AUS DEM ZOOLOGISCH-VERGLEICHEND ANATOMISCHEN INSTITUT
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen (Versuch einer oekologischen Synthese)

von

Rolf ALBONICO

Mit 20 Textabbildungen und 4 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Vorwort	348
A. Einleitung	350
B. Voraussetzungen	351
1. Allgemeines zur Farbe des Untersuchungsobjekts — <i>Arion</i> <i>empiricorum</i>	351
2. Die Varietäten <i>rufus</i> — <i>ater</i>	352
3. Vorkommen der Farbvarietäten in der Schweiz	353
4. Bisherige Erklärungsversuche der Farbunterschiede	355
5. Ansichten über die Bedeutung von Färbungsunterschieden	359
C. Eigene Untersuchungen	362
I. „Piste“ und Protokolle	362
II. Die für die Ausfärbung in Frage kommenden Faktoren	379
III. Die Versuche	381
1. Die Versuche unter natürlichen Bedingungen: Der Verpflanzungsversuch	381

2. Die Versuche unter künstlichen Bedingungen	394
<i>a.</i> Der Temperatur-Versuch	396
<i>aa.</i> Der Wärme-Versuch	396
<i>bb.</i> Der Kälte-Versuch	398
<i>cc.</i> Der Gleichmässigkeits-Versuch	399
<i>dd.</i> Der Extrem-Versuch	401
<i>b.</i> Der Luftdruck-Versuch	405
<i>c.</i> Der Feuchtigkeits-Versuch	409
3. Die Prüfung der übrigen in Betracht kommenden Milieufaktoren	413
<i>a.</i> Der Einfluss der Nahrung	413
<i>b.</i> Die Bedeutung der geologischen Unterlage und des Säuregehaltes des Bodens	414
IV. Betrachtungen zu den Ergebnissen	416
D. Zusammenfassung - Hauptresultat	419
Literaturverzeichnis	423

VORWORT

Es liegt im Charakter meiner Arbeit begründet, dass ich vielen Stellen zu Dank verpflichtet bin. Diesen Dank leiste ich umso lieber, als ich ohne vielseitige Unterstützung die Arbeit gar nicht mit Erfolg hätte durchführen können. Neben die eigentliche wissenschaftliche Anregung und Mitarbeit tritt die Mithilfe eines weiteren Kreises von Leuten, die mir vor allem die Durchführung der Versuche im Freien ermöglichten.

An erster Stelle gebührt mein Dank Herrn Professor Dr. H. STEINER, Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich, der mir das Thema gestellt und die ersten praktischen Hinweise gegeben hat, mich fortwährend beriet und unterstützte und vor allem die im Institut durchgeführten Versuche (Luftdruck- und Feuchtigkeitsversuch) überwachte und ihnen zum Gelingen verhalf.

Ferner danke ich Herrn Professor Dr. E. HADORN, Direktor des Zoologisch-vergleichend anatomischen Institutes der Universität Zürich. Er stellte mir alle Hilfsmittel des Institutes zur Verfügung

und förderte meine Untersuchungen durch die Anschaffung der erforderlichen Apparaturen wesentlich.

Auch meiner Frau möchte ich an dieser Stelle danken. Sie war von Anfang an bis zum Schlusse meine eigentliche Mitarbeiterin. Sie begleitete mich z. B. fast ausnahmslos auf allen Gängen im Untersuchungsgebiet, war mir behilflich bei der Durchführung der anspruchsvollen Zuchtversuche in der Wohnung und vertrat mich während meiner wiederholten Abwesenheit im Militärdienst, bzw. während eines Spitalaufenthaltes.

Den Herren Dr. E. WALTER vom physikalischen Institut der Universität und Prof. Dr. W. WEBER von der EMPA St. Gallen danke ich für die Mithilfe bei Versuchen. Dr. WALTER lieferte und richtete ein die Apparatur für den Luftdruckversuch im Institut; Prof. Dr. WEBER stellte mir den Folien-Kolorimeter zur Bestimmung des pH-Wertes des Bodens zur Verfügung, bzw. führte in seinem Laboratorium die Kontrollmessungen durch.

Eine recht heikle Arbeit leistete Herr Julius AICHINGER, Präparator am Zoologischen Museum, mit der Anfertigung der fotografischen Aufnahmen der lebenden Schnecken. Da es äusserst schwierig war, die Tiere möglichst ausgestreckt aber unbeweglich zu halten, wurde das Fotografieren zu einer ausgesprochenen Geduldsprobe. Ich danke Herrn AICHINGER für das bewiesene Geschick und für seine Arbeit.

