download www.zobodat.at

Die Standortsmodifikation der Wasserschnecke Radix auricularia L.

Von Caesar R. Boettger.

(Mit Tafel 3 und 4).

Wenige Schnecken haben in der Malakozoologie der alten Systematik, die sich nur auf die Gehäuse gründete, solche Schwierigkeiten bereitet wie manche Arten der Süßwasserschneckenfamilie der Lymnaeidae. Es war da die Formenmannigfaltigkeit oft derart groß, daß die alte Conchyliologie mit ihren Anschauungen zu einem befriedigenden Ergebnis auch garnicht gelangen konnte. Unter den in Deutschland vorkommenden Arten waren es besonders die Vertreter der Gattungen Radix Montfort, bei denen die Abgrenzung der Arten nicht richtig war.

Die moderne Systematik in der Weichtierkunde, die gleichmäßig alle Organe der Schnecke berücksichtigt, hat in der Anatomie des Tieres unserer Lymnaeidae brauchbare Merkmale für eine Unterscheidung der Arten gefunden. Die große Formenmannigfaltigkeit in der Schale wird dadurch genügend erklärt, daß man die Umwelt berücksichtigt, in der das betreffende Tier lebt. Ueberall bilden sich örtliche Prägungen des Gehäuses aus, denn die Schale ist ja derjenige Teil der Schnecke, der den Einflüssen der Umwelt besonders ausgesetzt ist. Die Schale reagiert stärker als die meisten anderen Teile des Molluskenkörpers auf die ökologischen Verhältnisse der Umwelt. Sogar die einzelnen Jahrgänge eines Standortes weichen mitunter je nach den Besonderheiten der äußeren Verhältnisse von einander ab. Für viele Wassermollusken können beispielsweise trockene oder feuchte Jahre die Größe und Beschaffenheit der Wohngewässer beeinflussen, wodurch die Insassen in den einzelnen Jahren anders aussehen. Deshalb ist das Studium dieses Einflusses der Umwelt auf die Weichtierschalen allmählich ein wichtiges und besonders reizvolles Kapitel geworden. Es ist nicht nur für den Zoologen von Bedeutung, sondern auch für den Geologen, der aus den jeweils vorgefundenen Abänderungen der Weichtierschalen oft wichtige Schlüsse auf die ökologischen Verhältnisse jener fernen Zeiten zu ziehen in der Lage ist (1).

Es mag deshalb angebracht erscheinen, einmal einen Vertreter der oben genannten Gattung Radix Montf. in den verschiedenen Ausprägungen seiner Schale zu bespre-

download www.zobodat.at

chen. Als Beispiel wähle ich den Typus der Gattung, Radix auricularia L. Daß ich ihn und nicht die verwandte, vielleicht noch wandelfähigere Art Radix ovata Drap. wähle, hat darin seinen Grund, daß bei Radix auricularia L. die Verhältnisse einfacher liegen, denn bei Radix ovata Drap. spielen außer den zu besprechenden Standortsmodifikationen auch noch zoogeographische Verhältnisse mit, die einer späteren Studie vorbehalten sein sollen.

Innerhalb der Art Radix auricularia L. waren als abweichendste Formen diejenigen zu berücksichtigen, die als ampla Hartm. und Verwandte bekannt geworden sind. Es handelt sich bei ihnen ausschließlich um Tiere des wellenbewegten Wassers, des Flusses und der Uferzone größerer Wasseransammlungen mit Wellenschlag. Nach anfänglicher Behandlung dieser Schnecken als gesonderte Art war man mit der Zeit ziemlich allgemein zu der Ansicht gelangt, sie als „Varietäten" von auricularia L. anzusehen. Aber dann war die Abgrenzung gegenüber Radix ovata Drap. oft schwer, was den früheren Systematikern manche Schwierigkeiten bereitete. Im Jahre 1911 half sich J. Piaget, der die Unmöglichkeit einer Abgrenzung der Gehäuse der Reaktionsformen der Seen gegenüber Radix ovata Drap. richtig erkannte, einfach dadurch, daß er alle in Betracht kommenden Arten, auch Radix auricularia L., in eine Art zusammenfaßte, die er „Limnaea limosa L." nannte (6). Auch W. Reichert hat diese Auffassung noch 1926 in Unkenntnis der inzwischen erzielten Ergebnisse aufrecht erhalten (7).

Im Jahre 1925 hat auch D. Geyer die Einbeziehung der ampla-Form in die Art Radix auricularia L. angezweifelt (3). Aus einem richtigen Gefühl heraus war er, der seine Beobachtungen wie auch Piaget nur auf die Gehäuse ausdehnte, zu der Ueberzeugung gelangt, daß bei der üblichen Zusammenfassung der „Art" Radix auricularia L. irgend etwas nicht stimmte. Geyer glaubte, den Schwierigkeiten der Abgrenzung dadurch zu entgehen, daß er Radix ampla Hartm., die Form des wellenbewegten Wassers als einen von Radix auricularia L. wie auch Radix ovata Drap. spezifisch verschiedenen Formenkreis ansah. Auch in der 3. Auflage seines Buches „Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken" hat Geyer diese Ansicht aufrecht erhalten (4).

Aber diese systematischen Versuche konnten Endgültiges nicht bringen, solange sie sich nur auf das Gehäuse der Tiere aufbauten, auf das Organ, das bei diesen Wasserschnecken in erster Linie die oft zahlreichen mechanischen

download www.zobodat.at

Einflüsse der Umwelt zum Ausdruck brachte und nicht selten die wahren Zusammenhänge dadurch verwischte.

