniiden. — Zool. Jb. (Syst.), 55, S. 351-402, Taf. 8. Jena 1928.

86) URBANSKI, J.: Dwa ciekawe gatunki ślimaków w Wielkopolsce. — Wydawn. Okreg. Komit. Ochrony Przyrody Wielkopolske i Pomorze w Poznaniu, 5, S. 108-114. Poznań 1935.

87) — —: Materialy do fauny mieczaków województwa poznańskiego. II. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Wojewodschaft Poznań. II. — Fragm. Faun. Mus. Zool. Polon., 3 (No. 22), S. 439-467, Taf. 2-4. Warszawa 1938.

88) VÄLIKANGAS, J.: Yliopiston Eläintieteellisen museon yleisten kotimaisten kokoelmien kasvu v. 1934-35.— Mem. Soc. Fauna et Flora Fennica, 11 (1934-1935), S. 264-266. Helsingfors 1936.

89) WOODWARD, B. B.: On the Radula of *Paludestrina Jenkinsi*, SMITH, and that of *P. ventrosa*, MONT. — Ann. Mag. Nat. Hist., 6. Ser., 9, S. 376-378. London 1892.

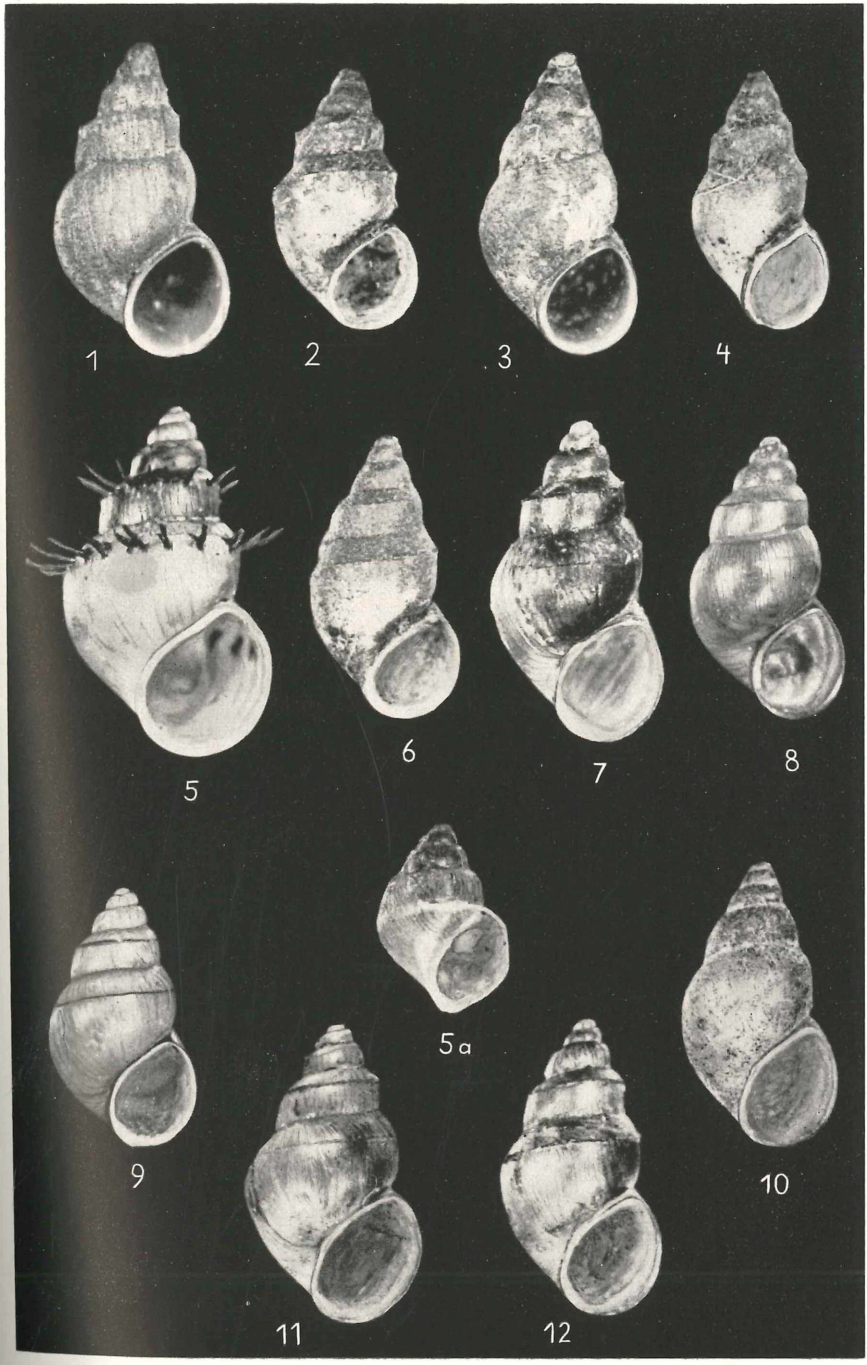
Erklärungen zu Tafel 4

Phot. Senckenberg-Museum (E. HAUPT), Vergr. etwa 9 1.

Fig. 1-4. *Potamopyrgus (Potamopyrgus) corolla* GOULD.
1-2) Fluß Avon bei Christchurch, Südinsel von Neu-Seeland (SMF 65804).
3-4) Rangitoto, Südinsel von Neu-Seeland (SMF 65803).

Fig. 5-5a. *Potamopyrgus (Potamopyrgus) corolla* GOULD.
5) See Taranaki, Nordinsel von Neu-Seeland (SMF 69825).
5a) Rovigno (= *Potamopyrgus weltneri* THIELE MS) (Mus. Berlin).

Fig. 6-12. *Potamopyrgus (Potamopyrgus) jenkinsi* E. A. SMITH.
6) Dukinfield, Grafschaft Cheshire, England (SMF 65802).
7-8) Brackwassertümpel am Prerowstrom bei Prerow, Bez. Stralsund, Pommern (SMF 69826).
9) Tegeler See bei Berlin (SMF 70635).
10) Mittellandkanal nördlich Braunschweig (SMF 69827).
11-12) Bewässerungskanal nö. Barcelona, Spanien (SMF 69828).



C. R. Boettger: Die Herkunft und Verwandtschaftsbeziehungen der Wasserschnecke *Potamopyrgus jenkinsi* E. A. Smith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: 80

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

Artikel/Article: Die Herkunft und Verwandtschaftsbeziehungen der Wasserschnecke Potamopyrgus jenkinsi E. A. Smith, nebst einer Angabe über ihr Auftreten im Mediterrangebiet. 57-84