

## Zoogeographische Betrachtungen über die europäischen Süßwasserschnecken der Gattung *Viviparus* MONTFORT. <sup>1)</sup>

VON CAESAR R. BOETTGER, Braunschweig.

Die mit dem Pliozän auftretenden, Land und Süßwasser bewohnenden Molluskenarten der Gegenwart haben in weiten Teilen des europäischen Faunengebietes seit jener Zeit erhebliche Wandlungen in ihrer geographischen Verbreitung durchgemacht; sie wurden verursacht durch das im Pliozän sich westwärts vorschiebende kontinentale Klima, gefolgt von den pleistozänen Glazialzeiten mit den zwischen sie eingeschobenen milden Interglazialzeiten. Viele der im Miozän vorherrschenden Molluskengattungen hatten in ausgedehnten Gebieten Europas keine Existenzmöglichkeiten mehr und konnten sich nur noch in spärlichen Resten in den unter dem mildernden Einfluß des Atlantischen Ozeans stehenden westlichen Ländern des Kontinents halten. Die Höhepunkte der Vereisungen während der Glazialzeiten verursachten in den von ihnen betroffenen Zonen oft eine erhebliche Verarmung der Fauna. Doch ist das Aussterben von Arten nicht immer so radikal gewesen, wie man sich das früher vorstellte. So hat es zweifellos beispielsweise in den Mittelgebirgen Zentraleuropas auch während der stärksten Vereisungen eisfreie Südhänge genug gegeben, an denen sich während des Sommers ein reiches Tierleben entwickeln konnte. Wichtig war nur, daß in der sicher oft sehr kurzen günstigen Zeit des Jahres ein gewisser Lebensablauf der Tiere gewährleistet war und diese den langen strengen Winter in geschützten Ruhestadien überdauern konnten. In den vereisten Ebenen lagen dagegen die Möglichkeiten für ein Fortbestehen zahlreicher Faunenelemente wesentlich ungünstiger. So konnte ich schon früher bei Untersuchung der geographischen Verbreitung der Weichtiere Schlesiens feststellen, daß die Refugien zahlreicher Landschnecken während der Glazialzeiten die Südhänge der Mittelgebirge waren und daß die erneute Besiedlung durch die Tiere offensichtlich vom Gebirge aus in die Ebene hinein durch verschiedene passive Ausbreitungsmöglichkeiten, vor allem mit dem herabfließenden Wasser erfolgt ist (1). Für die Mollusken, die in stehendem Süßwasser zu leben vermögen oder allein in solchem

<sup>1)</sup> Die hier wiedergegebenen Ausführungen sind bereits im Jahre 1936 auf der 38. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Freiburg i. Br. in einem Vortrag „Die europäischen Süßwasserschnecken der Gattung *Viviparus* und ihre erdgeschichtliche Bedeutung“ verwertet worden (Verh. dtsh. Zool. Ges., 38. Jahresvers., Zool. Anz., 9. Suppl. Bd., Leipzig 1936, S. 343). Eine Drucklegung des Textes unterblieb, da das Manuskript damals aus Zeitmangel nicht termingemäß eingereicht werden konnte. Jetzt wurde ich von dem Herausgeber dieser Zeitschrift, Herrn Dr. A. ZILCH, aufgefordert, die Arbeit zu veröffentlichen, vor allem in Verbindung mit der von ihm bearbeiteten und zusammengestellten Nomenklatur der in meiner Studie behandelten Arten. Diese Nomenklatur ist bereits von mir übernommen worden. Besondere Abbildungen der seinerzeit von mir in Freiburg demonstrierten Viviparen, größtenteils aus den Berliner und Frankfurter Museen, erübrigen sich durch die Wiedergabe von entsprechendem Bildmaterial in der Arbeit von A. ZILCH (15).