Eine feste Grundlage für die Systematik der verschiedenen Formen ließ sich erst nach Prüfung der Weichkörper der Tiere erlangen. Die anatomische Untersuchung der Tiere ergab im Genitalsystem brauchbare Anhaltspunkte für eine Unterscheidung der Arten, die hauptsächlich aus den Studien von W. Roszkowski bekannt geworden sind (9, 10, 11, 12). Radix auricularia L. ist von Radix ovata Drap. leicht durch die Gestalt der Prostata und vor allem des Receptaculum seminis zu unterscheiden. Bei Radix auricularia L. ist der proximale Teil der Prostata dünn, wie überhaupt die Prostata vom Anfang bis zu ihrer nierenförmigen Anschwellung ganz allmählich an Dicke zunimmt. Dahingegen ist bei Radix ovata Drap. die große, abgeplattete Prostata im proximalen Teil recht dick. Das Receptaculum seminis von Radix auricularia L. ist ziemlich rundlich und mit einem langen, engen Kanal versehen. Bei Radix ovata Drap. ist das Receptaculum seminis birnförmig und entweder ungestielt oder mit einem zwar deutlich abgesetzten Kanal versehen, der jedoch stets wesentlich kürzer als der bei Radix auricularia L. ist.

Durch diese Merkmale sind die Tiere stets scharf unterschieden, sodaß man über die Artzugehörigkeit der Schnecken nicht im Zweifel sein kann. Es hat sich nun gezeigt, daß die unter Radix ampla Hartm. zusammengefaßten Formen durchaus nicht einheitlichen Ursprungs sind, vielmehr teils zu Radix auricularia L., teils zu Radix ovata Drap. gehören. Unter den Flußformen, die mir zur Untersuchung zur Verfügung standen, erwies sich die überwiegende Mehrzahl als Radix auricularia L.; dahingegen sind in den Seen viele Formen auch Radix ovata Drap. zuzurechnen. Der Schnitt also, den D. Geyer glaubte zwischen Radix auricularia L. und Radix ampla Hartm. ziehen zu müssen, indem er letzterer eine Selbständigkeit als getrennten Formenkreis zusprach, besteht zu Unrecht. Eine von Radix auricularia L. und ovata Drap. artlich unterschiedene „Radix ampla Hartm." gibt es nicht. Ein Schnitt ist vielmehr mitten durch die Formen des wellenbewegten Wassers zu ziehen. Es wagen sich sowohl Radix auricularia L. als auch Radix ovata Drap. in Flüsse und Seen und bilden dort Reaktionsformen aus. Daß Radix ovata Drap. tatsächlich solche Prägungen annimmt, die mancher wohl früher ohne Bedenken in den Kreis der Radix auricularia L. eingereiht hätte, konnte erst kürzlich J. Favre für den Genfer See nachweisen und eine entsprechende Serie abbilden (2).

download www.zobodat.at

Dennoch suchte man nach Kriterien im Bau des Gehäuses, nach denen man vielleicht doch Schlüsse auf die Artzugehörigkeit von Radix-Formen ziehen könnte. Wichtig ist das auf alle Fälle, denn nicht immer stehen die Weichkörper zur Verfügung. Vor allem erscheint das wünschenswert für eine Prüfung fossilen Materials. Recht brauchbare Angaben in dieser Richtung machte C. M. Steenberg 1917 (13). Sie wurden 1927 durch J. Favre kritisch beleuchtet und durch eigene Beobachtungen ergänzt (2). Auf die Kenntnis der damals bereits vorhandenen Literatur sind wohl die von P. Ehrmann erhaltenen Angaben über die aus zwei Wurzeln entspringenden ampla-Formen und ihre Unterscheidung durch die Gestalt der Spindel und des Gewindes zurückzuführen, die W. Wächtler 1925 machen konnte (14).

Es sind das hauptsächlich 3 Gehäusecharaktere, nach denen man auf die Artzugehörigkeit zu Radix auricularia L. oder Radix ovata Drap. schließen zu können glaubte. Am wichtigsten scheint mir die Beschaffenheit der Spitze des Gehäuses zu sein. Ist sie spitz und sind die ersten Umgänge wenig gerundet, so kann man auf Radix auricularia L. schließen. Wenn die Spitze dagegen stumpf ist und die Umgänge mehr gewölbt sind, so gestattet das die Annahme, daß man Radix ovata Drap. vor sich hat. Allerdings scheint es Grenzfälle zu geben, wo die Unterscheidung der Arten nach diesem Merkmal schwierig wird. Schon J. Favre hat darauf hingewiesen. In vielen Fällen aber hält eine derartige Scheidung der Schnecken nach der Spitze des Gehäuses der anatomischen Nachprüfung stand, sodaß dieses Merkmal immerhin als Hinweis wichtig erscheint, wenn nur die leeren Schalen zur Prüfung zur Verfügung stehen.

Weiterhin wird angegeben, daß die Spindel des Gehäuses bei Radix auricularia L. geschwungen und mit einer scharf markierten Falte versehen sei, während für Radix ovata Drap. eine fast gerade Spindel mit keiner oder nur unerheblicher Falte als charakteristisch angegeben wird. In einer ganzen Reihe von Fällen ist eine Unterscheidung nach der Form der Spindel möglich. Doch ist dieses Merkmal nach meinen Erfahrungen weniger zuverlässig als die Beschaffenheit der Gehäusespitze, und manchmal läßt es falsche Bestimmungen zu. Allzugroße Bedeutung für die Unterscheidung von Radix auricularia L. und Radix ovata Drap. möchte ich daher der Form der Spindel nicht zusprechen.

Dagegen erscheint es mir für die Artzugehörigkeit völlig bedeutungslos, ob der untere Mundsaum der Schale mit der Achse einen stumpfen oder spitzen Winkel bildet,

download www.zobodat.at

was ebenfalls als artliches Unterscheidungsmerkmal zwischen auricularia L. und ovata Drap. angegeben wurde.*)

Nachdem auf anatomischer Grundlage eine brauchbare Abgrenzung der Art Radix auricularia L. gefunden ist, sollen die verschiedenen Standortsmodifikationen der Schnecke besprochen werden, die sich erkennbar in erster Linie im Bau des Gehäuses auswirken als dem Teil des Tieres, der dieses vor den Unbilden der Umwelt schützt.

