

ABHANDLUNGEN UND BERICHTE  
DES NATURKUNDEMUSEUMS GÖRLITZ

Band 40

Leipzig 1965

Nr. 2

**Die Färbung der Schnirkelschnecken *Cepaea hortensis*  
(Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.) als  
Differentialmerkmal bei Populationsuntersuchungen<sup>1</sup>**

Von GISELA VATER

Mit 34 Tabellen, 11 Figuren, 4 Abbildungen und 3 Karten

Inhaltsverzeichnis

	Seite
<b>Einleitung</b> .....	3
<b>A. Material und Methode</b> .....	4
<b>B. Färbungsmerkmale der Weichteile</b> .....	6
I. Chromatophorenbedingte Färbungen .....	6
1. Grundfarbe .....	6
a) Der Graustufenwert der Sohle als Maßstab für die all- gemeine Färbung des äußeren Weichkörpers .....	7
b) Der Graustufenwert der Sohle während der Individual- entwicklung .....	12
c) Der Graustufenwert der Sohle bei Umweltveränderungen	14

<sup>1</sup>) Dissertation, angenommen von der Math.-Nat. Fakultät der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Erster Referent: Prof. Dr. F. A. Schilder, zweiter Referent: Prof. Dr. O. Hüsing. Eingereicht im Dezember 1963.

	Seite
2. Lungendeckenpigmentierung .....	15
a) Beschreibung des Merkmals .....	15
b) Verhalten bei Salatfütterung .....	17
3. Rückenmusterung .....	19
II. Gelbe Drüsen .....	22
<b>C. Populations-statistische Bearbeitung der Färbungselemente .....</b>	<b>27</b>
I. Beschreibung der Fundorte .....	27
II. Schalenmerkmale .....	33
1. Schätzung der Begrenzung einheitlich zusammengesetzter Populationen .....	37
2. Merkmalschorologie .....	41
3. Umwelteinfluß .....	45
III. Weichteilmerkmale .....	48
1. Grundfarbe .....	48
a) Variation .....	48
b) Umwelteinfluß .....	52
2. Pigmentierung der Lungendecke und ihre Beziehung zur Grundfarbe .....	55
3. Pigmentierung der Rückenhaut und ihre Beziehung zur Grundfarbe .....	59
IV. Beziehungen zwischen Schalen- und Weichteilmerkmalen ....	65
<b>D. Verhalten der Färbungsvarianten .....</b>	<b>69</b>
I. Nahrungswahl .....	69
II. Temperaturverhalten .....	76
<b>E. Diskussion .....</b>	<b>79</b>
<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>82</b>
<b>Literatur .....</b>	<b>84</b>

## Einleitung

Die beiden einheimischen Arten der Schnirkelschnecken, *Cepaea hortensis* (O. F. MÜLLER 1774) und *Cepaea nemoralis* (LINNAEUS 1758) gewinnen durch die Polymorphie der Schalenfärbung und -musterung Bedeutung für die biologische Forschung. Aber auch der Weichkörper beider Arten zeigt variable Farb- und Mustermerkmale. Sie wurden bisher wenig beachtet, wie im allgemeinen die Weichteilmerkmale der Gehäuseschnecken die Aufmerksamkeit weniger auf sich ziehen. Mich interessierte es, in welchem Verhältnis die Merkmale beider Systeme, d. h. des Weichkörpers und der Schale, zueinander stehen. Über die Beziehungen zwischen Lungendeckenpigmentierung und Schalenbänderung arbeiteten DISTASO (1908), ROTARIDES (1929), AUBERTIN und DIVER (1927), HELMCKE (1935) und fast gleichzeitig mit mir EMBERTON (1963). Die beiden erstgenannten Autoren nehmen ursächliche Beziehung zwischen der Anordnung der Chromatophoren im subepithelialen Bindegewebe der Lungendecke und der Schalenbänderung an. HELMCKE zeigt dagegen, daß das Pigment der Chromatophoren nicht für die Schalenbänder verwendet wird und die Musterung der Lungendecke, soweit sie auf Chromatophoren beruht, oft nicht mit der Schalenbänderung übereinstimmt. Zum gleichen Resultat gelangt auch EMBERTON (1963). Da durch Chromatophoren auch andere Farbmerkmale des Weichkörpers hervorgerufen werden, liegt es nahe, sie alle zu untersuchen und auf ihre Beziehungen untereinander und zu den Schalenfarbmerkmalen zu prüfen. Andeutungen über eine eventuelle Parallelität zwischen Lungendeckenpigmentierung und Körpergrundfarbe finden sich bei AUBERTIN und DIVER (1927). Es ergibt sich weiter die Frage, ob die Weichkörperfarbmerkmale in ihrer Konstitution und Verteilung ähnlichen Gesetzen gehorchen, wie sie für die Schalenfarbmerkmale ermittelt worden sind oder diskutiert werden, z. B. hinsichtlich der Erbllichkeit, der Umweltbeeinflussung und der Unterschiedlichkeit der beiden Arten (z. B. LANG, 1904; SCHILDER, 1925; SCHNETTER, 1951; CAIN und SHEPPARD, 1950).

CAIN und SHEPPARD (1952) sind der Meinung, daß die Grundfarbe der Weichteile erblich und in gleicher Weise wie die Schalenfärbungen der Selektion durch Feinde unterworfen ist. Bei HELMCKE (1935) und auch ROTARIDES (1929) finden sich dagegen Andeutungen über eine direkte Beeinflussung der Chromatophoren durch Umweltfaktoren.

Da in den genannten Arbeiten jeweils nur ein Farbmerkmal des Weichkörpers mit den Schalenfärbungen verglichen wird, auch in der Literatur allgemein die Beschreibung seiner Farben und Muster nicht restlos befriedigt, sollen durch populations-statistische Untersuchungen der auffallendsten Weichteilfarbmerkmale und der Schalenfarbmerkmale die Vorstellungen zu den oben angedeuteten Problemen präzisiert werden. Damit

ergeben sich auch bessere Grundlagen für weitere Arbeiten. Die Eignung der Weichteilfarbmerkmale für die populations-statistischen Untersuchungen muß vorher geprüft werden. Aus deren Ergebnissen lassen sich dann aber ebenfalls Rückschlüsse auf die Eigenschaften dieser Merkmale ableiten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, all denen, die mich bei dieser Arbeit unterstützten, zu danken. Für die Anregung zu diesem Thema und das stete Interesse an meiner Arbeit bin ich Herrn Prof. Dr. F. A. SCHILDER verpflichtet. Dank des Entgegenkommens der beiden Direktoren des Staatlichen Museums für Naturkunde – Forschungsstelle – Görlitz, den Herren Dr. K. H. GROSSER und Dr. W. DUNGER, konnte ich die Untersuchungen an diesem Institut durchführen. Letzterem verdanke ich wertvolle Hinweise. Die technischen Kräfte des Museums unterstützten mich bei den oft zeitraubenden technischen Arbeiten. Frau Dipl.-Biologin I. DUNGER erarbeitete die Vegetationsanalysen. Herr W. VIELHAUER stellte mir seine Sammelergebnisse für einen Vergleich zur Verfügung. Einen Teil der histologischen Untersuchungen konnte ich in der Abteilung von Herrn Dr. H. FISCHER im Bezirkskrankenhaus Görlitz erledigen; die Gefrierschnitte fertigte Fräulein CH. ROTHE an. Die Helfer beim Zusammenbringen des Materials sind in den Tabellen 11 und 12 verzeichnet.

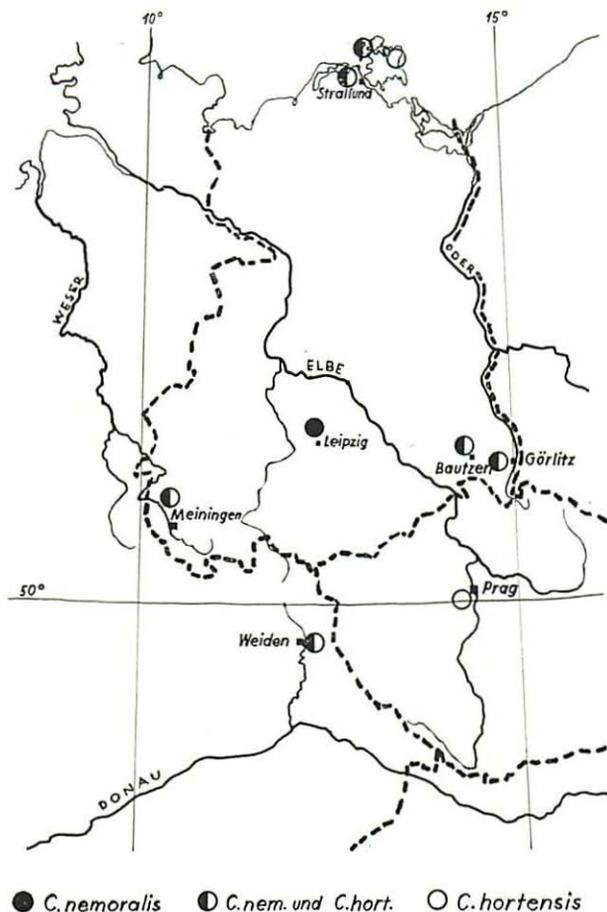
## A. Material und Methode

Für vorliegende Arbeit wurden rund 2000 *Cepaea hortensis* (O. F. Müller) und 5000 *Cepaea nemoralis* (L.) in den Jahren 1957 und 1959 bis 1962 gesammelt. Hauptsammelgebiete waren die Umgebungen von Görlitz und Bautzen. Vergleichssammlungen stammten aus Hiddensee, Rügen, Stralsund, Schekeuditz, Liebenstein, Weiden/Opf. und Umgebung sowie aus der Nähe von Prag (Karte 1).

Die Fundorte werden mit römischen Ziffern bezeichnet, ihre Beschreibung erfolgt im Kapitel C. I. (S. 27 ff.). Eine Orientierung ermöglichen auch die Tabellen 11 und 12 (S. 34 und 36). Die Fundorte sind bei flächiger Besiedlung durch die *Cepaeen* selten größer als 1 ha, in linearer Ausdehnung selten länger als 100 m. Bei der Abgrenzung richtete ich mich vorwiegend nach der Besiedlungsdichte und nach trennenden Elementen, wie Wege, Bäche u. ä. Fundorte mit unterschiedlichen Vegetationskomplexen wurden in Fundstellen unterteilt; individuenreiche Fundorte in Areale von wenigen m<sup>2</sup> (vgl. S. 38).

Die intensiv bearbeiteten Fundorte im Görlitz–Bautzener Gebiet wurden einer gründlichen Absuche unterzogen. Z. B. sammelte ich in einer 1,50 bis 2 m hohen Hecke an einem Stück von 6 m durchschnittlich eine bis zwei Stunden, gleichgültig, ob darin über 100 Exemplare zu finden waren oder nur einige 10. In reinem Brennnesselbestand suchte ich 2 m<sup>2</sup> in 20 Minuten ab, eine gleichgroße mit niedrigem Gestrüpp bewachsene Fläche in einer reichlichen halben Stunde. — Mit dieser Methode hoffe ich, eine Auslese der Bändervarianten durch den Sammler weitgehend vermieden zu haben. Vergleiche meiner Aufsammlungen mit denen meines häufigen Helfers, Herrn W. SACHSE, aus miteinander abwechselnden kleinen Arealen ergeben keine auch nur annähernd gesicherten Unterschiede im Anteil der Bändervarianten. — Die Jungtiere wurden bei den meisten Sammlungen nicht berücksichtigt.

Als erstes erhielt jede *Cepaea* Großbuchstaben (SCHILDER und SCHILDER, 1951) zur Kennzeichnung der Entnahmestelle und eine dazugehörige laufende Nummer mit schwarzem Eisenlack auf ihre Schale geschrieben. Der Lack trocknete schnell



Karte 1. Übersicht über die Entnahmestellen

und widerstand verhältnismäßig gut den Milieueinwirkungen bei den Versuchen in den Freilandterrarien und ebenso dem kochenden Wasser beim Abtöten der Tiere. Auf Grund dieser Kennzeichnung konnte eine individuelle Merkmalsbestimmung vorgenommen und in einer Kartei erfaßt werden.

Schalenmerkmale und Sohlengräuwert bestimmte ich an den lebenden Tieren. Sie wurden zwischen den einzelnen Arbeitsgängen in Schachteln mit Papier aufbewahrt. Nach dem Abtöten in kochendem Wasser wurden die Weichteile mit einem Haken herausgezogen und daraus bei einem Teil des Materials Präparate angefertigt. — Die Bestimmung der Merkmale, die Versuchs- und Präparationsmethoden werden bei den entsprechenden Kapiteln erläutert.

Die Schalen der gesammelten Exemplare und die angefertigten Präparate befinden sich im Staatlichen Museum für Naturkunde in Görlitz.

Das anfallende Zahlenmaterial wertete ich statistisch aus. Dabei kamen zur Anwendung:

1. das Errechnen der Streuung für mehrfache Messungen (WEBER, 1957, S. 67 ff.),
  2. das Prüfen auf das Bestehen eines Zusammenhanges zwischen qualitativen Merkmalsreihen mit der  $m \cdot n$ -Tafel (WEBER, 1957, S. 285—286),
  3. das Bestimmen der dreifachen mittleren Abweichung des Mittelwertes (SCHILDER und SCHILDER, 1951, S. 17),
  4. das Prüfen der Differenz zwischen 2 Häufigkeitsziffern (WEBER, 1957, S. 203 ff. oder — bei sehr großen Stichproben — SCHILDER & SCHILDER, 1951, S. 30 ff.),
  5. die Bestimmung der Mutungsgrenzen für Häufigkeitsziffern (WEBER, 1957, S. 170 ff.),
  6. die doppelte Varianzanalyse z. T. mit Untergruppen (WEBER, 1957, S. 237 ff.).
- Als statistisch gesichert oder signifikant werden Ergebnisse bezeichnet, die mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von  $\leq 1\%$  behaftet sind. Als schwach signifikant gelten solche mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von  $\leq 5\%$ .

Im Text kürze ich den Gattungsnamen *Cepaea* mit C. ab.

## B. Färbungsmerkmale der Weichteile

Die am kriechenden Tier äußerlich in Erscheinung tretende Färbung wird von verschiedenen Komponenten beeinflusst. Die hauptsächlichsten sind die allgemeine Grundfärbung, die Musterung des Rückens und die gelbliche Sprenkelung drüsenreicher Stellen. Von der Färbung verdeckt liegender Weichteile wird die subepitheliale Pigmentierung des Lungendaches mit in die Betrachtung einbezogen, weil sie wegen ihrer Beziehung zur Schalenmusterung interessiert. Andere Färbungen innerer Organe werden nicht berücksichtigt, da sie meist nur wenig nach außen durchsicheren und den Gesamteindruck kaum beeinflussen.

## I. Chromatophorenbedingte Färbungen

### 1. Grundfarbe

Die äußeren Weichteile beider *Cepaea*-Arten unterscheiden sich in ihrem allgemeinen Helligkeitswert. An histologischen Querschnitten durch den Fuß (fixiert mit Zenkers Gemisch oder Formol 1 : 4, Paraffineinbettung, ungefärbt) erkennt man dunkle Pigmentkörnchen im Binde- und Stützgewebe-Komplex. Ihre Anordnung — reihenartig von einer dichter belegten Fläche ausgehend — läßt auf typische, verästelte Chromatophoren in der Größenordnung von  $50 \mu\text{m}$  schließen. Deren Verteilung im Gewebe war bei den von mir untersuchten Tieren teils fast gleichmäßig, teils nach der Sohle zu etwas dichter.

Entsprechend der Pigmentmenge erscheinen die Exemplare verschieden hell bzw. dunkel. Abbildung 1 zeigt einen Querschnitt durch das Hinterende einer dunklen *C. nemoralis*. Im Gegensatz dazu gibt es Tiere, bei denen überhaupt keine dunklen Pigmentkörper zu finden sind.

Beziehungen zwischen Farbklassen der Weichteile für *C. nemoralis* und der Chromatophorenanzahl beschreiben CAIN und SHEPPARD (1952). Sie gehen bei ihren Untersuchungen von der Stirnpartie des Tieres aus.

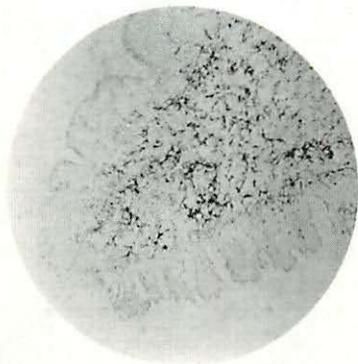


Abb. 1. Querschnitt durch das Hinterende einer dunklen *C. nemoralis*.  
Vergr. 45mal, Zenker, 10  $\mu$ m, ungefärbt

a) Der Graustufenwert der Sohle als Maßstab für die allgemeine Färbung des äußeren Weichkörpers

Die serienmäßige Bestimmung der Grundfarbe erfordert die Entscheidung für eine Vergleichsfläche am Körper, die dem allgemeinen Eindruck weitgehendst entspricht. Ich hielt die Sohle des kriechenden Tieres hierfür geeignet auf Grund vergleichender Betrachtung mit den anderen Teilen des Weichkörpers. Hier tritt der zu untersuchende Faktor auf einer größeren Fläche ziemlich gleichmäßig in Erscheinung, ohne durch farbige Drüsen, darunterliegende Organe, Reflexe auf den Hautrunzeln oder deren besondere Färbung beeinträchtigt zu werden. An einer Anzahl von Aufsammlungen wurde der Wert der Sohlenfärbung als Maßstab für die Allgemeinfärbung geprüft.

Nachdem verschiedene Methoden des Messens ausprobiert worden waren, verwendete ich ab 1959 die im Folgenden beschriebene. Die durch Einlegen in lauwarmes Wasser aktivierten Cepaeen setzte ich an den Grund eines oben offenen Glaskastens. Er war aus 1 mm starkem, leider etwas grünlich getöntem Glas und Leukoplaststreifen hergestellt. Die Cepaeen krochen innen an den Wänden empor; dabei verglich ich, sobald die Lokomotionswellen deutlich waren, die Sohle mit den Stufen der OSTWALDschen Grauleiter, die ich außen anlegte. Da eine Verwendung der zur Farbmeßtafel gehörenden Maske für die Bearbeitung großer Serien zu umständlich war, deckte ich die zu vergleichenden Werte mit Zeige- und Mittelfinger der linken Hand ab (Fig. 1).

Die Messungen wurden zwischen 13.30 Uhr und 15 Uhr etwa 1 m von einem Ostfenster entfernt ausgeführt; um Unterbrechungen zu vermeiden, übernahm eine Hilfskraft die Schreibearbeit. Angesprochen wurden die Grauwertstufen g, i, l, n, p und darüber hinaus > p. Die so gewonnenen Werte wirken im Vergleich zur allein betrachteten Sohle zu dunkel. Der Grund dafür dürfte in der Beschattung des Objektes durch die fensterartige Umrahmung, die um die Stärke der Glasscheibe höher liegt, zu suchen sein.

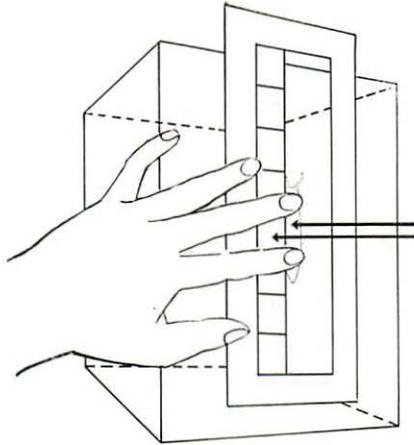


Fig. 1. Das Messen des Sohlengrauwertes. Die Schnecke kriecht innerhalb des Glaskastens. Das Graustufenmaß wird von außen daraufgehaltem. Die Pfeile bezeichnen die zu vergleichenden Flächen

Bei Farbmessungen durch Vergleich sind die Fehlerquellen nicht gering. Sie liegen bei den für diese Arbeit durchgeführten Messungen m. E. hauptsächlich bei den jeweils unterschiedlichen Faktoren: Himmelslicht, Beurteilung, Streckung der Cepaeen während des Kriechens und Wassergehalt des Gewebes (KÜNKEL, 1916; FRÖMMING, 1956). Da die Unterscheidung nach hell, mittel und dunkel genügen soll, wurde von vornherein nicht auf eine übermäßige Verfeinerung der Meßtechnik Wert gelegt.

Zur Prüfung der Genauigkeit der im vorhergehenden beschriebenen Bestimmungsart des Grauwertes diente eine Reihe von Vergleichsmessungen (Tab. 1). Dabei prüfte ich mich selbst durch Wiederholung der Messungen oder verglich die Auffassung einer anderen Person mit meiner eigenen. Teils fanden die Messungen kurz hintereinander statt, teils ruhten die Tiere dazwischen monatelang. Der Fehler beträgt bei den Eigenkontrollen bei 99 % statistischer Sicherheit ungefähr einen Wert, bei 95 % Sicherheit liegt er zwischen einem halben und einem Wert. Bei Zusammenziehung der 6 Meßwerte zu 3 Klassen verringert sich entsprechend die Anzahl der Irrtümer. Aus der Tabelle geht außerdem hervor, daß wahrscheinlich ein Irrtum zwischen hell und mittel seltener vorkommt als zwischen mittel und dunkel, was ganz meinem Eindruck während der Bestimmung entspricht. Bei der populationsstatistischen Auswertung wird darum das Merkmal „hell“ dem Merkmal „nicht hell“ gegenübergestellt. Eventuelle Meßfehler können somit vernachlässigt werden. Die Fehler beim Vergleich durch 2 andere Personen weichen nicht wesentlich ab von denen des Eigenvergleiches, so daß meine Beurteilung wohl als normal angesehen werden darf.

Vor 1959 ließ ich die Cepaeen in einem zylindrischen Glasgefäß kriechen und schätzte die Werte an Hand von Reproduktionen der OSTWALDSchen Grauleiter. Für den Gesamtvergleich bei den Populationsuntersuchungen finden diese Messungen keine Verwendung, innerhalb bestimmter Serien steht ihrer Auswertung nichts entgegen.

Zur Prüfung des Wertes der Sohlenfärbung als Maßstab für die Grundfarbe verglich ich den geschätzten Eindruck des Fußrückens (hier ist die gesamte runzelige Oberfläche des Fußes gemeint) mit den gemessenen

Tab. 1. Kontrollmessungen des Sohlengrauwertes. Fundorte vgl. S. 27 ff.,  
s = Streuung

Fundort	Sammel-Datum	Meß-Datum	Anzahl insgesamt	hell	Klassen mittel	dunkel	messende Person	Mebfehler s. 2,58 s. 1,96
XXXVI	11. 8. u. 2. 10. 1960	12. 8. u. 4. 10. 1960	87	50	31	6	G. Vater	0,88
		6. 1. 1961		50	30	7	G. Vater	
VI	14. u. 15. 9. 1960	Oktober 1960	46	13	26	7	G. Vater	0,74
		17. 12. 1960		14	22	10	G. Vater	
XXIV	29. 7. 1960	1. 8. 1960	52	23	20	9	G. Vater	0,98
		6. u. 17. 1. 1961		20	21	11	G. Vater	
		3. 9. 1960		5	35	11	G. Vater	
IX	2. 9. 1960	6. 1. 1961	51	5	25	21	G. Vater	1,07
		6. 1. 1961		5	28	18	G. Vater	
XXXXVI	8. 9. 1960	3. 10. 1960	93	91	2	—	G. Vater	0,57
		28. 10. 1960		93	—	—	G. Vater	
XXIV	29. 5. 1960	12. 7. 1960	65	16	34	15	G. Vater	1,52
		7. 1. 1961		20	37	8	W. Andres	
		7. 1. 1961		12	39	14	G. Vater	
XX	19. 7. 1959	21. 7. 1959	30	30	—	—	I. Waiblinger	0,57
		21. 7. 1959		30	—	—	G. Vater	

Sohlenwerten. Die bei hellen Stücken öfter sehr auffällige Braunfärbung des Nackens wurde eliminiert. Eine deutliche Korrelation zeigt sich für jede einzelne der bearbeiteten 5 Serien. Die statistische Sicherung wurde für das gesamte Material vorgenommen. Es ergibt sich ein sehr hoher Sicherheitsgrad (Tab. 2).

Tab. 2. Korrelation zwischen den Grautönen von Sohle und Fußrücken

		Sohle			
		hell	mittel	dunkel	
Fußrücken	dunkel			41	41
	mittel	4	43	29	76
	hell	39	7		46
		43	50	70	163

$$\chi^2 = 167,06$$

Bei dunklen Tieren erscheint manchmal der Rücken etwas heller als die Sohle. Teils liegt das wohl an der nicht immer gleichmäßigen Verteilung der Chromatophoren (s. w. oben), teils wird der Gesamteindruck der Oberseite durch die Reflexe an den Runzeln aufgehellt.

Die gut gesicherte Korrelation zwischen den Grauwerten von Sohle und Fußrücken bestätigt die Annahme, daß sich der farbliche Gesamteindruck des Fußes durch Messungen an der Sohle erfassen läßt. Wenn im Folgenden helle, mittlere oder dunkle Tiere bzw. Grundfarben beschrieben werden, so bezieht sich dies stets auf die Ergebnisse der Sohlenbestimmungen.

CAIN und SHEPPARD (1952) messen ebenfalls die Körperfarbe von *C. nemoralis* und reduzieren dabei wie ich die Farbwerte auf Graustufen; jedoch beurteilen sie die allgemeine Körperfarbe nach der Stirn des Tieres, die ich dafür nicht geeignet halte. In der zitierten Arbeit zeigen Abbildungen von histologischen Schnitten die Ansammlung von Chromatophoren im Unterhautbindegewebe, wie sie nach meinen Untersuchungen die oft abweichende Färbung der oberen Kopf- und Nackenpartie verursachen. Deshalb behandle ich diese als besonderes Merkmal (S. 19 ff.).

Manchmal ist die Sohle ungleichmäßig gefärbt. Wie AUBERTIN (1927) fand ich dann bei *C. nemoralis* den hinteren Teil etwas dunkler als den vorderen und bei *C. hortensis* den vorderen Teil etwas dunkler als den hinteren. Im Gegensatz zu AUBERTINs Untersuchungen überwiegt in meinen Serien die gleichmäßige Färbung der Sohle. Auch betrug der Unterschied im Dunkelheitsgrad nur sehr selten eine Stufe der Grauleiter. Öfter fand ich, wie FRÖMMING (1954) beschreibt, bei *C. nemoralis* einen dunkleren Sohlenrand. Bei den Messungen wurde dieser nicht berücksichtigt.

Bei den populations-statistischen Untersuchungen im Kap. C. werden als Merkmale der Weichteile nur die Grauwerte bearbeitet, nicht aber die Farbtönungen. Diese beobachtete ich an einigen *C. nemoralis*-Serien der Jahre 1960/61 von den Fundorten VI, IX, XXIV und XXVI (Oberlausitz) und an einigen *C. hortensis*-Serien von 1959 aus XVII, XIX, XX und XXI (Oberlausitz). Dabei notierte ich die Farbbezeichnungen hellocker, ocker, bräunlich, braun, braungrau, beige, hellgrau, gräulich, dunkelgrau und schwarz. — Für die vergleichenden Betrachtungen werden diese auf ocker, braun, braungrau und grau reduziert. Im Vergleich mit den Grauwerten zeigt jede Serie eine Korrelation, nach der Tiere mit heller Grundfarbe vorwiegend ockerfarben sind, diejenigen mit dunkler Grundfarbe vorwiegend grau. Vergleichbare Serien wurden zu Tabelle 3 a und b zusammengefaßt. Die Korrelationen lassen sich gut sichern.

Tab. 3 a und b. Korrelation zwischen Grauwert und allgemeinem Farbton des Fußes. Summe = Anzahl der Messungen

a. <i>C. nemoralis</i>					
Farbtöne					
Grauwerte	ocker	braun	braungrau	grau	Summe
> p			3	8	11
p		5	5	26	36
n		2	15	21	38
l	2	12	17	17	48
i	14	20	1	9	44
g	6	10		4	20
	22	49	41	85	197

b. <i>C. hortensis</i>					
Farbtöne					
Grauwerte	ocker	braun	braungrau	grau	Summe
dunkel			2	4	6
mittel	6	7	4	5	22
hell	104	5	5	1	115
	110	12	11	10	143

$\chi^2 = 100.41$

$\chi^2 = 85.52$

In dieser Beziehung fügt sich die braune Pigmentierung des Nackens nicht ein, sie tritt besonders auffallend bei hellen Tieren in Erscheinung.

Vollständig braune Tiere wurden nicht besonders häufig gefunden, sie sind vorzugsweise den mittleren Grauwerten zuzuordnen. Bemerkenswert ist, daß es auch eine Reihe hellgrauer Tiere mit heller Sohle gibt.

Zwischen *C. hortensis* und *C. nemoralis* besteht ein gradueller Unterschied in der Ausprägung der bunten Farben. Der kräftige Ockerton, häu-

fig bei hellen *nemoralis*, scheint bei *hortensis* selten zu sein. Die hellen Tiere dieser Art sind meist hellocker, beige oder hellgrau. Ein absoluter Unterschied besteht aber nicht. Beispielsweise sind sich die hellen Cepaeen beider Arten vom Fundort XXXVIII bei Liebenstein im Farbton sehr ähnlich.

Die hellen Tiere zeigen also häufig ockerfarbene Töne, die mittleren braune und graue, die dunklen graue. Die Farben sind bei *C. nemoralis* oft kräftiger als bei *C. hortensis*.

In der Literatur sind, wie zu erwarten, die Farbangaben unterschiedlich. Eine Reihe von Autoren geben eine oder wenige Farbbezeichnungen an, die die Variationsbreite nur teilweise erfassen. *C. nemoralis* bezeichnen PFEIFFER (1821), NEUMANN (1832), VON SECKENDORF (1846) und GOLDFUSS (1900) „gelblich-grau“ bzw. „gelbgrau“, STEIN (1850) „gelbgrünlich“, MOQUIN-TANDON (1855) „von einem schwärzlichen Braun“, LEHMANN (1873) und CLESSIN (1884) „gelbgrau, graugrün oder milchweiß“. Andere Autoren umreißen die Variationsbreite von weiß oder hellgrau bis dunkelgrau z. T. die gelblichen Färbungen mit einbegreifend (TAYLOR, 1910; ROSSMÄSSLER, 1835; SCHOLTZ, 1843; FRÖMMING, 1954; CAIN und SHEPPARD, 1952).

Die *C. hortensis* wird von den meisten Autoren als gelblich-grau beschrieben, z. B. ROSSMÄSSLER (1835), SCHOLTZ (1843), MOQUIN-TANDON (1855), LEHMANN (1873) und CLESSIN (1884) geben außerdem noch silbergrau an. PFEIFFER (1821), NEUMANN (1832) und VON SECKENDORF (1846) schreiben „fahl oder hellgrau“, STEIN (1850) „gelblichgrün“, HARTMANN (1840), TAYLOR (1911) und AUBERTIN (1927) weisen auf die variable Färbung hin.

Die Sohlenfarbe wird von einigen Autoren besonders aufgeführt. LEHMANN (1873), CLESSIN (1884) und TAYLOR (1911) scheinen die Ansicht zu haben, sie sei heller als der übrige Körper, während ROSSMÄSSLER (1835), SCHOLTZ (1843) und FRÖMMING (1954) die Variationsbreite ähnlich wie bei ihren Tierbeschreibungen erfassen. Sie bringen aber nicht zum Ausdruck, daß die Sohle mit anderen Körperteilen im Farbverhalten parallel geht.

#### b) Der Graustufenwert der Sohle während der Individualentwicklung

Um eine Population exakt beurteilen zu können, muß bekannt sein, ob die Färbung der jungen Tiere schon derjenigen der erwachsenen entspricht. TAYLOR (1910) gibt an, daß die *C. nemoralis* mit dem Alter dunkler werden. CAIN und SHEPPARD (1952) halten eine Nachdunklung während der Individualentwicklung nicht für wahrscheinlich. Ich prüfte vier größere *C. nemoralis*-Aufsammlungen von jeweils einem eng begrenzten Areal der Fundorte VI, IX, XXIV und XXVI (Oberlausitz), in

Tab. 4. Vergleich der Anteile von hellen *C. nemoralis* bei Juvenilen und Adulten in einem jeweils eng begrenzten Areal. D = Differenz der Prozentwerte,  $s_D$  = mittlere Abweichung der Differenz, Fundorte vgl. S. 27 ff.

Fundort	Jahr	Entwicklungsstufe	Anzahl insges.	hell	hell in %	Statistische Sicherung	
						$D < 2,58 \cdot s_D$	$D > 1,96 \cdot s_D$
VI	1960	juv.	40	17	43	$18 < 22$	$18 > 17$
		ad.	99	24	24		
IX	1960	juv.	30	9	30	$23 > 16$	
		ad.	132	9	7		
XXIV	1960	juv.	40	12	30		
		ad.	112	34	30		
XXVI	1960	juv.	33	26	79	$23 < 28$	$23 > 21$
		ad.	45	25	56		

Tab. 5. Vergleich zwischen den Sohlengrauwerten juveniler *C. nemoralis* aus dem Fundort IX bei Görlitz und denen der herangewachsenen Exemplare nach einjähriger Haltung im Terrarium. D und  $s_D$  s. Tab. 4

Meß-Datum	Anzahl		hell in %	D $< 2,58 \cdot s_D$
	insges.	hell		
12. 12. 1960	62	33	52	Vergleich der beiden sich am nächsten stehenden Werte $37 > 24$
13. 12. 1960	64	38	59	
9. 12. 1961	47	5	11	
13. 12. 1962	47	7	15	

denen Jungtiere von ungefähr 1 cm Schalen-„diameter“ an (vgl. SCHILDER und SCHILDER, 1953, S. 16) mit aufgenommen wurden (Tab. 4). In drei Stichproben erwies sich der helle Anteil bei den Juvenilen signifikant bzw. schwach signifikant höher als bei den Adulten. Dieses Ergebnis gestattet die Vermutung, daß die dunklen adulten Individuen ihre endgültige Färbung erst im Laufe ihrer späteren Entwicklung erhalten.