existieren können, fanden sich geeignete Biotope sicher nicht so ausschließlich im Gebirge, sondern wahrscheinlich gelegentlich auch in der Ebene. Wie leicht aber sich in einer Wasseransammlung durch passive Verschleppung Mollusken ansiedeln können, ist allgemein bekannt; ein Schwerpunkt im Gebirge, wie bei den Landschnecken, ist bei dieser ökologischen Gruppe von Weichtieren jedoch nicht festzustellen. Unter den auf fließendes Süßwasser angewiesenen Mollusken konnten zweifellos diejenigen Arten, die in Quellen und Gebirgsbächen leben können, oft die ungünstigen Eiszeiten an den Südhängen der Gebirge überdauern; viele von ihnen sind auf diese Biotope beschränkt und können sich nur schwer in der Ebene ansiedeln. Am härtesten durch die Eiszeiten betroffen wurden jedoch diejenigen Mollusken des fließenden Wassers, die allein in den Flüssen der Ebene leben können. Diese Tiere sind während der Vereisungen in weiten Gebieten ausgestorben. Wenn dann die klimatischen Verhältnisse wieder günstiger wurden, blieben diese Arten verschwunden, und häufig wurden dann die sich bildenden Ströme von Species besiedelt, die neu von außen her in das Gebiet vordrangen. Durch die sich vorschiebenden Eismassen waren nämlich oft die alten Flußbetten und Wasserscheiden verändert worden, und durch die mitgeführten Schottermassen wurden vielfach die abströmenden Wassermassen anders geleitet als vorher. So wurden nicht selten alte Flußverbindungen unterbrochen und neue geknüpft<sup>2)</sup>.

In Zusammenhang mit dem Wechsel der klimatischen Verhältnisse in den von den Glazialzeiten betroffenen Gebieten ist es also bei den dort überdauernden Weichtierarten zu einem Wechsel in der Größe ihres Areals gekommen, nämlich zu dessen Verkleinerung während ungünstiger Perioden und zu einer Ausbreitung aus den Refugien heraus in günstigen Zeiten. Es ist einleuchtend, daß auch aus benachbarten Gebieten Arten sich ausbreiteten, sobald ihnen zuzugende Daseinsbedingungen geboten wurden. So schoben sich westeuropäische Species nach Osten vor, wenn in Interglazialzeiten weitere Gebiete ostwärts unter den Einfluß atlantischen Klimas gerieten. Das Vorkommen der gegenwärtig in Südwest-Frankreich und Katalonien beheimateten *Belgrandia marginata* (MICHAUD) in Mitteleuropa während der Interglazialzeiten zeigt an, daß damals das Klima bei uns milder gewesen sein muß als in der Gegenwart. Doch die westeuropäischen Faunenelemente brachten keine Vertreter neuer Gruppen nach Osten. Anders ist das mit den von Osten her westwärts vordringenden Faunenelementen. Die ersten solcher Tiere stammten von der Balkanhalbinsel, die einst wesentlich größer und durch die landfeste Ägäis mit Kleinasien verbunden war. Das Vordringen der Arten begann bereits im Miozän. So ist beispielsweise die im süddeutschen oberen Miozän vorkommende *Campylaea*

---

<sup>2)</sup> Für die subterranean Faunen in den von der Vereisung betroffenen Gebieten lagen die Verhältnisse ähnlich wie bei der Oberflächenfauna. Auch die Tierwelt der Erdspalten und Spaltengewässer konnte sich stellenweise an den Südhängen der Gebirge halten, wenn die sommerliche Erwärmung genügend tief reichte und eine gewisse Zeit andauerte. Eine Höhlenfauna aber gab es in den vereisten Gebieten nicht, denn bei einigermaßen wirksamem Abschluß der Höhlen wiesen diese eine Temperatur von etwa dem Jahresmittel der betreffenden Gegend auf; das aber war während der Höhepunkte der Glazialzeiten für ein Gedeihen von Tieren doch zu wenig. Erst in günstigeren Zeiten wurden die Höhlen erneut von der Erdoberfläche und von den Erdspalten und Spaltengewässern aus besiedelt (3).