Als Normalform von Radix auricularia L. kann die Schalengestaltung aus Teichen und anderen ruhigen Gewässern angesehen werden, die meist mit üppigem Wasserpflanzenwuchs versehen sind und den Schnecken reichlich Nahrung zur Verfügung stellen, jedoch keine regelmäßige Bewegung des Wassers aufweisen, die die Tiere zu Reaktionsmaßnahmen herausfordern. In solchen Teichen kann sich die Schnecke ungestört entwickeln, und die Ausbildung der Schale wird durch keinerlei hemmende Einflüsse in bestimmten Richtungen beeinflußt. Hier bilden sich Gehäuse aus, wie sie bei uns in Deutschland in solchen Gewässern häufig anzutreffen sind. Das Gehäuse eines aus einem Altwasser an der Oder bei Frankfurt stammenden Exemplares ist auf Abb. 1 wiedergegeben.**)

Durch die Einwirkung der mechanischen Kräfte der Wasserbewegung haben sich aus dieser Form die Reaktionsformen des wellenbewegten Wassers ausgebildet. Und zwar wirken die gestaltenden Kräfte sofort nach Auskriechen der Brut aus dem Ei auf die jungen Schneckchen ein. So kommt es, daß schon ganz junge Tiere im Aufbau der Schale voneinander je nach der Beeinflussung durch die mechanischen Kräfte der Wasserbewegung abweichen. Immerhin steigern sich natürlich die einwirkenden Kräfte mit der Größenzunahme des Tieres, der Vergrößerung der Angriffsfläche, weshalb auch die Reaktionsmaßnahmen sich dann steigernd auswirken.

---

*) Erst neuerdings, nach Abschluß vorliegender Untersuchung ist eine Arbeit von M. de Larambergue erschienen (Etude de l'appareil génital de quelques Limnées, ses rapports avec la systématique. Bulletin de la Société Zoologique de France. Tome LIII, No. 7. Paris 1929. pag. 491—509. Pl. I-IV), in der der Autor in der Wertung oben genannten Merkmals zu demselben Ergebnis gelangt ist (pag. 504), wie überhaupt seine Ausführungen über die Abgrenzung der Arten der Lymnaeidae weitgehend mit meinen Anschauungen übereinstimmen.

**) Durch unsachgemäße Nachzeichnung und Reproduktion haben die Abbildungen erheblich gelitten. Sie haben dem Autor erst nach Fertigstellung vorgelegen, als keine Abänderung mehr möglich war. Die in vorliegender Studie besprochenen Schalenabweichungen mögen sie immerhin hinreichend erkennen lassen.

download www.zobodat.at

Es sind hauptsächlich 4 Faktoren, mit denen das Tier auf die Einwirkung der Wasserbewegung antwortet:

1. Festheften auf einer stabilen Unterlage,
2. Vergrößerung der Gehäuseöffnung,
3. Verstärkung des Gehäuses,
4. Verkürzung des Gewindes.

Während in ruhigen Gewässern mit oft reichlichem Pflanzenwuchs die Wasserschnecken sich zahlreich in dem Gewirr der Pflanzen aufhalten und sich dort kletternd, kriechend oder schwimmend bewegen, veranlaßt eine Wasserbewegung die Tiere sich festzuheften, um nicht fortgespült zu werden. Meist findet man die Tiere dann auf einer möglichst stabilen Unterlage, die dem Fuße der Schnecke eine bequeme Haftfläche bietet.

Dieses breite Festsaugen auf einer Unterlage bedingt nun eine Vergrößerung des Raumes für das Haftorgan unter der schützenden Schale. Da dieser Schutz durch den Mündungsteil des Gehäuses gewährt wird, dehnt sich die Schalenmündung nach allen nicht behinderten Seiten hin aus. Im Verlauf des Wachstums einer jungen Schnecke kommt es zu einer immer größeren Beanspruchung des Haftorgans, das durch die Gehäusemündung geschützt wird. Die Folge davon ist, daß aus derselben Brut die Tiere des bewegten Wassers eine raschere Vergrößerung der Gehäusemündung erreichen. Das Ergebnis ist eine gegenüber der Normalform im Verhältnis größere Gehäuseöffnung und damit eine raschere Größenzunahme der Umgänge.

Doch das Gehäuse gewährte in der Strömung keinen Schutz, wenn es zu dünn ist, zerdrückt oder durch andere Gegenstände beschädigt werden könnte. Das Tier antwortet mit einer Verdickung des Gehäuses, die in einer Verstärkung der Kalkelemente besteht. Im allgemeinen beobachtet man schon bei uns gewisse Unterschiede zwischen den zerbrechlichen Schalen aus stehenden Gewässern und den festeren aus bewegtem Wasser. Auffallend wird die Dickschaligkeit aber an manchen Biotopen in den größeren Seen des alpinen Gebietes, wo die Tiere oft starkem Wogenschlag standzuhalten haben. Aus den mächtigen sibirischen Strömen sind ähnliche Reaktionsformen bekannt geworden. In letzterer Zeit wurden allerdings die mechanischen Kräfte des Wassers als Ursache der Erzeugung einer Dickschaligkeit von Schneckengehäusen angezweifelt und das Vorkommen von auch dünnschaligen Tieren in den Seen als Widerlegung angeführt. Das ist jedoch ein Trugschluß, denn in den Seen können die verschiedenartigsten mechanischen Kräfte an örtlich oft ganz nahe beieinanderliegenden Stellen auf die Gestaltung der Schnekken einwirken. Neben dickschaligen Tieren in der Bran-

download www.zobodat.at

dungszone des Ufers leben beispielsweise in den schweizer Seen oft Tiefenformen derselben Art mit extrem dünnen Schalen, die von mechanischen Kräften der Wasserbewegung nicht beeinflußt sind. Daß die Dickschaligkeit mancher Schnecken auch andere Ursachen haben kann, in welchem Zusammenhang neben kalkreichen Biotopen auch an eine vorkommende Dickschaligkeit in warmen Quellen erinnert wird, liegt auf der Hand.