Herr Prof. H. BÄCHLER, St. Gallen, beriet mich bei der Auswahl meines Untersuchungsgebietes, sodass ich in einem mir vorher unbekannten Gebiet eine sehr günstige „Piste“ fand.

Einen Gesamtdank richte ich an den Bezirksförster von Eichberg, an die Besitzer der Grundstücke, auf denen ich die Zuchtkasten anlegen durfte, sowie an die Alphirten auf Alp Bildstein. Alle zeigten in grosszügiger Art und Weise in vielen kleinen Dingen verständnisvolles Entgegenkommen und haben damit teil am Gelingen der wichtigen Versuche im Freien.

Meine Arbeit wurde dadurch stark erleichtert, dass mir eine Militärbaracke, die mitten auf meiner Piste stand, vom Geniechef der Gz. Br. 8, bzw. vom Chef des Armee-Barackendepots St. Margrethen, Herrn Oblt. P. WELTI, zur freien Benützung und zur Magazinierung von Material und Geräten zur Verfügung gestellt wurde. Ich danke diesen militärischen Instanzen für ihr Verständnis.

A. EINLEITUNG

Eine häufige Erscheinung in der Tierwelt ist das Vorkommen von Farbvarietäten bei ein und derselben Art in Abhängigkeit von ihrem Standorte. Bekanntlich hat seinerzeit GLOGER (1833) erstmals für die Vögel eine klimaparallele Aenderung der Pigmentausbildung nachgewiesen, auf Grund welcher die GLOGERSche Regel aufgestellt wurde (RENSCH, 1936 und 1938). Recht auffällig ist das Vorkommen von dunklen Farbvarietäten in höheren Berglagen, wie z.B. beim Eichhörnchen (LÜHRING, 1928), bei Fledermäusen, bei Spitz- und Wühlmäusen, bei Vögeln, bei der Kreuzotter und beim Alpensalamander, bei vielen Insekten, vor allem Schmetterlingen und Käfern (HANDSCHIN, 1925), bei Planarien und auch bei Schnecken (GEYER, 1927). Unter letzteren ist besonders die grosse Wegschnecke, *Arion empiricorum*, zu erwähnen, welche bekanntlich in einer orangeroten, einer braunen und einer schwarzen Varietät vorkommt.

Ueber die Ursache dieser Erscheinung ist relativ noch wenig bekannt geworden, vor allem noch nicht mit Bezug auf die Bedingungen des Standortes. Auch die vereinzelt diesbezüglichen Untersuchungen haben keine eindeutige Erklärung gebracht.

Auf diese Situation machte mich Prof. Steiner aufmerksam, und er ermunterte mich, das Problem speziell mit Bezug auf die grosse Wegschnecke erneut aufzugreifen.

Beim Studium der Literatur bin ich immer wieder auf Mängel gestossen, die sich aus der Untersuchungsmethode ergaben. Wohl waren die einzelnen Färbungsexperimente mehr oder weniger gründlich und exakt durchgeführt worden; aber irgendwie haftete allen der Mangel des Laboratoriumsversuches an. Ich entschloss mich deshalb, bei meinen Untersuchungen neue Wege zu gehen: das Schwergewicht legte ich auf Beobachtungen und Experimente im Freien und versuchte die letzteren so zu gestalten, dass die natürlichen Lebensbedingungen der Schnecken dabei möglichst keine Aenderung erfuhren. Doch wurden einige Laboratoriums-, bzw. „Haus“-Versuche zur Ergänzung und Kontrolle der im Freien erhaltenen Resultate durchgeführt.

B. VORAUSSETZUNGEN

1. Allgemeines zur Farbe des Untersuchungsobjekts

« *Arion empiricorum* ».

Arion empiricorum dürfte am meisten bekannt sein in seiner braunen oder rotbraunen Färbungsvarietät, etwas weniger in der orangeroten (oder ziegelroten) und am wenigsten in seiner schwarzen. Diese Reihenfolge entspricht der Häufigkeit des zufälligen Antreffens der Schnecke bei Wanderungen durch das

ABB. 1.