(*Dinarica*) *insignis* (ZIETEN) ein naher Verwandter der in Kroatien vorkommenden rezenten *Campylaea* (*Dinarica*) *stenomphala* (MENKE). Im Pliozän setzte ein vermehrtes Vordringen von Balkanmollusken über Mitteleuropa bis nach Frankreich und England ein. Viele von ihnen überstanden später die Eiszeiten in Mitteleuropa, während diese kontinentalen Arten die exponierten Posten auf den britischen Inseln wieder räumen mußten. Dann stammten im Laufe der Zeit die Neu-Eindringlinge immer weiter aus dem Osten, bis zuletzt Arten aus den russischen Gebieten nördlich des Schwarzen Meeres bis Zentralrußland nach Mitteleuropa kamen. Dieses Vordringen nach Mitteleuropa hinein, zunächst aus Südosten, dann immer mehr aus Osten, hängt zweifellos mit der Entwässerung und den Flußsystemen zusammen. Aus der Verbreitung der Mollusken muß geschlossen werden, daß bereits im Pliozän Flußverbindungen zwischen Balkanhalbinsel und Mitteleuropa bestanden haben, durch die eine wirkungsvolle Ausbreitung von Tieren möglich war. Die aus dem Osten westwärts verlaufende Flußverbindung ist durch das große Urstromtalgebiet im Süden der skandinavischen Vereisung gegeben. Diese Zusammenhänge der einzelnen Faunenelemente hat U. STEUSLOFF nicht erkannt, als er sich mit den Wandlungen der Süßwassermollusken Mitteleuropas während des Pleistozäns auseinandersetzte und deshalb auch nicht immer befriedigende Ergebnisse erzielt (11).

Eine Molluskengruppe, deren europäische Vertreter bisher fast stets nicht richtig gewertet und systematisch falsch beurteilt worden sind, ist die Süßwasserschneckengattung *Viviparus* MONTFORT. Nach den obigen Vorbemerkungen läßt sich die Verbreitung und die Zusammengehörigkeit der einzelnen Formen unschwer erkennen und erklären. Aus Mangel an ausreichendem Material bin ich allerdings auf die fossilen *Viviparen* der Balkanhalbinsel nicht weiter eingegangen, habe mich vielmehr auf die dortigen rezenten Arten beschränkt, die im Pleistozän einst von ihrem Ursprungsgebiet aus nach Norden sich ausbreiteten, im Neuland aber später wieder erloschen sind.

Von allen übrigen europäischen *Viviparus*-Arten, die in bewegtem Wasser leben, unterscheidet sich *Viviparus viviparus* (L.) dadurch, daß er in stehendem Wasser vorkommt und pflanzenreiche Teiche, Sümpfe und Altwässer, meist in der Ebene, bevölkert. Seine Ausbreitung ist daher auch weitgehend von den anderen Arten verschieden, weil er auf die Glazialzeiten anders reagierte. *Viviparus viviparus* ist bereits im Pliozän in Mitteleuropa vertreten; auch ist dieser Art der pleistozäne *Viviparus menzelii* FRANZ aus Phöben bei Potsdam zuzurechnen (8). In der Gegenwart ist *Viviparus viviparus* in Europa weit verbreitet. Er findet sich nach Osten in Rußland bis etwa zum Ural, im Westen bis an den Atlantischen Ozean; seine Südgrenze verläuft von Transkaukasien, dem Nordufer des Schwarzen Meeres, Thrazien, Mazedonien, Albanien, Toscana, Nord-Spanien nach Nord-Portugal; nach Norden reicht seine Grenze ungefähr bis 62°. Die Art fehlt im Gebiet der einstigen Vereisungen stellenweise noch auf weite Strecken, obwohl sie dort sicher leben kann und oft auch gedeiht, wenn sie vom Menschen ausgebreitet wird. Das stattliche Tier, das obendrein verhältnismäßig große Junge absetzt, wird zweifellos schwerer verschleppt als manche andere Schnecke oder deren Laich; so hat die Zeit seit der letzten Vereisung noch nicht ausgereicht, um die Lücken in der Verbreitung restlos zu schließen.

Ganz anders wirken die Glazialzeiten auf die in bewegtem Wasser lebenden *Viviparus*-Arten ein. Es handelt sich um Wasserschnecken, die die Flüsse der Ebene bevorzugen und das eigentliche Gebirge meiden. Wenn sie sich daher aus ihren ursprünglichen Gebieten im Südosten des europäischen Faunengebietes durch die Flußverbindungen in Bereiche vorschieben konnten, in denen später die Vereisungen der Glazialzeiten wirkten, so wurden im allgemeinen im Neuland ihre Kolonien wieder restlos zerstört, und häufig fehlten dann weiterhin die Möglichkeiten zu einer Wiederholung der Ausbreitung in dieselbe Richtung. Ich rechne die in Frage kommenden *Viviparus*-Formen des bewegten Wassers zu fünf verschiedenen Arten.