Noch eine weitere gestaltende Kraft kommt der Wasserbewegung in Bezug auf die Gehäuse der Lymnaeidae zu. Das Gewinde lang ausgezogener Gehäuse bietet dem Wasser eine große Angriffsfläche und muß dem Tier hinderlich werden, ja, den Aufenthalt in der Strömung ihm unmöglich machen. Das Tier antwortet mit einer Verkürzung des Gewindes. Der Idealtyp in dieser Richtung ist die Schale in einfacher Napfform, die überhaupt kein Gewinde hat und wie sie beispielsweise in der Brandungszone des Meeres durch Patella dargestellt wird. Bei unseren Süßwasserschnecken zeigt Ancylastrum fluviatile Müll. die gleiche Gestalt. Aber auch manche Lymnaeiden können durch Verkürzung des Gewindes und Einfügen in den letzten Umgang derartige Formen schaffen, die sich dem Idealzustand erheblich nähern und durch das an der Seite liegende Gewinde dem vorbeiflutenden Wasser praktisch kaum einen Widerstand leisten. Bei diesen Formen sind die Weichteile des Tieres im wesentlichen durch den napfartigen letzten Umgang nach außen geschützt. Von unseren einheimischen Lymnaeidae haben es darin Radix auricularia L. und Radix ovata Drap. am weitesten gebracht. Die sonst so formenreiche Galba palustris Müll. hat sich dagegen kaum in das wellenbewegte Wasser gewagt. Sie ist dazu mit ihrem langen Gehäuse, dessen kleiner Mündung und dem schmalen Fuße auch denkbar ungeeignet. Den Strömungen unserer Flüsse fehlt sie vollkommen, hat aber in den Seen stellenweise Reaktionsformen in der Uferzone ausgebildet, wo die sonst meist in dem Gewirr der Pflanzen sich aufhaltende Schnecke zu einem seßhaften und ausschließlich kriechenden Tier geworden ist.

Standortsmodifikationen des wellenbewegten Wassers, wie sie Radix auricularia L. in der Oder bei Frankfurt ausbildet, geben Abb. 2 u. 3 wieder. Beide zeigen Vergrößerungen der Gehäusemündung. Die Gestalt der Mündung, die bei der Normalform mehr oder weniger ohrförmig ist, hat sich abgerundet und ist schließlich kreisrund geworden, um den breit auf der Unterlage angehefteten Fuß einen Schutz zu gewähren. Bei der Schale auf Abb. 3 ist der Vorgang der Verkürzung des Gehäuses noch weiter vorgeschritten als bei der auf Abb. 2.

download www.zobodat.at

In unseren deutschen Flüssen ist mit dieser Art der Reaktion, die entsprechend der Strömung verschieden stark ausgeprägt sein kann, die Anpassung von Radix auricularia L. an die Wasserbewegung erschöpft. In der Brandungszone der größeren Alpenseen mit ihrem oft starken Wellenschlag kommen weitere Schalenabänderungen hinzu. Aus den großen Flüssen des nördlichen Asiens habe ich ähnliche Reaktionsformen gesehen, die anzeigen, daß unter Umständen in deren seenartig erweiterten Uferbezirken sich entsprechende Lebensbedingungen für die Tiere vorfinden.

Die in Abb. 2 und 3 wiedergegebene Gehäuseform schützt nicht mehr, wenn die Wasserbewegung derart heftig wird, daß der Widerstand der breiten Angriffsfläche der runden Napfform größer ist, als ihn der breit angesaugte Fuß ertragen kann. Die Schnecke hilft sich mit einer Verschmälerung des Gehäuses in der Kriechrichtung soweit, als es die Notwendigkeit des Anheftens der durch die schmälere Angriffsfläche bei der neuen Form entlastete Fuß zuläßt. Eine solche Entlastung findet zweifellos statt, denn nunmehr stemmt sich nicht mehr die ganze Breite der Schale der Wasserbewegung entgegen, sondern das Wasser wird leichter geteilt, um beiderseits am Gehäuse vorbeizuströmen. Da die Kriechrichtung der Lymnaeiden nicht mit der Gehäuseachse gleichlaufend ist, so weisen die Gehäuse derartiger Standortsmodifikationen oft recht bizarre Formen auf. In der ständigen Strömung eines Flusses bilden sie sich nicht. Wenn dort die Strömung zu groß ist, daß die Form mit der großen, gerundeten Mündung nicht mehr bestehen kann, so fehlt die Art in dem betreffenden Flusse. In Seen dagegen finden sich solche Formen mit einer Verschmälerung in der Kriechrichtung. Daß scheint darin seinen Grund zu haben, daß hier die mechanische Einwirkung nicht dauernd ist wie in der Strömung des Flusses und dadurch ertragen werden kann. Die Schnecke stellt sich in der Brandung der Welle ebenso entgegen wie etwa der badende Mensch. Zwischen den einzelnen Wellen liegt eine kurze Spanne der Ruhe, und außerdem ist ja nicht stets ein solch starker Wellenschlag. Daß diese Standortsmodifikationen unter schwierigen Daseinsbedingungen leben, zeigen die oft zahlreichen Unregelmäßigkeiten im Bau der Schale und deren von mechanischen Verletzungen herrührenden Narben. Ein Gehäuse dieser Standortsmodifikation ist auf Abb. 4 dargestellt. Durch den Pfeil ist die Kriechrichtung angegeben. Es stammt aus dem Bodensee bei Lindau. Bei der verwandten Radix ovata Drap. scheinen in den Alpenseen analoge Reaktionsformen häufiger vorzukommen als bei Radix auricularia L.

download www.zobodat.at

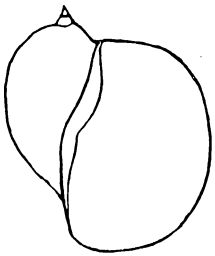

Abb. 1

Abb. 1. **Radix auricularia L.** Standortsmodifikation stiller Gewässer. Altwasser an der Oder bei Frankfurt.

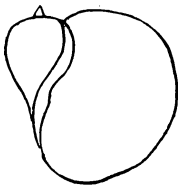

Abb. 2

Abb. 2. **Radix auricularia L.** Standortsmodifikation des Flusses. Oder bei Frankfurt.