Um dieses an heranwachsenden Tieren nachweisen zu können, wurden an dem Fundort IX (Görlitz) mit vorwiegend dunklen *C. nemoralis* am 14. 10. 1960 sehr kleine bis kleine Exemplare gesammelt und nach zweimaliger Messung am 12. und 13. 12. 1960 ein Jahr lang im Zimmer gehalten. — Der Anteil der hellen Tiere ist nach einem Jahr Haltung statistisch gesichert niedriger (Tab. 5).

Unter Berücksichtigung der Beobachtungen an den Populationen im Freiland halte ich es für berechtigt, die Verdunklung als Wachstumserscheinung zu erklären. Es könnte aber auch die versuchsbedingte Umweltveränderung im gleichen Sinne wirken. Jedenfalls verwende ich bei den nachfolgenden populations-statistischen Untersuchungen nur adulte Cepaeen für die Charakteristik der Populationen nach den Weichteilfarbmerkmalen.

c) Der Graustufenwert der Sohle bei Umweltveränderungen

Nach Ausschaltung der Juvenilen gehört zur Beurteilung der Populationen im Freien das Verhalten der Färbung der Adulten gegenüber Umwelteinflüssen. Um davon Kenntnis zu gewinnen, wurden die Cepaeen in Freilandterrarien mit unterschiedlicher Vegetation gehalten. Die Lebensbedingungen sollten dabei einseitiger, als sie die Tiere gewöhnlich im Freiland vorfinden, gestaltet werden.

Die erste Gruppe erhielt Salatbepflanzung, die zweite Erde ohne höhere Pflanzen und die dritte — angenähert an natürliche Verhältnisse — Brennesselvegetation. Für jede Behandlungsart richtete ich je ein Terrarium für *C. hortensis* und *C. nemoralis* ein. Während der Versuchsdauer wurden sie von allen unerwünschten höheren Pflanzen freigehalten und in Trockenperioden wöchentlich ein- bis zweimal besprengt. Die Schnirkelschnecken in den Erdterrarien erhielten als Futter rohe oder gekochte Makkaroni, Haferflocken, Brot und schließlich, da sie diese Nahrung — soweit es kontrollierbar war — nicht annahmen, rohe Kartoffeln.

Von den Versuchen der Jahre 1959/60 verlor ich leider im zweiten Jahr durch mutwillige Zerstörung der Käfige so viele Tiere, daß die übrigen eine Auswertung nicht mehr zuließen. Eine deutlich in Erscheinung tretende Umfärbung ließ sich an dem Restmaterial nicht feststellen. 1962 setzte ich noch einmal eine Versuchsserie an, die allerdings nur eine Vegetationsperiode umfassen konnte. Dazu wurden die *C. hortensis* am 6. 5. am Fundort XXIX bei Muschelwitz und die *C. nemoralis* am gleichen Tage am Fundort XXVIII bei Bolbritz gesammelt, jedes Exemplar in der Zeit vom 16. bis 22. 5. dreimal gemessen und am 29. 5. alle in die vorbereiteten Terrarien im Museumsgarten eingebracht. Bei der Zuordnung zu den 3 Gruppen wurden die einzelnen Grauwertvarianten ungefähr gleichmäßig verteilt. Leider fand ich trotz Sicherungsmaßnahmen am 3. Juli die Salat- und Erdterrarien wieder zerstört vor. Aus den letzteren war der größte Teil der Versuchstiere entwichen; die verbliebenen sammelte ich ein und brachte sie am 7. 7. auf dem Balkon des Museums in jeweils entsprechend eingerichteten Terrarien unter. Die Brennesseltiere verblieben weiter im Garten. Am 18. 10. wurde der Versuch abgebrochen, die Tiere wie üblich verwahrt und vom 12. bis 15. 12. je dreimal gemessen.

Tab. 6. Sohiengrauwert nach verschiedenen Behandlungen. Versuchsdauer: eine Vegetationsperiode.  $3 \cdot N$  = Anzahl der Messungen im Frühjahr bzw. Herbst,  $\bar{x} \pm \sigma_x$  = Mittelwert  $\pm$  mittlere Abweichung,  $D$  = Differenz

Art	Behandlung	3 · N	Frühjahrs-	Herbst-	statistische Sicherung
			$\bar{x} \pm \sigma_x$	$\bar{x} \pm \sigma_x$	
hort.	Brennessel	69	2,159 ± 0,055	2,434 ± 0,048	0,275 > 3 · 0,074
	Salat	60	2,250 ± 0,065	2,666 ± 0,037	0,416 > 3 · 0,075
	Erde	18	2,388 ± 0,096	2,333 ± 0,096	0,055 < 3 · 0,133
nem.	Brennessel	45	6,133 ± 0,109	6,422 ± 0,102	0,289 < 3 · 0,149
	Salat	75	6,440 ± 0,073	6,933 ± 0,067	0,493 > 3 · 0,099
	Erde	27	5,111 ± 0,133	5,296 ± 0,064	0,185 < 3 · 0,148

Bei der Messung des Grauwertes der Sohle sprach ich in diesem Falle auch die Zwischenwerte an, so daß 11 Meßwerte verrechnet werden konnten. Sie wurden von hell nach dunkel von 1 bis 11 numeriert. Die Streuun-

gen der je 3 Messungen liegen um 0,5, d. h. man könnte damit rechnen, daß der „wahre Wert“ ungefähr in  $\frac{2}{3}$  der Fälle getroffen worden ist. Beim Betrachten der einzelnen Messungen im Frühjahr und Herbst ist ein Unterschied nicht auffallend. Auch die Differenzen der aus den 3 Parallelmessungen gewonnenen Mittelwerte (Tab. 6) sind so gering, daß sie in der für die Populationsuntersuchungen benutzten Klasseneinteilung nicht in Erscheinung treten würden.

Ich schließe aus den Versuchen, daß ein für meine Populationsuntersuchungen bemerkbarer Farbwechsel am adulten Individuum innerhalb einer Vegetationsperiode nicht eintritt und gründe darauf den Vergleich der Populationen.

Die statistisch gesicherten geringen Differenzen bringen vermutlich eine leichte Verdunklung der Tiere in den Brennessel- und Salatterrarien zum Ausdruck. Eine Nachdunkelung der Salat- und Brennesseltiere, die einen stärker beschatteten Lebensraum als im Freiland hatten (Käfige, dicht wuchernde Pflanzen), steht den Ergebnissen der Populationsuntersuchungen im Folgenden nicht entgegen. Die Erdtiere waren am Anfang starker Besonnung ausgesetzt und verhielten sich während des gesamten Versuches inaktiv.

## 2. Lungendeckenpigmentierung

Die subepitheliale Pigmentierung der Lungendecke wurde bisher wegen ihrer Beziehung zu der Bänderung der Schale bearbeitet (DISTASO, 1908; ROTARIDES, 1929, 1932; AUBERTIN und DIVER, 1927; HELMCKE, 1933, 1935; EMBERTON, 1963). Bei AUBERTIN und DIVER und bei ROTARIDES finden sich aber Bemerkungen, die auch eine Beziehung zur allgemeinen Körperfärbung vermuten lassen.

### a) Beschreibung des Merkmals

Das subepitheliale Pigment in den Chromatophoren unterschied ich von dem epithelialen, der Schalenbänderung entsprechenden Pigment auf Grund der Färbung. Die Chromatophoren wirken meist schwärzlich bis dunkelbraun, die Pigmente des Epithels leuchtend kastanienbraun (HELMCKE, 1935). Da sich beide Elemente auch in der Konsistenz der Färbung unterscheiden – das braune Epithel wirkt transparent –, machte eine Trennung mit unbewaffnetem Auge oder mit Hilfe einer Lupe (8fache Vergrößerung) meist keine Schwierigkeiten. Die Präparate stellte ich aus den in kochendem Wasser abgetöteten und aus der Schale gezogenen Weichteilen her, indem ich die Lungendecken am Mantelrande, an den seitlichen Verwachsungsstellen und mit einem Schnitt quer über die Nierenspitze hinweg abtrennte. Mit Wasser auf Objektträger gebracht und ausgebreitet, trockneten die Präparate auf diesen fest an.

Ich unterschied 5 Gruppen:

1. Es ist keine schwärzliche Stelle im Präparat zu sehen.
2. Es zeigen sich nur sehr wenig und sehr zarte schwärzliche Stellen (Abb. 2 a).
3. Es ist geringe Pigmentierung vorhanden, die entweder aus kleinen, intensiv pigmentierten Stellen oder aus größeren zart angelegten Flecken oder Pigmentansammlungen entlang der Adern besteht (Abb. 2 b).
4. Es finden sich große, kräftig pigmentierte Flecken, die auch durch Adernpigmentierung und kleinere dazwischenliegende Fleckchen verbunden sind (Abb. 2 c).
5. Ein größerer Teil der Lungendecke ist zusammenhängend pigmentiert (Abb. 2 d).

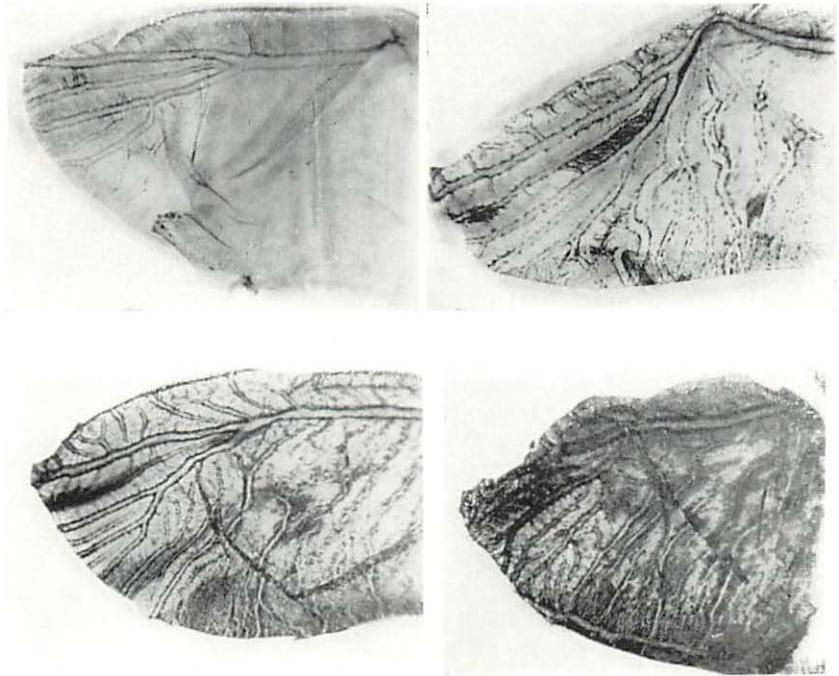


Abb. 2 a—d. Pigmentmenge und Musterung der Lungendecken von *C. nemoralis* (zur Erläuterung der Gruppeneinteilung).

- |  |            |
|--|------------|
| a) kaum Pigment                          | = Gruppe 2 |
| b) kleine Flecken und Adernpigmentierung | = Gruppe 3 |
| c) größere Flecken                       | = Gruppe 4 |
| d) zusammenhängende Flächen              | = Gruppe 5 |
- (genauere Erläuterungen siehe im Text)

Auf Objektträger angetrocknete Präparate, Vergr. ungefähr 3mal

Die beiden ersten gelten als helle, die drei letzten als dunkle Gruppen. Die Übergänge zwischen den drei letzten sind mehr oder weniger kontinuierlich. In manchen Fällen ist auch die Zuordnung zu 2 oder 3 nicht leicht zu entscheiden. In der Praxis wird dabei meist bei Populationen mit vorwiegend dunklen Lungendecken eher ein Präparat zu viel den hellen Gruppen zugeordnet und bei hellen Populationen umgekehrt. Es werden also eventuell Unterschiede im Anteil der hellen durch Zuordnungsfehler verwischt, aber nicht dadurch hervorgerufen.

#### b) Verhalten bei Salatfütterung

Für die Vergleiche zwischen Grundfarbe und Lungendeckenpigmentierung adulter Tiere interessiert der Umwelteinfluß auf die Chromatophoren des Lungendaches. ROTARIDES (1929) konstatiert auf Grund einer gewissen Gleichheit der Pigmentierung innerhalb der Populationen und Unterschieden zwischen diesen die Umweltbezogenheit der Pigmentmenge. Bei HELMCKE (1935) findet sich eine Angabe über den Einfluß der Nahrung: durch Salatfütterung soll das Lungendach in seiner ganzen Ausdehnung mit einer neugebildeten Schicht von Chromatophoren unterlagert werden. Nähere Angaben über Material und Versuchsablauf fehlen allerdings.

Die Ansicht über eine so deutliche Pigmentvermehrung durch einen Umweltfaktor erschien mir der Nachprüfung wert. Für den ersten Versuch verwendete ich 6 adulte und 2 juvenile *C. nemoralis* vom 7. 5. 1960 vom Fundort XXIV bei Kleinwelka. Er begann am 10. 5. 1960 und endete am 8. 11. des gleichen Jahres. Die beiden Jungtiere waren inzwischen erwachsen geworden. Jede Schnecke kam dabei in einen mit feuchtem Fließpapier ausgelegten und mit Gaze abgedeckten Blumentopf. Durchschnittlich aller 2 Tage wurde mit Salat gefüttert und das Fließpapier befeuchtet. Die einzelnen Tiere fraßen den Salat recht unterschiedlich. Ich gehe aber darauf nicht weiter ein, da sich bei keinem Exemplar eine zusammenhängende, dichte Schicht von Chromatophoren gebildet hatte. Der Vergleich der Lungendecken-Präparate der Versuchstiere mit denen einer Stichprobe vom gleichen Fundort und Jahr ergibt eine gute Übereinstimmung in der anteilmäßigen Zusammensetzung der Dunkelheitswerte. Die Anteile der beiden hellen Gruppen insgesamt ähneln sich sehr (Tab. 7). Gruppen 3 und 4 erreichen in der Stichprobe wie im Versuch die höchsten Anzahlen. Wegen der wenigen Versuchstiere können diese Ergebnisse jedoch auch zufällig sein.

Den 2. Versuch führte ich mit reichlicherem Material durch und verwendete dafür nur Jungtiere, z. T. noch recht kleine, in der Meinung, daß die Salatkost noch am ehesten auf das sich entwickelnde Individuum Einfluß haben könnte. Auch wählte ich die Tiere aus einer *C. nemoralis*-

Population, deren hoher Anteil an hellen Lungendecken mir bekannt war, um eine Verdunklung geringeren Ausmaßes zu erkennen.

Das Material wurde Anfang August im Fundort XXIX bei Muschelwitz (*hortensis*) und in XXXVII auf Hiddensee (*nemorialis*) gesammelt. Am 7. 8. 1962 begann der Versuch und endete am 19. 11. 1962. Die Tiere lebten währenddessen in mit Gazedecken abgedeckten Vollglasaquarien in einem Zimmer 0,5 m bis 2 m von einem Ostfenster entfernt. Außer dem Futter standen den Schnecken Kalksteinbrocken zur Verfügung. Dicke Lagen feuchten Filterpapiers auf den Gazedecken trugen zur Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bei. Wöchentlich zweimal wurden die Tiere gefüttert und die Aquarien gereinigt. Für jede Art waren 4 Aquarien vorgesehen, die am Anfang mit je 25 *C. hortensis* und je 20 *C. nemoralis* besetzt waren. Jeweils drei Aquarien wurden nur mit Salat beschickt, das 4. als Kontrollaquarium mit gemischtem Futter, welches vorzugsweise aus abgestorbenen Brennesselstengeln, frischen Brennesselblättern und Mohrrüben bestand. Die Verluste in den Salataquarien waren höher als in denen mit gemischtem Nahrungsangebot. Die Tiere wuchsen während der Versuchszeit, zwei *C. nemoralis* erreichten das ausgewachsene Stadium.

Der Vergleich der nach Versuchsende hergestellten Lungendecken-Präparate mit denen der Stichproben aus den Fundorten ergibt folgendes Bild (Tab. 7): Bei den *C. hortensis* entspricht der Anteil an hellen Lungendecken bei den Salattieren insgesamt fast dem der Stichprobe aus dem Fundort. (Sie ist im Unterschied zu der *nemorialis*-Sammlung erst bei

Tab. 7. Vergleich der Lungendeckenpigmentierung (helle in %) zwischen der Stichprobe des jeweiligen Fundortes und den Versuchstieren. Fundorte vergl. S. 27 ff.

Art	Fundort	Behandlung	Jahr	Entwicklungsstufe	Anz. insg.	hell in %	stat. Sicherung der Differenz	
							$D < 2,58 \cdot s_D$	
<i>C. nemoralis</i>	XXIV	Stichprobe Töpfe	1960	ad.	110	17	nicht signifikant	
			1960	ad.	8	13		
<i>C. nemoralis</i>	XXXVII	Stichprobe Stichprobe Salataquarien insgesamt Salataquarium I Salataquarium II Salataquarium III Brennesselaquarium	1961	ad.	34	100	18,3 > 17,6 20,2 > 12,5	
			1962	juv. u. ad.	93	82		
			1962	juv. (u. ad.)	39	62		
						15		46
						12		58
<i>C. hortensis</i>	XXIX	Stichprobe Salataquarien insgesamt Salataquarium I Salataquarium II Salataquarium III Brennesselaquarium	1962	juv. u. ad.	97	37	nicht signifikant	
			1962	juv.	40	33		
						10		30
						13		38
						17		41
						22		41

Versuchsende im November 1962 entnommen worden.) Der Prozentsatz heller Präparate von den Tieren des Kontrollaquariums läßt auf keine unterschiedliche Reaktion dieser Versuchsgruppe schließen. Die meisten Präparate gehören in jedem Fall zu der Gruppe 3.

Bei den *C. nemoralis* sind die Ergebnisse nicht so eindeutig. Der Anteil der hellen Lungendecken bei den Salattieren ist signifikant geringer als bei denen der Stichprobe. Die Tiere im Vergleichsaquarium unterscheiden sich aber nicht von denen aus den Salataquarien, so daß allgemein die Versuchstiere geringeren Anteil heller Lungendecken aufweisen. Eine Beeinflussung durch Salatfütterung ist danach auch bei diesen *C. nemoralis* nicht festzustellen. Die Nachdunklung der Versuchstiere ist verhältnismäßig gering. Der Hauptanteil der Lungendecken liegt bei diesen wie auch bei der Stichprobe von 1962 in Gruppe 2. Die Verdunklung braucht auch nicht durch die Versuchsbedingungen hervorgerufen zu sein; denn die Aufsammlung von 1961 unterscheidet sich ebenfalls durch signifikant höheren Anteil an hellen Lungendecken von der von 1962. Der Hauptanteil der Präparate gehört in diesem Falle zu der Gruppe 1. Damit zeigt sich schon in der Freilandpopulation die Tendenz zum Dunklerwerden. Sie kann sich während des Versuches durch Heranwachsen der neuen Generation nur weiter ausgeprägt haben oder auch durch die versuchsbedingte Umweltveränderung verstärkt worden sein.

Abschließend sei betont, daß eine Unterlagerung der Lungendecke mit Chromatophoren, wie sie nach HELMCKE (1935) bei Salatfütterung erfolgen soll, bei meinen Versuchen in keinem Fall eingetreten ist. Auch sonst läßt sich kein sicherer Anhaltspunkt für eine Umweltbeeinflussung der Lungendeckenpigmentierung gewinnen.

### 3. Rückenmusterung

Wie schon erwähnt (S. 10), hebt sich die Färbung der Kopf- und Nackenpartie vom übrigen Körper ab. Histologische Schnitte (Formol 1 : 4 oder Zenker; Paraffin) zeigen in der Schicht der Hautdrüsen bräunliche Pigmente, deren Anordnung auf stark verästelte Chromatophoren schließen läßt (Fig. 2).

Ihre Lage in bezug auf die Hautrunzeln kann am gleichen Tier und individuell verschieden sein. Makroskopisch ergeben sich daraus unterschiedliche Muster.

Für die populations-statistischen Untersuchungen der Musterung wurde die Rückenhaut aus den gekochten Weichteilen isoliert. Dazu führte der Schnitt am eingestülpten Vorderteil seitlich entlang bis zum Kopf, quer stirnseits der Fühler und wieder seitlich bis zum Mantelrand zurück und quer an diesem entlang. Die von Schleim und Fettgewebe befreite Haut wurde mit der Unterseite auf einen angefeuchteten Objektträger gedrückt und das Präparat getrocknet. Die Betrachtung erfolgte mit dem Stereomikroskop bei 10- oder 16facher Vergrößerung am wieder-aufgeweichten Präparat, welches mit Nadeln auseinandergezogen wurde.

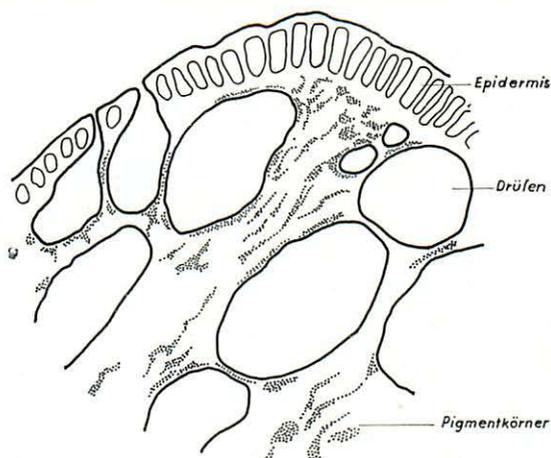


Fig. 2. Chromatophoren in der Nackenhaut von *C. nemoralis*. Querschnitt, etwas schematisiert. Vergr. 380mal. Zenker, 5  $\mu$ m, ungefärbt

Die Musterung war nicht immer deutlich ausgeprägt, aber meist ließ sie sich auf 4 Typen zurückführen.

1. Facetten: Das Pigment ist vorzugsweise in den Runzeln angehäuft, die Rinnen bleiben hell. Das Muster wirkt facettenartig (Fig. 3 a).
2. Netz: Das Pigment liegt unter den Rinnen und fehlt in den Runzeln oder ist dort nur gering vorhanden. Es bildet ein netzartiges Muster (Fig. 3 b).
3. Kontur: Die Seiten der Runzeln sind am kräftigsten pigmentiert, so daß sie konturiert erscheinen (Fig. 3 c).
4. Fläche: Das Pigment ist verhältnismäßig gleichmäßig über Runzeln und Rinnen verteilt. Es entsteht eine braune Fläche ohne erkennbare Zeichnung.

Pigmentarmut zeigt sich durch schwach ausgebildete Muster oder durch unregelmäßige punktartige Verteilung des Farbstoffes. Auch ist manchmal makroskopisch gar kein Pigment festzustellen. Bei den populationsstatistischen Untersuchungen fasse ich diese Fälle unter der Rubrik „Mangel an Pigment“ zusammen. Die Farbtönung blieb bei den folgenden Untersuchungen unberücksichtigt, sie schwankt von hell rotbraun bis fast schwarz.

Die Variabilität der Musterung der Rückenhaut wurde m. W. bisher noch nicht beachtet. FRÖMMING (1954) führt in seiner Beschreibung der Färbung des Weichkörpers nur ein Muster – die Pigmentierung der Runzeln – als allgemeingültig an.

Der Rückenstreif besteht aus Runzelreihen, die nur wenig oder kein Pigment enthalten und sich in den Präparaten meist deutlich von den benachbarten Teilen abheben. Durch eine Ansammlung von gelblich-weißlichen Drüsen fällt er am lebenden Tier oft noch stärker in die Augen. Es sind 1, 3 und selten auch 5 Runzelreihen an der Streifbildung beteiligt. Einen 2 Reihen umfassenden Streifen halte ich, genau wie unterbrochene oder wellig verlaufende, für abnorm. Dagegen sind Übergänge von vorn nach hinten vom einreihigen zum dreireihigen Streif häufig und ebenso seine Einmündung in eine breitere pigmentfreie Zone vor dem Mantelrand, die ich mit „Hof“ bezeichne. Pigmentarmut der Rückenhaut bedingt natürlich auch ein Verschwinden des Streifens. Seltener ist die Rückenmitte gleichmäßig, d. h. ohne Aussparung, pigmentiert. Nie fand ich dagegen einen dunklen Streif, wie es nach FRÖMMING (1954) möglich ist. Auch in der Literatur wiederholt sich diese Angabe nicht. ROSSMÄSSLER (1835) und AUBERTIN (1927) beschreiben nur einen helleren unpigmentierten Streif; TAYLOR (1910) beschreibt ihn als „gewöhnlich heller“.

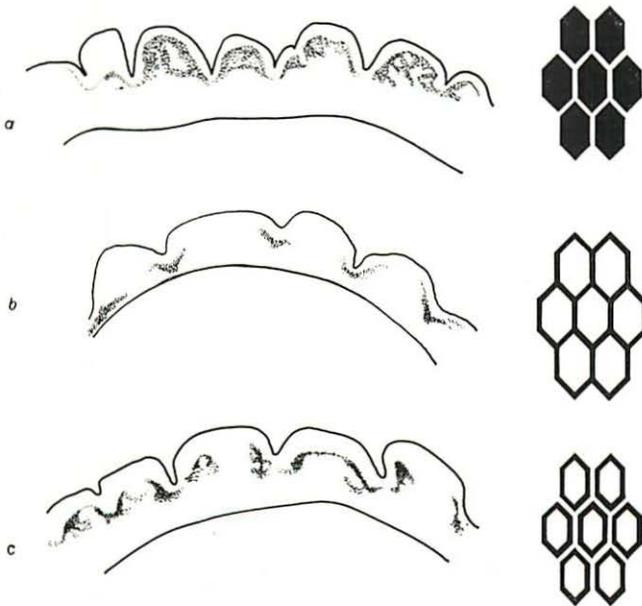


Fig. 3. Die Musterungen der Rückenhaut. Links: Querschnitt (schematisiert), Vergr. 26mal; rechts: Aufsicht (Schema)  
 a. Facetten, b. Netz, c. Kontur

## II. Gelbe Drüsen

Eine genaue Betrachtung der äußeren Färbung von *C. nemoralis* läßt an vielen Exemplaren einen gelblichen Schimmer an bestimmten Stellen der Haut immer wieder feststellen. In einer Anzahl von Beschreibungen des Weichkörpers wird mehr oder weniger deutlich ein gelbliches oder grünliches Färbungselement mit angesprochen. Bei einigen Autoren ist es sehr wahrscheinlich, daß damit die weiter unten beschriebenen Elemente gemeint sind. So steht bei ROSSMÄSSLER (1835) über *C. nemoralis* „an den Seiten über der Sohle oft gelb gefleckt“, bei LEHMANN (1873) „Sohlenrand zitronengelb angesprengt“, bei CAIN und SHEPPARD (1952): an gewissen Individuen ist überall eine Anhäufung von Gelb. Den Mantelwulst der *C. nemoralis* beschreibt MOQUIN-TANDON (1855): grünlich, mit sehr gedrängten gelben Punkten —, bei *C. hortensis* dagegen: mit gelblichmilchigen Punkten — und im übrigen: milchig punktiert. Nach TAYLOR (1911) ist der Mantel aber auch bei *C. hortensis* manchmal deutlich gelblich oder grau mit gelblichen Flecken.

Nach meinen Beobachtungen konzentriert sich das Gelb bei *C. nemoralis* an der Oberseite des Fußendes, am Fußrand, am Rückenstreif und besonders am Mantelwulst. Eine grünliche Färbung resultiert aus der gelben Komponente und dunkler Grundfarbe. Der abgeschiedene Schleim von gelben Tieren ist ebenfalls kräftig gelb. Nicht bei allen Populationen finden sich diese Merkmale deutlich, und ebenso zeigen sich Unterschiede zwischen den Individuen der gleichen Population. An in Aquarien gehaltenen Tieren beobachtete ich ein Verblässen der Gelbfärbung innerhalb kurzer Zeit.

Eine ähnliche, kräftig gelbe Färbung konnte ich bei keiner *C. hortensis* feststellen, obgleich sich beide Arten nicht grundsätzlich unterscheiden.

Da es sich dabei allem Anschein nach um gelbe Drüsen handelt, wurden einige histologische Untersuchungen vorgenommen. Das Material stammt vom Fundort XLI bei Schkeuditz aus den Jahren 1961 und 1962. Bearbeitet wurde nur das Fußende von schon äußerlich deutlich gelb gefärbten Tieren. Anfänglich betäubte ich diese in  $\frac{1}{2}\%$ iger Cocainlösung, ehe ich das Untersuchungsobjekt abschnitt. Später trennte ich das Hinterende des Fußes mit einem schnellen Schnitt ab und tötete das Tier sofort darauf in kochendem Wasser.

An dieser Stelle möchte ich eine Beobachtung mitteilen, deren Ergebnisse durch die Anatomie der Schnecken erklärlich sind und hätten vorausgesehen werden können. Aber da auch MARENBACH (1940) und KUBISTA (1954) Versuchsschnecken durch Köpfung „töten“, ist vielleicht das Folgende nicht ganz überflüssig. Außerdem mag es den experimentierenden Physiologen und Psychologen interessant sein. Bei den ersten Versuchen, lebende Gewebe zu erhalten, ließ ich einige *C. nemoralis* decapi-

tieren, von denen zwei dann durch ein Mißverständnis in einer Schachtel aufgehoben wurden. Nach Wochen fand ich sie in zurückgezogenem Zustand darin und weckte sie mit warmem Wasser auf. Bei einem Exemplar war der Schnitt dicht hinter den Fühlern geführt worden und die Wunde schien gut verheilt, es kroch in normaler Schnelligkeit, auch Hindernisse überwindend, davon. Das andere Exemplar war auch am Eingeweidesack verletzt. Es kroch nur noch langsam im Kreis umher.

Die Untersuchungen am Fußende erfolgten einmal an lebendem Gewebe, welches mit der Rasierklinge geschnitten war, in 0,64%iger Kochsalzlösung. Zum anderen wurden mit Zenkers Gemisch oder Formol 1 : 4 fixierte Paraffinschnitte hergestellt. Das in kleinere Stücke geschnittene Fußende verblieb dazu 24 Stunden in der Fixierungslösung, anschließend 24 Stunden im Wasser. Bei Zenkerfixierung erfolgte das Auswaschen mit 70%igem Alkohol und Jodalkohol nach Vorschrift (SCHULZE & GRAUPNER, 1960). Zur Einbettung wurde 12 Stunden lang in 96%igem Alkohol und  $3 \times 6$  Stunden in Propylalkohol entwässert. Es folgte 6 Stunden Aufenthalt in Propylalkohol-Paraffin 1 : 1 und zusammen 16–18 Stunden in den einzelnen Paraffinstufen. 10–20  $\mu\text{m}$  erwies sich als die günstigste Schnittdicke. Die Präparate ließ ich entweder ungefärbt, oder ich verwendete Eosin-Hämatoxylin-Delafield (1%ig wäßrig) und z. T. Bismarckbraun (1%ig wäßrig) für die Übersichtspräparate und außerdem Eosin, Muzikarmin und Thionin zu Spezialauffärbungen.

Schließlich führte ich den histologischen Flavonnachweis nach KUBISTA (1954) durch. Die Teilstücke des Fußendes wurden 24–36 Stunden in 10%igem Formol, in welchem 1 g Bleiacetat auf 100 ml gelöst war, fixiert und am Gefriermikrotom geschnitten. Die Schnitte ließ ich dann möglichst nur kurze Zeit in der Fixierungsflüssigkeit und hielt sie vor der mikroskopischen Untersuchung einige Minuten über  $\text{NH}_3$ -Dämpfe.

Am lebenden Gewebe ließen sich Hautdrüsen mit leuchtend gelbem, transparenten, ölarartig wirkendem Sekret erkennen. Keine anderen Zellstrukturen zeigten eine annähernd so kräftige Gelbfärbung, so daß die mit bloßem Auge am lebenden Tier zu erkennende gelbe Tönung vom Inhalt dieser Drüsen herrühren muß. In den Präparaten war oft die Bewegung des Drüsensekretes zu beobachten. Dabei entstand manchmal der Eindruck, daß im oberen Drüsenteil die Färbung am kräftigsten ist und von unten blaßgelb gefärbte Tröpfchen zugeführt werden. An der Drüsenmündung wurden gelbe Tropfen mit einem Durchmesser bis zu 25  $\mu\text{m}$  ausgestoßen, blieben eine Zeitlang außerhalb der Haut sichtbar und verschwanden dann spurlos. An gut gelungenen Schnitten konnte die Länge der Drüsen bis zu 300  $\mu\text{m}$  gemessen werden, die Breite erreichte im unteren Teil bis zu 20  $\mu\text{m}$ , im oberen bis zu 12  $\mu\text{m}$ .

Außerdem fielen im Vitalschnitt noch ungefähr gleichgroße Drüsen mit opakem Inhalt auf. Sie erschienen bräunlich im Durchlicht, meist weiß im Auflicht. Es ist nicht sicher, ob eine ab und zu hier auftretende gelbe Tönung von den opaken Drüsen oder von benachbart liegenden gelben herrührte. Bei Behandlung mit 2%iger Essigsäure löste sich der Inhalt der opaken Drüsen langsam auf. Bläschenbildung beobachtete ich dabei nicht. Während sich in den Paraffinschnitten der Inhalt der opaken Drüsen nicht mehr darstellte, waren sie nach Fixation mit neutralisiertem Formol 1 : 4

an Gefrierschnitten gut erkennbar. Ihre Randgebiete färbten sich mit Muzikarmin stark an. Diese Reaktion ist nach ROTH (1929) typisch für Kalkdrüsen. Das Erscheinungsbild und die Reaktion auf Essigsäure sprechen ebenfalls dafür, daß es sich bei den opaken Drüsen um Kalkdrüsen handelt.