Eine charakteristische, kaum zu verwechselnde Schale hat die Art *Viviparus mamillatus* (KÜSTER), die im Westen der Balkanhalbinsel von Kroatien südwärts bis Epirus verbreitet ist. Sie scheint sich in früheren Zeiten des Quartärs nicht über ihr ursprüngliches Areal hinaus ausgebreitet zu haben und ist vor allem nicht in Mitteleuropa aufgetreten.

Ebenfalls ist *Viviparus ater* (CRISTOFORI & JAN)<sup>3)</sup> nicht über die Alpen nach Norden gelangt. Die Art findet sich häufig in Flüssen und Seen der südlichen Voralpen<sup>4)</sup> vom Lago Maggiore ostwärts, in der vorgelagerten oberitalienischen Ebene und bis nach Görz und ins Hinterland von Triest. Beziehungen der Art zu *Viviparus diluvianus* (KUNTH), die in jüngerer Zeit vor allem durch V. FRANZ vertreten wurden (4; 5; 6; 7), bestehen sicher nicht. Auch ist es ein Irrtum von V. FRANZ, wenn er *Paludina atra* und *Paludina pyramidalis* im Gardasee für verschiedene Arten ansehen möchte und vermutet, daß es dort Bastardpopulationen zwischen diesen beiden „Arten“ gibt (4; 5; 6; 7). Tatsächlich sind die *atra*-Form und die *pyramidalis*-Form Mutanten derselben Art, wie etwa die verschiedenen Schalenmutanten bei den *Cepaea*-Arten. Es ist jedoch ein Verdienst von V. FRANZ, nachgewiesen zu haben, daß der Chromosomensatz von *Viviparus ater* (CRISTOFORI & JAN) von dem der Art *Viviparus fasciatus* (MÜLLER) verschieden ist (6, S. 157).

In den oberitalienischen Seen und auch weiter östlich weisen die Populationen von *Viviparus ater* oft gewisse lokale Prägungen auf und sind verschiedentlich mit besonderen Namen belegt worden (z. B. *ceresia* KOBELT, *pseudofasciata* KOBELT, *mantovana* KOBELT, *sebinensis* KOBELT, *gallensteini* KOBELT, *erjavecii* KOBELT). Für eine subspezifische Aufspaltung reichen die Unterschiede meines Erachtens aber im allgemeinen nicht aus. Allein die östliche, verhältnismäßig große Form aus dem Isonzo-Gebiet mag als *Viviparus ater gallensteini* (KOBELT) [= *erjavecii* KOBELT] subspezifischen Rang haben. Man muß bedenken, daß die Art alteingesessen im Gebiet ist und daß die pliozänen slavonischen Viviparen, die durch ihre kantigen und knotigen Bildungen der Schale in Fachkreisen Aufsehen erregt haben, zu *Viviparus ater* in sehr naher Beziehung stehen und wahrscheinlich nicht artlich von ihr zu unterscheiden sind. In der Gegenwart kommt ferner, örtlich getrennt von dem bisher besprochenen Ver-

<sup>3)</sup> Ich hatte diese Art bei meinem Vortrag 1936 als *Viviparus pyramidalis* (ROSSMÄSSLER 1835) bezeichnet. Doch ist der Name durch FÉRUSSAC 1814 präoccupiert, und außerdem ist *Paludina atra* CRISTOFORI & JAN 1832 älter, da *Paludina pyramidalis* CRISTOFORI & JAN ein nomen nudum ist.

<sup>4)</sup> Im Züricher See eingebürgert.

breitungsgebiet der Art, in Griechenland ein als *Paludina hellenica* CLESSIN beschriebener *Viviparus* vor, der *Viviparus ater* derart ähnlich ist, daß ich ihn nicht von ihm artlich abzugliedern vermag. Ich teile also die Species in drei Unterarten auf: *Viviparus ater ater* (CRISTOFORI & JAN), *Viviparus ater gallensteini* (KOBELT) und *Viviparus ater hellenicus* (CLESSIN). Vielleicht ist die Art im Osten ihres Verbreitungsgebietes durch die nachweislich einst zur Balkanhalbinsel hin entwässernden Flüsse südwärts bis nach Griechenland gelangt, wo wahrscheinlich ein größeres Flußsystem aus dem Gebiet der westlichen Ägäis zwischen Peloponnes und Kreta im Süden entwässerte. Die Annahme einer etwaigen späteren Trennung des südlichen Areals der Art vom nördlichen durch Vordringen von *Viviparus mamillatus* (KÜSTER) scheint mir keine Berechtigung zu haben. Eine Klärung der Frage kann erst die Untersuchung etwaiger pleistozäner Ablagerungen in den Zwischengebieten bringen.