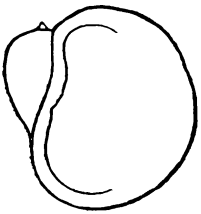

Abb. 3

Abb. 3. **Radix auricularia L.** Standortsmodifikation des Flusses. Oder bei Frankfurt.

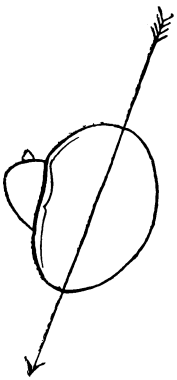

Abb. 4

Abb. 4. **Radix auricularia L.** Standortsmodifikation der wellenbewegten Uferzone größerer Seen. Bodensee bei Lindau.

(Der Pfeil gibt die Kriechrichtung des Tieres an).

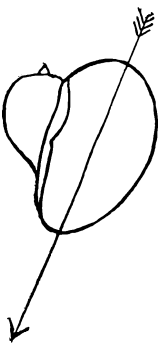

Abb. 5

Abb. 5. **Radix auricularia L.** Standortsmodifikation der wellenbewegten Uferzone größerer Seen. Bodensee bei Lindau.

(Der Pfeil gibt die Kriechrichtung des Tieres an).

download www.zobodat.at

Als weitere Reaktion, die mit der Verschmälerung des Gehäuses in der Kriechrichtung verwandt ist, muß die schnabelartige Verlängerung des Unterrandes der Mündung in der Kriechrichtung genannt werden. Auch diese Standortsmodifikation wird bei uns nur in den Seen erzeugt. Diese schnabelartige Verlängerung ist dem Bug eines Schiffes vergleichbar, an dem das Wasser gebrochen wird und beiderseits abströmt. Ein derartiges Stück, das aus dem Bodensee bei Lindau stammt, ist auf Abb. 5 wiedergegeben.

Außer diesen Gestaltsveränderungen des Gehäuses, die bisher behandelt wurden, sind auch einige Abweichungen im Schalenbau zu besprechen, die bei Kümmerformen vorkommen. Unter ungünstigen Bedingungen, besonders bei Nahrungsmangel, bilden sich Tiere von oft zwerghaftem Wuchs aus, ebenso wie an Standorten mit vorteilhaften Verhältnissen sich Riesenformen entwickeln können. Auf alle diese Zwergformen wirken jeweils die verschiedenen mechanischen Faktoren der Gestaltung des Gehäuses ein, und es werden daher auch bei ihnen Reaktionsformen auf die wechselnden Biotope ausgebildet. Es lassen sich bei einem größeren R a d i x-Material von verschiedenen Fundorten nicht selten solche Formen zusammenstellen, die sich nur durch die Dimensionen voneinander unterscheiden. Unter den Reaktionsformen im wellenbewegten Wasser finden sich solche Kümmerformen im See besonders in den oft ausgedehnten C h a r a-Beständen der Littoralzonen, welche Pflanzen selbst nicht von den Schnecken gefressen werden und deren Bereich im allgemeinen infolge der Ausspülung durch die Wogen arm an Nahrung für die Tiere ist.

Nur wenn die mechanischen Gestaltungskräfte des Wassers gering sind und das Gehäuse sich unbeeinflußt zu entwickeln vermag, kann man bei Kümmerformen in dem Gehäuse Abweichunngen von normalen Tieren feststellen. Sie beruhen auf der Größenzunahme im Bau der Schale Schon bei den Schnecken des wellenbewegten Wassers ist darin ein Unterschied gegenüber der Normalform zu beobachten, wie bereits oben vermerkt wurde. Die wirksamen Kräfte in diesem Falle sind die mechanischen Faktoren des Biotops. Aber es kommt noch eine andere Ursache in der Größenzunahme des Tieres und damit auch derjenigen der Schalenumgänge bei den R a d i x-Arten vor und zwar eine solche, die sich in dürftigen Verhältnissen ausbildet. Bei dem mäßigen Wachstum der dann entstehenden Kümmerformen ist die Größenzunahme der Tiere und damit auch die der Gehäuseumgänge geringer als unter günstigen Daseinsbedingungen. Die erwachsene Schnecke hat dann eine im Verhältnis zur Größe der Schale kleine Gehäusemündung. Wenn keine mechanischen Kräfte der Umwelt gestalt-

download www.zobodat.at

verändernd eingreifen, so entsteht bei den Radix-Arten eine Standortsmodifikation mit ziemlich erhobenem Gewinde und kleiner Schalenmündung. Sie gleicht in der Art der Ausbildung des Gehäuses den Jugendformen der in ähnlichen, jedoch üppigeren Verhältnissen lebenden Tiere; nur haben die erwachsenen Schalen die normale Anzahl von 4 bis 5 Umgängen. Es sind die Formen, die man größtenteils als lagotis Schrank zusammenfaßt. Hauptsächlich handelt es sich bei ihnen um Kümmerformen von Radix auricularia L., weshalb ich auch lagotis Schrank heutigentags in die Synonymie dieser Art verweise. Aber nicht immer gehören die Tiere, die man dem Gehäuse nach zu lagotis Schrank stellte, sicher zu Radix auricularia L. Auch solche Exemplare sind zu finden, die sich durch die anatomische Untersuchung als zu Radix ovata Drap. gehörig erweisen. Diese Kümmerformen von Radix auricularia L. mit verhältnismäßig hohem Gewinde bei kleiner Schalenmündung entstehen meist in kleinen Lachen und Wassergräben. Ein Exemplar aus einem Wassergraben am Elfensteig bei Frankfurt (Oder) ist in Abb. 6 dargestellt.