An den nach den üblichen histologischen Methoden hergestellten Präparaten zeigten sich im ungefärbten Zustand selten schwach gelbliche Sekretreste in Drüsen. Oft waren die Epidermiszellen gelblich, und es lagen — nicht nur auf die Drüsenschicht beschränkt — gelbe Pigmentzusammenballungen im Präparat. Ein Unterschied zwischen Formol- und Zenkerfixierung wurde nicht bemerkt. Die Manteldrüsen färbten sich violett mit Hämatoxylin-Delafeld, braun mit Bismarckbraun, rosarot mit Muzikarmin und blau mit Thionin. Sie waren nicht länger als 350  $\mu\text{m}$  und erreichten im bauchigen Teil eine Dicke um 110  $\mu\text{m}$ . Die Eiweißdrüsen färbten sich bei den Übersichtspräparaten hellrot an, aber meist nicht besonders gut. Durch Thionin erhielten sie eine grünliche Tönung. Sie waren schlank, schlauchförmig, meist nicht breiter als 40  $\mu\text{m}$  und in ihrer Länge schwer zu beurteilen. Es entstand häufig der Eindruck, daß nur ein Teil des Drüseninhalts erhalten war, wie es ROTH (1929) für *Helix pomatia* L. beschrieben hat. — Nach der äußeren Form sind keinesfalls die Schleimdrüsen mit den „gelben Drüsen“ des Vitalschnittes zu vergleichen, wohl aber die Eiweißdrüsen.

Da sich das gelbe Sekret mit den üblichen histologischen Methoden nicht in der Form darstellen ließ, wie es im vitalen Zustand zu beobachten war, verfolgte ich an Vitalschnitten die Wirkung einzelner Fixierungsmittel. Nach Zenkerfixierung fanden sich z. T. anstelle der gelben Drüsen undeutlich begrenzte gelbe Gebiete im Präparat. Zugabe von Formol bewirkte zuerst ebensolche kräftig gelbe Stellen, die aber langsam an Intensität verloren. Nach 10 bis 15 Minuten waren sie nicht mehr zu sehen. Ebenso verschwand die Färbung bei Fixation mit Alkohol. Tief eingefrorene Vitalschnitte zeigten noch deutlich Gelbfärbung, die aber während des Auftauens verblaßte und sich schließlich ganz verlor. Selbst längeres Aufbewahren des ungeschnittenen Gewebes in physiologischer Kochsalzlösung überstand die gelbe Färbung nicht. — Die Empfindlichkeit des gelben Sekretes ist damit demonstriert, und es ist verständlich, warum es sich mit den üblichen histologischen Methoden — zumindest in der ursprünglichen Form — nicht nachweisen ließ.

Bei Durchführung des histochemischen Flavontests an Gefrierschnitten zeigten sich bei sofortiger Betrachtung nach der  $\text{NH}_3$ -Behandlung Drüsen mit homogenem, leuchtend gelbem Inhalt, deren Gelb ganz dem in Vitalschnitten glich. Genau wie in diesen lagen vor einzelnen Präparaten leuchtend gelbe Sekretropfen. Die Drüsen ließen sich bis zu einer Länge von 350  $\mu\text{m}$ , einige auch bis 470  $\mu\text{m}$ , verfolgen. Im allgemeinen

waren sie bis 40  $\mu\text{m}$ , selten bis 70  $\mu\text{m}$ , breit. Bei längerer Aufbewahrung in der Fixierungsflüssigkeit, bei Behandeln mit Alkohol, Xylol und Einbetten in Kanadabalsam ließ jedoch die Intensität der Farbe nach und verblaßte ganz. Bei einer Schnittserie befanden sich neben den homogen gelben Drüsen kleinere mit körnigem gelbem Inhalt. Andere machten den Eindruck eines Überganges zwischen beiden Formen. Außer in den Drüsen fanden sich nicht selten in den Epidermiszellen gelbe Strukturen und gelbe Pigmentzusammenballungen im übrigen Gewebe. — Besonders auf Grund der gelben Färbung und wegen der Empfindlichkeit selbst im fixierten Präparat möchte ich die Identität der gelben Drüsen im Frischpräparat mit den „Flavondrüsen“ annehmen.

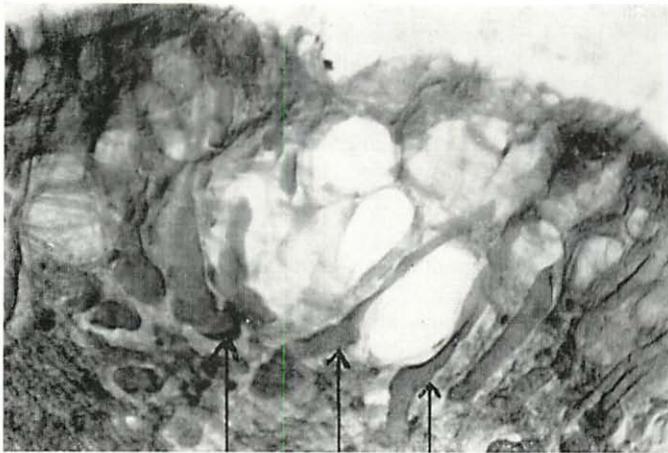


Abb. 3. Querschnitt durch die Drüsenschicht der Rückenhaut am Hinterende bei *C. nemoralis*. Die Pfeile bezeichnen einige der gelbrot angefärbten Drüsen. Vergr. 114mal. Gefrierschnitt, ungefähr 20  $\mu\text{m}$ . Flavontest, eosin gefärbt

Nach 12–24stündiger Wässerung ließen sich in den Flavontest-Präparaten Drüsen mit Eosin anfärben. Sie zeigten aber nicht wie die Eiweißdrüsen in den Übersichtspräparaten (Formol oder Zenker, Paraffin) ein karminartiges, sondern ein gelbliches Rot. Z. T. handelte es sich dabei um die gleichen Drüsen, die zuerst homogen gelb erschienen waren; die körnig gelben wirkten orange. Darüber hinaus aber färbten sich noch andere Drüsen, die auf den Flavontest nicht reagiert hatten, in gleicher Weise. Die Drüsen zeigten meist schlauchähnliche Gestalt und ein aufgeknäultes Ende. Die längsten, die ich feststellen konnte, erreichten 600  $\mu\text{m}$  (Abb. 3). — Hiernach gewinnt man den Eindruck, daß sich in den Frischschnitten und

in den fixierten Flavonpräparaten meist nicht die gesamte gelbe Drüse dargestellt hat, sondern nur der obere Teil. Die weiter oben beschriebene Beobachtung über den Sekretanschub ist geeignet, diese Vermutung zu stützen. Außerdem scheinen nicht alle miteinander verwandten Drüsen gleichzeitig mit Flavon angereichert zu sein.

Zusammenfassend sei bemerkt: Die Gelbfärbung an gewissen Stellen des Fußes und am Mantel bei *C. nemoralis* ist individuell unterschiedlich ausgeprägt und innerhalb kurzer Zeit veränderlich. Sie rührt von Drüsen her, die sich im Vitalpräparat in Funktion beobachten lassen. Ähnliche Beobachtungen beschreibt HERFS (1922) an „acidophilen oder Farbdrüsen“ bei *Arion rufus* (L.). Die gelben Drüsen lassen sich nicht mit Zenkers Gemisch oder Alkohol darstellen und färben sich nicht bei Formolfixierung grün wie die Pigmentdrüsen der *Helix pomatia* L. nach ZILL (1924), ROTH (1929) und MENZEL-BEN TOVIM (1934). Es gelingt jedoch der Flavonnachweis. Bereits KUBIŠTA (1954) wies in der Drüsenschicht der Cepaeen Flavone in verschieden starkem Maß nach, untersuchte aber nicht, in welchen Drüsen sie sich konzentrieren. Die Flavondrüsen färben sich mit Eosin gelbrot. Ebenso aber auch ähnlich geformte Drüsen, die vorher nicht auf den Flavonnachweis reagiert hatten.

Der Form nach stimmen die im Leben beobachteten gelben Drüsen mit den „Flavondrüsen“ und den Eiweißdrüsen überein. Die beiden letzteren zeigen im Präparat Schrumpfungen des homogenen Drüseninhaltes und Abheben von der Wandung, wie es von ZILL und ROTH für die reifen Eiweißdrüsen von *Helix pomatia* L. beschrieben wird. Es sprechen also eine Reihe von Beobachtungen dafür, daß die gelben Drüsen der *C. nemoralis* Eiweißdrüsen sind, die unter bestimmten Bedingungen sich mit Flavonen anreichern.

Ein Vergleich mit den Farbdrüsen bei Nacktschnecken wird dadurch erschwert, daß diese von den mir bekannten Autoren unterschiedlich beurteilt werden. LEYDIG (1876) setzt die Farbdrüsen den Kalkdrüsen gleich. HERFS (1922) beschreibt acidophile Farbdrüsen bei *Arion rufus*. BARR (1927) und MARENBAACH (1940) dagegen fassen die Farbdrüsen als Schleimdrüsen auf. BAECKER (1932) bezeichnet auch die farbigen Drüsen von *Arion rufus* (L.) und der *Limax*-Arten als Pigmentdrüsen und setzt sie denen der *Helix pomatia* gleich.

Die Meinung, daß die Farbstoffe in Drüsen Exkrete darstellen, wird von ZILL (1924), BARR (1927), MARENBAACH (1940) und KUBIŠTA (1954) vertreten. Meine Beobachtung über ihre veränderliche Erscheinung kann diese Ansicht stützen. Deswegen steht das durch Drüsen bedingte Farbmerkmal auch im Gegensatz zu den „Chromatophoren-Merkmalen“, die sich verhältnismäßig stabil erwiesen haben. Es wurde darum bei den populations-statistischen Untersuchungen nicht mit berücksichtigt.

## C. Populations-statistische Bearbeitung der Färbungsmerkmale

Die Färbungsmerkmale der Weichteile der Schnirkelschnecken sind, wie im vorigen Kapitel gezeigt wird, verschieden ausgebildet und variieren. Inwieweit ihre Variation bei den Populationen differiert und in welcher Beziehung die Farbmerkmale der Weichteile zu denen der Schale stehen, sollen die Ergebnisse populations-statistischer Untersuchungen darlegen.

### I. Beschreibung der Fundorte

Die Charakteristik eines großen Teiles der Entnahmestellen gründet sich in erster Linie auf die pflanzensoziologischen Untersuchungen von I. DUNGER. Sie wurden für vorliegende Arbeit durchgeführt. Entsprechend den verschiedenen Bearbeitungen teile ich die Fundorte in 3 Gruppen ein. Die erste liegt innerhalb eines kleinen Gebietes von ungefähr 1 km Länge in der Nähe der Görlitzer Stadtrand siedlung „Sonnenland“ (Karte 2; Tab. 8, im Anhang).

Der Verlauf einer Hecke bestimmt im wesentlichen die Lage der Fundorte. Das Gebiet beherbergt nur *C. nemoralis*.

Fundort I ist ein 100 m langes und bis zu 4 m breites Gebüsch an der Mauer des Museumsgartens (I a) und entlang eines Gartenzaunes (I b) — vergleiche Tab. 8. Es zeigt waldähnlichen Charakter und wird außerdem von der Mauer und den Bäumen der östlich liegenden Gärten und der westlich davon liegenden bewaldeten Straßenschöpfung beschattet. Die Sammelstellen entsprechen ungefähr dem Fundort „Luftbad“ bei SCHILDER und SCHILDER (1957).

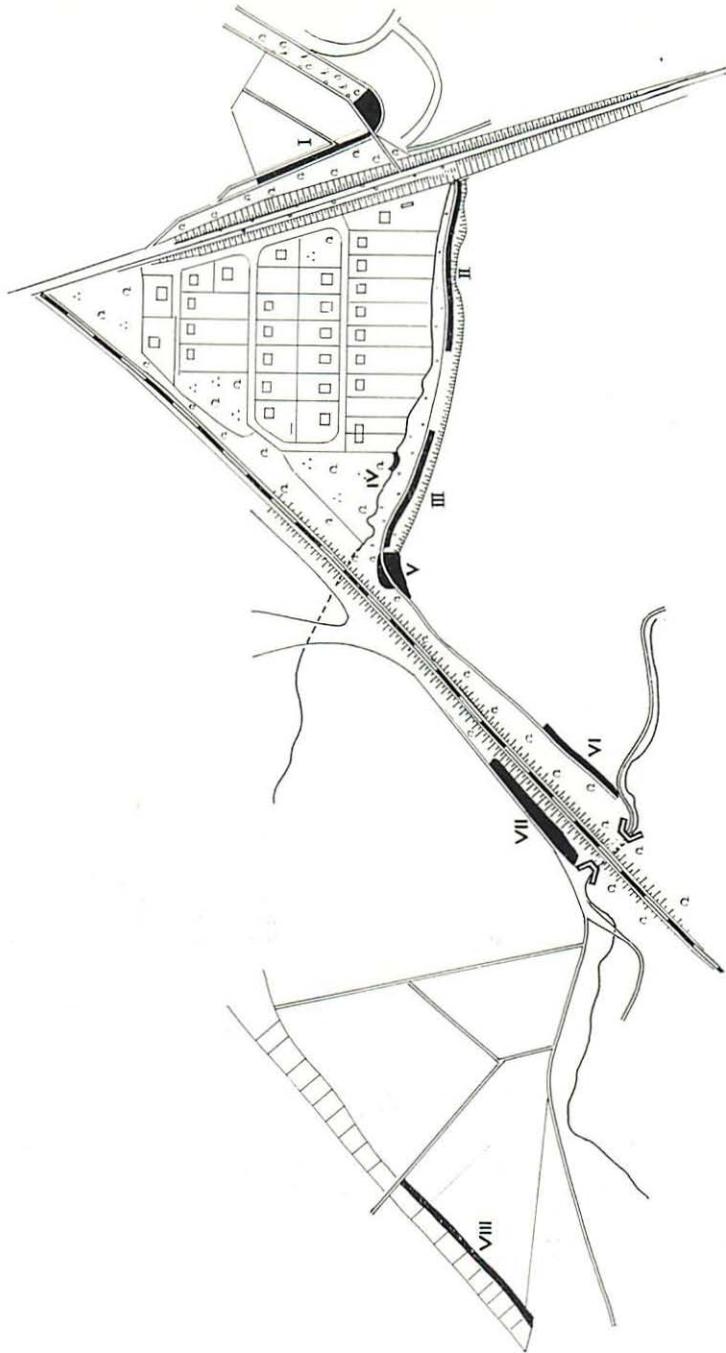
Vom Museumsgarten durch die hohe Aufschüttung der Straße getrennt liegt Fundort II. Es handelt sich um einen 140 m langen und bis zu 2 m breiten Teil einer Weißdornhecke mit der direkt angrenzenden Krautflora. Dieser Teil wird nicht von anderen Sträuchern oder Bäumen beschattet. Am Anfang neben der Zittauer Straße ist die Hecke üppig gewachsen (II a), und die meisten *C. nemoralis* wurden hier gefunden. Nach ungefähr 40 m wird der Standort feuchter (II b); er endet schließlich an einer sehr nassen Stelle mit kümmernder Hecke, die so gut wie keine *C. nemoralis* beherbergte.

Nach diesem nassen Stück schließt sich Fundort III mit einer Länge von 100 m und einer Breite von 1,50 m an. Prinzipiell gleicht er dem vorhergehenden (III a), nur daß der letzte Teil der Hecke durch die Nähe eines Baches und zusätzlichen Schatten von einem Gebüsch und dem bewaldeten Bahndamm relativ feucht ist (III b). Dieser Teil des Standortes war außerordentlich dicht mit *C. nemoralis* besiedelt.

An der anderen Seite des Baches, dicht an seinem Ufer, liegt 12 m lang und 1 m breit der Fundort IV. Ein alter Drahtzaun, geköpfte Pappeln, abgestorbenes Gestrüpp, Winden und hohe Nesseln bilden eine lichte Hecke. Sie ist durch den benachbarten Garten nicht beschattet.

Fast direkt an den Weißdorn-Standort III schließt sich Fundort V an. Er vereinigt drei verschiedenartige, aber dicht nebeneinander liegende Fundstellen (vgl. S. 4): 1. den Gebüschkomplex (V a), 2. einige Büsche des Bahnwäldchens am Weg gegenüber (V b) und 3. 24 m Weißdornhecke, wovon ein Teil direkt zwischen Gebüsch und Wäldchen liegt (V c). Insgesamt wird eine Fläche von 12 m  $\times$  30 m umfaßt. Die meisten Schnecken wurden in der Hecke gesammelt.

Ungefähr 140 m nicht abgesamelter Hecke liegt zwischen dem letztgenannten und dem 2 m  $\times$  80 m großen Fundort VI. Hier steht der Weißdorn kräftig, und der Wiesenrand ist üppig. Der Standort wird von dem westlich davon liegenden bewal-



Karte 2. Die *C-nemorialis*-Fundorte I—VIII im Gebiet „Sonnenland“ (jeweils schwarz ausgezogen). Maßstab ungefähr 1 : 5900

deten Bahndamm beschattet. Eine starke Moosschicht läßt auf hohe Luftfeuchtigkeit schließen. Die Siedlungsdichte war recht hoch.

Fundort VII setzt sich aus einigen kleinen Fundstellen im unteren Teil des nach NW sich neigenden bewaldeten Bahndammes zusammen. Stellenweise dichte Moosschichten deuten auf Feuchtigkeit.

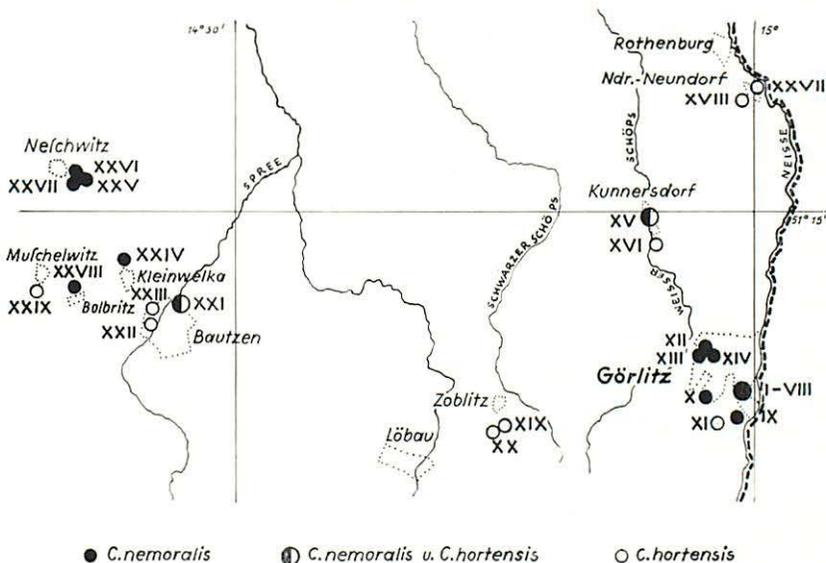
Der letzte Fundort dieser Gruppe, VIII, ist ein 1 m breiter und 160 m langer Grasrand zwischen Schrebergärten und einem Feld, welches ihn vom Fundort VII trennt. Da die einzelnen Bäume und niedrigen Sträucher der westlich davon liegenden Gärten ihm kaum Schatten spenden, zeigt er entsprechend seiner Vegetation ausgesprochen sonniges Gepräge.

Die Fundorte des Gebietes „Sonnenland“ sind nach Lage und Vegetation recht unterschiedlich. I, V und VII weisen eine gut entwickelte Baum- und Strauchschicht auf und zeigen in der Krautschicht Waldpflanzen. Die Fundorte der Weißdornhecke (II, III und VI) sind durch Wiesenpflanzen begleitet. Sie unterscheiden sich untereinander durch fehlende oder vorhandene Beschattung und unterschiedliche Feuchtigkeit. Ihnen läßt sich der Standort IV anschließen. Wiesenartig ist der Fundort VIII. Trotz dieser Verschiedenheit ist jeder Fundort charakterisiert durch das Auftreten einer typischen Kombination von Pflanzenarten, die I. DUNGER als „Brennessel-Giersch-Gruppe“ bezeichnet. Ihr gehören Pflanzenarten aus verschiedenen Pflanzengesellschaften an. *Urtica dioica* L. und *Galium aparine* (L.) sind regionale Klassencharakterarten der Rudereto-Secalinetea (Unkrautgesellschaften), die aber auch in Gesellschaften der Auenwälder und Ufer übergehen. *Anthriscus silvestris* (L.), *Heracleum sphondylium* L., *Dactylis glomerata* L. und *Holcus lanatus* L. sind Verbandscharakterarten des Arrhenatherions (Talfettwiesen), die aber auch oft an anthropogenen Standorten vorkommen. *Geum urbanum* L. und *Impatiens parviflora* DC. sind charakteristisch für feuchte Laubwaldgesellschaften und treten von da auf beschattete Unkrautgesellschaften über.

Alle Arten dieser Gruppe stimmen in ihren Standortansprüchen weitgehend überein. Sie sind feuchtigkeitsliebend und bevorzugen nährstoffreiche, besonders stickstoffreiche Böden und vertragen oder bevorzugen größere Beschattung. Dadurch vereinigen sie sich an anthropogenen Hecken- und Gebüschstandorten zu dieser charakteristischen Artengruppe.

Die Entnahmestellen, die mehr oder weniger zerstreut in der Oberlausitz liegen, bilden die 2. Gruppe (Karte 3; Tab. 9, im Anhang). Sie befinden sich in der weiteren Umgebung der Städte Görlitz und Bautzen und sind wie die erste Gruppe pflanzensoziologisch untersucht worden.

Außer den Fundorten des Sonnenlandes liegen südlich von Görlitz noch die Fundorte IX und X mit *C. nemoralis* und XI mit *C. hortensis*. Erstgenannter Fundort hat eine Größe von 15 m × 15 m und ist ein Teil einer ehemaligen Sandgrube. Das bearbeitete Hangstück (IX a) ist mit Bäumen bewachsen und umfaßt eine kleine Grube (IX b), die mit Schutt und Abfall von den benachbarten Feldern aufgefüllt worden ist. Sie ist sonniger als der Hang und wird von diesem nicht beschattet. Fundort X befindet sich in einem Garten in Groß-Biesnitz und zieht sich einige Meter an einer Mauer entlang, die ihn z. T. beschattet. XI schließlich war z. Z. der Sammlung ein sehr feuchtes Brennessedickicht. Ein großer Kartoffelkrauthaufen bedeckte den Ort



● *C. nemoralis*    ◐ *C. nemoralis* u. *C. hortensis*    ○ *C. hortensis*

Karte 3. Die Entnahmestellen in der Oberlausitz I—XXIX, vgl. Text

im folgenden Sommer. In der Nähe fanden sich nur ganz vereinzelt *C. hortensis*.

Im NW von Görlitz liegen in der Nähe des Flugplatzes ziemlich dicht beieinander drei Fundorte mit *C. nemoralis*. Davon fällt XII durch die nicht ausgeprägt vorhandene Brennessel-Giersch-Gruppe auf. Es handelt sich um einen 30 m langen Teil einer 2 m breiten Grabenböschung, die recht sonnig ist. Die Ausbeute war gering. XIII ist ein 6 m × 8 m großes Trümmergelände in der Nähe der Ponte, welches von einer südlich davon stehenden Baumgruppe z. T. beschattet wird. XIV schließlich umfaßt einen 50 m langen und 5 m breiten Teil eines bewaldeten, sich steil nach Süden neigenden Hanges am Ufer der Ponte.

In den Gebieten um Kunnnersdorf und Nieder Neundorf wurden vorwiegend *C. hortensis* gesammelt. Der Fundort XV im Kunnnersdorfer Friedhof beherbergt beide Arten. Hier unterscheiden sich die einzelnen Fundstellen recht erheblich in ihren ökologischen Bedingungen. Eine waldähnliche (XV a) wurde auf 1 m × 10 m abgesucht. Je eine Fundstelle befindet sich außerdem an den zwei entgegengesetzt liegenden Mauern. XV b (10 m lang) ist die sonnigere, XV c (50 m lang) die schattigere. Hier fand sich der Hauptanteil der *C. hortensis*.

Fundort XVI ist eine Baumgruppe von 2 m × 2 m am Schöpsufer. Er zeigt einschließlich der Umgebung waldähnlichen Charakter.

Bei Nieder Neundorf liegt im Überschwemmungsgebiet der Neiße, dem sog. Wasserloch, Fundort XVII. Er ist dicht mit Brennesseln bestanden, und direkt am Ufer stehen einige Weidenstümpfe, an denen hauptsächlich die *C. hortensis* saßen. Abgesucht wurden wegen der geringen Besiedlungsdichte 50 m × 100 m.

Die meisten *C. hortensis* lieferte Fundort XVIII, ein Schuttplatz südwestlich von Nieder Neundorf. Ein 10 m × 20 m umfassender Teil wurde abgesammelt. Im Zentralteil (XVIII a) bedeckt altes Gerümpel, an dem die Schnecken saßen, den Boden. Hohe Sträucher geben der Stelle den waldähnlichen Charakter und beschatten auch das sich nördlich anschließende Randgebiet (XVIII b), das von dichter Krautflora bedeckt ist.

Westlich von Görlitz an der Bahnstrecke bei Zoblitz lassen sich ebenfalls *C. hortensis* finden.

Fundort XIX ist 4 m  $\times$  15 m groß und z. Z. der Sammlung ein schattenspendendes Gebüsch mit dichtem Himbeergestrüpp daneben gewesen. Z. Z. der Vegetationsaufnahme waren alle Erlen gerodet. Ebenfalls beschattet, und zwar durch eine südwestlich davon stehende Weidengruppe, ist Teil a (2 m  $\times$  10 m) des Fundortes XX. Hier ist es außerdem naß. Im anschließenden gleichgroßen Teil b fehlt der Schatten von Bäumen, und es sind nur einige Feuchtstellen vorhanden.

In Bautzen und Umgebung befinden sich weitere Entnahmestellen. Fundort XXI liegt im N der Stadt am nördlichen Steilufer der Spree in der Nähe der Schleifmühle. Beide Arten lebten in einem dichten 6 m  $\times$  18 m umfassenden Gebüsch (XXI a) und in sich nach beiden Seiten anschließenden Ausläufern. Einer davon besteht aus hohem, dichtem Brombeergebüsch, wovon 1 m  $\times$  10 m abgesammelt wurde (XXI b). Der andere Ausläufer (XXI c) schließt sich dem Busch mit 4 m  $\times$  7 m an und ist nicht ganz so schattig wie die beiden anderen Teile des Fundortes. Ebenfalls in der Nähe der Spree, nicht weit von der Heiligen-Geist-Brücke, liegt in einem Robinienwäldchen Fundort XXII (zweimal 4 m  $\times$  4 m) mit *C. hortensis*.

Fundort XXIII befindet sich im Garten der alten Schule in Bautzen-Seidau und besteht aus einer hohen Eschenhecke. Die ersten 6 m waren dicht mit *C. hortensis* besiedelt, die im weiteren Verlauf der Hecke — 3  $\times$  6 m wurden noch besammelt — auffallend abnahmen. Ein entsprechendes Verhalten zeigt die Moosdecke, die im ersten Teil gut entwickelt auftritt, im zweiten nur noch vereinzelt Moose zeigt und im dritten und vierten ganz fehlt.

Um einen älteren Teil eines Schuttabladeplatzes handelt es sich bei den mit *C. nemoralis* dicht besiedelten, 20 m  $\times$  25 m großen Fundort XXIV am Mörderteich bei Kleinwelka. Fundstelle a ist durch Sträucher und südlich davon stehende Bäume schattiger als Fundstelle b.

Bei Neschwitz liegen drei *C. nemoralis*-Fundorte. XXV besteht aus einer 4 m  $\times$  7 m umfassenden Gebüschgruppe, die innerhalb des bei SCHILDER und SCHILDER (1957) als „Wiesenteich NW-Ecke“ benannten Fundortes liegt. Nicht weit davon entfernt befindet sich der Fundort XXVI (a, b), ein mit Bäumen und Sträuchern bewachsener alter Steinwall — bei SCHILDER und SCHILDER mit „Damm“ bezeichnet. Ebenfalls in der Nähe liegt Fundort XXVII an einem mit Stauden und einigen Sträuchern bewachsenen, ziemlich sonnigen Bahndamm.

Am wenig beschatteten Grunde der Sandgrube am Perleberg bei Bolbritz wurden auf einer Fläche von 100 m  $\times$  100 m *C. nemoralis* aufgelesen. Der Fundort erhielt die Nummer XXVIII. Noch einmal ein alter Schuttplatz ist Fundort XXIX in einem sumpfigen Tälchen bei Muschelwitz. An einer 10 m  $\times$  20 m großen, wenig beschatteten Stelle fanden sich *C. hortensis*.

Wie bei den Fundorten des Sonnenlandes in Görlitz läßt sich auch bei denen eines größeren Gebietes der Oberlausitz eine Gruppierung durchführen. Die Fundorte XIV, XV a, XVI, XVIII, XXI a und b, XXII, XXIII und XXV sind mehr oder weniger stark beschattet und durch Waldpflanzen charakterisiert. Der Wiesenstandort XII ist recht sonnig und dem Fundort VIII des Sonnenlandes ähnlich. Dessen Heckenstandorten II bis IV und VI entsprechen die anthropogen geprägten Fundplätze XI und XV b und c. Ihnen schließen sich die relativ jungen, typischen Ruderalplätze IX, XXI c, XXIV, XXVI, XXVIII und XXIX an. Naß sind die Standorte XVII, XX a, XXIX und in geringem Maße XIII. Die Brennessel-Giersch-Gruppe ist auch hier wieder fast immer gut ausgeprägt vertreten, so daß sie wohl als ein typisches Element der Cepaeen-Fundorte im Oberlausitzer Raum gewertet werden darf.

Die übrigen Entnahmestellen – die dritte Gruppe – liegen verstreut im mitteleuropäischen Raume (vgl. auch Karte 1). Sie wurden besammelt, um aus einem großen Gebiet Vergleichsmaterial bearbeiten zu können. Da es sich dabei teils um eigene Gelegenheitsausbeuten, teils um Sammlungen anderer Personen handelt, konnte die Beurteilung der Umwelt sich nicht auf einheitliche Angaben stützen. Immerhin lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit die Standorte entsprechend den bisher besprochenen gliedern.

Zur waldähnlichen Gruppe gehört der Fundort XXX am nordwestlichen Uferweg des Moorteiches in Stralsund (vgl. SCHILDER und SCHILDER, 1957) mit *C. hortensis* und *C. nemoralis*; die *C.-hortensis*-Fundorte XXXI am Kieler Kamm bei Saßnitz, XXXII im Wald bei Saßnitz, XXXIII im Dornbusch auf Hiddensee, XXXIV auf einem feuchten Erlenhang südlich Edeldorf bei Weiden/OPf. und der *C.-nemoralis*-Fundort XXXV an einem Hohlweg bei Frauenricht, Kreis Weiden/OPf.

Durch die Umgebung beschattet, selbst aber wiesenähnlich und anthropogen beeinflusst, sind der *C.-hortensis*-Fundort XXXVI an einem Weidenbruch bei Pelunck in der Nähe von Prag und der *C.-nemoralis*-Fundort XXXVII am Weg von Kloster nach Schwedenhagen auf Hiddensee.

Freiliegende anthropogen beeinflusste oder Ruderal-Standorte sind der Fundort XXXVIII am Südhang des Burgbergs bei Liebenstein mit *C. hortensis* und *C. nemoralis*; der *C.-hortensis*-Fundort XXXIX an der Straße nach Radotin bei Prag und die *C.-nemoralis*-Fundorte XL in einem Gartengelände südlich Weiden/OPf., XLI auf einem stillgelegten Bauplatz östlich von Schkeuditz-Gartenstadt und XLII nordwestlich von Grieben auf Hiddensee.

Eine zusammenfassende Gruppierung der Standorte soll die Verschiedenheit der für die Cepaeen ökologisch wichtigen Faktoren zum Ausdruck bringen. Die Feuchtigkeit ist für die Verbreitung der Landgastropoden allgemein ein sehr wichtiger Faktor (z. B. KÜNKEL, 1916; HAGEN, 1952; ANT, 1962; eigene Beobachtungen). Der Einfluß der Sonneneinstrahlung auf die *Cepaea*-Populationen wird von SCHNETTER (1951), BOETTGER (1954), SEDLMAYR (1956) und EMBERTON und BRADBURY (1963) diskutiert. Eine Auswirkung der Belichtungsverhältnisse auf die Verteilung von Landgastropoden nehmen außerdem HAGEN (1952) und ANT (1962) an. Die Gruppierung der vorliegenden Standorte nach dem Beschattungsgrad erfassen diese beiden Faktoren; denn die schattigeren Stellen sind im allgemeinen auch feuchter, wie die Vegetationsanalysen und die Beschreibung der Fundorte zeigen.

Optisch stark verschiedener Untergrund, dessen Bedeutung für die *Cepaea*-Populationen von CAIN und SHEPPARD (1950, 1952, 1954), von CAIN (1953) und SHEPPARD (1951, 1952) hervorgehoben wird, kommt an den vorliegenden Sammelorten nicht vor. Chemische Unterschiede des Bodens sind an den Vegetationsaufnahmen nicht ablesbar. Durch die Gleichmäßigkeit im Vorkommen der Brennessel-Giersch-Gruppe entfällt eine Gruppierung nach verschiedenen Fraßpflanzen.