Das Untersuchungsobjekt „*Arion empiricorum* Fér.“: Schild (Sch) = stark gekörnelt; Runzeln (Ru) = hoch, scharf gekielt; Fussaum (Fs) = quer gerunzelt; Farbe:

orangerote Varietät „ <i>rufus</i> “		schwarze Varietät „ <i>ater</i> “	
Körper:	kein Melanin	Melanin in diffus verteilten Melanophoren	
		rotes/gelbes Pigment in Farb- (Schleim-) drüsen, verteilt in der Cutis von Mantel (Ma) und Schild (Sch)	
Fühler (Fü):	hell (helllila bis dunkellila)	dunkel (sepiafarbig bis schwarz)	
		rot mit schwarzen Querstrichen	

Gelände unseres schweizerischen Mittellandes. Ich erwähne hier schon, und möchte diesen Umstand hervorheben, dass die genannten drei Farbvarietäten auf keinen Fall genau getrennt werden können. Bei meinen ausgiebigen Befundaufnahmen habe ich alle nur denkbaren Farbabstufungen angetroffen vom leuchtendsten Orangerot über alle möglichen Braunstufen bis zum eigentlichen Schwarz.

Es sind also ausgesprochene Uebergänge vorhanden zwischen meinen „Nenn“-farben Orangerot, Braun und Schwarz. Einzeln betrachtet mag es wohl nicht allzu schwer sein, eine Schnecke der betreffenden Farbe zuzuweisen; vergleicht man hingegen ähnlich gefärbte miteinander, so kann man oft nur willkürlich sich zu der „Nenn“-farbe entscheiden. Dieser Umstand ist von Bedeutung bei der Auswahl von Elterntieren zu Zuchtversuchen, da er dafür spricht, dass schon unter natürlichen Verhältnissen eine gewisse Variationsbreite besteht und von z. B. rotbraunen oder braunschwarzen Elterntieren sowohl hellere als auch dunklere Nachkommen zu erwarten sind.

2. Die Varietäten « rufus - ater ».

In der Literatur findet man die Färbungsextreme orangerot und schwarz mit „*rufus*“ und „*ater*“ als besondere Varietäten von *Arion empiricorum* bezeichnet (vergl. Abbildung 1). So versteht z. B. KÜNKEL (1916) unter „*rufus*“ seine in einem Walde gefundenen hellroten und braunen Exemplare, während er mit „*ater*“ die an einem andern Ort gefundenen schwarzen Schnecken bezeichnet. Diese Unterscheidung trifft auch LOUISE MARENBACH (1939/40), wenn sie bei „*rufus*“ die für die rote Farbe massgebenden Drüsen über den ganzen Körper verteilt vorfindet, bei „*ater*“ hingegen diese Drüsen nur vereinzelt am Fussaum beobachten kann. GEYER (1927) hingegen schreibt — als einziger — unter *Arion empiricorum*: „... bei ausgewachsenen Tieren rot (*rufus* L.), braun oder schwarz (*ater* L.)...“. Aus dieser verschiedenen Auffassung erhellt eine gewisse Unsicherheit, der wohl die in Wirklichkeit durchgehende, oben schon erwähnte, Farbskala zugrunde liegt. Wenn ich in meinen eigenen Ausführungen der Einfachheit halber ebenfalls nur von orangeroten, braunen und schwarzen Farbvarietäten spreche, so handelt es sich dabei nach meiner Auffassung jedoch nicht um spezifische Artunterschiede, denn bei allen meinen Befunden, deren Zahl in die Hunderte geht, konnte ich zwischen diesen Varietäten keine anderen körperlichen Unterschiede als solche der Farbe feststellen.

Es mag angezeigt sein, mit ein paar Worten auf die histologischen Tatsachen hinzuweisen. Aus der Literatur über die bisherigen Befunde entnehme ich, dass *Arion empiricorum* in der Cutis

gelbrote Farbdrüsen mit rotem/gelbem Pigment besitzt, nach SEMPER neben den Schleimdrüsen, nach MARENBACH in den Schleimdrüsen. Daneben kann schwarzes Pigment vorkommen, ein Melanin, in diffus verteilten Chromatophoren (Melanophoren).

3. Vorkommen der Farbvarietäten in der Schweiz.

In der Literatur findet sich bei GEYER (1927) eine Angabe über die geographische Verbreitung von *Arion empiricorum*. Danach kommt diese Schnecke allgemein vor in Mittel- und Westeuropa von Portugal bis Ostdeutschland und von den Apuaner Alpen nach Island und Norwegen (70° n. Br.). Ausdrücklich erwähnt der Autor, dass die schwarze Varietät *ater* „ausschliesslich oder vorherrschend“ im Norden und Nordwesten (britische Inseln, Dänemark, Skandinavien, Norddeutschland), und „im Süden zersprengt“ vorkomme, die rote Varietät *rufus* hingegen „auf grösseren Strecken allein im Zentrum und im Süden“, zu finden sei.