Eine oft verkannte und vielfach mit anderen verwechselte Art ist *Viviparus acerosus* (BOURGUIGNAT)<sup>5</sup>). Er dürfte ursprünglich in Serbien und der ungarischen Tiefebene beheimatet sein. Auf der Balkanhalbinsel gelangte die Art nach Ost-Rumelien und in die Maritza bis zu ihrer Mündung in das Schwarze Meer. Als sich die gegenwärtige Donau nach Überwindung des Hindernisses am Eisernen Tor bildete, gelangte *Viviparus acerosus* auch in das Stromsystem der unteren Donau bis in deren Mündungsgebiet. Bei der Art lassen sich deutlich zwei Unterarten unterscheiden: die Donau-Form *Viviparus acerosus acerosus* (BOURGUIGNAT) in Ungarn und Rumänien, sowie die Balkan-Form *Viviparus acerosus maritzanus* (HAAS) in Serbien und Bulgarien.

Zu diesen beiden in der Gegenwart fortbestehenden Unterarten von *Viviparus acerosus* kommt noch eine ausgestorbene. Die Art hat nämlich wie viele andere Tiere aus dem Südostraum in frühen Zeiten des Pleistozäns nach Mitteleuropa hinein an Boden gewonnen, sogar bis nach England<sup>6</sup>). Ich stelle hierher die Viviparen aus den pleistozänen Ablagerungen von Mosbach bzw. vom Hessler bei Biebrich, ebenso wie diejenigen aus dem Crag von England. Es dürften noch weitere diluviale Funde von *Viviparus* aus Westdeutschland und vielleicht Formen aus den älteren Schichten der Niederlande hierhergehören. Die Gestalt der Schneckenschalen von den genannten Fundorten stimmt auffällig mit *Viviparus acerosus* (BOURGUIGNAT) überein, so daß für mich kein Zweifel an ihrer artlichen Identität bestehen kann. Von der im Rhein bei Biebrich in der Gegenwart vorkommenden Art *Viviparus fasciatus* (MÜLLER) sind die pleistozänen Schalen auffällig verschieden; an eine Zusammengehörigkeit mit *Viviparus diluvianus* (KUNTH) ist noch weniger zu denken. Innerhalb der Art *Viviparus acerosus* (BOURGUIGNAT) dürfte die westliche Form die Aufstellung einer besonderen Unterart rechtfertigen. Für diese ist die für die englische Schnecke

---

<sup>5</sup>) Von mir 1936 in meinem Vortrag als *Viviparus hungaricus* (HAZAY 1881) bezeichnet. Doch fällt dieser Name nach Feststellungen von A. ZILCH in die Synonymie von *Viviparus acerosus* (BOURGUIGNAT 1862).

<sup>6</sup>) So ist beispielsweise auch der sich jetzt noch in Süddeutschland in der Donau findende südöstliche *Theodoxus* (*Theodoxus*) *danubialis* (C. PFEIFFER) einst aus dem Gebiet der Balkanhalbinsel bis nach England gelangt, denn zu dieser Art gehört auch der fossile *Theodoxus cantianus* KENNARD & WOODWARD aus pleistozänen Themse-Schottern ebenso wie der mitteleuropäische *serratiliformis* GEYER.

aufgestellte Bezeichnung zu verwenden, weshalb die Unterart als *Viviparus acerosus clactonensis* (WOOD) zu führen ist. Die deutschen Exemplare aus dem Rheingebiet sind subspezifisch nicht von den englischen zu trennen. Diese vorgeschobenen Teile der Verbreitung der Art sind später, offenbar in Zusammenhang mit Einwirkungen der Glazialzeiten, wieder verloren gegangen, und *Viviparus acerosus clactonensis* (WOOD) ist erloschen.