Die Ordnung nach dem Beschattungsgrad, die sich zwanglos und gut abgestuft aus den bearbeiteten

Standorten ergibt, erscheint demnach geeignet, deren Verschiedenheit als Lebensstätte für die Cyprien darzulegen (Tab. 10).

Tab. 10. Gruppierung der Standorte nach dem Beschattungsgrad

Standortgruppe	<i>C. nemoralis</i>	<i>C. hortensis</i>
1. = schattig (waldähnlich)	Sonnenland: I, V a + b, VII; Oberlausitz: XIV, XV a, XXI a + b, XXV; Andere: XXX (Stralsund), XXXV (Weiden)	Oberlausitz: XVI, XVIII, XXI a + b, XXII, XXIII; Andere: XXX (Stralsund), XXXI, XXXII (Saßnitz), XXXIII (Hiddensee), XXXIV (Weiden) *)
2. = halbschattig (teilweise beschattete Hecken und Ruderalflächen)	Sonnenland: III b, V c, VI; Oberlausitz: IX a, X, XIII, XV b + c, XXIV a, XXVI; Andere: XXXVII (Hiddensee)	Oberlausitz: XIX, XX a *); Andere: XXXVI (Prag)
3. = gering beschattet (freiliegende Hecken und Ruderalflächen)	Sonnenland: II, III a, IV; Oberlausitz: IX b, XXI c, XXIV b, XXVII, XXVIII; Andere: XXXVIII (Liebenstein), XL (Weiden), XLI (Schkeuditz), XLII (Hiddensee)	Oberlausitz: XI, XVII *), XX b, XXI c, XXIX *); Andere: XXXVIII (Liebenstein), XXXIX (Prag)
4. = sonnig (Wiesen)	Sonnenland: VIII; Oberlausitz: XII	

\*) nasse Standorte

## II. Schalenmerkmale

Als Farbmerkmale der Schale treten die unterschiedlichen Grund- und Lippenfärbungen und die verschiedene Musterung durch die Bändervariationen in Erscheinung.

In der Methode der Bearbeitung und Benennung dieser Merkmale richte ich mich im wesentlichen nach SCHILDER und SCHILDER (1953, 1957). Die Grundfarbe wird nur mit gelb (f) oder rot (r) bezeichnet. Gelb umfaßt dabei weißliche bis typisch gelbe Töne, rot ockerfarbene, rötliche und braune. Da die rote Grundfarbe oft mit dem Merkmal Bänderlosigkeit gekoppelt erscheint (SCHILDER und SCHILDER, 1957), wird im Folgenden der Anteil der roten Schalen für bänderlose und gebänderte gesondert angeführt.

Bei *C. nemoralis* sind Stücke mit weißem bis hellbraunem Mundsaum als helllippig bearbeitet; bei *C. hortensis* solche mit hell- bis dunkelbraunem Mundsaum als braunlippig, während hellilafarbene mit zu den weißlippigen gerechnet werden.

Nach einer Anregung von SCHILDER und SCHILDER (1957) benutze ich für die erblichen Bändervarianten den Ausdruck Morphen. FORD (1945) schlägt ihn für





Tab. 12. Die Schalenmerkmale von *Cepaea hortensis* mit einem Überblick über Fundorte und Sammler.

Fundort	Jahr	Sammler	Ges. Anz.	Bändermorphen in %			HM Anz.	+Var. in % v. HM	-Var. in % v. HM	braune Lippe in %	Rote in %	
				C	M	H					v. C	v. H
Görlitz S												
XI	1959	Va.	32	100	—	—	—	—	—	3	25	—
Kunnersdorf												
XV	1959	Sa.	11	55	—	45	5	20	—	—	17	20
XVI	1959	Sa.	24	70	—	30	7	—	—	50	82	—
Nieder Neundorf												
XVII	1959	Sa.	29	76	—	24	7	—	—	—	36	57
XVIII	1959	Sa., Wal.	283	92	—	8	22	—	—	16	63	9
XVIII	1960	Sa.	29	90	—	10	3	33	—	17	58	—
Zoblitz												
XIX	1959	Sa., Va.	58	83	—	17	10	—	—	—	8	—
XIX	1960	Sa.	36	36	—	14	5	—	—	—	13	—
XX	1959	Va.	69	81	—	19	13	—	—	9	66	—
Bautzen												
XXI	1959	Sa., Va.	270	89	—	11	31	3	—	—	7	9
XXII	1959	Va.	24	12	—	88	21	—	—	—	—	—
XXIII	1959	Sa., Va.	156	83	—	17	26	27	—	—	54	70
XXIII	1960	Sa.	11	82	—	18	2	—	—	—	33	50
Muschelwitz												
XXIX	1962	Ha., Ib.	82	35	—	65	53	2	—	—	62	64
Stralsund												
XXX	1961	Ho., Va.	32	31	—	69	22	14	—	—	—	—
Saßnitz												
XXXI	1960	Eng.	263	54	17	29	121	7	5	—	—	—
XXXII	1961	Va.	36	39	33	28	22	9	5	—	—	—
Hiddensee												
XXXIII	1961	Va.	24	17	—	83	20	—	5	—	—	—
Liebenstein												
XXXVIII	1961	Va.	33	100	—	—	—	—	—	12	18	—
Weiden/OPf.												
XXXIV	1962	Vic.	18	28	—	72	13	—	—	—	—	—
Prag												
XXXVI	1960	Va.	116	12	—	88	102	2	3	—	6	100
XXXIX	1960	Ta., Pf.	119	84	—	15	19	—	—	—	70	100

Erläuterung der Bänder-Morphem S. 37

 Namen der Sammler: H.-D. Engelmann (Eng.); J. Handrik (H.); R. Ibsch (Ib.); Pfleger (Pfl.); W. Sachse (Sa.);  
 Dr. Taborsky (Ta.); G. Vater (Va.); W. Vielhauer (Vic.); I. Waiblinger (Wal.)

Varianten vor, die innerhalb einer Kreuzungsgemeinschaft nebeneinander in zeitlicher oder permanenter Balance bestehen, vorausgesetzt, daß nicht die seltenere allein durch eine Mutation entstanden sein kann (zit. nach HUXLEY, 1955). Die einzelnen Bänder-Morphen benenne ich mit den Großbuchstaben, die SCHILDER und SCHILDER seit 1952 (a, b) eingeführt haben. Bezeichnet man die einzelnen Bänder des äußeren Umganges von oben (der Naht am nächsten) nach unten mit a, b, c, d, e; so ist bei *C. nemoralis* N = a b c d e, T = c d e, U = c und R = bänderlos; bei *C. hortensis* H = a b c d e, M = a c e und C = bänderlos. Die Morphe G von *hortensis* fehlt in meinem Material. Eine Zeitlang verwendeten SCHILDER und SCHILDER die Bezeichnung P für eine 5bändige *C. nemoralis* mit 2 bestimmten Bänderverschmelzungen. Wie diese Autoren in ihrer Arbeit von 1957 rechne ich diese Variante mit zu der Morphe N, da ihr Auftreten an meinen Fundorten in der Oberlausitz die Gleichsetzung mit den anderen Hauptvarianten der Bänderung nicht rechtfertigt. Zwei und mehr Bänderverschmelzungen bei den fünfzügigen Formen, eine oder zwei bei T, ein besonders breites Band oder ein accessorisches bei U gelten als dunkle oder +Varianten der Schale. Exemplare mit ausgefallenen oder schwach ausgebildeten Bändern sind als -Varianten angegeben (vergleiche den Kopf der Tabellen 11 und 12).

Da die Ausbildung der Bänder im Verlauf des äußeren Umganges variieren kann, muß eine bestimmte Stelle für die Beurteilung aller Schalen festgelegt sein. Ich wählte diese, bei Betrachtung der adulten Schale von unten, rechtwinklig zur Lippe (Fig. 4). Am halberwachsenen Tier bestimmte ich die Bänderung am Mündungsrand.



Fig. 4. Am Ort der Linie (-----) wurde an den adulten Cepaeen die Bänderung beurteilt

Die Ergebnisse der Stichproben sind pro Jahr und Fundort in den Übersichtstabellen 11 und 12 zusammengefaßt.

### 1. Schätzung der Begrenzung einheitlich zusammengesetzter Populationen

Einige Fundorte suchte ich im Laufe der Jahre wiederholt auf; darum prüfte ich, ob in dieser Zeit Veränderungen in der Zusammensetzung der Cepaea-Populationen stattgefunden haben. Nach SCHILDER und SCHILDER (1953, 1958), SCHILDER (1957), GOODHART (1956, 1958) und WOLDA (unpubl., zit. WOLDA, 1963) können sie sich viele Jahre lang gleich (bzw. fast gleich) bleiben. Andere Autoren beobachteten Unterschiede innerhalb weniger Jahre (MC CONNELL, 1935; LAMOTTE, 1951; SCHNETTER, 1951). SHEPPARD (1951) schließlich findet jahreszeitliche Schwankungen infolge des saisonbedingten Untergrund-Farbwechsels am Standort.

Da sich in meinen Fundorten während der Sammelperioden von Mitte Mai bis Mitte Oktober die Farbe des Untergrundes nicht wesentlich änderte, vergleiche ich im Folgenden nur die Ergebnisse verschiedener Jahre. Die Entnahme der Cepaeen bewirkte ohne Zweifel eine Störung der Population. Sie wird dadurch eingeschränkt, daß ich meist nur Adulte sammelte. Ich vernachlässige darum die möglichen Folgen des Eingriffs in das natürliche Gefüge.

Innerhalb zweier aufeinanderfolgender Jahre lassen sich keine Veränderungen in der Zusammensetzung der Population nachweisen. Dagegen zeigen von 8 C.-nemoralis-Fundorten, von denen Stichproben in auseinanderliegenden Jahren entnommen wurden, 5 eine Veränderung im Anteil der Bänder-Morphen (Tab. 13).

Tab. 13. Signifikante Veränderungen im Anteil der Bänder-Morphen innerhalb eines Zeitraumes von 3 Jahren. Die Fundorte liegen im Sonnenland (Görlitz), die Stichprobenentnahme erfolgte jeweils 1957 und 1959. < = Zunahme, > = Abnahme, ++ = Irrtumswahrscheinlichkeit  $\leq 1\%$ , + = Irrtumswahrscheinlichkeit  $\leq 5\%$

Fundort		
I	< R ++	> U +
III	< R +	> U ++
VI	< R +	(> U, T, N; einzeln nicht signifikant)
VII	> T +	(< U, R; einzeln nicht signifikant)
VIII	< R +	(> U, T, N; einzeln nicht signifikant)

Dabei nimmt der Anteil der Ungebänderten zu und derjenige der gebänderten Morphen ab. Die anderen Farbmerkmale der Schale zeigen keine signifikanten Differenzen.

Die gleichgerichteten Veränderungen für alle diese Fundorte lassen sich durch Amphimixis und die Dominanz des Gens „ungebändert“ erklären LANG, 1904, 1906; FISHER und DIVER, 1934; BOETTGER, 1950 a; LAMOTTE, 1951; CAIN und SHEPPARD, 1957. Ob das GEN durch Zuzug oder Mutation vermehrt wurde, oder ein Hinzukommen von Gebänderten vorausgegangen war, ist nicht zu entscheiden. Ein Einfluß der Umwelt auf die Art der Veränderungen läßt sich nicht erkennen.

Die Größe meiner Fundorte schwankt in erheblichem Maße von einigen Metern Längsausdehnung bis zu ungefähr 100 Metern. Bei der Abgrenzung richtete ich mich meist nach der Umwelt und der Besiedlungsdichte; manchmal wurden aber auch unterschiedliche Vegetationskomplexe zu einem Fundort zusammengefaßt.

In solchen Fällen unterteile ich ihn nach der pflanzensoziologischen Struktur in einzelne Fundstellen. Aber auch größere, individuenreiche Fundorte mit einigermaßen einheitlichem Vegetationsbild gliederte ich in kleinere Einheiten, um eventuelle Unterschiede in der Zusammensetzung der Schneckenbevölkerung innerhalb des gewählten Bereichs fest-

Tab. 14. Anteil der Schalenmerkmale innerhalb von Fundorten mit einheitlichem Vegetationsbild. Statistisch gesicherte Unterschiede sind durch + (Irrtumswahrscheinlichkeit = 5 %) und ++ (Irrtumswahrscheinlichkeit = 1 %) gekennzeichnet. Erläuterung der Varianten S. 37

Fundort	Jahr	Teilstück	Gesamtanzahl	Morphen in % R U T N	UTN-Anz.	+Var. in %	Rr in %	UTNr in %
<i>C. nemoralis</i>								
II	1957	70 m	70	50 26 10 14	35	23	74	69
				+				
				33 35 9 23	62	37	77	81
III	1957	60 m	105	52 30 11 7	50	26	78	74
		40 m	308	49 32 16 3	157	20	70	76
		40 m	278	53 15 26 6	131	34	72	77
VI	1959/60	40 m	431	55 14 27 4	193	44	60	68
		a) 8 m × 10 m	348	46 21 12 21	186	19	98	49
				++ + + +			+	
XXIV	1959	b) 10 m × 15 m	199	32 29 9 30	134	13	91	54
XXIV	1960	a) 8 m × 10 m	129	43 20 12 25	74	16	95	50
		b) 10 m × 15 m	137	41 28 12 19	81	17	95	46
XXVI	1960	20 m	71	28 32 — 40	51	10	95	59
		10 m	69	43 26 3 28	39	15	100	51
<i>C. hortensis</i>								
XXVIII	1959	5 m × 20 m	65	86 14		—	57	22
				+				
		5 m × 20 m	218	94 6		—	64	—
XX	1959	10 m	38	76 24		—	76	—
		10 m	31	87 13		—	56	—
XXIII	1959	6 m	90	82 18		20	60	63
		18 m	66	85 15		50	45	80

zustellen. Die Halbierung der Fundorte deckt für einige eine, meist geringe, Verschiedenheit auf (Tab. 14). Am stärksten ist sie innerhalb des Fundortes XXIV (Kleinwelka) im Jahre 1959. Ein Jahr später erscheint aber alles ausgeglichen, obgleich wieder reichlich Material eingebracht werden konnte. Bei weiterer Unterteilung zeigen sich in keinem Falle mehr Differenzen in der Merkmalskombination.

Die Unterschiede innerhalb der von mir gewählten Fundorte sind also verhältnismäßig gering und scheinen nur zeitweise vorhanden zu sein.

Tab. 15. Unterschiede zwischen den benachbarten Fundorten.

Schalenmerkmale Fundort	Sonnenland 1957								Sonnenland 1959								Flugplatz 1959				
	I	II	III	V	VI	VII	VIII	I	II	III	V	VI	VII	VIII	XII	XIII	XIV				
R		>	<			● >	< ●		>				>	<	●		●	<	●		
U					● >				<	>			>				<	●	>		
T					<	●	<	●	●				<	●		●	>				
N		<	●	●	>																
Rr					● >							>	<								
UTNr		<	●		● >							● >									
+Var.					<	●							<	●	>	<					

● > < ● größer bzw. kleiner als, bei Irrtumswahrscheinlichkeit  $\leq 1\%$   
 > < dasselbe bei Irrtumswahrscheinlichkeit  $\leq 5\%$   
 Schalenmerkmale s. S. 37

Anders ist es bei der Betrachtung von benachbarten Fundorten. Im Sonnenland in Görlitz ergibt die Verteilung der Schalenmerkmale der *C. nemoralis* im Jahre 1957 folgendes Bild (Tab. 15). Im Fundort II findet sich eine Anhäufung der Morphe N (fünfbändig) und im Vergleich zu den Nachbarorten wenig R (ungebändert). T (dreibändig) ist reichlich im Fundort VII vertreten – kompensiert durch wenig R – mit Ausstrahlung nach Fundort VI. Der R-Anteil in Fundort VIII ist sehr hoch; der Anteil von U (einbändig) in der einen Hälfte des Gesamtbereiches größer als in der anderen.

In den Fundorten II, III und VII sind rotschalige Stücke bei ungebänderten und gebänderten *C. nemoralis* gehäuft vertreten, im Fundort I nur bei ungebänderten. Verschmolzene Bänder (+ Var.) finden sich häufiger in den Fundorten VI, VII und VIII.

1959 hat sich das Bild verändert. Fundort II ist nicht mehr durch einen hohen N-Anteil von den Nachbarorten zu unterscheiden. Der R-Anteil ist schnell angestiegen, so daß er nur noch gegenüber von I niedriger ist. Ein Rückgang von U, wie er sich daneben andeutet, ist im Fundort II nicht zu bemerken, er hebt sich jetzt durch Anhäufung dieser Morphe

hervor. Die Fundorte VI und VII zeigen noch immer hohen Anteil von T und dafür weniger U bzw. R. Fundort V zeichnet sich durch geringen Anteil von rotschaligen Exemplaren aus. Er läßt sich für die gebänderten jedoch nicht signifikant von dem benachbarten Fundort VI trennen. In diesem konzentriert sich die +Variante.

Im Jahre 1959 wurde außerdem ein neuer Fundort IV abgesammelt, der neben Fundort III liegt und sich durch schwach signifikant höheren R-Anteil auszeichnet.

Die 3 Fundorte XII, XIII und XIV in der Nähe des Görlitzer Flugplatzes sind jeweils nur durch einige 100 m voneinander getrennt. Zum Vergleich beziehe ich sie in diese Betrachtung mit ein. Auch hier sind jeweils signifikante Unterschiede im Anteil der Bänder-Morphen festzustellen. R ist im Fundort XIII am geringsten und dagegen U am häufigsten vertreten. Der Anteil der roten ungebänderten Schalen verhält sich in diesen Fundorten fast gleich; die geringe Anzahl der roten gebänderten läßt eine Auswertung nicht zu.

Die Veränderungen im Sonnenland nach 2 Jahren lassen auf einen gewissen Ausgleich schließen, aber es sind auch wieder neue Differenzen zu verzeichnen. Die Unterschiede zwischen benachbarten Fundorten sind also stets vorhanden und meist durch mehrere Merkmale dokumentiert. Häufig treten sie bei ausschließlicher Betrachtung der Bänder-Morphen zutage; in einem Fall jedoch (III zu V) differieren die Grundfärbungen allein.

Daher scheint es mir berechtigt, die Cepaeen innerhalb eines Fundortes als „echte“ Population zu werten. Das entspricht den Ergebnissen von SCHNETTER (1951), der eine Fläche von 100 m x 100 m — bei allseitiger Wegsamkeit für die Cepaeen — als Areal für eine Population angibt; ebenso der von SCHILDER und SCHILDER (1953 und 1957) erprobten Praxis. Da meine Fundorte oft nicht die 100-m-Grenze erreichen, wird ein großer Teil von ihnen auch noch der etwas engeren Abgrenzung, die LAMOTTE (1951) für eine Kreuzungsgemeinschaft angibt, gerecht.

## 2. Merkmalschorologie

Die im vorigen Abschnitt betrachteten benachbarten Fundorte zeigen zwar untereinander Verschiedenheiten, doch läßt sich für die Gruppe im Sonnenland, ebenso wie für die am Flugplatz jeweils Gemeinsames erkennen. In den *C.-nemoralis*-Fundorten im Sonnenland und anderen in Görlitz-Süd (I bis X) sind alle 4 Bänder-Morphen zu einem mehr oder weniger bedeutenden Prozentsatz vertreten (Fig. 5).

Meist überwiegt R (bänderlos), und N (fünfbändig) kommt oft am wenigsten vor. Der Anteil der Rotschaligen ist bei den Ungebänderten ungefähr derselbe wie bei den gebänderten Morphen.

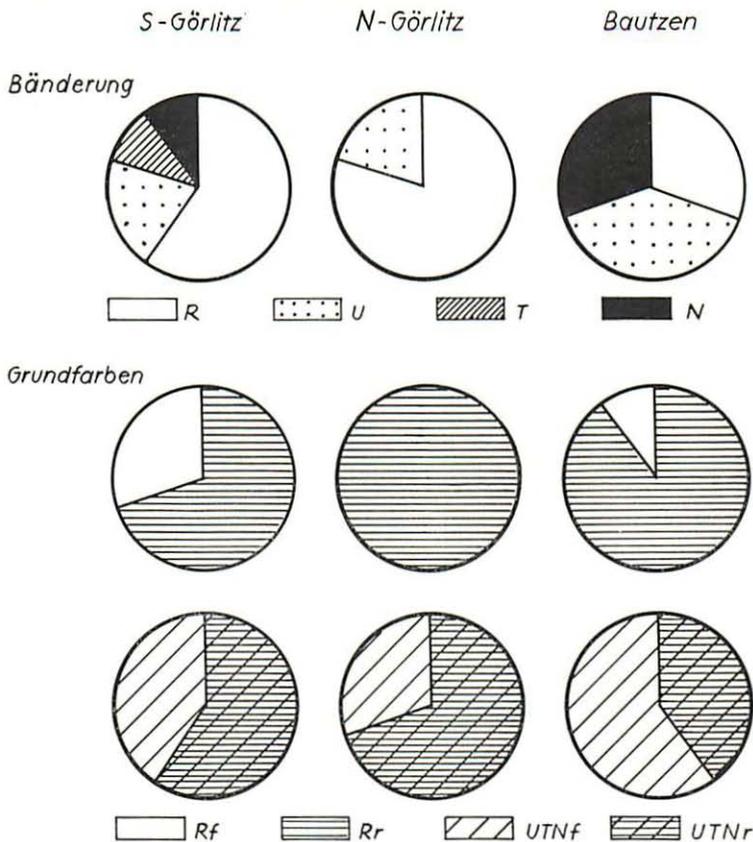


Fig. 5. Die Verteilung der Farbmerkmale der Schale von *C. nemoralis* in 3 Gebieten des Raumes Görlitz-Bautzen, die jeweils eine ähnliche Zusammensetzung der Populationen aufweisen. Der Darstellung liegen die Durchschnitte aus den gemittelten Jahresausbeuten pro Fundort zugrunde.

R = bänderlos, U = einbänderig, T = dreibänderig, N = fünfbänderig (vgl. auch S. 37).  
 Rf = ungebändert gelb, Rr = ungebändert rot, UTNf = gebändert gelb,  
 UTNr = gebändert rot

Am Flugplatz wie auch in den übrigen nördlich von Görlitz gelegenen *C. nemoralis*-Fundorten (XII bis XV) überwiegt R ebenfalls, aber T und N sind nur mit sehr geringem Anteil vertreten. Fast alle ungebänderten Schalen sind hier rot, jedoch nur ein Teil der gebänderten. Im Bautzener Gebiet (XXI, XXIV bis XXVIII) dominiert R nicht, sondern ist mit U und N durchschnittlich zu gleichen Teilen an der Zusammensetzung der Populationen beteiligt, während T nur wenig gefunden worden ist.

SCHILDER und SCHILDER (1957) haben mit Hilfe eines großen *Cepaea*-Materials die Chorologie der Schalenmerkmale aufgestellt und zeigen, daß deren Verbreitung nicht regellos ist.

Trotz meines nicht sehr umfangreichen Materials lohnt sich ein Vergleich vor allem darum, weil das Gebiet der Oberlausitz in dem genannten Werk nicht besonders berücksichtigt, sondern mit in den Raum Ostsachsen einbezogen wurde. Ebenso sind aus dem Gebiet der Oberpfalz keine Aufsammlungen zur Auswertung gekommen; um die wenigen von mir bearbeiteten Stichproben zu ergänzen, hat mir Herr Oberlehrer W. VIELHAUER, Weiden/OPF., freundlicherweise die Zusammenstellung seiner Funde zur Verfügung gestellt.

Die Morphe R der *C. nemoralis* ist nach SCHILDER und SCHILDER (1957) und LAMOTTE (1951) irregulär verteilt. Ihr Überwiegen im Görlitzer Raum schließt sich keinem der benachbarten Gebiete an. Meine Sammlungen an der Ostseeküste und bei Liebenstein lassen sich bezüglich ihres R-Anteiles gut in die von SCHILDER und SCHILDER gegebene Darstellung einordnen. Die Oberpfalz scheint mit geringem Vorkommen von R die ebenfalls R-armen Gebiete um Regensburg und in Nordböhmen zu verbinden.

Mit 2° bzw. 4° Anteil der Morphe U liegt das Görlitzer und das Bautzener Gebiet in dem von Rügen bis Ungarn und Venedig reichenden Teil Europas, in dem U häufiger ist, als im sich westlich daran anschließenden Streifen. Im Gebiet um Weiden machte W. VIELHAUER schon Stichproben von einer Reihe von Fundorten, in denen U wahrscheinlich fehlt. Im Durchschnitt der Fundorte mit größeren Aufsammlungen liegt der Anteil aber gerade noch im Bereich von 2°.

Der auffallend hohe durchschnittliche T-Anteil im Süd-Görlitzer Gebiet wird durch die Fundorte in Nähe der Bahnlinie bestimmt. Es handelt sich allem Anschein nach um ein isoliertes Vorkommen. Die anderen Fundorte der Oberlausitz und diejenigen an der Ostsee mit 1° bis 0° Anteil bestätigen die Vorstellung, daß die T-Form hier das östliche Randgebiet ihrer Ausbreitung erreicht. Überzeugend für ihr Zentralgebiet sind die Sammlungen aus Weiden und Umgebung.

Der geringe Anteil der Morphe N in den Görlitzer Fundorten kompensiert den hohen R-Anteil und unterscheidet sich wie dieser von der Umgebung. Der geringe N-Anteil im Weidener Gebiet, weniger als 1° auch beim Material von W. VIELHAUER, fügt sich gut in die Verbreitungskarte bei SCHILDER und SCHILDER (1957) ein.

Der Anteil der rotschaligen Stücke aller Bänder-Morphen von *C. nemoralis* liegt für das Gebiet der Oberlausitz etwas höher, als es nach den Darstellungen bei SCHILDER und SCHILDER (1957) zu erwarten wäre. Es zeigt sich, daß dort die älteren Aufsammlungen den durchschnittlichen Wert nach unten drücken, während die neueren ab 1950 denselben Wert

von 7%, der sich aus meinen Aufsammlungen errechnet, ergeben. Daß die ungebänderten Morphen im Verlust der gelben Farbe weiter fortgeschritten sind (SCHILDER und SCHILDER, 1957), bestätigt fast jeder Fundort.

SCHILDER und SCHILDER (1957) zeigen eine Abnahme der +Variante der Morphe N (einer fünfbändrigen *C. nemoralis* mit mehr als 2 Bänderverschmelzungen) von der Ostsee nach SW und eine Parallelität der +Varianten aller Morphen. Außerdem stellen sie eine Zunahme der -Varianten von T (einer dreibändrigen *C. nemoralis* mit einem sehr blasen oder ausgefallenem Bande) von N nach S im Längsbereich von Rügen fest. Die Parallelität aller -Varianten ist von diesen Autoren nicht untersucht worden. Ich faßte alle +Varianten und alle -Varianten zusammen (Tab. 16) und kann die Ergebnisse von SCHILDER und SCHILDER bestätigen. Darüber hinaus scheint eine Parallelität auch aller -Varianten zu bestehen. Für eine sichere Aussage ist mein Material allerdings nicht ausreichend.

Tab. 16. Anteile der + und -Varianten von *C. nemoralis* in größeren Gebieten (Mittelwerte der Fundortanteile aus den gemittelten Jahresausbeuten)

	Ostsee	Görlitz	Bautzen	Schkeuditz *)	Thüringen und Weiden	Oberpfalz **)
+Var. in %	57	36	24	25	8	19
-Var. in %	1	2	4	8	11	10

\*) nur mit einem Fundort vertreten

\*\*) 12 Fundorte nach W. VIELHAUER

Die geringe Anzahl der *C. hortensis*-Fundplätze erschwert die Erkenntnis regionaler Charakteristiken. In der Zusammensetzung der Bänder-Morphen zeigen die Orte des Görlitzer Gebietes einen hohen Anteil der bänderlosen Morphe (C), und zwar durchschnittlich 8%. Der C-Reichtum im Osten des Verbreitungsgebietes (SCHILDER und SCHILDER, 1957) wird dadurch mit bestätigt. Parallel zu ihm geht der niedrige Anteil der fünf-bändrigen Morphe (H). Im Bautzener Gebiet drücken zwei Fundorte mit wenig C den durchschnittlichen Anteil auf 6% herunter. Wenn vielleicht auch nur zufällig, zeigt sich darin die Abnahme von C in Richtung Westsachsen. Das Fehlen der einbändrigen (G) und dreibändrigen (M) Morphe in der Oberlausitz entspricht den Vorstellungen über deren Verbreitung. Das Auftreten von M in dem Gebiet um Saßnitz ist typisch. Die Verteilung der Morphen C und H in der Oberpfalz schließt sich der in Sachsen an.

Die braunlippige Form von *C. hortensis* var. *fusca* (Poirlet 1801) fand ich an einigen Orten in der Oberlausitz, bei Prag und bei Liebenstein. Das Vorkommen in der Oberlausitz, m. W. bisher hier und in den benachbarten Gebieten noch nicht bekannt, läßt sich mit dem Vorkommen in Frankfurt/

Oder (BOETTGER, 1926) in Verbindung bringen. Die Exemplare wurden dort in Flußnähe gesammelt und der Bearbeiter schließt aus der Mannigfaltigkeit dieser Population auf Zufuhr von Erbgut durch Überschwemmungen. So ist es möglich, und meine Funde geben dem Gewicht, daß die braunlippige *C. hortensis* im Gebiet der oberen Oder und ihrer Nebenflüsse vorkommt.

In dem einen Falle, in welchem auch die gelbschalige var. *fusca* mit auftrat, wird auch SCHILDER und SCHILDER (1957) bestätigt, wonach zuerst die rotschaligen C braune Lippen haben, sonach die Gebänderten und erst dann die gelben C. Die Jahresausbeute von 1959 im Fundort XVIII (b. Nieder Neundorf) ergibt 28 % (46 Stück) Braunlippige von allen Cr, 5 % (1 Stück) Braunlippige von Hf und 1 % (1 Stück) von Cf.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die an meinem Material festgestellte Verteilung der Schalenmerkmale die von SCHILDER und SCHILDER (1957) erarbeiteten chorologischen Beziehungen bestätigt oder ergänzt. Für einige von diesen Autoren aufgezeigte Gesetzmäßigkeiten konnte ebenfalls Bestätigendes beigebracht werden.

### 3. Umwelteinfluß

Einige Autoren messen dem Einfluß der Umwelt auf die Kombination der Schalenmerkmale in den *Cepaea*-Populationen große Bedeutung bei. Die Selektion durch Feinde, die ihre Nahrung mit den Augen aufsuchen, halten vor allem CAIN und SHEPPARD und CLARKE (1962) für ausschlaggebend. Da eine Bearbeitung dieses Fragenkomplexes an anderer Stelle erfolgen soll, möchte ich ihn hier nur streifen. Meine Fundorte weisen bezüglich ihres Untergrundes nicht so große Unterschiede auf, wie diejenigen von CAIN und SHEPPARD (z. B. 1950). Sie gehören alle zu den von diesen Autoren aufgestellten Gruppen „Hecken“ und „Flächen mit Stauden und hohem Gras“. Hier müßten nach diesen Autoren bei vorherrschendem Einfluß der visuellen Selektion fünfjährige *Cepaea* im Vorteil sein und ungebänderte, bzw. effektiv ungebänderte (mit 1 oder 3 Bändern) im Nachteil. CAIN und SHEPPARD (1954) finden an solchen Standorten nur bis zu 50 % effektiv ungebänderte. Dagegen zeigen meine Standorte im Görlitzer Gebiet einen Anteil von rund 90 % solcher Schalen – oft mit mehr als 50 % vollkommen bänderloser. Im daraufhin untersuchten Gebiet des Sonnenlandes nimmt die Morphe R trotz der Heckenstandorte zu (S. 38). Auch zeigen außerordentlich gleichartige Standorte deutliche Unterschiede in der Zusammensetzung ihrer *C. nemoralis*-Populationen, z. B. II und III 1957, I und VII 1957 und 1959 (vgl. Tab. 11 S. 34). Die Bautzener Fundorte, in ihrem Untergrund den Görlitzer Fundorten ganz ähnlich, sind von *C. nemoralis*-Populationen mit geringerem, um  $\frac{2}{3}$  liegendem Anteil von effektiv Ungebänderten bevölkert.

Tab. 17 a—g. Vergleiche zwischen den ökologischen Gruppen der Standorte (s. Tab. 10) und den Anteilen einzelner Schalenmerkmale. Die %-Werte wurden errechnet aus dem Durchschnitt der Jahresausbeuten. Anz. = Anzahl der Fundorte bzw. -stellen, Kürzel der Schalenmerkmale s. S. 37

*C. nemoralis*

a. R<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
Standort- gruppe	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1		8
	2			2	4	3	1					10
	3	2	1	1	2	1	2	1				10
	4							1	1			2
	30											

b. R + U<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
	1			1	2		1	2	1	1		8
	2					1	3	3	2	1		10
	3	1	1				2	2	3	1		10
	4								1		1	2
	30											

c. +Var.<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
Standort- gruppe	1	1	3	2	1	1						8
	2		1	3	2	2	2					10
	3	1	3	4	1	1						10
	4					1	1					2
	30											

d. Rr<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
	1					1		1	2	3		7
	2						3	1	1	5		10
	3								2	3	3	8
	4						1				1	2
	27											

e. UTR<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
Standort- gruppe	1				1	1	2	2	2			8
	2		1		1	3	1	2	2			10
	3	1	1	1	1	2		2		2		10
	4						1				1	2
	30											

*C. hortensis*

f. C<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
Standort- gruppe	1		1	1	2	1	1	1	2			10
	2		1					2				3
	3				1			3	1	2		7
	4											
	20											

g. Cr<sup>0</sup>/

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anz.
	1	6	1			1	1		1			10
	2		1						1		1	3
	3		1	1	1	1	2				1	7
	4											
	20											

Diese Hinweise mögen genügen, um zu zeigen, daß ein Einfluß von visueller Selektion hier nicht in der gleichen Weise erfaßt werden kann, wie es CAIN und SHEPPARD beschrieben haben. Er ist offensichtlich auch nicht so ausschlaggebend, wie das z. B. SCHILDER (1950), LAMOTTE (1950, 1951, 1952), SCHILDER und SCHILDER (1953, 1957), FRÖMMING (1958) und WOLDA (1963) für das kontinentale Europa und GOODHART (1962) und neuerdings zum Teil auch CAIN und CURREY (1963 a, b) für England vertreten haben.