Ueber das Vorkommen von *Arion empiricorum* in der Schweiz orientiert, wenn auch vorwiegend im Gebiete der welschen Schweiz, eine Zusammenstellung nach Kantonen von MERMOD (1930). Leider wird darin die Färbung der einzelnen Funde nicht besonders erwähnt; doch ist die zusammenfassende, nachfolgend im Wortlaut zitierte Feststellung sehr wertvoll: „Parmi les très nombreuses variétés de couleur, il semble que d'une façon générale l'*Arion* rouge habite plutôt les régions basses et chaudes tandis que l'*Arion* noir préfère les régions plus froides et montagneuses. Entre la variété

TABELLE 1.

Vorkommen von Farbvarietäten von *Arion empiricorum* in der Schweiz.

Fundort (zusammengestellt nach der geographischen Lage Nord-Süd)	Nähere Bezeichnung der Fundstelle (Art der Unterlage)	Höhe ü. M. in m	Farbe (ausgefärbte Tiere)
Tayngen (Schaffhausen)	Wiesengelände, offenes, auf Höhenrücken (Gras)	500	schokbr.
Weiach (Zürich)	Mischwald östl. Weiach (Wald- boden, trockenes Laub)	400- 500	rotbr. orrot.
Bülach	Laubwald am Höriberg (Wald- boden, Laub)	450	schokbr. rotbr. schokbr. orrot.

Fundort (zusammengestellt nach der geographischen Lage: Nord-Süd)	Nähere Bezeichnung der Fundstelle (Art der Unterlage)	Höhe ü. M. in m	Farbe (ausgefärbte Tiere)
Rorschach	Mischwald am Rorschacher- berg (Waldboden, Gras)	700- 800	schokbr. rotbr. orrot.
St. Gallen	Sittertobel, Wiesenböschung am Ufer der Sitter (Gras, Kräuter, Moos)	600	schokbr. rotbr.
St. Gallen	Dreiweiher, Weg neben Wiese, (sandiger Boden, Gras)	760	schokbr. dbr.
Eichberg (St. Galler Rheintal)	Wiesland vor dem Dorf (Gras)	470	schokbr.
Aussenwald (zwischen Eichberg und Fähnern)	Mischwald (Waldboden)	500- 900	schokbr. orrot. rotbr. dbr.
Alp Bildstein (Fähnern)	Alpweide (Gras)	1200	schwarz brschw. dbr.
Zürich	Mischwälder am Hange des Zürichbergs (Waldwege und -strassen)	550- 650	rotbr. orrot.
Zürich	Eierbrecht – Witikon (Wiesen, Gärten)	550- 650	schokbr. dbr.
Zürich	Nähe Balgrist (Forchstrasse) (Waldboden)	500	orrot.
Zürich – Unt. Eng- stringen	Mischwald Nähe Dorf (Wald- boden)	500	orrot.
Rüschlikon	Zimmerberg, Nähe Kirche Rüschlikon (Strassenbord, Gras)	500	br.
Thalwil	In Gärten (Gemüse, Kräuter)	480	rotbr.
Seewen-Schwyz	An Wieswegen vor dem Dorf (Gras, Kräuter)	460	br. rotbr.
Ibergereggsstrasse	Von Rickenbach an aufwärts (Strasse z. T. durch Wald führend)	600- 800	schokbr. rotbr.
Schwyz/Holzegg	Weg zwischen Holzegg und Rickenbach (Wiese, bzw. Waldrand)	900	br. orrot.
Muothatal	Weg : Ibach-Schönenbuch- Steinbrücke (Weg, z. T. durch Wald)	550- 600	br.
Vevey	Tal der Veveyse, Mischwald (Waldweglein, Bodenlaub)	400- 450	rotbr.
Vevey	Mischwälder zw. rechtem Ufer der Veveyse u. dem Mt. Pé- lerin (Waldboden)	550- 800	rotbr. orrot. nur wenige schokbr.

noire et la rouge on rencontre toutes les nuances et il est sans intérêt d'en donner une liste qui s'allonge à l'infini."