Größere Schwierigkeiten verursachte mir die Beurteilung des ostdeutschen *Viviparus diluvianus* (KUNTH). Mit der vorhergehenden Art hat er sicher nichts zu tun. Auch ist *Viviparus fasciatus* keineswegs sein Nachkomme, wie vor allem D. GEYER (9) annahm und gegen welche Ansicht sich V. FRANZ, allerdings auf Grund falscher Voraussetzungen, wandte (7). Meines Erachtens bestehen aber verwandtschaftliche Beziehungen von *Viviparus diluvianus* (KUNTH) mit den pliozänen und pleistozänen Viviparen des Pannonischen Beckens. Von einer dieser Formen ist er zweifellos abzuleiten. Es hat den Anschein, als ob *Viviparus diluvianus* östlich des Karpathenbogens in die Ströme der Tiefebene gelangt ist und mit ihnen eine weite Ausbreitung westwärts erhalten hat, bis dann durch die folgende Eiszeit die Kolonien der Art wieder vernichtet worden sind. Nach Westen hat er sich sicher bis in die Niederlande vorschleichen können, denn die von P. TESCH als „*Viviparus glacialis* WOOD“ abgebildeten Schalen gehören eindeutig zu *Viviparus diluvianus* (KUNTH) (12, T. 1 F. 1; 13, F. 7-8). Allerdings ist die niederländische Form schlanker als die aus Thüringen und Brandenburg, weshalb vielleicht die westlichen Vertreter der Art subspezifisch von *Viviparus diluvianus diluvianus* als *Viviparus diluvianus glacialis* abgetrennt werden können, falls die Subspezies tatsächlich bis England reicht. Die von P. TESCH als „*Viviparus diluvianus* KUNTH“ angesprochenen und abgebildeten Schnecken (12, T. 1 F. 2; 13, F. 5-6) gehören sicher nicht zu dieser Art; ich möchte sie zu *Viviparus fasciatus* (MÜLLER) rechnen, wodurch angezeigt würde, daß diese Art bereits im Mindel-Riß-Interglazial mit dem Vordringen in die niederländischen Flüsse begonnen hätte. Von *Viviparus diluvianus* sind lebende Nachkommen bisher nicht nachgewiesen worden.

Bei der nordwärts gerichteten Ausbreitung von *Viviparus diluvianus* (KUNTH) könnte man auch an Parallelen mit dem oft gemeinsam mit ihm in Pleistozänablagerungen gefundenen *Lithoglyphus pyramidatus* MOELLENDORFF denken. Solche Zusammenhänge bestehen aber offenbar nicht. Dieser in der Gegenwart in Kroatien und Bosnien beheimatete *Lithoglyphus* findet sich pleistozän im westlichen Ungarn und ist zweifellos von dort aus nach Thüringen und Brandenburg gelangt; doch konnte die Art ebenfalls westwärts bis in die Niederlande vordringen. Bei den niederländischen fossilen Funden handelt es sich, wie aus den guten Abbildungen zu ersehen ist, nämlich nicht um *Lithoglyphus naticoides* (C. PFEIFFER), sondern um *Lithoglyphus pyramidatus* MOELLENDORFF (12, T. 2 F. 6; 13, F. 11-12); auch bei sämtlichen pleistozänen Vorkommen in Deutschland ist das der Fall, wie es auch bereits für manche Fundorte festgestellt worden ist (14; 10). Der in den ins Schwarze Meer mündenden Flüssen beheimatete *Lithoglyphus naticoides* ist in Mitteleuropa erst in historischer Zeit als Glied der Adventivfauna erschienen. Ein ähnlicher Ausbreitungsweg wie bei *Lithoglyphus pyramidatus* ist für *Viviparus diluvianus* unwahrscheinlich, denn er führte über altes Areal anderer *Viviparus*-Arten.