Dem Einfluß des Kleinklimas auf die Zusammensetzung der *Cepaea*-Populationen messen besonders BOETTGER (1931, 1954), SCHNETTER

(1951) und SELDMAIR (1956) Bedeutung bei. Nach ihnen ertragen bänderlose Cepaeen noch sonnige Standorte, während die Strahlungswärme fünf-bändige schädigt.

Die in Tab. 10 (S. 33) gegebene Gruppierung meiner Fundorte bzw. Fundstellen erfaßt kleinklimatische Unterschiede. Ob und inwieweit die damit angesprochenen Faktoren auf die Zusammensetzung der Populationen Einfluß nehmen, wird zuerst an Korrelationstabellen an Hand des ganzen Materials geprüft. Und zwar werden die jeweiligen Anteile an bänderlosen (R; C), roten (Rr, UTRr; Cr), ungebänderten und einbändigen (R + U) und verschmolzenbändigen (+Var.) Schalen zu den Standortgruppen in Beziehung gesetzt (Tab. 17).

Für *C. nemoralis* läßt keine Zusammenstellung eine Korrelation vermuten. Bei *C. hortensis* fällt auf, daß in halbschattigen und wenig schattigen Fundorten Populationen mit hohem C-Anteil leben, ohne daß sich eine strenge Korrelation ergibt. Daraus läßt sich aber nicht folgern, daß eine Selektion auf die Populationen einwirkt; denn diejenigen mit hohem C-Anteil stammen aus C-reichen Gebieten.

Um die chorologischen Beziehungen auszuschalten, analysiere ich im Folgenden benachbarte Fundorte bzw. Fundstellen mit unterschiedlichem ökologischem Charakter. Hierzu eignen sich die *C. nemoralis*-Fundorte des Sonnenlandes (I–VIII) und des Flugplatzes (XII, XIII, XIV) und Fundorte mit verschieden beschatteten Fundstellen (Tab. 18). Die Schnecken der

Tab. 18. Vergleich des Anteilcs der bänderlosen *C. nemoralis* (R) zwischen benachbarten Standorten. Bedeutung der Standortnummern vgl. Tab. 10, S. 33

Fundort	Jahr	Standort-Gruppe	Anzahl		R %	Stat. Sicherung der Differenz	
			insges.	R		D	$> s_D \cdot 2,58$
I	1957/59	1	248	140	56		
II	1957/59	3	203	86	42	14	> 12
III	1957/59	2 + 3	626	328	52	10	= 10
IV	1959	3	121	82	68	16	> 12
V	1957/59	1 + 2	484	247	51	17	> 12
VI	1957/59	2	1398	724	52		nicht signifikant
VII	1957/59	1	76	15	20	32	> 15
VIII	1957/59	4	125	95	76	56	> 14
XII	1959	4	27	25	93		
XIII	1959	2	94	50	53	40	> 27
XIV	1959	1	53	41	77	24	> 22
IX a	1959	2	268	186	69		
IX b	1959	3	152	105	69		gleich
XV a	1959/62	1	57	40	70		
XV b, c	1959/62	2	44	33	75		nicht signifikant
XXIV a	1959/60	2	477	217	45		
XXIV b	1959/60	3	336	131	39		nicht signifikant

beiden Fundorte, die der ökologischen Gruppe 4 zugeordnet wurden, fallen durch hohen Anteil an bänderlosen *C. nemoralis* (R) auf. Sie unterscheiden sich darin signifikant von den jeweils benachbarten Fundorten. Damit scheinen aber die Beziehungen erschöpft. Z. B. erbrachte der schattige Fundort I (Gruppe 1) mehr bänderlose *C. nemoralis* (R) als der nicht weit davon entfernte sonnigere Fundort II (Gruppe 3). Der geringe R-Anteil im schattigen Fundort VII zeigt keine Parallele zu den anderen schattigen Fundorten. Die verschieden beschatteten Fundstellen der Fundorte IX, XV und XXIV ergeben keine gesicherten Unterschiede.

Die Ausführungen legen dar, daß die durch die Gruppierung der Fundorte erfaßten ökologischen Faktoren im allgemeinen keinen Einfluß auf die Kombination der Schalenmerkmale ausüben. Allerdings finden sich Anhaltspunkte dafür, daß Cepaeen mit bänderlosen Schalen an sehr sonnigen Stellen bevorzugt auftreten.

In Berücksichtigung der oben zitierten Ergebnisse von BOETTGER, SCHNETTER und SEDLMAIR und den Beobachtungen von LAMOTTE (1951), nach denen die bänderlose *C. nemoralis* gegen Wärme widerstandsfähiger ist als die anderen Morphen, möchte ich trotz der Möglichkeit eines zufälligen Ergebnisses eine klimatische Selektion in den beiden extrem sonnigen Standorten annehmen.

### III. Weichteilmerkmale

#### 1. Grundfarbe

Nach den Voruntersuchungen ist der Grauwert der Sohle als Maß für die Grundfarbe der äußeren Weichteile geeignet. Der Vergleich der Populationen wird auf deren Anteil an hellen Sohlengrauwerten (g und i) im Gegensatz zu dem mittleren (l und n) und dunklen (p und > p) Anteil aufgebaut. Dadurch werden die durch die Messung bedingten Fehler auf das mindeste eingeschränkt (vgl. S. 8 u. Tab. 1). In den Übersichtstabellen 19 und 20 sind ebenso wie für die Schalenmerkmale die Jahresausbeuten pro Fundort zusammengestellt. Leider ist für die vergleichenden populations-statistischen Untersuchungen nur das Material von 1959 bis 1962 verwendbar.

Die Differenzen der einzelnen Jahresausbeuten des gleichen Fundortes sind nicht signifikant; auch die der Stichproben des Fundortes XV nicht, die 3 Jahre auseinander liegen. Um den Berechnungen eine größere Anzahl zugrunde legen zu können, habe ich darum beim Vergleich der Weichteilmerkmale alle Exemplare ohne Rücksicht auf das Sammeljahr als Einheit betrachtet.

#### a) Variation

Die Anteile der hellen Varianten sind an den einzelnen Fundorten recht verschieden. Bei ihrer Zusammenstellung in ansteigender Stufenfolge

umfassen sie bei den *C. nemoralis*-Populationen fast die ganze Prozent-skala ohne bedeutsame Lücke (Fig. 8, S. 64). Die Mutungsgrenzen reichen bei 1 % Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,4 % bis 100 %. Die dunkelsten Stichproben stammen aus den Fundorten XIII und IX bei Görlitz und

Tab. 19. Die helle Sohlengrauwertklasse bei *C. nemoralis*. Statistische Sicherheit der Mutungsgrenzen = 99 %

Fundort	Jahr	Gesamt- anzahl	heller Sohlengrauwert		Mutungsgrenze in %	
			Anzahl	in %	untere	obere
Görlitz, Sonnenland						
I	1959	65	17	26	14,5	40,8
II	1959	40	21	52	33,5	71,2
III	1959	143	33	23	15,3	32,1
IV	1959	111	39	35	24,5	46,4
V	1959	55	11	20	9,2	35,6
VI	1959	554	99	18	14,5	22,0
VI	1960	99	24	24	15,1	35,6
VII	1959	14	3	21	3,2	55,6
VIII	1959	25	18	72	47,0	89,8
Görlitz S.						
IX	1959	519	37	7	4,8	10,2
IX	1960	349	26	7	4,5	11,6
X	1959	33	10	30	13,7	52,4
Görlitz NW						
XIII	1959	38	2	5	0,4	20,4
Kunnersdorf						
XV	1959	66	11	17	7,5	30,2
XV	1962	30	5	17	4,5	38,1
Bautzen						
XXI	1959	13	6	46	15,9	78,7
Kleinwelka						
XXIV	1959	374	95	25	20,3	31,2
XXIV	1960	195	63	32	24,5	41,8
Neschwitz						
XXV	1959	20	7	35	13,0	63,0
XXXVI	1960	168	92	55	46,2	63,6
XXVII	1959	59	30	51	34,8	65,7
Bolbritz						
XXVIII	1962	80	20	25	14,5	38,0
Stralsund						
XXX	1961	61	7	11	3,9	24,5
Hiddensee						
XXXVII	1961	54	54	100	90,6	100,0
XLII	1961	54	53	98	88,3	100,0 (99,98)
Schkeuditz						
XLI	1961	115	56	49	37,0	59,8
Liebenstein						
XXXVIII	1961	36	36	100	86,3	100,0
Weiden/OPf.						
XL	1962	99	98	99	93,4	100,0 (99,99)
XXXV	1962	25	25	100	80,9	100,0

Tab. 20. Die helle Sohlengrauwertklasse bei *C. hortensis*. Statistische Sicherheit der Mutungsgrenzen = 99 %

Fundort	Jahr	Gesamt- anzahl	heller Sohlengrauwert		Mutungsgrenze in %	
			Anzahl	in %	untere	obere
Görlitz S						
XI	1959	26	18	69	44,1	87,7
Kunnersdorf						
XV	1959	10	7	70	29,7	95,3
XVI	1959	23	21	91	68,2	99,3
Nieder Neundorf						
XVII	1959	26	25	96	77,1	99,8
XVIII	1959	275	215	78	71,3	83,4
XVIII	1960	28	17	61	37,3	80,8
Zoblitz						
XIX	1959	45	38	84	68,0	94,6
XIX	1960	18	15	83	54,2	97,5
XX	1959	60	57	95	84,3	99,3
Bautzen						
XXI	1959	106	91	86	76,1	92,7
XXII	1959	14	12	86	52,2	98,9
XXIII	1959	119	67	56	45,8	66,4
Muschelwitz						
XXIX	1962	82	80	97	90,1	99,8
Stralsund						
XXX	1961	31	24	77	55,6	92,0
Saßnitz						
XXXI	1960	188	181	96	91,7	98,7
XXXII	1961	31	29	94	75,6	99,5
Hiddensee						
XXXIII	1961	24	21	88	63,9	98,1
Liebenstein						
XXXVIII	1961	33	30	91	72,7	98,6
Weiden/OPf.						
XXXIV	1962	15	11	73	40,3	94,1
Prag						
XXXVI	1960	79	72	91	82,1	97,0
XXXIX	1960	90	75	83	68,9	91,3

XXX in Stralsund. Ausschließlich helle Exemplare wurden in den Fundorten XXXVIII (Liebenstein), XXXV (Weiden/OPf.) und XXXVII (Hiddensee) gesammelt. Bei den *C. hortensis*-Populationen (Fig. 9, S. 66) enthält die dunkelste Stichprobe 56 % und die hellste 97 % helle Tiere (Fundort XXIII in Bautzen, bzw. XXIX bei Muschelwitz). Die Mutungsgrenzen reichen von 29,7 % bis 99,8 %.

An meinem Material zeigt sich demnach ein bei beiden Arten unterschiedlicher Verteilungsmodus der hellen Variante. Beim Vergleich der Häufigkeitspolygone der einzelnen Grauwerte ergibt sich entsprechend, daß bei allen *C. hortensis*-Populationen der Gipfel im hellen Bereich liegt. Die Unterschiede drücken sich nur durch eine mehr oder weniger steil

abfallende Kurve aus. Bei den *C. nemoralis*-Populationen wandert der Gipfel von g (XLII) bis p (IX). Dies illustrieren die Häufigkeitspolygone für jeweils die dunkelste, eine mittlere und eine helle Population der beiden Arten (Fig. 6). Trotzdem kommen alle Grauwertstufen bei den zwei Arten vor. Die dunkelste (> p) fand ich bei *C. hortensis* aber nur einmal, und zwar am Fundort XXIII in Bautzen.

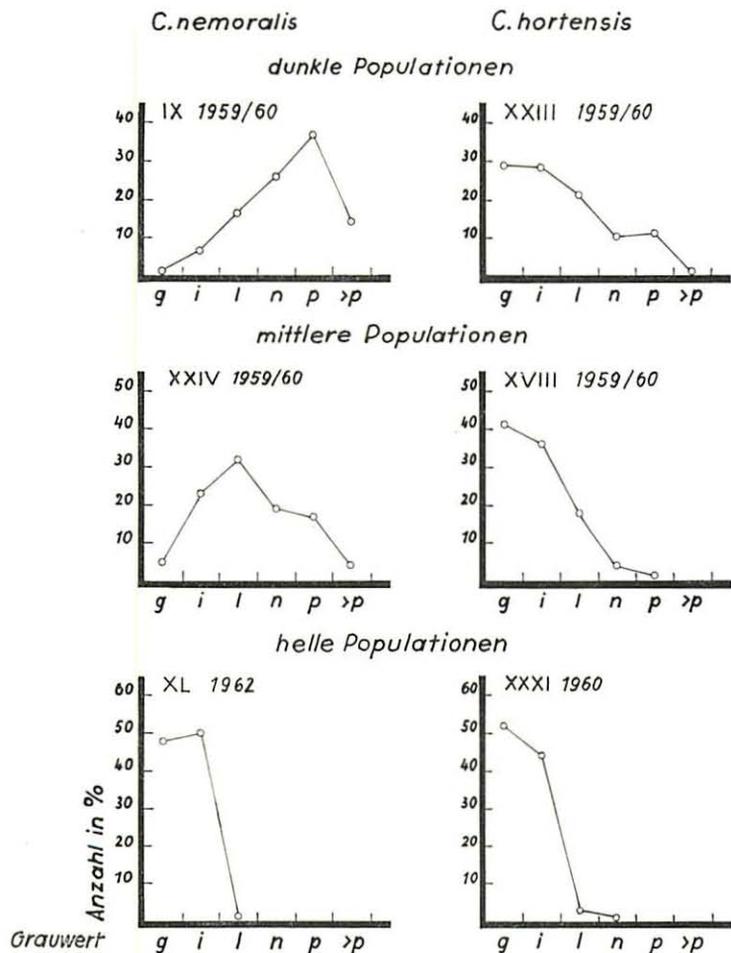


Fig. 6. Häufigkeitspolygone der Sohlengrauwerte von *C. nemoralis* und *C. hortensis*. Die zugrunde liegenden Gesamtzahlen ergeben sich aus den Tabellen 19 und 20

So ist die Beschreibung von ROSSMÄSSLER (1835), soweit sie *C. nemoralis* und *C. hortensis* betrifft, aufs beste bestätigt. Er schreibt: „Bei den Tieren von *Helix arbustorum* ist die schwarze, bei *Helix nemoralis* die dunkelgraue, bei *Helix hortensis* die graugelbliche, bei *Helix austriaca* die gelbe Färbung vorherrschend. Dennoch kommen Exemplare von *Helix arbustorum* so hell wie *nemoralis*, von dieser so dunkel wie von jener, von *hortensis* so dunkel wie von *nemoralis*, von diesen beiden so gelb wie *austriaca* vor. Wenn man also von einem Tiere sich die Schale wegdenkt, so kann man wohl meist mit ziemlicher Gewißheit seine Art angeben. ...“ Auch andere Autoren erwähnen den Unterschied zwischen beiden Arten, z. B. HARTMANN (1840), SCHOLTZ (1843) und MOQUIN-TANDON (1855).

Für eine sichere Aussage über regionale Unterschiede ist das erbrachte Material zu gering. Es fällt aber auf, daß in der Oberlausitz der Anteil der hellen *C. nemoralis* in den Stichproben kaum über 50 % liegt, während auf Hiddensee und bei Weiden/OPf. fast ausschließlich helle Exemplare gefunden wurden. Eine gewisse regionale Unterschiedlichkeit läßt sich danach vermuten.

#### b) Umwelteinfluß

Anhand der ökologischen Gruppen der Fundorte bzw. der Fundstellen wird auch für die Grundfarbe der Weichteile geprüft, ob und inwieweit ein klimatischer Einfluß auf die Verteilung des Merkmals einwirkt. Nach dem gleichen Prinzip wie bei der Besprechung der Schalenmerkmale (S. 47) stelle ich zuerst für das gesamte Material Korrelationstabellen auf.

Für *C. nemoralis* deutet sich eine Korrelation an, wonach die schattigeren Standorte weniger helle Tiere enthalten als die sonnigeren (Tab. 21 a). Die Korrelation ist aber nicht streng und wird außerdem gestört durch die Stichproben der Fundorte von Hiddensee, Weiden/OPf. und Liebenstein mit 10 % hellen Tieren. Wie oben schon bemerkt, können hier regionale Einflüsse zur Geltung kommen.

In der Tabelle 21 b für *C. hortensis* drängen sich die Prodezwerte entsprechend dem Verteilungsmodus dieser Art in der 2. Skalenhälfte zusammen, aber in den weniger beschatteten Standorten kommen dunklere Populationen nicht vor.

Beim Vergleich benachbarter Fundorte bzw. Fundstellen mit unterschiedlichem ökologischem Charakter ergibt sich für *C. nemoralis* eine viel strengere Abhängigkeit der Grundfarbenanteile von der Umwelt, als der Vergleich aller verstreut liegenden Standorte zeigt (Tab. 22). Im Sonnenland heben sich die Fundorte II, IV und VIII von den benachbarten durch größeren Anteil heller Exemplare ab. Es handelt sich dabei um Standorte der ökologischen Gruppen 3 und 4 gegenüber solchen der Gruppen 1 und 2 (vgl. Tab. 10, S. 33). Die Fundstelle IX a (Gruppe 2) ist schattiger als IX b

Tab. 21 a, b. Anteil der hellen Sohlengrauwertklasse in Beziehung zu den ökologischen Gruppen der Standorte (vgl. Tab. 10, S. 33). Die %-Werte wurden errechnet aus dem Durchschnitt der Jahresausbeuten

		Sohlengrauwertklasse hell in ‰											Anzahl
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Standort- gruppe	1	1	1	1	1	1						1	6
	2	1	1	4	1	1	1					1	10
	3		1		2	1	3			1		3	11
	4								1				1
													28
		Sohlengrauwertklasse hell in ‰											Anzahl
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Standort- gruppe	1							1	2	1	4	1	9
	2								1	1	2		4
	3									1	1	3	5
	4												
													18

Tab. 22. Vergleich zwischen dem Anteil an heller und dunkler Sohlengrauwertklasse bei *C. nemoralis* in benachbarten Standorten mit ökologisch unterschiedlichem Charakter. Bedeutung der Standortnummern vgl. Tab. 10, S. 33

Fundort/ -stelle	Jahr	Stand- ort- gruppe	Anzahl insg.	Anzahl hell	hell in %	Stat. Sicherung d. Differenz		dunkel in %
						$D < s_D \cdot 2,58$	$D < s_D \cdot 1,96$	
I	1959	1	65	17	26			42
II	1959	3	40	21	52	$26 > 25$		8
III	1959	2 + 3	143	33	23	$29 > 21$		23
IV	1959	3	111	39	35	$12 < 15$	$12 > 11$	12
V	1959	2	55	11	20	$15 < 20$	$15 = 15$	40
VI	1959/60	2	545	99	18	nicht signifikant		40
VII	1959	1	14	3	21	nicht signifikant		43
VIII	1959	4	25	18	72	$51 > 43$		4
IX a	1959	2	237	6	3			66
IX b	1959	3	146	12	8	$6 > 4$		47
XXIV a	1959	2	240	57	24			23
XXIV b	1959	3	134	38	28	nicht signifikant		17
XXIV a	1960	2	85	21	25			25
XXIV b	1960	3	113	46	41	$16 < 18$	$16 > 13$	18
XV a	1959	1	24	1	4			25
XV b, c	1959	2	41	9	22	$18 < 24$	$18 = 18$	37

(Gruppe 3), der Anteil heller Tiere in erstgenannter ist niedriger. Die Population dieses Fundortes zeigt auch, warum in dem oben besprochenen Gesamtvergleich die Korrelation so locker ist. Obgleich die Beschattungsverhältnisse den mittleren Werten entsprechen, ist die Population im ganzen wesentlich dunkler als die nicht weit davon entfernt lebenden Populationen des Sonnenlandes. Im Fundort XXIV bei Kleinwelka ist zwischen den Schnecken der etwas schattigeren Fundstelle und denen der weniger beschatteten die Differenz im Anteil der hellen Tiere 1959 nicht signifikant. Ein Jahr später jedoch läßt sie sich schwach sichern, es sind wieder im sonnigeren Standort mehr helle vorhanden.

Um nicht ausschließlich die helle Sohlengrauwertklasse der mittleren und dunklen gegenüberzustellen, ist in der letzten Spalte der Tabelle 22 die jeweilige Prozentzahl der dunklen Sohlengrauwertklasse beigefügt worden. Die Beziehungen der dunklen Anteile zu den Standortgruppen ergeben — bis auf Fundort XV — das reziproke Bild zu dem für die hellen Anteile dargelegten Ergebnis: Die schattigeren Standorte zeigen einen höheren Anteil an dunklen Tieren als die sonnigeren.

Der Nachweis einer gesicherten Differenz gestaltet sich bei *C. hortensis* schwieriger als bei der variablen Schwesternart, da die Prozentwerte enger beieinander liegen. Außerdem steht mir weniger geeignetes Material für einen Vergleich benachbarter, ökologisch verschiedener Standorte zur Verfügung. Die Stichproben aus dem beschatteten und dem sonnigeren Teil des Fundortes XX zeigen zwar in der erwarteten Weise eine Differenz, sie läßt sich aber nicht sichern. Lediglich zwischen dem sonnigen Teil von XX und dem beschatteten, ungefähr 100 m entfernt liegenden Fundort XIX ergibt sich ein schwach signifikanter Unterschied.

Das Dargelegte zeigt die deutliche ökologische Beeinflussung der *C. nemoralis*-Populationen in bezug auf die Grundfarbe der Weichteile. Die Wirkung ist zwischen benachbart liegenden Standorten eindeutig: In den schattigeren leben weniger helle und mehr dunkle Tiere als in den sonnigeren.

Bei voneinander entfernt liegenden Fundorten besteht nur eine lockere und durch einige Gebiete gestörte Korrelation. Es ist zu vermuten, daß auch die *C. hortensis*-Populationen ähnlich reagieren, aber mein Material ergibt dafür keine sicheren Beweise.

Die Färbung der äußeren Weichteile ist m. W. bisher nur von CAIN und SHEPPARD (1952) bei Populationsuntersuchungen an *C. nemoralis* als Differentialmerkmal benutzt worden. Es zeigt sich trotz der verschiedenen Beurteilung der allgemeinen Körperfärbung (vgl. S. 10) zwischen ihren Ergebnissen und meinen eine gewisse Parallelität; denn die Autoren finden in dunklen Wäldern vorwiegend Tiere mit dunklen Weichkörpern und in offenem Gelände solche mit helleren. CAIN und SHEPPARD er-

klären diese Fakten mit Auslese durch Drosseln entsprechend dem verschieden gefärbten Untergrund der verglichenen Standorte. Eine eventuelle Einwirkung der unterschiedlichen Sonneneinstrahlung wird von ihnen ablehnend diskutiert, da sich in kurzfristigen Versuchen ein Einfluß der neuen Umwelt nicht bemerkbar machte.

## 2. Pigmentierung der Lungendecke und ihre Beziehung zur Grundfarbe

Wie die Grundfarbe ist die subepitheliale Pigmentierung der Lungendecke von der Menge der Chromatophoren abhängig. Es ist die Frage, ob und inwieweit sich die Tendenz zur Bildung von viel oder wenig Chromatophoren gleichermaßen in beiden Merkmalen ausprägt.

Zum Vergleich mit den Anteilen der hellen Grundfarbe (Sohlengrauwertklassen) werden bei den Lungendecken-Präparaten ebenfalls helle den nicht hellen gegenübergestellt. Rechnet man die Präparate der Gruppen 1 und 2 (vgl. S. 16) zum hellen Anteil, liegt dieser in den Stichproben meist etwas niedriger als der Anteil der hellen Sohlengrauwertklasse. Stellt man dagegen auch die Präparate der Lungendecken-Gruppe 3 mit zum hellen Anteil, dann erreicht dieser meist etwas höhere Werte als derjenige der hellen Grundfärbung. Da bei *C. hortensis* die Präparate fast nur den Gruppen 1 bis 3 angehören, entschied ich mich dafür, nur Gruppe 1 und 2 als hell zu werten. Das erklärt, daß sich zwischen den Anteilen an heller Grundfarbe und hellen Lungendecken keine zahlenmäßige Übereinstimmung erwarten läßt. Nur die gleichgerichteten oder anders verlaufenden Abstufungen beider Werte sind beim Vergleich der Populationen für die Beurteilung ausschlaggebend. Die Ergebnisse der Lungendeckenbearbeitung sind aus Tab. 23 a und b zu ersehen.

Bei *C. nemoralis* läßt ein Vergleich der Anteile an hellen Sohlengrauwerten und derjenigen an hellen Lungendecken eine gute Übereinstimmung erkennen (Fig. 7). (Die Verschiedenheit der Sammeljahre wurde hierbei vernachlässigt.)

Die wenigsten Tiere mit heller Grundfarbe und keine hellen Lungendecken liefern die Stichproben aus Fundort IX. Dann folgen eine Reihe von Fundorten (XXX, XV, VI, III, I, XXIV), in denen ein geringer Anteil heller Lungendecken und heller Sohlen (= Grundfarbe) gefunden wurde. Die Fundorte XLI, XXVI und VIII bilden eine mittlere Gruppe, die wieder durch den hellen Anteil beider Merkmale repräsentiert wird. Bezüglich des Sohlengrauwertes sind die Unterschiede zur dunkleren Gruppe signifikant, in bezug auf die Lungendeckenpigmentierung wegen der geringen Anzahl nur z. T. schwach signifikant. Schließlich lassen sich auch für beide Merkmale die Stichproben von den hellen Populationen aus den Fundorten XLII, XL XXXV, XXXVIII und XXXVII meist signifikant von denen der vorhergehenden Gruppe unterscheiden. Die Anteile der hellen Lungendecken entsprechen also ungefähr der Verteilung der hellen Grundfarbe an den einzelnen Fundorten.

Am Individuum zeigt sich nicht in jedem Falle eine Übereinstimmung zwischen Sohlengrauwert und Lungendeckengruppe. Die Korrelationen

jedoch sind signifikant (Tab. 24). Ich führte einmal die Berechnung für das gesamte Material durch (Tab. 24 a), zum anderen — um den Einfluß der Schalenbänderung auf die Lungendeckenpigmentierung auszuschalten — nur an bänderlosen *C. nemoralis* (Tab. 24 b) und zum dritten an Material von 2 Stichproben mit sehr hohem Anteil 5bändriger Exemplare (Tab. 24 c).

Tab. 23 a und b. Helle Lungendecke

a. *C. nemoralis*

Fundort	Jahr	Anzahl		hell in %
		insgesamt	hell	
I	1957	33	5	15
III	1957	36	4	11
IV	1960	81	10	12
VIII	1957	86	24	28
IX	1960	161	0	0
XV	1962	30	1	3
XXIV	1960	110	17	15
XXVI	1960	115	35	30
XXX	1961	36	4	11
XXXVII	1961	31	31	100
XLII	1961	51	48	94
XLI	1961	64	19	31
XXXVIII	1961	26	22	85
XL	1962	97	84	87
XXXV	1962	25	19	76

b. *C. hortensis*

Fundort	Jahr	Anzahl		hell in %
		insgesamt	hell	
XVIII	1960	19	5	26
XIX	1960	11	4	36
XXX	1961	24	13	54
XXXI	1961	33	25	76
XXXII	1961	28	24	86
XXXIII	1961	21	16	76
XXXVIII	1961	19	19	100
XXXIV	1962	14	0	0
XXXVI	1960	52	44	85

Es ergibt sich daraus, daß an meinem *C.-nemoralis*-Material die Bänderung der Schale so wenig Einfluß auf die Pigmentierung der Lungendecke hat, daß er gegenüber deren Korrelation mit der Grundfarbe vollkommen zurücktritt.

Die für die Grundfarbe der *C. hortensis* festgestellte hellere Konstitution (S. 50) zeigt sich auch an den Lungendecken. Sie gehören den Gruppen 1, 2, 3 und in wenigen Fällen 4 an, während ich kein Präparat der Gruppe 5 zuordnen konnte. Der Anteil der hellen Lungendecken an den Stichproben schwankt aber durch dessen Begrenzung auf die Gruppen 1 und 2 von 0 % bis 100 %.

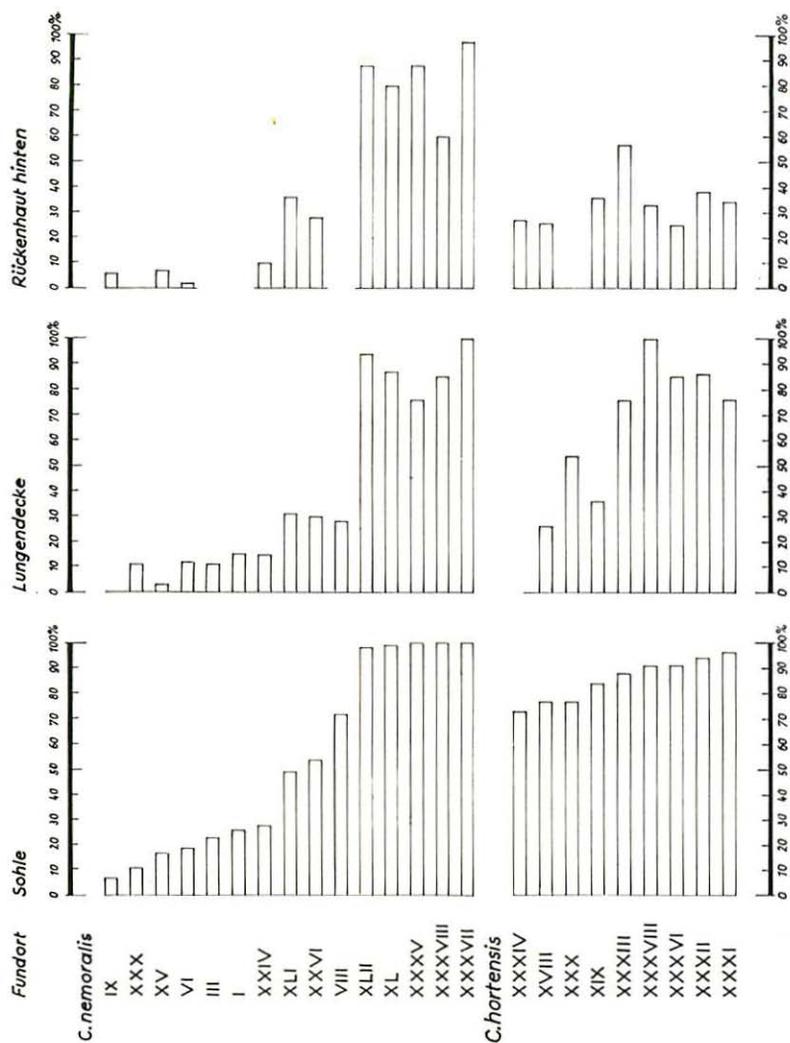


Fig. 7. Vergleich der Anteile des Merkmals „hell“ bei Sohle (= Grundfarbe), Lungendecke und Rückenhaut. Den Werten liegen alle Stichproben eines Fundortes zugrunde, ohne Rücksicht auf das Sammeljahr

Tab. 24 a-e. Korrelationen zwischen Lungendeckenpigmentation und Sohlengrauwert

*C. nemoralis*

a. alle Morphen

	Sohlengrauwert						insges.
	g	i	l	n	p	>p	
Lungen-deckengruppe 5	2	5	9	16	30	4	66
4	11	29	55	78	80	16	269
3	22	47	56	33	33	2	193
2	59	77	9	3	3	2	153
1	62	68	6	—	—	—	136

$$\chi^2 = 440$$

*C. hortensis*

d. alle Morphen

	Sohlengrauwert						insges.
	g	i	l	n	p	>p	
Lungen-deckengruppe 5	—	—	—	—	—	—	—
4	—	2	1	1	—	—	4
3	16	29	12	4	—	—	61
2	45	36	12	—	—	—	93
1	32	16	1	—	—	—	49

$$\chi^2 = 48,09$$

b. nur Bänderlose

	Sohlengrauwert						insges.
	g	i	l	n	p	>p	
Lungen-deckengruppe 5	1	3	3	11	13	4	35
4	3	11	32	40	53	6	145
3	4	23	28	22	20	1	98
2	4	11	5	2	2	—	24
1	29	35	4	—	—	—	68

$$\chi^2 = 207$$

e. nur Bänderlose

	Sohlengrauwert						insges.
	g	i	l	n	p	>p	
Lungen-deckengruppe 5	—	—	—	—	—	—	—
4	—	2	—	—	—	—	2
3	9	13	5	—	—	—	27
2	15	19	8	—	—	—	42
1	21	11	1	—	—	—	33

$$\chi^2 = 12,04$$

c. Zwei Populationen mit überwiegender Anteil an 5bändrigen Schalen (XXX, XXXVIII)

	Sohlengrauwert						insges.
	g	i	l	n	p	>p	
Lungen-deckengruppe 5	—	—	1	—	2	—	3
4	1	—	4	4	6	2	17
3	3	2	2	3	5	1	16
2	11	2	—	—	2	2	17
1	9	—	—	—	—	—	9

$$\chi^2 = 43,3$$

Die Beziehung zwischen den Anteilen an hellen Lungendecken und denen an heller Grundfarbe ist nicht so deutlich wie bei *C. nemoralis* (Fig. 7). Statistisch sichern lassen sich nur die Extreme der beiden Reihen. So zeigen für beide Merkmale die dunklen Stichproben aus den Fundorten XXXIV, XVIII und XIX gegenüber den hellen aus XXXVI und XXXI jeweils gesicherte bzw. schwach gesicherte Differenzen.