In diesem Zusammenhang verlohnt es sich, noch kurz auf die Tiefenformen der Lymnaeidae einzugehen, die sich in alpinen Seen Mitteleuropas, besonders der Schweiz ausgebildet haben. Auch bei ihnen handelt es sich nach neueren Forschungen um nichts anderes als um Kümmerformen von allgemein verbreiteten Arten, die sich unter den besonderen Verhältnissen bei dem hohen Wasserdruck und Lichtmangel hauptsächlich durch die spärliche zur Verfügung stehende Nahrung ausbilden. Das Leben in der Tiefe der Seen erzeugt eine Reihe von Besonderheiten der Tiere. Neben solchen in der Pigmentierung fällt bei den Lymnaeiden der Tiefe besonders die Art der Atmung auf. Da diese Tiere nicht wie normale im Wasser lebende Basommatophora zur Erneuerung des Luftvorrates in der Lunge jedes Mal an die Wasseroberfläche aufsteigen können, haben sie eine allgemeine Hautatmung angenommen, und ihre Lunge ist mit Wasser gefüllt. Was im Zusammenhang mit dieser Arbeit wichtig erscheint, ist, daß die Gehäuse der Tiefenformen der Gattung Radix meist eine recht schlanke Gestalt zeigen, bei denen die Windungen allmählich zunehmen und der letzte Umgang im Verhältnis zur Gesamtgröße der Schale recht klein ist. Es sind das im Prinzip dieselben Gehäusecharaktere, die Kümmerformen in Tümpeln und Lachen eigen sind. Aber selbst bei diesen Tiefenformen gibt es eine erhebliche Vielseitigkeit in der Gestaltung der Schale, die anzeigt, daß die das Gehäuse beeinflussenden Kräfte durchaus nicht immer gleich sind. Auch eine Verkürzung des Gewindes, verbunden mit einer Vergrößerung des letzten

download www.zobodat.at

Umganges, kann vorkommen. Ich vermute, daß hier irgend welche Tiefenströmungen ihren Einfluß auf die Schneckenschalen ausüben. Daß es sich bei diesen Tiefen-Lymnaeiden tatsächlich um Kümmerformen handelt, scheint auch aus dem Laich der Tiere hervorzugehen. W. Roszkowski gibt an, daß er bloß 2—18 Eier enthält (10, pag. 507), eine Zahl, die nach den Studien von A. D. Nekrassow (5) über die Laiche von Süßwasserschnecken außerordentlich niedrig ist. Uebrigens ist auch der Laich der Kümmerform lagotis Schrank wesentlich kleiner als von Radix auricularia L. unter normalen Bedingungen.

Wie W. Roszkowski für den Genfer See nachgewiesen hat, handelt es sich bei den Tiefen-Lymnaeiden dieses Sees um Standortsmodifikationen der beiden Arten Radix ovata Drap. und Galba palustris Müll. (8, 10). Ich vermute, daß das bei den anderen Alpenseen nicht anders sein wird und neige zu der Annahme, daß die in dieser Arbeit behandelte Radix auricularia L., die in den größeren Seen stellenweise weniger häufig als Radix ovata Drap. zu sein scheint, keine derartigen Tiefenformen ausbildet, obwohl von früheren Autoren wiederholt einzelne Tiefenschnecken mit dieser Art in Verbindung gebracht wurden. Die Anpassung an widrige Verhältnisse scheint nach meinen Beobachtungen bei Radix ovata Drap. größer zu sein als bei Radix auricularia L., mit Ausnahme der Anpassung an die mechanischen Kräfte des ständig strömenden Wassers, des Flusses, wo Radix auricularia L. wohl noch besser besteht als Radix ovata Drap.

Daß Radix auricularia L. in Bezug auf die Eigenart der Tiefen-Lymnaeiden in der Atmung immerhin nicht von vornherein ganz ausgeschlossen ist, zeigt eine Versuchsreihe, die weiter verfolgt werden sollte, jedoch äußerer Umstände halber abgebrochen werden mußte und bisher noch nicht wieder aufgenommen werden konnte. Es ist bekannt, daß die jungen Lymnaeiden beim Ausschlüpfen aus dem Ei eine mit Flüssigkeit gefüllte Lunge haben, die sie erst nach Aufsteigen an die Wasseroberfläche mit Luft füllen. Die Atmung der Tiefenformen in den Seen ist nun so zu erklären, daß die Brut die Füllung der Lunge mit Luft nicht vornimmt und deshalb auf Hautatmung angewiesen ist. Es ist ihr das möglich wegen des geringeren Sauerstoffbedürfnisses in den niedrigen Temperaturen der Tiefe.

Bei Zimmertemperatur unter Sonnenbestrahlung aus Laich ausgekommene Brut von Radix auricularia L. in einem Behälter, der von der Außenluft abgeschlossen

download www.zobodat.at

wurde, war am zweiten Tage abgestorben. Von einer solchen Brut unter Luftabschluß, die in einer Temperatur stand, die sich zwischen 5 und 9 Grad Celsius bewegte, lebten bei Wassererneuerung noch Tiere nach 23 Tagen, starben dann aber ab, als bei einem Transport die Temperatur nicht niedrig genug gehalten werden konnte. Während dieser 23 Tage waren die Tiere bedeutend kleiner geblieben als andere, aus einem anderen Laich in Zimmertemperatur gezogene Schnecken. Auch war die Sterblichkeit bei ihnen größer. Aus diesem allerdings lückenhaften Versuch scheint dennoch hervorzugehen, daß auch Radix auricularia L. sich in kälteren Temperaturen mit einem Abschluß von dem Sauerstoff der Luft abfinden kann. Schließlich sind ja auch die Tiere im Winter längere Zeit allein auf die Hautatmung angewiesen.