Die zuletzt in Mitteleuropa aufgetretene *Viviparus*-Art ist *Viviparus fasciatus* (MÜLLER), der in der Gegenwart als einziger Vertreter seiner Gattung die bewegten Gewässer Deutschlands bewohnt. *Viviparus fasciatus* dürfte ursprünglich in den russischen Flüssen, die ins Schwarze und ins Kaspische Meer münden, einheimisch gewesen sein. Die verschiedentlich mit besonderem Namen belegten Formen dürften keinen Anspruch auf Anerkennung als Unterarten haben. Doch herrscht im Osten der in der Wolga beheimatete Typ vor, dem subspezifischer Rang als *Viviparus fasciatus duboisianus* (MOUSSON) zukommt und der im Westen in *Viviparus fasciatus fasciatus* (MÜLLER) übergeht. Dieser *Viviparus fasciatus fasciatus* gewann dann Anschluß an den im Süden der skandinavischen Vereisung sich bildenden und nach Westen gerichteten Urstrom, der auf dem Gebiet der heutigen Nordsee in seinem Mündungsgebiet die Doggerbank aufschütten half. Als das Urstromtalgebiet zerfiel, hatte sich *Viviparus fasciatus fasciatus* bereits allgemein in den Zuflüssen ausgebreitet, so daß die Schnecke verschieden weit in den Oberläufen der in die Ostsee von Süden her mündenden Flußsystemen heimisch ist, ferner auch in Dänemark und in Schweden etwa bis 60° vorkommt. Im Gebiet der Doggerbank mündete aber nicht allein der von Osten kommende alte Urstrom, sondern auch der untere Rhein, der ab Koblenz ursprünglich der Unterlauf der alten Mosel war und als linken Nebenfluß noch die Themse hatte. Es ist anzunehmen, daß in diesem gemeinsamen Mündungsgebiet *Viviparus fasciatus fasciatus* von dem Urstrom aus in den „Moselrhein“ übertrat und somit nach England und flußaufwärts durch die Mosel nach Frankreich hinein sich ausbreitete. Nur so ist es zu erklären, daß sich zwischen den westlichen Flüssen, die einmal mit dem Urstromtalgebiet zusammengehangen haben und dem „Moselrhein“, vom Norden nach Süden sich verbreiternd, eine Zone einschiebt, in der *Viviparus fasciatus fasciatus* entweder noch ganz fehlt oder häufig in jüngster Zeit allmählich heimisch geworden ist. So dringt die Schnecke teilweise erst jetzt in Teile des oberen Rheingebietes ein. Beispielsweise konnte der Main erst in diesem Jahrhundert von der Art besiedelt werden (2). Es ist also der Vorgang der Ausbreitung von *Viviparus fasciatus fasciatus* noch nicht abgeschlossen, und die Art ist zweifellos weiterhin im Vordringen begriffen, wobei sie in jüngster Zeit auch die ihr vom Menschen gebotenen Ausbreitungsmöglichkeiten ausnutzt.

Im Südosten des europäischen Rußlands hört das Verbreitungsgebiet von *Viviparus fasciatus* am Kaukasus offenbar nicht auf. In Transkaukasien schließt sich eine *Viviparus*-Form an, die über Armenien und das nördliche Kleinasien bis in die Umgebung von Istanbul auf der europäischen Seite des Bosphorus reicht. Sie ist als *Paludina costae* MOUSSON beschrieben worden. Neben schlankeren Formen kommen auch gedrungeneren mit ziemlich bauchigen Windungen und verhältnismäßig tiefer Naht vor, was vor allem an jungen Exemplaren auffällt (*nucleus* KOBELT). Trotz der Verschiedenheit extremer Exemplare läßt die Form südlich des Schwarzen Meeres doch ihre nahe Verwandtschaft mit *Viviparus fasciatus* deutlich erkennen, mit der sie im Kaukasus-Gebiet doch auch in ihrer Verbreitung zusammenhängt. Ich möchte daher in ihr eine südliche Subspecies der nördlich des Schwarzen Meeres beheimateten Art sehen; sie ist dann als *Viviparus fasciatus costae* (MOUSSON) zu führen. Für eine Seeform von *Viviparus fasciatus costae* halte ich die als *Vivipara anatolica* KOBELT beschriebene Schnecke aus dem See von Sabandscha in NW-Anatolien, parallel

den Ausbildungen von *Viviparus ater* in den Seen der südlichen Voralpen und von *Viviparus diluvianus* in den seeartigen Buchten großer Ströme.