Der hohe Anteil der Lungendecken der Gruppe 3 in einigen Stichproben ist der Ausdruck einer deutlicheren Beziehung zwischen Schalenbänderung und Lungendeckenpigmentierung als sie bei *C. nemoralis* auftritt. Die streifenförmige Anordnung der subepithelialen Chromatophoren bei gebänderten Individuen bestätigt das. Trotzdem ist die Korrelation zwischen Lungendecken-Gruppen und Sohlengrauwerten noch signifikant, wenn das gesamte Material berücksichtigt wird (Tab. 24 d). Obgleich auch einige dunkle Lungendecken von ungebänderten Exemplaren stammen, läßt sich für diese allein eine gesicherte Beziehung zwischen Grundfarbe und Lungendeckenpigmentierung nicht mehr nachweisen (Tab. 24 e).

Die populations-statistischen Untersuchungen ergeben, daß Beziehungen zwischen allgemeiner Körperfarbe und Lungendeckenpigmentierung bestehen. Als Beobachtung teilen das schon AUBERTIN und DIVER (1927) mit, ohne ausreichendes Material dafür beizubringen.

HELMCKE (1935) widerlegt die Theorie von DISTASO (1908), nach der die Chromatophoren der Lungendecke das Schalenpigment liefern. Somit ist es nicht notwendig, die oben dargelegten Befunde durch zusätzliche Erklärungen, wie ROTARIDES (1929), mit dieser Theorie in Einklang zu bringen. Die Pigmentierung der Lungendecke hängt bei meinen *C. nemoralis* eng mit der allgemeinen Färbung der Weichteile zusammen. Bei *C. hortensis* lassen sich zwar auch diese Beziehungen nachweisen, aber die Anordnung der Chromatophoren entspricht in vielen Fällen der Schalenbänderung. HELMCKE sieht darin, wie auch in der geringeren Variabilität der Lungendeckenmusterung — im Vergleich zu *C. nemoralis* — ursprüngliche Merkmale. Die unterschiedliche Variabilität beider Arten beobachteten ebenfalls schon AUBERTIN und DIVER (1927) und ROTARIDES (1929, 1932). Interessanterweise bearbeitete EMBERTON (1963) eine *C.-nemoralis*-Kolonie aus den Pyrenäen, die vorwiegend helllippige Schalen enthält und sich in der oben besprochenen Beziehung wie eine *C.-hortensis*-Population verhält.

### 3. Pigmentierung der Rückenhaut und ihre Beziehung zur Grundfarbe

Wie in einem vorhergehenden Kapitel (S. 13) dargelegt wird, gewinnt man bei Betrachtung der Schnirkelschnecken den Eindruck, daß die Färbung des Nackens von der Grundfarbe relativ unabhängig ist. Sie wird aber durch Chromatophoren hervorgerufen. Die populations-statistische Bearbeitung der Muster der Rückenhaut soll zeigen, ob und inwieweit Zusammenhänge bestehen.

Da nicht nur die Individuen verschieden gemustert sind, sondern auch einzelne Bezirke der Rückenhaut, begrenze ich meine Betrachtungen auf die der Keillinie seitlich anliegenden Gebiete. Sie werden eingeteilt in ein vorderes Bereich zwischen

und dicht hinter den Fühlern (v), ein mittleres (m) und ein hinteres vor dem Mantelrand (h), wie es auf Abbildung 4 angezeigt ist. Es ist nicht selten, daß auch in diesen begrenzten Bereichen zwei Musterarten oder Übergänge von einer zur anderen vorkommen. Dies wurde in den Originaltabellen gesondert notiert. Da aber in keiner Stichprobe diese Doppel- bzw. Zwischenwerte in ausschlaggebender Menge auftraten, wurden sie abwechselnd dem einen oder anderen Grundmuster, welches sie enthielten, zugeteilt.

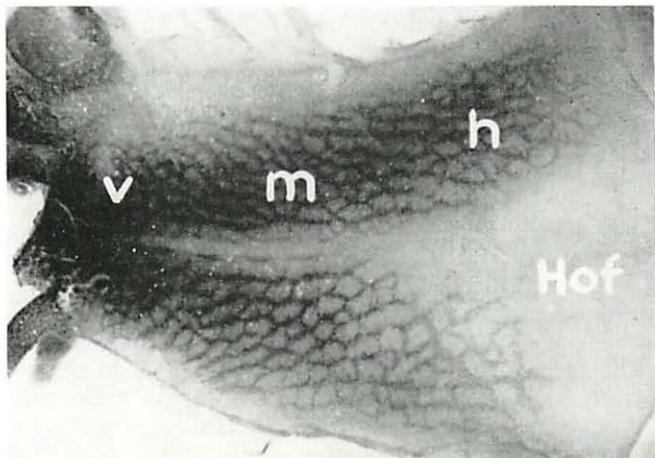


Abb. 4. Rückenhaulpräparat von *C. nemoralis*. Die Musterung wird seitlich der Kiellinie beurteilt, und zwar vorn (v), in der Mitte (m) und hinten (h). Hof = pigmentfreie Stelle vor dem Mantelrand. Vergr. 9X; Präparat = abgezogene Haut im feuchten Zustand

In der Musterzusammensetzung sind die Stichproben aus den *C. nemoralis*-Populationen sehr vielseitig, wie die Tabellen 25 a–j zeigen. Nur für die Stichproben der Fundorte XV und XXXV wurde die Verteilung der Muster nicht zusammengestellt; denn bei XV entspricht sie im Prinzip der bei IX (Tab. 25 a) und XXXV entspricht ungefähr XLII (Tab. 25 g). Trotz der Vielgestaltigkeit lassen sich gewisse Regeln in der Verteilung der Pigmentierung ableiten. Vorn überwiegt das Facettenmuster bei fast allen Populationen signifikant. Eine Bedeutung hat daneben noch das Muster Kontur, welches man sich dadurch entstanden denken kann, daß das Pigment für die ganze Runzel nicht ausreicht. Das vordere Gebiet ist darum das am wenigsten variierende. Im mittleren und hinteren Teil treten außerdem flächige Pigmentierung, Netzmuster oder Pigmentmangel mit höheren prozentualen Anteilen in Erscheinung. Die Flächenpigmentierung ist für das mittlere Gebiet ziemlich charakteristisch, es erscheint am dichtesten pigmentiert und der Mustertyp ist verwischt. In den Popula-

Tab. 25 a-k. Verteilung der Muster der Rückenhaut in einzelnen *C. nemoralis*-Populationen (a-j) und eine zusammenfassende Darstellung aller entsprechend bearbeiteten *C. hortensis* (k). Anz. = Anzahl der untersuchten Exemplare; Fo. = Fundort; Fa = Facetten, Fl = Fläche, Ne = Netz, Ko = Kontur, o = Pigmentmangel; v = vorderes, m = mittleres, h = hinteres Gebiet des Rückenhautpräparates

*C. nemoralis*

a. Anz. = 110; Fo. IX

	v	m (in %)	h
Fa	74	1	—
Fl	2	46	5
Ne	1	46	87
Ko	20	1	2
o	3	6	6

b. Anz. = 42; Fo. XXX

	v	m (in %)	h
Fa	90	2	7
Fl	10	91	43
Ne	—	5	40
Ko	—	2	10
o	—	—	—

c. Anz. = 76; Fo. VI

	v	m (in %)	h
Fa	75	—	2
Fl	1	29	2
Ne	—	61	74
Ko	23	8	20
o	1	2	2

d. Anz. = 109; Fo. XXIV

	v	m (in %)	h
Fa	93	10	6
Fl	2	61	17
Ne	2	18	44
Ko	3	3	23
o	—	8	10

e. Anz. = 63; Fo. XLI

	v	m (in %)	h
Fa	94	27	11
Fl	—	48	29
Ne	—	5	19
Ko	3	—	5
o	3	20	36

f. Anz. = 115; Fo. XXVI

	v	m (in %)	h
Fa	88	10	2
Fl	—	42	5
Ne	—	24	50
Ko	11	5	15
o	1	19	28

g. Anz. = 50; Fo. XLII

	v	m (in %)	h
Fa	78	12	2
Fl	—	14	2
Ne	—	4	6
Ko	2	—	2
o	20	70	88

h. Anz. = 95; Fo. XL

	v	m (in %)	h
Fa	47	23	7
Fl	—	10	1
Ne	—	2	1
Ko	34	3	11
o	19	62	80

i. Anz. = 20; Fo. XXXVIII

	v	m (in %)	h
Fa	75	—	—
Fl	—	5	—
Ne	5	35	30
Ko	15	15	10
o	5	45	60

j. Anz. = 34; Fo. XXXVII

	v	m (in %)	h
Fa	94	53	3
Fl	—	9	—
Ne	—	—	—
Ko	6	—	—
o	—	38	97

*C. hortensis*

k. Anz. = 225

	v	m (in %)	h
Fa	91	31	51
Fl	—	58	12
Ne	—	—	2
Ko	2	1	4
o	7	10	31

tionen, in denen das dem Facettenmuster reziproke Netzmuster im hinteren Gebiet häufig ist, bildet die Flächenpigmentierung im Mittelteil sozusagen den Übergang zwischen beiden Musterarten. Ebenso wie die Netzzeichnung ist Pigmentmangel im hinteren Teil der Rückenhaut am häufigsten. Bei einer Anzahl von Exemplaren dehnt er sich aber bis ins

mittlere Gebiet aus und bei nur 10 % ist auch der vordere Teil wenig bzw. nicht pigmentiert. Das „helle Merkmal“ der Rücken­haut könnte demnach der Pigmentmangel in ihrem hinteren Teil sein. Sein Anteil in den Fundorten schwankt von 0 % bis 97 %.

Die geringeren Anteile der hellen Rücken­haut in den *C.-nemoralis*-Fundorten IX, XXX, XV, VI und XXIV, die nach Grundfarbe und Lungendeckenpigmentierung der dunklen Gruppe angehören, lassen die dunklere Konstitution der dort lebenden Populationen auch für dieses Merkmal gut erkennen (Fig. 7, S. 57). Ebenso tritt die mittlere Gruppe (XLI, XXVI) mit zum Teil signifikanten Differenzen hervor, und auch die hellen Populationen der Fundorte XLII, XL, XXXVII und XXXV sind durch hohen Anteil heller Rücken­häute gekennzeichnet. Nur die Stichprobe von dem Fundort XXXVIII macht eine gewisse Ausnahme; ihr schwach signifikant geringerer Anteil an hellen Rücken entspricht nicht dem Eindruck, den Grundfarbe und Lungendecke vermitteln. Auch ist hier der Anteil des Netzmusters, der sonst nur dunkle Populationen charakterisiert (vgl. IX, XXX und VI), ungewöhnlich hoch.

Die *C.-hortensis*-Populationen sind nicht so variabel, so daß eine zusammenfassende Darstellung gerechtfertigt ist (Tab. 25 k). Es lassen sich im einzelnen 2 Kombinationen unterscheiden, und zwar: Vorn überwiegend Facetten, in der Mitte Fläche und hinten Facetten; oder: Vorn überwiegend Facetten, in der Mitte Fläche und hinten Pigmentmangel. Das Netzmuster, welches in den dunklen *C.-nemoralis*-Populationen häufig ist, habe ich bei der *C. hortensis* nur selten gefunden. Obgleich eine Menge einzelner *C. nemoralis* in der Musterkombination den *C. hortensis* gleichen, wird doch das Gesamtbild einer Stichprobe nicht in derselben Weise bestimmt. Am meisten ähneln die hellen *C.-nemoralis*-Stichproben denen der Schwesternart.

Das Merkmal Pigmentmangel im hinteren Teil der Rücken­haut erreicht als einziges „helles“ bei *C. hortensis* keine hohen Prozentwerte. Seine Anteile lehnen sich nicht an die Verteilung der anderen hellen Merkmale an (Fig. 7, S. 57).

Zusammenfassend läßt sich über die Musterung der Rücken­haut sagen, daß sie bei *C. nemoralis* sehr variiert und bei *C. hortensis* verhältnismäßig einheitlich ausgebildet ist. Während bei erstgenannter Art der Anteil an hellen Rücken in den Populationen ungefähr dem der hellen Grundfarbe und Lungendeckenpigmentierung entspricht, zeigt sich bei *C. hortensis* keine Parallelität zu den anderen, durch Chromatophoren bedingten Merkmalen.

Der Rückenstreif ist in seiner verschiedenen Ausbildung ein weiteres Element im Mustergefüge der Rücken­haut (Tab. 26, vgl. auch

S. 21). In den *C.-nemoralis*-Populationen sind einreihige und ein- bis dreireihige Streifen häufig und auch dreireihige nicht selten. Oft befindet sich vor dem Mantelrand eine breite, ungefärbte, als „Hof“ bezeichnete Stelle (Abb. 4, S. 60). Bei *C. hortensis* fand ich – wenn die Kiellinie überhaupt gekennzeichnet war – fast ausschließlich den einreihigen Streif. Ein „Hof“ vor dem Mantelrand ist nirgends auffällig. Also variiert auch der Rückenstreif bei *C. nemoralis* stärker als bei *C. hortensis*. Beziehungen zu den

Tab. 26. Ausbildung des Rückenstreifs, dargestellt an Primärwerten von Stichproben. 1 = durchgehend eine Runzelreihe unpigmentiert; 1–3 = Pigmentlosigkeit von einer Reihe auf die beiden benachbarten übergreifend; 3 = durchgehend 3 Reihen unpigmentiert; Hof = eine größere helle Stelle vor dem Mantelsaum

Fundort	Rückenstreif				
	fehlt	1	Runzelreihen 1–3	3	Hof
<i>C. nemoralis</i>					
IX	6	33	57	14	10
XXX		30	12		
XV		1	17	11	15
VI	3	15	45	13	33
XXIV	6	24	70	9	27
XLI	12	31	18	2	
XXVI	13	41	57	4	15
XLII	14	12	18	6	3
XXXV	20	2	2	1	1
XL	55	28	12		4
XXXVIII	6	4	6	4	4
XXXVII	3	3	17	11	
<i>C. hortensis</i>					
XXXIV	2	13			
XVIII	2	16	1		
XXX		15	1		
XIX		11			
XXXIII	3	18			
XXXVIII		30			
XXXVI		52			
XXXII	7	22			
XXXI	7	25			

anderen chromatophorenbedingten Farbmerkmalen der Weichteile, etwa daß dunkle Exemplare vorwiegend einen schmalen Streif besitzen, zeigen sich nicht an meinem Material.

Bei einer größeren Anzahl juveniler Tiere aus den Fundorten VI und XXVI untersuchte ich die Rückenhaut ebenfalls. Die sehr kleinen Exemplare zeigen wenig Pigment in einer unregelmäßig punktförmigen Verteilung, die größeren gleichen den Adulten bei der entsprechenden Population.

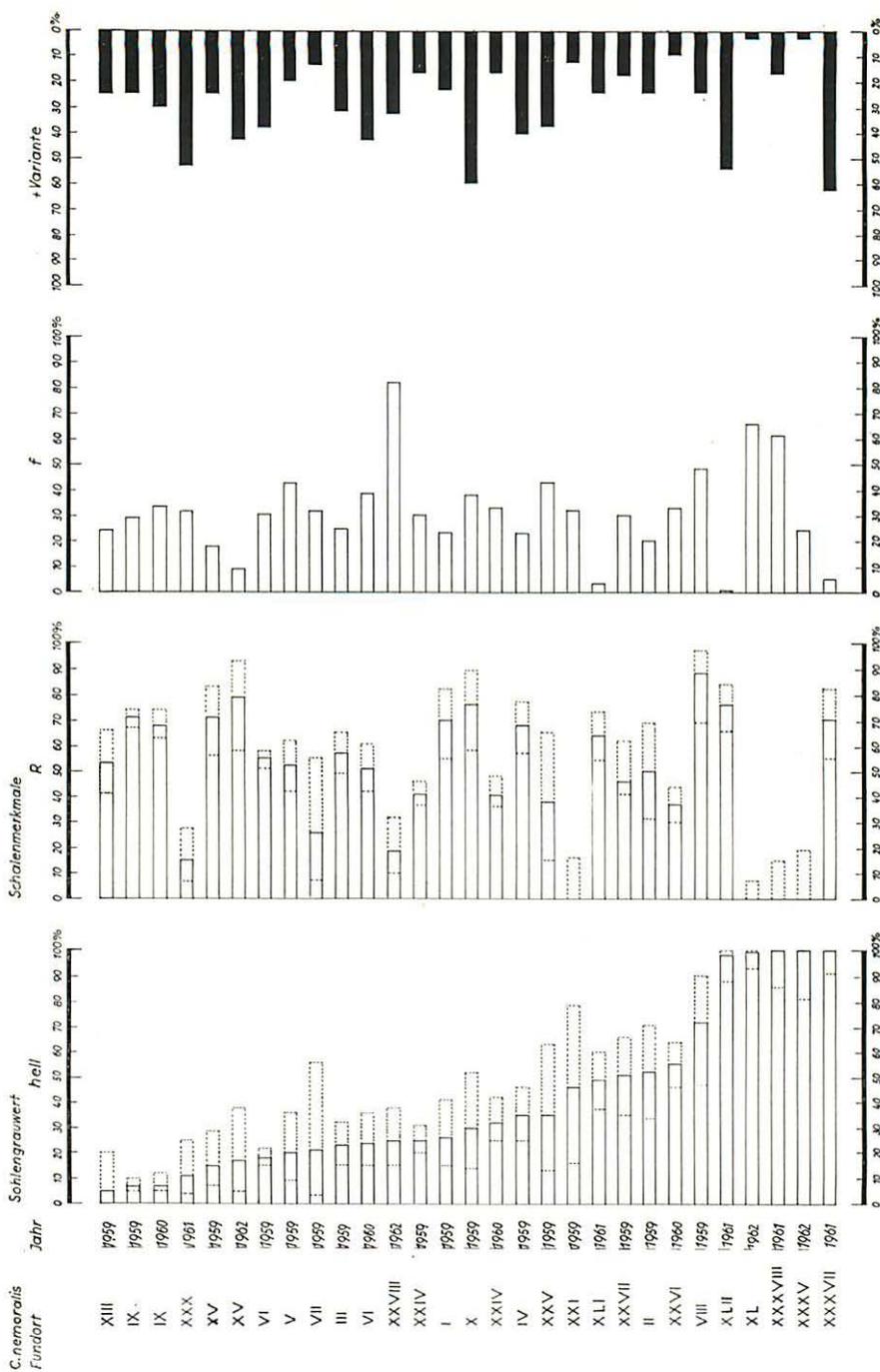


Fig. 8. Anteilvergleich für *C. nemoralis* zwischen der hellen Sohlengrauwertklasse und den Schalenmerkmalen ungebändert (R), gelbe Grundfarbe (f) und verschmolzenbändig (+Variante). Die gestrichelten Linien geben die Mutungsgrenzen für 99% statistische Sicherheit an

#### IV. Beziehungen zwischen Schalen- und Weichteilmerkmalen

Im Vorhergehenden werden die Korrelationen zwischen den Pigmentmerkmalen der Weichteile aufgedeckt, und es erhebt sich die Frage, inwieweit auch Beziehungen zu den Farbmerkmalen der Schale bestehen.

Es liegt nahe, die Menge des dunklen Pigments in Schale und Weichkörper zu vergleichen. Schon bei der Bearbeitung der Pigmentierung der Lungendecke zeigt sich aber, daß zwischen dieser und der Schalenbänderung keine ausschlaggebenden Beziehungen bestehen (Tab. 24, S. 58). Für den weiteren Vergleich zwischen der Schalenfarbe bzw. -bänderung stelle ich zuerst die „hellen“ Schalenfarbmerkmale *ungebändert* und *gelb* der hellen Sohlengrauwertklasse gegenüber (Fig. 8 und 9). Wie die graphischen Darstellungen leicht erkennen lassen, bestehen keinerlei Korrelationen zwischen diesen Merkmalen.

Pigmentreichtum der Schale zeigt sich, abgesehen vom Bänderungstyp, in der *Verschmelzung der Bänder* (+Variante). Käme dadurch eine gemeinsame Tendenz zwischen Schale und Weichkörper zum Ausdruck, wie es ROTARIDES (1932) vermutet, müßte die +Variante im umgekehrten Verhältnis zu den Anteilen der hellen Sohlengrauwertklasse stehen. Der für *C. nemoralis* durchgeführte Vergleich liefert keinen Anhaltspunkt dafür (Fig. 8).

Zur Ergänzung wird für *C. nemoralis* auch noch der durchschnittliche Anteil der Fünfbänderigen mit dem Anteil der sonst nicht extra berücksichtigten dunklen Grauwertklasse der Sohle in Beziehung gesetzt (Fig. 10). Auch hier gibt es Fundorte, in denen sich die Anteile beider Merkmale stark unterscheiden (XXXVIII, XXXVII, IX, I, VI, V). Andere zeigen dagegen eine verhältnismäßig gute Übereinstimmung, jedoch läßt sich keine gesetzmäßige Beziehung ableiten.

Es könnte immerhin sein, daß in den Populationen, in denen sich die entsprechenden Anteile der Weichteilgrundfarben und Bänder-Morphen ähneln, eine Korrelation am Individuum besteht. Die Tabellen 27 a und b gehen von einem Material mit vorwiegend fünfbänderigen und bezüglich der Weichteile dunklen Schnecken aus; 27 c bis h dagegen von vorwiegend bänderlosen und hellen Schnecken. Auf Grund der Zusammenstellungen läßt sich auch am Individuum kein Zusammenhang zwischen Schalenbänderung und Weichteilpigmentierung nachweisen.

Schließlich werden in einer Affinitätstabelle (SCHILDER und SCHILDER, 1951) die einzelnen Farbmerkmale von Schale und Weichkörper einer Gesamtanalyse unterworfen (Tab. 28). Dafür wird das Material von 10 *C. nemoralis*-Fundorten (VI, IX, XXIV, XXVI, XXXVII, XXXV, XXXVIII, XL, XLI und XLII) verwendet. Den  $\circ$ /-Werten der Merkmalsanteile liegen pro Fundort das Mittel der Jahresausbeuten von 1959 an zugrunde. 0  $\circ$ / entspricht 0 % bis 5 %, 1  $\circ$ / entspricht 5 % bis 15 % usw.,

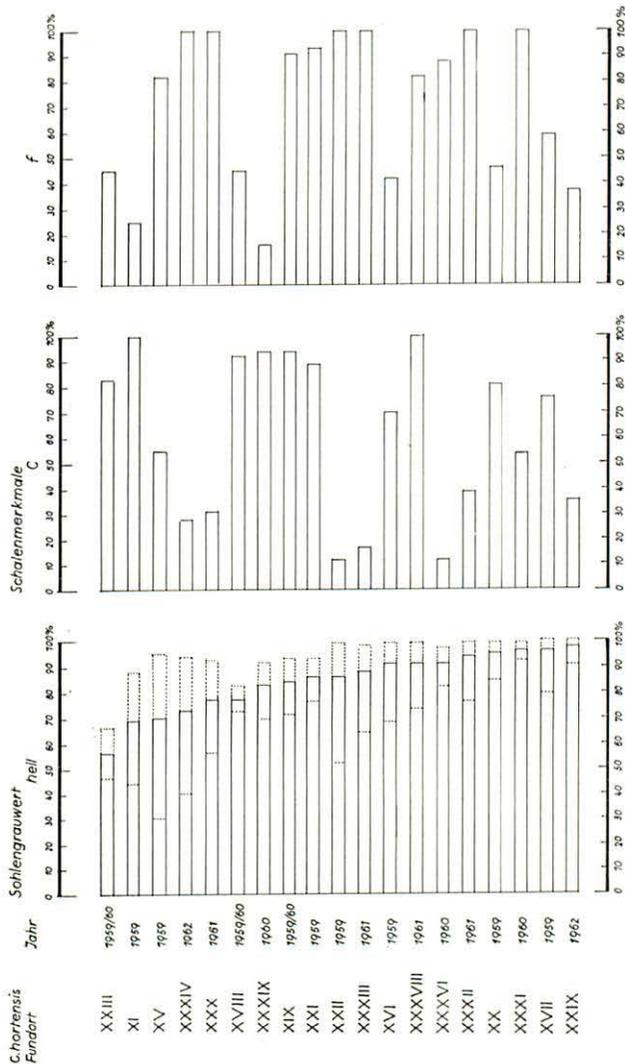


Fig. 9. Anteilvergleich für *C. hortensis* zwischen der hellen Sohlengrauwertklasse und den Schalenmerkmalen ungebändert (C) und gelbe Grundfarbe (f). Die gestrichelten Linien geben die Mutationsgrenzen für 99 % statistische Sicherheit an

10 °/ umfaßt 95 % bis 100 %. Hier kommt noch einmal die Übereinstimmung in den Anteilen der 3 Weichteilmerkmale: — helle Grundfarbe (= Sohlengrauwertklasse), helle Lungendecke und Pigmentmangel im hinteren Teil der Rückenhaut — durch die niedrigen Werte deutlich zum Ausdruck. Der Wert für das Netzmuster ist demgegenüber hoch und zeigt an, daß es eventuell als dunkles Weichteilmerkmal gewertet werden kann. Auch bei dieser Art der Analyse ergeben sich keine Beziehungen zwischen Schalen- und Weichteilmerkmalen.

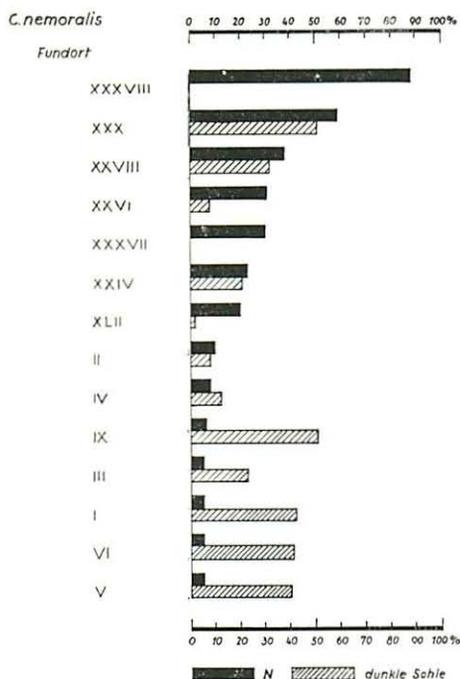


Fig. 10. Die durchschnittlichen Anteile der fünfbindigen Morphe (N) und der dunklen Weichteilvariante in einigen *C. nemoralis*-Populationen

Die durchgeführten Vergleiche zeigen eine weitgehende Unabhängigkeit zwischen der durch Chromatophoren bedingten Färbung des Weichkörpers und der Pigmentierung der Schale. Damit bestätigt die Merkmalsverteilung die histologischen Befunde von HELMCKE (1933, 1935), nach denen die Bänderung der Schale nicht von dem Pigment der Chromatophoren herrührt. CAIN und SHEPPARD (1952) finden eine hohe Korrelation zwischen dem

Anteil von gelben Schalen und dem von hellen Weichkörpern und erklären dies mit der Selektion durch Drosseln.

In den von mir untersuchten Gebieten ist ein deutlicher Umwelteinfluß nicht durch Selektion der Drosseln, sondern durch das Kleinklima nach-

Tab. 27. Vergleiche zwischen Schalenmorphen und Sohlendunkelheitsgraden bei *C. nemoralis*. Fo. = Fundort; Schalenmorphen R, U, T und N vgl. S. 37; d = dunkle, m = mittlere, h = helle Sohlengrauwertklasse

a. Fo. XXVIII; 1962					b. Fo. XXX; 1961					c. Fo. XXVII; 1959							
	R	U	T	N		R	U	T	N		R	U	T	N			
d	4	10	—	9	23	d	5	9	1	16	31	d	4	2	—	—	6
m	5	17	—	14	36	m	3	4	1	15	23	m	8	11	1	2	22
h	6	7	—	7	20	h	1	—	—	6	7	h	15	6	—	9	30
	15	34	—	30	79		9	13	2	37	61		27	19	1	11	58
d. Fo. II; 1959					e. Fo. IV; 1959					f. Fo. XLI; 1961							
	R	U	T	N		R	U	T	N		R	U	T	N			
d	10	—	—	—	10	d	10	2	1	2	15	d	2	1	3	2	8
m	7	6	2	1	16	m	43	8	8	5	64	m	43	6	5	5	59
h	3	7	1	3	14	h	28	5	6	2	41	h	49	9	12	11	81
	20	13	3	4	40		81	15	15	9	120		94	16	20	18	148
g. Fo. VI; 1959/60					h. Fo. XXVI; 1959/60												
	R	U	T	N		R	U	T	N								
d	148	31	71	13	263	d	7	4	—	3	14						
m	156	41	75	11	283	m	28	22	4	22	76						
h	74	22	36	9	141	h	48	44	—	38	130						
	378	94	182	33	687		83	70	4	63	220						

Tab. 28 Affinitätstabelle der Farbmerkmale von *C. nemoralis* (Berechnung nach SCHILDER und SCHILDER, 1951)

	S	Ld h	Rü o	Rü n	R	U	T	N	+Var.	Rr <sup>1</sup>	UTNr
UTNr	14,8	16,5	14,0	34,8	15,2	34,0	34,8	31,7	18,4	17,0	—
Rr <sup>1</sup>	30,0	38,4	38,1	43,7	15,1	66,8	76,4	56,5	38,0	—	17,0
+Var.	33,4	24,1	21,2	12,8	4,8	10,4	21,4	9,5	—	38,0	18,4
N	34,1	24,8	26,3	15,5	21,5	10,5	22,1	—	9,5	56,5	31,7
T	34,8	26,5	23,8	25,0	33,4	9,6	—	22,1	21,4	76,4	34,8
U	45,8	35,9	31,4	11,4	19,4	—	9,6	10,5	10,4	66,8	34,0
R	36,4	31,5	26,6	13,2	—	19,4	33,4	21,5	4,8	15,1	15,2
Rü n	53,0	47,1	44,8	—	13,2	11,4	25,0	15,5	12,8	43,7	34,8
Rü o	3,7	1,5	—	44,8	26,6	31,4	23,8	26,3	21,2	38,1	14,0
Ld h	2,3	—	1,5	47,1	31,5	35,9	26,5	24,0	24,1	38,4	16,5
S	—	2,3	3,7	53,0	36,4	45,8	34,8	34,1	33,4	30,0	14,8

<sup>1</sup> von 7 Populationen

S = heller Sohlengrauwert, Ld h = helle Lungendecke, Rü o = hinterer Teil der Rückenhaut ohne Muster, Rü n = hinterer Teil der Rückenhaut mit Netzmuster, R, U, T, N = Bändermorphen, +Var. = verschmolzenbändige Morphen, r = Morphen mit roter Schalenfarbe

zuweisen. Er wirkt sich besonders auf die Verteilung der Weichkörperfärbung in den Populationen aus, und zwar vermutlich im ganzen ökologischen Bereich der Cepaeen, wenn das meine Untersuchungen auch noch nicht lückenlos ergeben. Dagegen nimmt das Kleinklima in geringerem Maße auf die Verteilung der Bänder-Morphen Einfluß; wahrscheinlich sind die Bänderlosen an extrem sonnige Standorte besser angepaßt als die Gebänderten. In diesen Fällen korreliert die helle Weichteilfärbung mit der hellen Schale. So glaube ich einen graduellen Unterschied in der Reaktion auf das Kleinklima zwischen Weichkörper und Schale annehmen zu dürfen, ohne dabei etwas über den Wirkungsmodus aussagen zu können.

#### **D. Verhalten der Färbungsvarianten**

Ein unterschiedliches Verhalten der verschieden pigmentierten Schnirkelschnecken kann Hinweise auf die Bedeutung der Färbung für den Gesamtorganismus geben und damit eine Erklärungsmöglichkeit für die Verteilung der Merkmale in den Populationen liefern. Dieser Gesichtspunkt hat Berechtigung für die erblichen Hauptvarianten der Schale wie auch für die Farbmerkmale des Weichkörpers, deren Konstitution noch nicht sicher erforscht ist. Setzt man bei letzteren eine direkte Beeinflussung durch die Umwelt voraus, kann ein bestimmtes Verhalten auch ein Farbmerkmal induzieren.

#### **I. Nahrungswahl**

Der Einfluß der Nahrung auf die Ausprägung der Färbung des Weichkörpers bei Schnecken ist schon mehrfach in Betracht gezogen und geprüft worden (SEIBERT, 1873; HESSE, 1879; KÜNKEL, 1916; R. WEBER, 1923; BARR, 1927; MARENBACH, 1940; FRÖMMING, 1957).

Meine Beobachtungen im Freiland, wo ich auf engem Raum oft bei sehr einheitlicher Vegetation die verschiedenen Farbvarianten des Weichkörpers beieinander fand, gaben keinen Anhaltspunkt für deren Beeinflussung durch unterschiedliches Nahrungsangebot. Darum prüfte ich die Möglichkeit, ob eine Wirkung der Nahrungsstoffe auf die Färbung der Weichteile auf Grund unterschiedlicher Futterwahl besteht. In gleicher Weise untersuchte ich verschiedene Schalen-Morphen, um auch hier eventuelle Unterschiede im Stoffwechsellyp zu finden.