Bei der Mehrzahl der besprochenen Standortsmodifikationen können nun unter Umständen noch besondere Abänderungen in der Bildung des Randes der Gehäusemündung auftreten, die ebenfalls mit den Eigentümlichkeiten des Biotops in Verbindung zu bringen sind. Es ist das einmal eine Besonderheit, die sich in reichen Schilfbeständen ausbildet, wenn die Schnecken an den Schilfstengeln sitzen. Der Fuß des Tieres umklammert den schmalen Stengel, und in der Kriechrichtung ist die Gehäusemündung durch den Widerstand der Unterlage oben und unten mehr oder weniger ausgebuchtet. An der Seite, wo der Mündungsrand des Gehäuses frei ins Wasser ragt, ist er nicht selten eigentümlich eingeschlagen. Derartige Ausbildungen können je nach den Verhältnissen des Biotops bei der Form des stillen Wassers als auch bei Reaktionsformen des mäßig bewegten Wassers vorkommen. Häufig sind sie bei Radix auricularia L. aber anscheinend nicht. Auch von Lymnaea stagnalis L. sind sie bekannt. Ein Exemplar der Normalform von Radix auricularia L. mit der besprochenen Ausbildung der Gehäusemündung aus den Schilfbeständen einer Bucht der Oder unweit der Löweninsel in Frankfurt (Oder) ist in Abb. 7 wiedergegeben, ein anderes aus bewegtem Wasser aus dem Bodensee bei Bregenz auf Abb. 8. Bei der Kümmerform von Radix auricularia L. mit verlängertem Gewinde (lagotis Schrank) habe ich solche Gehäusemündungen noch nicht gesehen. Vielleicht kommen sie bei der Kleinheit des Extrems dieser Schnecken im Verhältnis zu den dicken Schilfstengeln überhaupt nicht vor.

Als weitere Eigentümlichkeit in der Ausbildung des Mundsaumes der Schale wäre das breite Umschlagen desselben zu erwähnen. Erst 1926 hat W. Reichert einen Fall bekannt gegeben, wo das Umschlagen des Mundsaumes von Lymnaea stagnalis L. hinreichend erklärt wird

download www.zobodat.at

(7). Es handelt sich danach um einen Biotop, der zeitweise austrocknet und wo sich die Schnecken dann mit der Mündung fest auf den Untergrund aufpressen, um einer Austrocknung zu entgehen. Von der Normalform von Radix auricularia L. habe ich solche Exemplare mit verbreiterter Schalenmündung bisher noch nicht in der Hand gehabt. Ein Exemplar der Kümmerform lagotis Schrank vom Elfensteig bei Frankfurt (Oder), das diese Eigentümlichkeit zeigt, gibt Abb. 9. Daß die Erklärung von W. Reichert zu Recht besteht, scheint mir auch durch ein Exemplar von Radix ovata Drap. bestätigt zu werden, das ich zu prüfen Gelegenheit hatte und das über den Rücken des letzten Umganges der Schale eine Kante hatte. Diese ist wohl dadurch entstanden, daß bei dem noch jungen Tiere während einer Trockenperiode der weiche Mundsaum des Gehäuses verbreitert wurde, das Tier aber dann, nachdem es wieder ins Wasser gelangt war, nach seinen Körperdimensionen im alten Bauplan das Gehäuse weiterbaute.

Doch nicht immer sind diese Vorkommnisse einer Verbreiterung des Mundsaumes der Gehäuse auf eine vorübergehende Austrocknung des Gewässers zurückzuführen. Viel häufiger als bei Standortsmodifikationen der stillen Gewässer finden sie sich in strömendem Wasser. Dort ist in vielen Fällen an eine Austrocknung nicht zu denken. Diese Verbreiterung des Mundsaumes der Schale bildet sich bei den Strömungsformen von Radix auricularia L. dadurch aus, daß die Schnecke in stärkerer Strömung das Gehäuse fest auf die Unterlage preßt und dadurch den Anreiz zur Verbreiterung des Mundrandes gibt. Das Gehäuse eines solchen Tieres aus dem Rhein bei Bonn habe ich in Abb. 10 dargestellt.

Zum Schluß wäre noch darauf hinzuweisen, daß es vorkommen kann, daß verschiedene Reaktionsformen derselben Art unter Umständen miteinander gemischt an einem Orte leben. Das scheint im ersten Augenblick dagegen zu sprechen, daß es sich bei diesen Schnecken tatsächlich nur um Standortsmodifikationen einer einzigen Art handelt. Auch D. Geyer begründet seine Ansicht einer spezifischen Verschiedenheit von auricularia L. und ampla Hartm. teilweise damit, daß er beide zusammen in demselben Bestande gefunden hat. Das erklärt sich dadurch, daß Tiere einzelner Populationen durch irgend welche Beförderungsmittel in andere Biotope gelangen und dort weiterhin ihr Leben fristen können. Meist ist dieses Beförderungsmittel das sich bewegende Wasser. Der häufigste Fall ist wohl der, daß in einem Flußgebiet bei Hochwasser die Schnecken der stillen Gewässer, aus Altwässern und Tümpeln entlang des Flusses, aus ihren Wohnge-

download www.zobodat.at

wässern heraus in den Fluß selbst hineingespült werden. Dort mögen die meisten umkommen. Einige können sich aber doch vielleicht in ruhigen Buchten ansiedeln und dort weiter bestehen. Sie sitzen dann zusammen mit den am Orte entstandenen Prägungen der Art, von denen sie in Gestalt der Schale meist abweichen. Auch der Wellenschlag im See mag ähnliche Mischungen zustande zu bringen. Meist werden die Neuankömmlinge in der Minderzahl sein. So sagt auch D. Geyer, daß dort, wo auricularia L. und ampla Hartm. in Flüssen und Seen gemischt vorkommen, ampla Hartm. die häufigere sei (4, pag. 135). Dieses Zusammenleben ist zeitlich nicht unbegrenzt. Häufig mögen wohl durch eine zeitweise auftretende Zunahme der Strömung, etwa wieder bei einem Hochwasser, die Schnecken aus ursprünglich stillem Wasser den Unbilden des neuen Standortes nicht standzuhalten, und sie gehen zu Grunde, nachdem sie sich dort eine kürzere oder längere Zeit gehalten haben. Konnten sie dort so lange bestehen, daß sie sogar ablaichten, so entsteht aus den so erzeugten Eiern die örtliche Standortsmodifikation, die in der Schale von den Eltern abweicht und den Formen der Art gleicht, die dort bereits lebt. Schon einem solch feinen Beobachter der einheimischen Fauna wie D. Geyer war es aufgefallen, daß Uebergangsformen in gemischten Populationen von auricularia L. und ampla Hartm. nicht vorkommen. Das spricht meines Erachtens für die obige Erklärung. Die eine ist die örtliche Prägung des betreffenden Biotops, die andere die zufällig hingeratene, die nur vorübergehend dort lebt. Während so Uebergangsserien in den verschiedenen Ausbildungen der Schale an einem einzelnen Ort nicht gefunden werden, lassen sich solche leicht aufstellen, wenn man verschiedene Standorte berücksichtigt, etwa auch entlang einem größeren Gewässer mit örtlich sich allmählich wandelnden Bedingungen die verschiedenen Ausprägungen der Schale zusammenstellt. In der Literatur sind solche Uebergangsserien verschiedentlich bekannt geworden. Der Grund für dieses Verhalten der Tiere liegt darin, daß die verschiedenen Biotope die einzelnen, die Gestalt der Schale der Lymnaeiden beeinflussenden Faktoren jeweils in wechselndem Grade aufweisen und nur diejenige Modifikation entstehen lassen, die ihnen Rechnung trägt.