Sicherlich bedürfen die in der vorliegenden Übersicht gemachten Ausführungen in Einzelheiten noch der Ergänzung durch weitere Untersuchungen zoologischer wie paläontologischer Art. Eine Bedeutung dieser Studie sehe ich daher darin, aufgezeigt zu haben, in welcher Richtung sich neue Forschungen zu bewegen haben und wo weiteres Material erwünscht und notwendig ist. Wenn dann auch vielleicht einiges in meinen Ansichten zu korrigieren sein wird, so stehen doch jetzt schon einige bemerkenswerte Tatsachen fest. Es ist auffällig, wie zoogeographisch anders der in stehendem Wasser lebende *Viviparus viviparus* (L.) auf die Umweltfaktoren während der Glazialperioden reagiert hat als die auf bewegtes Wasser beschränkten *Viviparus*-Arten. Ferner halte ich es für wichtig, daß die einst im frühen Pleistozän am Rhein und in England aufgetretenen *Viviparus*-Formen zu *Viviparus acerosus* (BOURGUIGNAT) gehören und artlich von *Viviparus diluvianus* (KUNTH) verschieden sind. Endlich ist die Verbreitung von *Viviparus fasciatus* (MÜLLER) in Deutschland nur verständlich, wenn man beachtet, daß die ursprünglich osteuropäische Art durch das Urstromtalgebiet südlich der skandinavischen Vereisung nach Westen vorgeedrungen ist und dann Verbindungen zu den Vorläufern der Flüsse im Rheingebiet erlangte; der Vorgang der Besiedlung der Flüsse im Zwischengebiet ist noch nicht abgeschlossen.

#### Schriften

1. BOETTGER, C. R.: Untersuchungen über die Entstehung eines Faunenbildes. Zur Zoogeographie der Weichtiere Schlesiens. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 6 (2): 333-414. Berlin 1926.
2. BOETTGER, C. R.: Das Eindringen der Lebendiggebärenden Fluß-Deckelschnecke (*Viviparus fasciatus* MÜLL.) in den Main. — Natur und Volk, 65: 283-287 Frankfurt a. M. 1935.
3. BOETTGER, C. R.: Die subterrane Molluskenfauna Belgiens. Mém. Mus. roy. Hist. Nat. Belg., 88. Bruxelles 1939.
4. FRANZ, V.: Über Bastardpopulationen in der Gattung *Paludina* (recte: *Viviparus*). — Biol. Zbl., 48: 79-93. Leipzig 1928.
5. FRANZ, V.: Paludinenstudien zur Frage der rezenten *Paludina diluviana*. — Bibl. Genetica, 11. Leipzig 1928.
6. FRANZ, V.: *Viviparus*. Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen, fossilen und rezenten Paludinen. — Denkschr. med.-nat. Ges. Jena, 18 (1). Jena 1932.
7. FRANZ, V.: Zur Paludinen-systematik. — Jb. preuß. geol. Landesanst., 53: 766-776. Berlin 1932.
8. FRANZ, V.: *Viviparus menzelii* FRANZ, die diluviale Paludine von Phöben bei Potsdam. — Arch. Moll., 68: 142-167, Taf. 7-8. Frankfurt a. M. 1936.
9. GEYER, D.: *Paludina diluviana*, eine ökologische und geologische Untersuchung. — Jb. preuß. geol. Landesanst., 52: 284-302. Berlin 1931.
10. SCHMIERER, TH.: Beitrag zur Kenntnis des faunistischen und floristischen Inhalts der Berliner Paludinenbank. — Z. dtsh. geol. Ges., 74: 207-236, Taf. 3. Berlin 1922.

11. STEUSLOFF, U.: Wanderungen und Wandlungen der Süßwasser-Mollusken Mitteleuropas während des Pleistozäns. — Arch. Hydrobiol., 48: 210-236. Stuttgart 1953.
12. TESCH, P.: Lijst der Land- en Zoetwatermolluscen aangetroffen in de kwartaire Lagen in Nederland. — Meded. Rijks Geol. Dienst, (A) 3. Leiden 1929.
13. TESCH, P.: Nieuwe Lijst der kwartaire Land- en Zoetwatermollusken in Nederland. — Meded. Rijks Geol. Dienst, (A) 10. 's-Gravenhage 1944.
14. WÜST, E.: *Lithoglyphus pyramidatus* v. MLLDFF. im Deutschen Plistozän. — Nachr. Bl. dtsh. malak. Ges., 44: 22-24. Frankfurt a. M. 1912.
15. ZILCH, A.: Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 14: Mollusca, Viviparidae. — Arch. Moll., 84: 45-86, Taf. 3-7 Frankfurt a. M. 1955.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: [84](#)

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

Artikel/Article: [Zoogeographische Betrachtungen über die europäischen Süßwasserschnecken der Gattung Viviparus Montfort. 87-95](#)