Zur Vorbereitung der Futterwahlversuche machte ich im Freiland einige orientierende Beobachtungen über die Futterwahl der Cepaeen und einige Vorversuche im Labor über die durchschnittliche Dauer des Durchganges der Nahrung durch den Magen-Darm-Kanal.

Daraufhin ergab sich der im Folgenden skizzierte Ablauf der Versuche. Die Cepaeen wurden, soweit sie untereinander verglichen werden sollten, zur gleichen Zeit am gleichen Ort gesammelt und erhielten vor Versuchsbeginn dieselbe Be-

Tab. 29. Fraßlochwerte in cm<sup>2</sup> für die Varianten von *C. nemoralis* und *C. hortensis* (je 5 Tiere).  
a. Blättersuch

Pflanzenarten	Schalenvarianten												Weichteilvarianten																		
	Rr (hell)						Uf						Nr						hell						dunkel						
	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U			
15. 8.-19. 8. 1960	—	—	—	2,5	—	—	—	0,8	12,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20. 8.-3. 9	—	—	0,1	41,7	—	—	—	2,1	38,2	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20,8	2,0	—	—	—	—	—	—
13. 9.-17. 9.	0,4	10,0	0,7	49,1	—	—	—	0,1	17,4	41,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,6	4,7	—	—	10,0	0,2	45,2	—
27. 9.-1. 10.	—	—	—	14,1	33,2	—	—	—	23,2	24,6	—	—	—	—	—	1,3	36,1	0,5	—	—	—	—	—	7,6	10,1	—	—	1,1	11,6	32,2	—
6. 10.-10. 10. 1960	—	—	—	4,4	5,8	—	—	5,6	—	1,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,0	1,9	—	—	—	—	—	—
14. 10.-18. 10.	—	—	—	6,2	15,8	—	—	0,6	0,4	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,8	—	—	—	2,5	—	—	—
25. 10.-29. 10.	16,3	2,2	24,8	—	—	—	—	1,0	—	14,9	—	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,2	—	—	—	16,6	0,4	0,4	5,2

Pflanzenarten	Cr						Hf = hell						dunkel																		
	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U											
13. 9.-17. 9. 1960	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27. 9.-1. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	13,2	0,6	—	—	—	—	—
6. 10.-17. 10. 1960	—	—	—	—	—	—	—	0,3	2,8	3,1	19,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14. 10.-18. 10.	—	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—	13,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. 10.-29. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

b. Möhrenversuch

Pflanzenarten	Rr						Uf						Nr						hell						dunkel						
	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S	U	AV	H	S
4. 8.-8. 8. 1960	0,1	—	—	0,1	14,7	0,1	—	—	2,0	20,1	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. 8.-27. 8.	0,1	0,2	13,7	35,2	0,1	—	—	—	33,3	17,0	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6. 9.-10. 9.	0,4	0,2	5,1	43,5	0,1	—	—	—	2,7	36,3	—	—	—	—	—	1,4	28,7	46,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Pflanzenarten: AV = *Artemisia vulgaris* und *Symphoricarpos racemosus*; AI = *Armoracia lapathifolia*; Ch = *Chenopodium album*; D = *Daucus carota*; H = *Humulus lupulus*; S = *Sambucus nigra*; U = *Urtica dioica*. Schalenvarianten s. S. 37

handlung. Während des Versuches befanden sich je 5 Tiere der gleichen Variante in mit Gazerähmchen abgedeckten Vollglasaquarien (Grundfläche 14,5 cm × 19 cm, Höhe 20 cm). Diese standen in einem Kellerraum mit einer durchschnittlichen Temperatur von 15 °C. Nach zweitägiger Haltung mit feuchtem Filterpapier wurden die Aquarien gereinigt und die vorbereitete Nahrung eingebracht.

Die ausgewählten Blätter, Blatteile und die mit dem Mikrotom in 1 mm dicke Scheiben geschnittenen Möhren wurden vorher auf Fotopapier abgelichtet. Damit die Schnecken wie in der Natur beim Umherkriechen fressen konnten, brachte ich die angefeuchteten Blätter und Möhrenscheiben an den Wänden und am Boden, die einzelnen Sorten gut verteilt, zum Haften. Außerdem wurden angefeuchtete vorjährige Brennesselstengel und in Salznäpfchen eingedrückte Erde mit in das Behältnis getan. Der Kot wurde zwei- bis dreimal täglich abgelesen und in Röhrchen in einer Flüssigkeit von gleichen Teilen Glycerin, 95 %igem Alkohol und Aqua destillata (nach KÜHNELT, 1950) im Dunkeln bis zur Bearbeitung aufbewahrt. Nach rund 90 Stunden (fast 4 vollen Tagen) wurden die Reste der zur Wahl angebotenen Nahrung entfernt, wieder Filterpapiere in die gereinigten Aquarien gebracht und 2 bis 3 Tage darin belassen. Dann kamen die Tiere 5 Tage trocken in Blumentöpfe, wurden am 6. Tage befeuchtet, damit sie am 7. beim Einsetzen in die mit Futter bestückten Aquarien für einen weiteren Versuch funktionstüchtig waren.

Die Fraßlöcher in den Blättern und Möhrenscheiben wurden durch Auszählen der mm<sup>2</sup> bestimmt; die verschiedenen Anteile in den Kotsträngen unter dem Stereomikroskop bei niedrigen Vergrößerungen (4mal und 6,3mal) gemessen. Zur Beurteilung des innen liegenden Materials wurde der Strang bei 16- und 25facher Vergrößerung zerzupft.

In dieser Art führte ich zwei Versuchsreihen durch. Im „Blätterversuch“ wurden neben vorjährigen Brennesselstengeln und Erde Blätter von *Artemisia vulgaris* L., *Humulus lupulus* L., *Lythrum salicaria* L., *Prunus spec.*, *Rubus idaeus* L., *Rubus spec.*, *Sambucus nigra* L., *Symphoricarpus racemosus* Mchx. und *Urtica dioica* L. angeboten. „Möhrenversuch“ heißt die Versuchsreihe mit Möhrenwurzeln (*Daucus carota* L.), vorjährigen Brennesselstengeln und frischen Blättern von *Urtica dioica* L., *Armoracia lapathifolia* Gil. und *Chenopodium album* L. Die Versuchsdaten, die geprüften Varianten und die festgestellten Primärwerte sind aus Tab. 29 und 30 ersichtlich. In jedem Falle wurden die abgestorbenen Brennesselstengel mit in die Futterwahl einbezogen. Im Blätterversuch wurden nur *Urtica dioica*, *Sambucus nigra*, *Humulus lupulus*, *Artemisia vulgaris* und einmal *Symphoricarpus racemosus* gefressen. Im Möhrenversuch blieb keine Futterart unberührt. Zur genauen Beurteilung des Verhaltens der einzelnen Varianten prüfte ich zunächst den Gesamtblattfraß, den Möhrenfraß und den Kot von Brennesselstengeln (Tab. 31). Um den Versuchsfehler und die Varianz der Wiederholungen ausschalten zu können, führte ich doppelte Varianzanalysen durch. Die Signifikanz der Differenzen zwischen den Mittelwerten der einzelnen Färbungsvarianten ermittelte ich mit dem DUNCAN-Test. Es unterscheiden sich die Tiere mancher Aquarien des Blätterversuchs in Bezug auf den Fraß an Blattsubstanz signifikant oder schwach signifikant. Auf die Varianten lassen sich die Unterschiede jedoch nicht beziehen. Erstens sind sie sich zwischen den beiden Perioden auch nicht annähernd ähnlich. Zweitens ist der Unterschied zwischen den hellen und dunklen Tieren in der ersten Periode bedeutungslos,

Tab. 30. Kotanteile der einzelnen Varianten in cm (je 5 Tiere).

## a. Blättersuch

Kotart	Schalenvarianten						Weichtilvarianten												
	Er.	Bl.	St.	Er.	Bl.	St.	Er.	Bl.	St.	Nr.	Er.	Bl.	St.	Er.	Bl.	St.			
<i>C. nemoralis</i> I	30. 8.—3. 9. 1950	—	20	132	—	31	125	—	18	156	—	12	143	—	46	172			
	13. 9.—17. 9.	7	41	129	6	47	117	3	50	96	6	10	80	—	43	116			
	27. 9.—1. 10.	2	21	137	3	24	203	—	9	157	—	20	147	2	24	180			
II	6. 10.—10. 10.	8	10	6	5	10	26	4	24	4	—	3	4	—	11	10			
	14. 10.—18. 10.	—	24	15	9	4	17	4	19	65	4	8	33	—	22	17			
	25. 10.—29. 10.	—	33	55	14	22	17	—	42	35	—	17	63	—	7	86			
		Cr						Hf = hell						dunkel					
<i>C. hortensis</i> I	13. 9.—17. 9.											189	170		19	147			
	27. 9.—1. 10.											9	5		10	193			
II	6. 10.—10. 10.											24	61		25	96			
	14. 10.—18. 10.											13	129		15	157			
	25. 10.—29. 10.											23	142		21	156			
		Cr						Hf = hell						dunkel					

## b. Möhrenversuch

Kotart	Er						Hf						Mö						
	Er.	Bl.	Mö.	St.	Er.	Bl.	Mö.	St.	Er.	Bl.	Mö.	St.	Er.	Bl.	Mö.	St.			
<i>C. nemoralis</i>	4. 8.—8. 8. 1960	—	11	81	—	13	50	—	4	107	2	15	77	—	9	78			
	23. 8.—27. 8.	10	25	7	38	15	20	18	27	21	7	20	19	11	22	29			
	6. 9.—10. 9.	4	25	19	—	17	33	24	27	34	16	24	75	—	23	10			
		Er						Hf						Mö					

Er. = Erdkot; Bl. = Blätterkot; Mö. = Möhrenkot; St. = Kot von abgestorbenen Brennnesselstengeln. Schalenvarianten s. S. 37

Tab. 31. Vergleich von Gesamtblattfraß, Möhrenfraß, Stengelkot und Blattkot zwischen den geprüften Varianten. Die Werte geben den Durchschnitt der einzelnen Wiederholungen an und zwar in cm<sup>2</sup> für die Fraßlöcher und in cm für die Kotstränge.

a. Blättersuch

Art	Periode	Schalenvarianten			Weichteilvarianten			
		Nr	Rr	Uf	hell	hell (= Rr)	dunkel	
<i>C. nemoralis</i>	I	Fraßlöcher an Blättern	29,2	38,0	40,1	12,3	38,0	42,0
		Stengelkot	136	139	148	123	139	156
		Blattkot	26	27	34	14	27	38
	II		Uf	Nr	Rr	dunkel	hell	
		Fraßlöcher an Blättern	8,2	25,3	25,2	9,0	9,5	
		Stengelkot	9	35	25	38	35	
	Blattkot	12	28	22	13	9		
<i>C. hortensis</i>	I				hell	dunkel		
					8,0	18,9		
					8,8	17,0		
	II		Cr	Hf	dunkel	hell		
		Fraßlöcher an Blättern	4,1	24,0		19,1	24,0	
		Stengelkot	89	111		136	111	
	Blattkot	8	20		20	20		

b. Möhrenversuch

Art	Periode	Uf	Rr	Nr	dunkel	hell	
		<i>C. nemoralis</i>					
	I	Fraßlöcher an Möhren	24,5	31,1	33,1	26,3	31,3
		Fraßlöcher an Blättern	12,7	6,6	20,0	2,1	9
		Stengelkot	34	36	61	39	57
		Möhrenkot	15	21	19	18	20
		Blätterkot	13	5	14	4	8

===: keine signifikanten Differenzen; —: schwach signifikante Differenzen (Irrtumswahrscheinlichkeit  $< 5\%$ ); nicht unterstrichen: signifikante Differenzen (Irrtumswahrscheinlichkeit  $< 1\%$ ). Da gesicherte Differenzen nur bei den Fraßlochwerten entstanden sind, ist nach diesen die jeweilige Reihenfolge der Varianten eingerichtet. Schalenvarianten s. S. 37

weil die ebenfalls hellen Insassen (Rr) eines anderen Aquariums sich im Blattfraß nicht signifikant von den dunklen Tieren unterscheiden.

Die Differenzen zwischen dem Möhrenfraß sind nicht zu sichern. Faßt man aber den Fraß an Möhren und Blättern zusammen als Fraß an frischer Nahrung — im Gegensatz zu solchem an abgestorbenem Material —, so haben die hellen Tiere schwach signifikant mehr gefressen als die dunklen. Es ergibt sich auch daraus keine Übereinstimmung mit dem Blättersuch (I. Periode), wo in einem Fall gerade die dunklen Tiere mehr frische Nahrung aufgenommen haben.

Die Mittelwerte der Kotanteile mit der Masse von abgestorbenen Brennesselstengel zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten. Die Werte deuten auch nicht darauf hin, daß der Fraß an abgestorbenem Material ausgleichend für den an frischer Nahrung eintritt; sie gehen eher parallel mit denen für Blätter und Möhren. Darum nehme ich an, daß die aufgetretenen Unterschiede zwischen den Aquarien von der verschiedenen Fraßstimmung einzelner Tiere herrühren.

Es bleibt zu prüfen, ob die Varianten eine verschiedene Auswahl zwischen den einzelnen Arten der gebotenen frischen Nahrung treffen (Tab. 32). Im Blättersuch bei den *C. nemoralis* der ersten Periode ist *Urtica dioica* die am meisten gefressene Blattart, dann folgt *Sambucus nigra* und in wechselnder Reihenfolge *Humulus lupulus*, *Artemisia vulgaris* und *Symphoricarpus racemosus*. Nur die Bevorzugung von *Urtica dioica* ist — bis auf ein Aquarium — signifikant. In der zweiten Periode ist zwar auch *Urtica dioica* am meisten gefressen worden, aber die Differenzen der Mittelwerte liegen oft im Zufallsbereich. Auch die Differenzen zwischen *Humulus lupulus* und *Sambucus nigra* sind geringer geworden. *Artemisia* und *Symphoricarpus* gehören hier mit zu den verschmähten Blattarten.

Bei den *C. hortensis* bietet der Versuch der ersten Periode sehr wenig Material. Andere Pflanzenarten als bei *C. nemoralis* wurden nicht angenommen, sondern *Artemisia* und *Symphoricarpus* mit verschmäht. Die Differenzen der Mittelwerte zwischen *Urtica dioica*, *Sambucus nigra* und *Humulus lupulus* sind kleiner als zwischen den meisten *C. nemoralis*-Aquarien und fallen alle in den Zufallsbereich. In der zweiten Periode erweist sich in einem Fall *Urtica dioica* schwach signifikant bevorzugt.

Die Futterwahlversuche geben keinen Hinweis dafür, daß die einzelnen Varianten unterschiedlich zwischen lebensfrischem oder abgestorbenem Pflanzenmaterial oder zwischen einzelnen Pflanzenarten wählen. Eine Beeinflussung der Weichteilgrundfarbe durch unterschiedliches Fraßverhalten ist demnach nicht zu erwarten. — Die Varianten von *Arion rufus* prüfte BENECKE (1918) bezüglich ihrer Futterwahl, und er fand ebenfalls keinen Unterschied.

Tab. 32 Die Präferenzreihen der einzelnen Varianten und des Gesamtmaterial pro Versuchsperiode.

a. Blätterversuch

		1. Periode				2. Periode			
<i>C. nemoralis</i>	Rr	Av	H	S	U	S	H	U	
		0,1	2,5	3,7	31,6	4,3	5,4	15,5	
	Uf	Av	H	S	U	S	H	U	
		—	0,03	10,0	29,2	0,1	2,4	5,8	
	Nr	H	Av	S	U	H	S	U	
		—	0,2	1,4	27,6	0,1	0,3	25,0	
	hell	H	Av	S	U	S	H	U	
	—	0,1	3,3	10	0,3	0,4	8,8		
dunkel	Av	H	S	U	S	H	U		
	0,5	2,8	5,5	33,3	0,1	1,0	7,9		
insgesamt	Av	H	S	U	S	H	U		
	0,1	1,1	5,0	26,1	1,0	1,9	12,6		
<i>C. hortensis</i>	Cr					Av	H	U	S
						—	0,5	1,6	2,0
	Hf					Av	S	H	U
						0,4	1,4	6,5	15,7
	hell	H	S	U					
		0,3	6,6	1,2					
dunkel	H	S	U		Av	S	H	U	
	0,0	8,7	10,2		—	3,4	4,3	11,4	
insgesamt	H	S	U		Av	S	H	U	
	0,1	7,7	5,7		0,1	2,3	3,7	9,6	
b. Möhrenversuch									
<i>C. nemoralis</i>	Rr	Ch	Al	U	D				
		0,1	0,2	6,3	31,1				
	Uf	Ch	Al	U	D				
		—	0,1	12,7	24,5				
	Nr	Al	Ch	U	D				
		0,1	0,5	19,5	33,1				
	hell	Al	Ch	U	D				
	0,03	0,4	8,7	31,3					
dunkel	Ch	Al	U	D					
	0,1	0,1	2,0	26,3					
insgesamt	Al	Ch	U	D					
	0,1	0,2	9,8	29,3					

Die Zahlen bedeuten die mittlere Fraßleistung in cm<sup>2</sup>. Artemisia vulgaris (Av) wurde von *C. nemoralis* in der 2. Periode und von *C. hortensis* in der 1. Periode nicht gefressen und darum auch nicht in die Berechnungen mit einbezogen. Unterstreichungen s. Tab. 31. Abkürzungen Tab. 29.

## II. Temperaturverhalten

Das Temperaturverhalten der Cepaeen wurde bisher nur in Bezug auf verschiedene Farbmerkmale der Schale untersucht. — So findet BOETTGER (1954) die ungebänderte *C. hortensis* gegenüber Strahlungswärme widerstandsfähiger als die fünfبändige. In den Temperaturorgelversuchen von SEDLMAIR (1956) bevorzugten ungebänderte *C. hortensis* eine höhere Temperatur als fünfبändige; zwischen gelbschaligen und roten *C. nemoralis* besteht ein entsprechender Unterschied.

Über verschiedenes Verhalten in der Temperaturorgel von *Helicigona arbustorum* (L.) mit hellen und dunklen Weichkörpern berichten REICHMUTH und FRÖMMING (1961). Eine größere Anzahl heller Tiere wählt hiernach die Vorzugstemperatur von 23 °C, während die dunklen sich in einem breiteren Bereich um diese verteilen.

Mich interessierte es, ob die Weichteilfärbung der Cepaeen gegenüber verschiedenen Temperaturen sich ähnlich auswirkt wie die Schalenpigmentierung. Darum unternahm ich einige Versuche mit der Temperaturorgel.

Der Arbeit von SEDLMAIR (1956) entnahm ich im Prinzip die Versuchsanordnung und die Bauart der Orgel. Bei zwei Versuchen arbeitete ich wie diese Autorin mit einer Kältemischung aus Eis und Viehsalz, bei den zwei folgenden aber mit Trockeneis und Methanol. 70–80 °C heißes Wasser lieferte die notwendige Wärme.

Als Versuchstiere wählte ich möglichst helle (Sohलगrauwert g) und dunkle (p bei *C. nemoralis* und l–n bei *C. hortensis*) Exemplare aus. Bei dem Material aus den Fundorten XXIV (Kleinwelka) und XXVI (Neschwitz) mußte ich die Unterschiede bei den Schalenmerkmalen vernachlässigen. Dagegen war die Aufsammlung im Fundort XXXIX (bei Prag) so günstig, daß die Tiere mit gleichartig gefärbten Schalen zu dem Versuch verwendet werden konnten. Um auch im zurückgezogenen Zustand beide Varianten unterscheiden zu können, markierte ich die dunkle mit einem schwarzen Punkt auf dem Apex. Zu Beginn jedes Versuches legte ich die Cepaeen zur Aktivierung einige Minuten in lauwarmes Wasser und setzte sie dann in die Orgel auf die Temperaturzone zwischen 20 °C und 25 °C, alle mit dem Kopf in die Richtung zum wärmeren Teil. Nach einer halben und einer Stunde erfolgten die Ablesungen. Ausschlaggebend für die Zuordnung war dabei der Standort des Vorderkörpers. Unsicherheiten ergaben sich dadurch, daß die Tiere übereinanderkrochen und dabei die getestete Aluminiumplatte verließen.

Bei den Versuchen mit Eis und Viehsalz wurde eine Temperaturabstufung von 10 °C bis 60 °C erreicht (Tab. 33). Die Tiere stauten sich schon nach der ersten halben Stunde, besonders deutlich aber nach einer Stunde, am kalten Ende der Orgel. — Während der Gipfel in der Verteilung nach einer halben Stunde noch schwankt, liegt er bei allen diesen Versuchsgruppen nach einer Stunde bei 10 °C, die Mittelwerte der Verteilung zwischen 17 °C und 21 °C.

Mit Trockeneis und Methanol ließ sich die Bildung einer Eiszone am kalten Orgelende erreichen und die Bestimmung der unteren Grenze der Temperaturwahl der Cepaeen — wie sie SEDLMAIR (1956) noch nicht gelang — durchführen. Die Tiere krochen anfangs in die Richtung, wie sie gesetzt wurden — also zum warmen Orgelende hin —, viele suchten aber schließlich den kühleren Bereich auf. Eine ganze Anzahl erreichte

Tab. 33 Versuche in der Temperaturorgel mit Cepaeen von heller und dunkler Grundfarbe des Weichkörpers.

Art	Kälte- mischung	Fundort	Fund- datum	Versuchs- datum	Anz. der Tiere	Kont- n. Stdn.	Var.	Anz. d. Messg.	$\bar{x} \pm s_x$ in °C	T <sub>u</sub>	T <sub>o</sub>	T <sub>G</sub>	Schalen- merkmale
<i>C. nemoralis</i>	XXIV		29. 5. 1960	3. 8. bis 10. 8. 1960	16	1/2	hell dunkel	40 40	21.4 ± 2.0 17.4 ± 2.1	9 9	33 32	25-27 10	gemischt
			29. 7. 1960	3. 8. bis 10. 8. 1960	10	1	hell dunkel	40 40	17.9 ± 2.4 15.4 ± 2.1	9 9	33 30	10 10	
	XXVI		11. 8. 1960	6. 11. bis 13. 11. 1960	19	1/2	hell dunkel	30 21	16.7 ± 2.0 17.1 ± 2.0	10 9	27 27	15 18-20	gemischt
			8. 9. 1960	6. 11. bis 13. 11. 1960	20	1	hell dunkel	30 19	15.6 ± 2.1 18.3 ± 2.3	10 10	29 28	10 10	
<i>C. hortensis</i>	Trockeneis u. Methanol	XXXIX	8. 9. 1960	6. 11. bis 13. 11. 1960	20	1/2	hell dunkel	49 49	18.3 ± 3.8 18.5 ± 5.1	3 3	41 41	17 17	
			8. 9. 1960	6. 11. bis 13. 11. 1960	20	1	hell dunkel	50 50	12.0 ± 3.6 12.6 ± 3.2	1 1	41 26	5 15	

$\bar{x}_t$  = Mittelwert der Verteilung über die Orgel.

$\pm s_x$  = Streuung des Mittelwertes.

T<sub>u</sub><sup>o</sup> und T<sub>o</sub><sup>o</sup> = untere bzw. obere Grenze der Verteilung.

T<sub>G</sub><sup>o</sup> = Gipfel der Verteilung

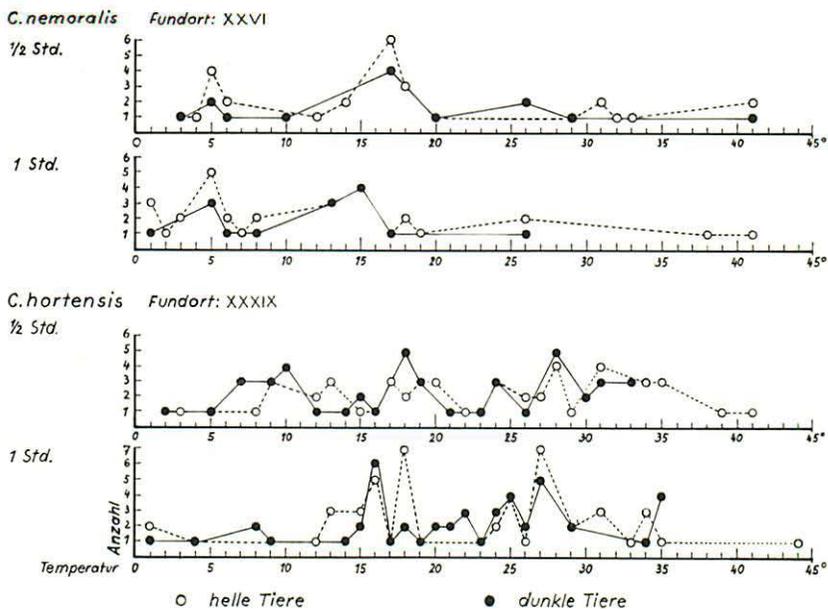


Fig. 11. Standorte der Cepaeen auf der Temperaturorgel nach ½- und 1stündiger Versuchsdauer

dabei die 0 °C-Grenze, einige bewegten sich noch ein Stück in die Eiszone hinein. — Der Mittelwert der Verteilung von *C. nemoralis* ist nach einer Stunde Versuchsdauer jetzt niedriger als in den vorherigen Versuchen. Dagegen liegen die Mittelwerte der *C. hortensis*-Verteilungen bei beiden Kontrollen verhältnismäßig hoch, jeweils die der hellen Variante am höchsten. Die Differenzen zwischen hell und dunkel liegen jedoch im Zufallsbereich. Am besten deutet sich dieser Unterschied — auch bei den *C. nemoralis* des letzten Versuches — an der oberen Grenze der Verteilung an (Fig. 11).

Hier sind einige helle Tiere auch noch nach einer Stunde in dem extremen Temperaturbereich zu finden, während die dunklen sich in weniger warme Gebiete zurückgezogen haben.

Wenn bei Untersuchungen an reichlicherem Material sich die hier andeutenden Differenzen sichern lassen, zeigen helle und dunkle Weichteilvarianten gleiches Verhalten wie helle und dunkle Schalenvarianten. Die Reaktion der verschiedenen gefärbten *Helicigona arbustorum* nach REICHMUTH und FRÖMMING (1961) fügt sich nicht ohne weiteres den hier entwickelten Vorstellungen ein.

## E. Diskussion

Ein Vergleich der verschiedenen Farbmerkmale der Schnirkelschnecken ergibt, daß sie sich in verschiedenem Maße für die Beurteilung einer Population eignen. Bekannt ist die Erbllichkeit von Bänderung, Lippenfarbe und Hauptgrundfarbe der Schale (z. B. LANG, 1904, 1906; BOETTGER, 1950 b). Das vorhandene Erbgut und dessen Veränderung durch Zuzug, Abgang, Mutation oder Selektion bestimmt das jeweilige Bild der Populationen bezüglich dieser Merkmale.

Die durch gelbe Drüsen bedingte Färbung am Fuß und Mantel zeigt sich unbeständig. Sie ist der Ausdruck eines momentanen physiologischen Zustandes des Individuums. Sobald die Ursache-Wirkung-Beziehung hierfür geklärt ist, ist das Merkmal geeignet, die entsprechenden, auf eine Population einwirkenden Faktoren anzuzeigen. Nicht bei allen Stylommatophoren sind die Drüsenfärbungen so wechselnd ausgeprägt. Bei *Arion rufus* (L.) ist nach ALBONICO (1948) und BOETTGER (1949) das Rot der Drüsen weniger variabel als das von Chromatophoren abhängige Schwarz. Bei den Cepaeen dagegen zeigen sich gerade die chromatophorenbedingten Merkmale beständiger. Monatelange Haltung der erwachsenen Tiere ergaben keine wesentliche Änderung der Grundfarbe der Weichteile (S. 15). Die Dunkelung der heranwachsenden *C. nemoralis* (S. 13) ist wahrscheinlich eine Erscheinung der Entwicklung und nicht auf den Einfluß der Umweltveränderung zurückzuführen. CAIN und SHEPPARD (1952) lehnen auf Grund ähnlicher Versuche an *C. nemoralis* Veränderung der Färbung des Körpers durch Umwelteinwirkung, aber auch während der Individualentwicklung, ab und konstatieren die Erbllichkeit der Grundfarbe der Weichteile. Für diese Schlußfolgerung halte ich die Versuche dieser Autoren nicht beweiskräftig genug; denn sie wurden nur einige Monate lang an 24 Exemplaren durchgeführt. Untersuchungen an anderen Gastropoden machen es aber sehr wahrscheinlich, daß Weichteilfärbungen bis zu einem gewissen Grade erblich sind. So hält BOETTGER (1932) bei *Planorbis corneus* (L.) die Bildung des dunklen Farbstoffes für genetisch fixiert, jeweils die geringere Menge rezessiv. Die gleichen Verhältnisse findet er 1949 bei *Arion rufus* (L.). REICHMUTH und FRÖMMING (1961) berichten von der Zucht von hellen und dunklen Stämmen von *Helicigona arbustorum* (L.). Auch KÜNKEL (1916), BARR (1927), ALBONICO (1948) und REICHMUTH und FRÖMMING (1960) halten die erbliche Festlegung der Farbmerkmale bei *Arion rufus* für wahrscheinlich. Wie BOETTGER messen sie aber dem Einfluß der Umwelt für das endgültige farbliche Erscheinungsbild der Schnecke große Bedeutung bei.

Meine Untersuchungen über die Verteilung des Merkmals „Grundfarbe des Weichkörpers“ (= Sohlengrauwert) zeigen deutlich deren Beeinflussung durch den Standort (S. 52 ff.). Trotzdem lassen die in den Freilandpopulationen vorgefundenen Verhältnisse auch eine gewisse Unabhängig-

keit von den ökologischen Faktoren vermuten, die als erbliche Fixierung gedeutet werden kann.

Einige Anhaltspunkte über die Faktoren, die auf die Verteilung der Weichteilfarbvarianten Einfluß nehmen, ergeben sich aus meinen populations-statistischen Untersuchungen in Verbindung mit den Vegetationsanalysen von I. DUNGER. Bei der Gruppierung der Standorte nach der Beschattungsdauer stellten sich die Unterschiede in der Verteilung bei *C. nemoralis* dar. Auch ANT (1962) findet besonders dunkle *Bradybaena fruticum* (Müll.) und *Perforatella incarnata* (Müll.) an schattigen Stellen, die aber auch zumeist feucht sind.

Parallel mit der Sonneneinstrahlung auf einen Standort gehen m. E. zumeist die täglichen Temperaturmaxima. Der Einfluß der Temperatur auf

Tab. 34. Ansichten über den Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Verteilung oder die Ausfärbung von Varianten bez. des dunklen Pigmentes. Wenn nicht anders vermerkt, ist bei Gastropoden die Färbung der Weichteile gemeint.

Tiergruppe	Verdunklung		bei extremen Temperaturen
	mit steigender Temperatur	mit fallender Temperatur	
Gastropoden	Rensch, 1928 Germain, 1928: Schale Marenbach, 1940: <i>Arion rufus</i>	Simroth, 1885: mehrere Nacktschnecken Boettger, 1932: <i>Planorbis corneus</i> Ehrmann, 1933: <i>Arion rufus</i> Albonico, 1948: <i>Arion rufus</i> Boettger, 1949: <i>Arion rufus</i> Verfasserin: <i>Cepaea nemoralis</i>	Simroth, 1885: mehrere Nacktschnecken
Insekten		Weber, 1954: in vielen Fällen	
poikilotherme Wirbeltiere		Fischel, 1896: Salamanderlarven v. Buddenbrock, 1961 (vorwiegend physiologischer Farbwechsel)	
Vögel	Gloger, 1833 Görnitz, 1923 Rensch, 1936	Steinbacher, 1964	
Säugetiere	Ognew, 1959	Iljin u. Iljin, 1930: Katze Daneel u. Paul, 1940: Kaninchen	
verschied. Klassen		Schultz, 1936: Aufhellung bei Zelltemperatur auf über 35°	

Tab. 34 (Fortsetzung)

	bei steigender Feuchtigkeit	bei fallender Feuchtigkeit	Feuchtigkeit ohne Einfluß
Gastropoden	Albers, 1960: Heliciden Leydig, 1876: <i>Arion rufus</i> , <i>Arion hortensis</i> Jordan, 1882: <i>Arion rufus</i> Simroth, 1885: einige Nacktschnecken Rotarides, 1926: Schale von <i>Cepaea</i> <i>vindobonensis</i> Rensch, 1928 Germain, 1928: Schale Aubertin, Ellis, Robson, 1931: Schale von <i>Cochlicella</i> <i>acuta</i> (großklimatisch) Ehrmann, 1933: <i>Arion rufus</i> Verfasserin: <i>Cepaea nemoralis</i>	Albonico, 1948: <i>Arion rufus</i>	Boettger, 1949: <i>Arion rufus</i>
Vögel	Gloger, 1833 Görnitz, 1923 Rensch, 1936	Steinbacher, 1964	
Säugetiere	Ognew, 1959		

die Verteilung der Farbvarianten bzw. auf deren Ausfärbung wird in vielen Arbeiten diskutiert. Eine Zusammenstellung unter besonderer Berücksichtigung der Gastropoden gibt Tab. 34. Vorausgesetzt, daß für die Färbung der Weichteile von *Cepaea* die Temperatur überhaupt von Bedeutung ist, paßt sich meine Ansicht, daß höhere Temperaturen helle Tiere begünstigen bzw. Hellfärbung bewirken und niedrigere Temperaturen die Verdunklung fördern, gut der Ansicht der Mehrzahl der Autoren an.