download www.zobodat.at

Literatur.

1. C. R. Boettger: Die wissenschaftliche Bedeutung der Weichtierschalen. Aus Natur und Museum. 55. Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a. M. 1925. pag. 101—109.

2. J. Favre: Mollusques postglaciaires et actuels du bassin de Genève. Mémoires de la Société de Physique et d' Histoire Naturelle de Genève. Vol. 40. Fasc. 3. Genève 1927. pag. 171—434. Pl. 14—27. Auf pag. 241—249; Pl. 16, Fig. 17—38; Pl. 18, Fig. 22—55.

3. D. Geyer: Zur Systematik der Lymnaeen. Archiv für Molluskenkunde. 57. Jahrgang. Frankfurt a. M. 1925 pag. 49—72. Taf. II.

4. D. Geyer: Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken, III. Auflage. Stuttgart 1927.

5. A. D. Nekrassow: Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 13. Band. 1./2. Heft. Berlin 1928. pag. 1—35.

6. J. Piaget: Les Limnées des lacs de Neuchâtel, Bienne, Morat et des environs. Journal de Conchyliologie. Vol. LIX. No. 4. Paris 1912. pag. 311—332.

7. W. Reichert: Ein Beitrag zur Variationsfähigkeit der Limnaeen. Archiv für Molluskenkunde. 58. Jahrgang. Frankfurt a. M. 1926. pag. 141—152.

8. W. Roszkowski: Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman. Zoologischer Anzeiger. XL. Band. Leipzig 1912. pag. 375—381.

9. W. Roszkowski: Note sur l'appareil génital de Limnaea auricularia L. et Limnaea ovata Drap. Zoologischer Anzeiger. XLIV. Band. Leipzig und Berlin 1914. pag. 175—179.

10. W. Roszkowski: Contribution à l'étude des Limnées du Lac Léman. Revue Suisse de Zoologie. Tome 22. Genève 1914. pag. 457—539. Pl. 14—17.

11. W. Roszkowski: Przyczynek do znajomosci anatomii narzadów plciowych u blotniarek podrodzaju Gulnaria Leach. Contribution à l'étude de l'anatomie de l'appareil génital chez Limnées du sous-genre Gulnaria Leach. Spra-

download www.zobodat.at

wozdania z posiedzen Towarzystwa Naukowego Warszawskiego. Comptes Rendus de la Société des Sciences de Varsovie. Wydzial nauk Matematycznych i Przyrodniczych. Rok VII. Zesz. 1. Warszawa 1914. pag. 1—12.

12. W. Roszkowski: Materjaly do poznania rodziny Lymnaeidae. VII. Budowa gruczolu przypratnego u blotniarek. Contributions to the study of the Family Lymnaeidae. VII. The structure of the prostate of Lymnaeidae. Prac Zoologiczne Polskiego Panstwowego Muzeum Przyrodniczego. Annales Zoologici Musei Polonici Historiae Naturalis. Tom V, zesz. 1. Warszawa 1926. pag. 1—14. Tab. 1.

13. C. M. Steenberg: Furesöens Molluskfauna. In C. Wesenberg-Lund: Furesöstudier. En bathymetrik-botanisk-zoologisk Undersögelse af Mölleaaens Söer. Kap. V. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. VIII. Raekke. 3. Bind. No. 1. Köbenhavn 1917. pag. 78—118. Tav. I—VIII. Auf pag. 81—86.

14. W. Wächtler: Die Gastropodenfauna des sächsischen Vogtlandes. Mitteilungen der Vogtländischen Gesellschaft für Naturforschung. Nr. 2. Plauen 1925. pag. 11—34. Auf pag. 32.

Nachschrift.

Nachdem mit der Drucklegung vorstehender Arbeit längere Zeit gewartet werden mußte, erschienen im Jahre 1929 mehrere Arbeiten von D. Geyer über die ökologischen Verhältnisse der Weichtiere des Bodensees. Das Gebiet vorliegender Arbeit berührt unter ihnen hauptsächlich die Studie von D. Geyer: „Die Schlammschnecke Limnaea und ihre Anpassungsformen im Bodensee", Natur und Museum, 59. Bericht der Senckenbergischen Gesellschaft, Frankfurt a. M. 1929, pag. 336—353. Es wird darin auch weiter die Trennung einer Radix ampla Hartm. von Radix auricularia L. und Radix ovata Drap. aufrecht erhalten, nur das Gehäuse der Lymnaeidae behandelt und auf die arttrennenden anatomischen Unterscheidungsmerkmale nicht eingegangen. Dadurch ist die systematische Eingliederung der Vertreter der Gattung Radix Montfort angreifbar. Dennoch ist die Arbeit interessant und wichtig, denn sie zeigt an Hand von guten Abbildungen deutlich, in welch hohem Maße die Schalen der Lymnaeidae im Bodensee durch die gestaltenden Kräfte des Wassers abgeändert werden können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Helios - Abhandlungen und Mitteilungen aus dem Gesamtgebiete der Naturwissenschaften

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: 30

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

Artikel/Article: Die Standortsmodifikation der Wasserschnecke Radix auricularia L. 49-64