Auch der Feuchtigkeitsgrad geht in gewisser Weise parallel mit dem Beschattungsgrad. Das läßt sich z. T. an den Vegetationsanalysen ablesen und darüber hinaus bei Kenntnis der Standorte vermuten. In der Literatur ist der Einfluß von Feuchtigkeit und Trockenheit auf die Färbung der Tiere ebenfalls erwogen worden (Tab. 34); und zwar zumeist in dem Sinn, daß eine Verdunklung der Populationen bzw. der Tiere durch steigende Feuchtigkeit gefördert wird. Meine Befunde lassen sich auch damit in Einklang bringen.

Bei vielen Untersuchungen über Färbungsunterschiede – auch morphologische – hat sich der Untergrund als beeinflussender Faktor gezeigt (z. B. BRECHER, 1917; MARTINI und ACHUNDOW, 1929; REMANE, 1931;

KRIEGER, 1953). CAIN und SHEPPARD (1952) erklären ihre Ergebnisse bezüglich der Verteilung von verschiedenen gefärbten Weichteilvarianten bei *C. nemoralis* ebenfalls als Auswirkung des selektiven Vorteils der an den Untergrund angepaßten Tiere. Je nach Lage zeigen für einen Teil des Tages meine unterschiedlich beschatteten Standorte bei Sonnenlicht auch helleren oder dunkleren Untergrund. Ausschlaggebend für die Verteilung der Weichteilvarianten von den Cepaeen halte ich diesen Fakt aber nicht; denn die Voraussetzung für seine Wirkung sind die bei Sonne kriechenden Tiere. Entsprechend deren Lebensgewohnheiten könnte die Selektion dann vorwiegend nur in den frühen Morgenstunden wirken. Der Einfluß des Schattens zeigt sich aber auch dort, wo er nur nachmittags auf den Standort fällt.

Eine direkte Farbreaktion auf verschiedenartiges Licht soll nach WEBER (1923) *Deroceras agreste* (L.) zeigen. Die Resultate seiner Hell-Dunkel-Versuche ergeben keinen befriedigenden Vergleich mit meinen Freilandbeobachtungen an *Cepaea*.

Ogleich sich die Nahrung bei manchen Gastropoden als ein die Färbung beeinflussender Faktor gezeigt hat (vgl. S. 69) und auch bei anderen Tiergruppen ähnliche Ergebnisse bekannt sind (z. B. TORNIER, 1907, 1908 a, 1908 b), ist es nach meinen Untersuchungen unwahrscheinlich, daß die Farbvarianten der Freilandpopulationen von der Nahrung induziert werden.

Nach den bisherigen Kenntnissen sind die chromatophoren-bedingten Färbungen in vielen Fällen Merkmale, die zwischen den erblich fest fixierten und den durch die Umwelt induzierten stehen. Darum ist m. E. ihre Kenntnis und die Erforschung ihres Verhaltens für entwicklungsgeschichtliche Probleme besonders interessant.

Die beiden Arten *C. hortensis* und *C. nemoralis* zeigen jeweils einen relativen Unterschied in der Ausprägung der Farbmerkmale der Weichteile. Stets ist *C. nemoralis* variabler als *C. hortensis*, wie es auch für Schalenbänderung und -grundfarbe bekannt ist (SCHILDER, 1926; LAMOTTE, 1947). Ebenso ist die Unabhängigkeit zwischen den Farbmerkmalen der Schale und denen des Weichkörpers bei *C. nemoralis* stärker ausgeprägt als bei *C. hortensis*. Es liegt nahe, daraus Schlüsse über das phylogenetische Alter zu ziehen und die *C. nemoralis* als die jüngere Art anzusprechen (S. 59). Zur Beurteilung der ganzen Gattung wäre es interessant, die Farbmerkmale der Weichteile und ihre Beziehung zu den Schalenmerkmalen auch bei *Cepaea vindobonensis* (Fér.) und *C. sylvatica* (Drap.) kennenzulernen.

#### Zusammenfassung

1. Die Grundfarbe der äußeren Weichteile richtet sich nach der Anzahl der Chromatophoren im Stütz- und Bindegewebekomplex des Fußes.

Die Grauwertbestimmung für Serienuntersuchungen erfolgt durch Vergleich der Sohlenfläche mit der OSTWALDschen Grauleiter. Unterschiede innerhalb der Sohlenfläche sind nicht die Regel und, wenn vorhanden, nur gering. Die hellen Tiere sind meist ockerfarben, die dunklen grau bis fast schwarz. Die Pigmentierung prägt sich erst während der späteren Individualentwicklung im vollen Umfange aus. Veränderungen an Adulten konnten auch bei Umweltwechsel nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

2. Die Pigmentmenge des subepithelialen Bindegewebes der Lungendecke wird nach Gruppen eingeschätzt. Salatfütterung erzeugt hier keine zusammenhängende Schicht von Chromatophoren.
3. Eine variierende Rückenhautmusterung entsteht durch die verschieden angeordneten Chromatophoren des Unterhautbindegewebes. Sie fehlen oder sind nur vereinzelt vorhanden im Bereich des hellen Rückenstreifs, der in seiner Breite bei *C. nemoralis* variiert. Er ist nicht immer ausgeprägt.
4. Die besonders bei *C. nemoralis* auffallende, unbeständige gelbe Sprenkelung der Haut wird durch Flavone in Hautdrüsen, wahrscheinlich modifizierten Eiweißdrüsen, verursacht.
5. Die Verteilung der Farbmerkmale der Schale bestätigt für das Gebiet der Oberlausitz die Ergebnisse anderer Bearbeiter. Benachbarte Fundorte – jeweils nach ungefähr 100 m abgegrenzt – unterscheiden sich in der Zusammensetzung der Populationen. Innerhalb dieser Begrenzung zeigen sich entweder keine oder nur geringe Unterschiede. Nach 2 Jahren veränderte sich über die Hälfte der daraufhin untersuchten Populationen.
6. Die Verteilung der Schalenvarianten meines Materials entspricht bei großräumiger Betrachtung der von SCHILDER und SCHILDER (1957) dargestellten Chorologie oder ergänzt sie. Z. B. konnte ich *C. hortensis* var. *fusca* auch in der Oberlausitz und bei Prag auffinden.
7. Die chromatophorenbedingten Merkmale der Weichteile variieren bei *C. nemoralis* stärker als bei *C. hortensis*. Sie sind bei *C. nemoralis* parallel ausgebildet.
8. Für die umweltbezogene Beurteilung der Verteilung von den Schalenfarbmerkmalen und den chromatophorenbedingten Weichteilmerkmalen werden die einzelnen Fundorte auf Grund von pflanzensoziologischen Untersuchungen nach ökologischen Gesichtspunkten gruppiert. An schattigeren Standorten finden sich weniger *C. nemoralis* mit heller Weichteilgrundfarbe als an sonnigeren. Nur extrem sonnige Standorte scheinen die Verteilung der Schalen-Morphen zu beeinflussen; und zwar sind dort bänderlose *C. nemoralis* häufiger als an benachbarten Standorten.

9. Beziehungen zwischen den Farbmerkmalen der Schale und denen der Weichteile ließen sich für *C. nemoralis* nicht nachweisen. Bei *C. hortensis* besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen der Bänderung der Schale und der Musterung des subepithelialen Bindegewebes.
10. Bei der Nahrungswahl unterscheiden sich die Weichteil- und Schalenfarbvarianten nicht.
11. Die Temperaturorgelversuche zur Prüfung des Verhaltens der Weichteilfarbvarianten ergaben keine gesicherte Differenz.
12. Eine Anzahl Autoren halten die Weichteilfärbung der Gastropoden für erblich festgelegt, aber in ihrer Ausprägung auch abhängig von der Umwelt. Besonders werden Wärme und Feuchtigkeit als beeinflussende Faktoren diskutiert. Über deren Wirkungsrichtung stimmen die meisten Ansichten mit meinen Beobachtungen überein.

#### Literatur

Die mit \* bezeichneten Titel konnten nicht im Original eingesehen werden.

- ALBERS, J. CH. (1860): Die Heliceen nach natürlicher Verwandtschaft systematisch geordnet. — 2. Ausg. E. VON MARTENS, Verlag Engelmann, Leipzig, 1860.
- ALBONICO, R. (1948): Die Farbvarietäten der großen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. — Rev. suisse Zool. 55, 25, S. 347–425.
- ANT, H. (1962): Ökologische und tiergeographische Untersuchungen über die Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. — Diss. Münster, 1962.
- AUBERTIN, D. (1927): On the anatomy of the land snails (Helicidae) *Cepaea hortensis* Müller and *Cepaea nemoralis* L. — Proc. Zool. Soc. London 1927, S. 553–582.
- AUBERTIN, D., u. C. DIVER (1927): The relationship of shell banding to mantle pigmentation in British *Cepaea*. — Proc. Malac. Soc. London 17, 5/6, S. 198–205.
- AUBERTIN, D., A. E. ELLIS u. G. C. ROBSON (1931): The natural history and variation of the Pointed Snail, *Cochlicella acuta* (Müll.). — Proc. Zool. Soc. London 1930, 4, S. 1027–1055.
- BAECKER, R. (1932): Die Mikromorphologie von *Helix pomatia* und einigen anderen Stylommatophoren. — Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. 29, S. 449–585.
- BARR, R. A. (1927): Some notes on the mucous and skin glands of *Arion ater*. — Quart. J. Microsc. Sci. London N. S. 71, I, 283, S. 503–525.
- BENECKE, W. (1918): Pflanzen und Nacktschnecken. — Flora N. F. 11/12, Festschrift, S. 450–477.
- BOETTGER, C. R. (1926): Die Weichtierfauna des Gebietes von Frankfurt an der Oder. — Helios Org. naturwiss. Ver. Reg.-Bez. Frankfurt (Oder) 29, S. 13–45.
- (1931): Die Entstehung von Populationen mit bestimmter Variantenzahl bei der Landschneckenart *Cepaea* (Held). — Z. induct. Abst.-Vererbungslehre 58, 3/4, S. 295–316.
- (1932): Die Farbvarianten der Posthornschncke *Planorbarius corneus* L. und ihre Bedeutung. — Z. induct. Abst.-Vererbungslehre 63, 1/2, S. 112–153.
- (1949): Zur Kenntnis der großen Wegschnecken (*Arion* s. str.) Deutschlands. — Arch. Moll. 78, S. 169–186.
- (1950a): Analyse einer bemerkenswerten Population der Schnirkelschnecke *Cepaea hortensis* Müller. — Abh. Braunsch. Wiss. Ges. 2, S. 1–12.
- (1950b): Die seit dem Pleistozän erfolgte Änderung in der geographischen Verbreitung je einer bestimmten Mutante der Landschneckenarten *Cepaea nemoralis* L. und *Bradybaena fruticum* Müll. — In A. V. JORDAN u. F. PEUS: Syllogomena biologica (Festschrift OTTO KLEINSCHMIDT), S. 56–67.
- (1954): Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschneckenart *Cepaea* Held. — Biol. Zbl. 73, 5/6, S. 318–333.

- BRECHER, L. (1917): Die Puppenfärbung des Kohlweißlings *Pieris brassicae* L. (I-III). — Arch. Entw. mech. **43**, 1/2, S. 88–221.
- BUDDENBROCK, W. VON (1961): Vergleichende Physiologie, Bd. 5. — Verlag Birkhäuser, Basel, Stuttgart, 1961.
- CAIN, A. J. (1953): Visual selection by tone of *Cepaea nemoralis* (L.). — J. Conch. **23**, 10, S. 333–336.
- \* CAIN, A. J., u. J. D. CURREY (1963): Area effects in *Cepaea*. — Philos. Trans. Roy. Soc. London **B 246**, 726, S. 81.
- (1963): Area effects in *Cepaea* on the Larkhill artillery ranges, Salisbury Plain. — J. Linnean Soc. London (Zool.) **45**, 303, S. 1–15.
- Cain, A. J., u. P. M. SHEPPARD (1950): Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. — Heredity **4**, 3, S. 275–294.
- (1952): The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis*. — Heredity **6**, S. 217–231.
- (1954): Natural selection in *Cepaea*. — Genetics **39**, 1, S. 89–116.
- (1957): Some breeding experiments with *Cepaea nemoralis* (L.). — J. Genet. **55**, S. 195–199.
- CLARKE, B. (1962): Natural selection in mixed populations of two polymorphic snails. — Heredity **17**, 3, S. 319–345.
- CLESSIN, S. (1884): Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. — 2. Aufl. Verl. Bauer & Raspe, Nürnberg, 1884.
- DANEEL, R., u. H. PAUL (1940): Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen IV (Schluß) Nachweis der genabhängigen Fermentbildung an Gefrierschnitten. — Biol. Zbl. **60**, 1/2, S. 79–85.
- DISTASO, A. (1908): Die Beziehungen zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale bei *Helix nemoralis* L. und *hortensis* Müller nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigmentes bei Mollusken. — Biol. Zbl. **28**, 1, S. 120–129.
- EHRMANN, P. (1933): Mollusca. — In P. BROHMER, P. EHRMANN, G. ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 2, Lief. 1.
- EMBERTON, L. R. B. (1963): Relationship between pigmentation of shell and of mantle in the snails *Cepaea nemoralis* (L.) and *Cepaea hortensis* (Müll.). — Proc. Zool. Soc. London **140**, 2, S. 273–293.
- , u. S. BRADBURY (1963): Transmission of light through shells of *Cepaea nemoralis* L. — Proc. Malac. Soc. London **35**, 5, S. 211–219.
- ERHARD, H. (1929): Farbwechsel und Pigmentierungen und ihre Bedeutung. — In A. BETHE, G. VON BERGMANN, G. EMBDEN, A. ELLINGER: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, **13**, S. 193–279.
- FISCHEL, A. (1896): Über Beeinflussung der Pigmentierung durch Wärme und Licht. — Sitzungsber. deutsch. naturwiss.-med. Vereins Böhmen „Lotos“ **1896**, 8, S. 259–263.
- FISHER, R. A., u. C. DIVER (1934): Crossing-over in the land snail *Cepaea nemoralis*. — Nature **133**, S. 834–835.
- \* FORD, E. B. (1945): Polymorphism. — Biol. Rev. **20**, S. 73.
- FOX, H. M., u. G. VEVERS (1960): The nature of animal colours. — Verlag Sidgwick & Jackson, London, 1960.
- FRÖMMING, E. (1954): Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. — Verlag Dunker & Humblot, Berlin, 1954.
- (1956): Biologische und ökologische Beobachtungen an einigen Landlungenschnecken im Neckartal. — Mitt. Berl. Mal. **10**, S. 140–151.
- (1957): Nacktschnecken als Schädlinge in Mehl-Vorratskellern und über den Einfluß dieser Ernährung auf die Körperfarbe. — Z. angew. Zool. **44**, 3, S. 349–357.
- (1958): Über Vögel, insbesondere Drosseln, als Selektoren bei unseren polymorphen Bänderschnecken. — Biol. Zbl. **77**, S. 723–729.
- FRÖMMING, E., u. H.-P. PLATE (1955): Schnecken als Schädlinge an unseren kultivierten Ölfruchtgewächsen, zugleich ein Beitrag zur Sortenwahl wie auch zum Einfluß des Alters der Pflanzen. — Pflanzenschutz **7**, 11, S. 158–161.
- (1956): Weitere Untersuchungen zur Frage der Sortenwahl unserer blattfressenden Landlungenschnecken. — Pflanzenschutz **8**, 5, S. 61–64.
- \* GERMAIN, L. (1928): Sur le melanisme chez les Mollusques. — J. de Conch. **72**, S. 127.

- GLOGER, C. L. (1833): Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klima's. — Verlag Schulz, Breslau, 1833.
- GOLDFUSS, O. (1900): Die Binnenmollusken Mittel-Deutschlands. — Verlag Engelmann, Leipzig, 1900.
- GOODHART, C. B. (1956): Genetic stability in populations of the polymorphic snail, *Cepaea nemoralis* (L.). — Proc. Linn. Soc. London **167**, 1, S. 50—67.
- \*— (1958): Genetic stability in the snail *Cepaea nemoralis* (L.): A further example. — Proc. Linn. Soc. London **169**, 1/2, S. 163—167.
- (1962): Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). — J. Animal Ecol. **31**, 2, S. 207—237.
- GÖRNITZ, K. (1923): Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfeder. — J. Ornith. **71**, 4, S. 456—511.
- HARTMANN, J. D. W. (1840): Erd- und Süßwasser-Gasteropoden. H. 1. — Verlag Scheitling & Zollikofer, St. Gallen, 1840.
- HELMCKE, J.-G. (1933): Über die histologische Grundlage der Schalenbänderung bei Landschnecken. — Zool. Anz. **102**, 5/6, S. 113—118.
- (1935): Untersuchungen über die Schalen- und Körperfärbung der Landschnecken. — Zool. Jb. Anatomie **60**, S. 3—36.
- HERFS, A. (1922): Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden. — Arch. mikrosk. Anat. **96**, 1, S. 1—33.
- HESSE, P. (1879): Zur Kenntnis der Molluskenfauna Westfalens. — 7. Jahresber. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. Kunst (zool. Sekt.), S. 73—79.
- HUXLEY, J. (1955): Morphism and evolution. — Heredity **9**, 1, S. 1—52.
- ILJIN, N. A., und C. N. ILJIN (1930): Temperature effects on the color of the Siamese cat. — J. Hered. **21**, S. 309—318.
- JORDAN, H. (1882): Zum Vorkommen von Landschnecken. — Biol. Zbl. **2**, S. 208—223.
- KRIEGER, F. (1953): Untersuchungen über den Farbwechsel der Libellenlarven. — Diss.
- KUBISTA, V. (1954): Flavonfarbstoffe in einigen Stylommatophoren. — Věstník českoslov. zool. společnosti **18**, 3, S. 177—180.
- KUHNELT, W. (1950): Bodenbiologie. — Verlag Herold, Wien, 1950.
- KÜNKEL, K. (1916): Zur Biologie der Lungenschnecken. — Verlag Winters, Heidelberg, 1916.
- LAMOTTE, M. (1947): A propos des variétés propres a chacune de deux espèces *Cepaea hortensis* et *C. nemoralis*. — J. de Conch. **87**, 3, S. 117—121.
- (1950): Observations sur la sélection par les prédateurs chez *Cepaea nemoralis*. — J. Conch. **40**, S. 180—190.
- (1951): Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). — Bull. biol. France-Belg. **Suppl. 35**, S. 1—239.
- (1952): Influence de l'effectif des populations sur la diversité des fréquences du gène « absence de bandes » chez *Cepaea nemoralis* L. — C. r. hebdom. Séance Acad. Scienc. **235**, 15, S. 826—828.
- LANG, A. (1904): Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. — Denkschr. med.-naturwiss. Ges. Jena **11**, S. 437—506.
- (1906): Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. — Verh. schweiz. naturf. Ges. **88**, S. 209—254.
- LEHMANN, R. (1873): Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern. — Verlag Fischer, Cassel, 1873.
- LEYDIG, F. (1876): Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. — Arch. Naturgesch. **42**, 3, S. 209—292.
- MARENBACH, L. (1940): Über den Farbwechsel von *Arion* (Lochea) empiricorum (Férussac) 1819. — Z. wiss. Zool. **152**, S. 473—506.
- MARTINI, E., und I. ACHUNDOW (1929): Versuche über Farbanpassung bei Culiciden. — Zool. Anz. **81**, 1/4, S. 25—44.
- McCONNEL, D. (1935): Changes in the frequencies of the variations of *Cepaea nemoralis* (Linné). — Amer. Naturalist. **69**, S. 614—620.
- MENCZEL-BEN TOVIM, P. (1934): Die Abhängigkeit der ektodermalen Drüsen der Landschnecken von phylogenetischen und ökologischen Faktoren. — Arch. Naturgesch. N. F. **3**, 1, S. 61—160.

- MOQUIN-TANDON, A. (1855): *Historie naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France.* — 2. Bd. Verlag Baillière, Paris, 1855.
- NEUMANN, J. G. (1832): *Naturgeschichte Schlesisch-Lausitzischer Land- und Wasser-Mollusken (Fortsetzung).* — Neues Lausitzisches Magazin 1832, 4, S. 454—486.
- OGNEW, S. I. (1959): *Säugetiere und ihre Welt.* — Akademie-Verlag, Berlin, 1959.
- OSTWALD, W. (1939): *Die kleine FarneBtafel nach Wilhelm Ostwald, Ausgabe B.* — Verlag Muster-Schmidt, Göttingen, 1939.
- PFEIFFER, C. (1821): *Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwasser-Mollusken (Bd. 1).* — Verlag Großherzogl. Sächs. priv. Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar, 1821.
- REICHMUTH, W., und E. FRÖMMING (1960): *Pigmentstudien an Gastropoden. I. Farbstoffe als Widerstandsregulativ bei Vergiftungen und Krankheiten.* — Photographie und Forschung 8, 4, S. 97—103.
- (1961): *Pigmentstudien an Gastropoden. II. Die Abhängigkeit der Konstitution von Körperfärbung und Vorzugstemperatur.* — Biol. Zbl. 80., S. 67—78.
- REMANE, A. (1931): *Farbwechsel, Farbrassen und Farbanpassung bei der Meerassel Idothea tricuspidata.* — Zool. Anz. Suppl. 5, S. 109—114.
- RENSCH, B. (1928): *Inselmelanismus bei Mollusken.* — Zool. Anz. 78, 1/2, S. 1—4.
- (1936): *Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern.* — Arch. Naturgesch. N. F. 5, S. 317—363.
- ROSSMÄSSLER, E. A. (1835): *Iconographie der Land- und Süßwasser-Mollusken. H. 1.* — Verlag Arnold, Dresden u. Leipzig, 1835.
- ROTARIDES, M. (1926): *Über die Bändervariation von Cepaea vindobonnensis Fér.* — Zool. Anz. 67, 1/2, S. 28—44.
- (1929): *Über die Formen der Pigmentgruppierung in der Lungendecke der beschalten Landpulmonaten und die Rolle des Pigments bei der Schalenbildung.* — Z. Morph. Ökol. Tiere 15, S. 309—362.
- (1932): *Über die ungleichmäßige Verteilung des Pigmentes in der Schale der gebänderten Landschnecken.* — Zool. Anz. 99, 11/12, S. 329—334.
- ROTH, H. (1929): *Zur Kenntnis des Epithels und der Entwicklung der einzelligen Hautdrüsen von Helix pomatia.* — Z. wiss. Zool. 135, S. 357—427.
- SCHILDER, F. A. (1925): *Zur Variabilität von Cepaea (Mollusca).* — Z. indukt. Abst.-Vererbungslehre 39, S. 249—280.
- (1950): *Die Ursachen der Variabilität bei Cepaea.* — Biol. Zbl. 69, 3/4, S. 79—103.
- (1957): *Sechsjährige Konstanz einer Population von Cepaea nemoralis.* — Arch. Moll. 86, 1/3, S. 33—36.
- SCHILDER, M. (1953): *Populationsstudien an Bänderschnecken.* — Urania 16, 5, S. 193—197.
- SCHILDER, F. A., und M. SCHILDER (1951): *Anleitung zu biostatistischen Untersuchungen.* — Verlag Niemeyer, Halle (Saale), 1951.
- (1952 a): *Bitte um Mitarbeit an einem wichtigen Problem der Evolution.* — Halle (Saale), 1952.
- (1952 b): *Methoden der Phänoanalyse von Tieren.* — Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. 1, 1/2, S. 81—91.
- (1953): *Die Bänderschnecken (I u. II).* — Verlag Fischer, Jena, 1953.
- (1954): *Rechenmethoden bei Populationsforschungen.* — Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. 3, 3, S. 665—674.
- (1957): *Die Bänderschnecken (III).* — Verlag Fischer, Jena, 1957.
- (1958): *Nochmals zur Konstanz der Cepaea-Populationen.* — Arch. Moll. 87, 1/3, S. 89.
- SCHNETTER, M. (1951): *Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken.* — Zool. Anz. Suppl. 15, S. 192 bis 206.
- SCHNETTER, M., und H. SEDLMAIR (1953): *Verhaltens- und Resistenzunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken.* — Naturw. 40, 19, S. 515—516.
- SCHOLTZ, H. (1843): *Schlesiens Land- und Süßwassermollusken.* — Verlag Schultz, Breslau, 1843.
- SCHULTZ, W. (1936): *Erhöhung der Zelltemperatur auf etwa 35° vermindert die Farbstoffbildung in den verschiedensten Klassen der Lebewesen und zerstört farbstoffbildendes Ferment.* — Roux' Arch. 134, 2, S. 294—312.

- SCHULZE, E., und H. GRAUPNER (1960): Anleitung zum mikroskopisch-technischen Arbeiten in Biologie und Medizin. — 2. Aufl., Verlag Geest & Portig, Leipzig, 1960.
- SECKENDORF, Graf VON (1846): Die lebenden Land- und Süßwasser-Mollusken Württembergs. — Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg 2, 1, S. 3—59.
- SEDLMAIR, H. (1956): Verhaltens-, Resistenz- und Gehäuseunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.). — Biol. Zbl. 75, 5/6, S. 281—314.
- SEIBERT, H. (1873): Zur Kenntnis unserer Nacktschnecken. — Nachr.-Bl. dtsh. malak. Ges. 5, 5, S. 61—65.
- SHEPPARD, P. M. (1951): Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). — Heredity 5, S. 125—134.
- (1952): Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. — Heredity 6, S. 233—238.
- SIMROTH, H. (1885 a): Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. — Z. wiss. Zool. 42, S. 203—366.
- (1885 b): Die deutschen Arionarten und ihre Färbung. — Sitzungsber. naturf. Ges. Leipzig 11, S. 19—22.
- STEIN, J. P. E. F. (1850): Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Berlins. — Verlag Reimer, Berlin, 1850.
- STEINBACHER, J. (1964): Melanismus bei Vögeln. — Natur und Museum 94, 12, S. 485—490.
- TAYLOR, J. W. (1910): Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles. — Part 17, S. 225—304, Verlag Taylor Brothers, Leeds, 1910.
- (1911): Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles. — Part 18, S. 305—368, Verlag Taylor Brothers, Leeds, 1911.
- TORNIER, G. (1907): Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. — Zool. Anz. 32, 9/10, S. 284—288.
- (1908 a): Vorläufiges über das Entstehen der Goldfischrassen. — Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1908, 2, S. 40—45.
- (1908 b): Vorläufiges über experimentell erzielten Hautalbinismus bei Axolotl-Larven. — Sitzungsber. naturf. Freunde Berlin 1908, 3, S. 66—67.
- VIELHAUER, W.: (Manuskript)
- WEBER, A. (1919): Einfluß der Nahrung auf die Farbe von Tier und Schale einiger Wasserschnecken. — Zool. Jb. Abt. Syst., Geogr. Biol. Tiere 42, S. 465—492.
- WEBER, E. (1957): Grundriß der biologischen Statistik. — 3. Aufl., Verlag Fischer, Jena, 1957.
- WEBER, H. (1954): Grundriß der Insektenkunde. — 3. Aufl., Verlag Fischer, Stuttgart, 1954.
- WEBER, R. (1923): Die Chromatophoren von *Limax agrestis* L. — Zool. Jb. Abt. allgem. Zool. Physiol. Tiere 40, S. 241—292.
- WOLDA, H. (1963): Natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). — Arch. Neerl. Zool. 15, 4 E, S. 381—471.
- ZILL, R. (1924): Die subepithelialen Hautdrüsen von *Helix pomatia* und einigen anderen Landgehäuseschnecken. — Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 71, 1, S. 1—40.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Gisela Vater,  
Staatliches Museum für Naturkunde — Forschungsstelle — Görlitz,  
89 Görlitz,  
Am Museum 1

Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig KG, Leipzig  
Alle Rechte vorbehalten  
Printed in Germany · Druckgenehmigung Nr. 15/37/65  
Kartengenehmigung: MfI der DDR Nr. 512/65  
III/14/8 VEB Graphische Werkstätten Zittau-Görlitz 0,5 2761

Tab. 8. Vegetationsaufnahmen der *Cepaea-nemoralis*-Fundorte im „Sonnenland“. Aufgenommen Sommer 1961 von I. DUNGER.

	I b	I a	V a	VII	V b	VIII	VIII	VI	III a	II a	III b	II b	IV
<b>B. Deckung in %</b>	80	60	90	80	80	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus padus</i>			5	2	1								
<i>Sambucus nigra</i>	3												
<i>Acer pseudo-platanus</i>		2		1									
<i>Prunus avium</i>				1	+								
<i>Ulmus scabra</i>				3									
<i>Quercus robur</i>				2	3								
<i>Prunus serotina</i>				1	1								
<i>Alnus incana</i>				2	r								
<i>Crataegus monogyna</i>		2		3									
<i>Robinia pseudo-acacia</i>				3									
<i>Fraxinus excelsior</i>				2									
<i>Sorbus aucuparia</i>				1									
<i>Tilia cordata</i>				1									
<i>Quercus rubra</i>	3												
<i>Acer platanoides</i>		1											
<i>Humulus lupulus</i>			1										
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	2												
<b>Str. Deckung in %</b>	100	5	-	40	40	-	-	100	100	100	100	100	-
<i>Crataegus monogyna</i>		1		+				5	5	5	5	5	
<i>Prunus padus</i>	1	+		3	1			r	r		r		
<i>Acer pseudo-platanus</i>		1		+						+			
<i>Quercus robur</i>				+	1				1				
<i>Sambucus nigra</i>		+		+									
<i>Evonymus europaeus</i>		+		+	2								
<i>Fraxinus excelsior</i>				1				+			r		
<i>Acer platanoides</i>		1											
<i>Ulmus scabra</i>								1					
<i>Alnus incana</i>				1									
<i>Rhamnus frangula</i>				+									
<i>Sorbus aucuparia</i>				+									
<i>Populus pyramidalis</i>													1
<i>Prunus serotina</i>				+									
<i>Alnus glutinosa</i>											r		
<i>Symphoricarpos albus</i>	5												
<i>Syringa vulgaris</i>													
<i>Humulus lupulus</i>	r							3					
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	2												
<b>Kr. Deckung in %</b>	5	25	20	60	40	95	100	20	85	15	75	75	95
<b>Brennessel-Giersch-Gruppe</b>													
<i>Urtica dioica</i>	1	3	2	3	1	3	1	2		2	2	+	5
<i>Anthriscus silvestris</i>	+	+	1	1	+	2	r	1	1	1	1	1	
<i>Heracleum sphondylium</i>	+	+	1	1			+	1	1	r	1	1	
<i>Holcus lanatus</i>			1		1	1	1	1	1	r	1	1	
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	1		1		2	1	1	1	1	2	
<i>Agrostis stolonifera</i>			1			2	3	1	2	+	2	3	2
<i>Aegopodium podagraria</i>	2	2	2				2		3		3	1	
<i>Impatiens parviflora</i>	+	2	r	2	2		1						
<i>Geum urbanum</i>		1	+	2	1								
<i>Galium aparine</i>			+		+					1			2
<b>Gruppe der Waldpflanzen:</b>													
<i>Chelidonium majus</i>	r	1		+	2								
<i>Torilis anthriscus</i>					2								
<i>Convolvulus sepium</i>			+										
<i>Humulus lupulus</i>			2						1		3		2
<i>Prunus padus</i>			1		+								
<i>Rubus idaeus</i>			2		+								
<i>Quercus robur</i>			r		+								
<i>Evonymus europaeus</i>			+		1								
<i>Acer platanoides</i>	+	r											
<i>Acer pseudo-platanus</i>	r												
<i>Galeopsis tetrahit</i>				+	1					1			
<i>Poa nemoralis</i>				3	1								
<b>Wiesengruppe:</b>													
<i>Arrhenaterum elatius</i>						2	4	+	2		1	+	
<i>Stellaria graminea</i>			r			r	+		1	+	1	+	
<i>Vicia cracca</i>						1		+		r		+	
<i>Glechoma hederacea</i>				2	+								1
<i>Veronica chamaedrys</i>				2	+								
<i>Ranunculus repens</i>	+					1		+			+		
<i>Achillea millefolium</i>						1			1			1	
<i>Rumex acetosa</i>						1					r		
<i>Galium mollugo</i>						1						r	
<i>Taraxacum officinale</i>						2							
<i>Lathyrus pratensis</i>	r					1			2		1	1	
<i>Equisetum arvense</i>									2			+	
<i>Plantago lanceolata</i>					r					r		r	
<i>Campanula patula</i>													
<i>Daucus carota</i>						+	+					+	
<i>Rumex crispus</i>													
<i>Deschampsia caespitosa</i>									1	r	r	1	
<i>Alopecurus pratensis</i>											r	+	
<b>Gruppe der Nässezeiger:</b>													
<i>Filipendula ulmaria</i>			+								1	1	
<i>Sanguisorba officinalis</i>			r									2	
<i>Geranium palustre</i>			+										
<i>Achillea ptarmica</i>													1
<i>Lotus uliginosus</i>													+
<i>Carex brizoides</i>											+		1
<b>Moose:</b>													
<i>Mnium punctatum</i>								+					
<i>Atrichum undulatum</i>								+					
<i>Amblystegium spec.</i>								2					
<b>Ruderalgruppe:</b>													
<i>Agropyron repens</i>	+												
<i>Artemisia vulgaris</i>	r				+		1	+		2			
<i>Tanacetum vulgare</i>								1					
<i>Solidago serotina</i>													
<i>Erigeron canadensis</i>	r						1	+					1

Bei der Vegetationsaufnahme wurde die siebenteilige Skala der kombinierten Abundanz- und Dominanzschätzung von Braun-Blanquet verwendet.

r = sehr geringe Bedeckung und weniger als 5 Individuen  
 + = geringe Bedeckung und wenige, jedoch mehr als 5 Individuen  
 1 = häufig vorhanden, jedoch weniger als 5% der Aufnahmefläche bedeckend  
 2 = sehr viele Individuen oder 5-25% der Aufnahmefläche bedeckend  
 3 = 25-50% der Aufnahmefläche bedeckend  
 4 = 50-75% der Aufnahmefläche bedeckend  
 5 = 75-100% der Aufnahmefläche bedeckend