Ihrer Bedeutung halber sei noch eine Bemerkung dieses Verfassers zu den in seiner Liste angeführten Höhenzahlen zitiert: „L'altitude maximale atteinte par l'*Arion empiricorum* est en Valais (d'après PIAGET) de 2200 m à Zinal; la détermination étant peut-être douteuse nous citerons l'altitude maximale moyenne qui est de 1350-1500 m.“

Zur Uebersicht meiner eigenen Funde in verschiedenen Gebieten der Schweiz verweise ich auf die beigefügte Tabelle (s. Tabelle 1). Die hier angeführten Beobachtungen machte ich vor und während meinen Versuchen. Auf eine Auswertung der Funde in Bezug auf die Farbe will ich noch nicht eintreten, immerhin an dieser Stelle schon hinweisen auf die weitgehende Uebereinstimmung mit den Befunden meiner „Pisten“-Kontrollen (siehe Seite 375).

4. Bisherige Erklärungsversuche der Farbunterschiede.

In der Literatur finden sich viele Widersprüche zwischen den Ansichten verschiedener Autoren über die Beeinflussung der Färbung durch Milieufaktoren. Diese Ansichten habe ich nach den angeblich beeinflussenden Faktoren nachfolgend zusammengestellt, wobei nur jene Autoren Berücksichtigung gefunden haben, die sich vornehmlich mit dem Verfärbungsproblem bei *Arion empiricorum* befassten. Die Uebersicht gibt folgendes Bild:

W ä r m e

hemmt die Ausbildung des schwarzen	Pigments:	SIMROTH.
fördert „ „ „ „ „		MARENBACH.
„ „ „ „ gelben/roten		MARENBACH.
„ „ „ „ „		SIMROTH.

K ä l t e

fördert die Ausbildung des schwarzen	Pigments:	SIMROTH.
hemmt „ „ „ „ „		MARENBACH.
„ „ „ „ roten		MARENBACH.
„ „ „ „ „		SIMROTH.

G l e i c h m ä s s i g e m i t t l e r e T e m p e r a t u r

hemmt die Ausbildung des schwarzen	Pigments:	KÜNKEL.
fördert die Ausbildung des gelben/roten	Pigments:	KÜNKEL.

Chemische Einflüsse

(Humussäure) hemmen die Ausbildung des gelben/
roten Pigments: KÜNKEL.

haben keinen Einfluss auf die Ausbildung von
gelbem/rotem Pigment: MARENBACH.

(Humussäure hemmt nur die Entwicklung): MARENBACH.

Beschaffenheit der Nahrung hat Ein-
fluss auf die Pigmentbildung (vor allem auf die
Bildung des gelben/roten Pigments): MARENBACH.

In einzelnen äusserten sich die genannten Autoren wie folgt:

SIMROTH (1885): a) Die Färbung wird bedingt lediglich durch Temperatureinflüsse während der Hauptentwicklungsperiode (bei uns von März bis Mai); jeder weitere Einfluss, wenigstens auf das schwarze Pigment, erlischt, sobald auch die Sohle ausgefärbt ist.

b) Wärme hemmt den schwarzen Farbstoff oder bildet ihn zurück; sie begünstigt den roten, selbst noch nach erfolgter Ausfärbung im Schwarz.

c) Kälte wirkt der Wärme entgegengesetzt.

SIMROTHS „Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten“ (1885) ist eine umfangreiche Monographie über die Nacktschnecken. Seine Untersuchungen umfassten die verschiedenen Formenkreise, weshalb er die einzelnen Arten nicht im speziellen berücksichtigen konnte, was auch für *Arion empiricorum* zutrifft. Mehr aber noch als dieser Umstand ist ein zweiter dazu angetan, SIMROTHS Resultaten mit Vorbehalt zu begegnen: seine Färbungsversuche mit *Arion empiricorum* (Seite 265 ff.) erstreckten sich stets über kurze Dauer, nämlich durchschnittlich ca. 3 Wochen.

Aus diesen Versuchen leitete SIMROTH seine Resultate ab, wie ich sie auf Seite 355 zusammengestellt habe. Auch bei Berücksichtigung der zahlreichen zusätzlichen Beobachtungen, die SIMROTH neben seinen Versuchsergebnissen zur Verfügung standen, sind seine Resultate deshalb zu wenig gut belegt.

KÜNKEL (1916): a) Farbe und Zeichnung werden vererbt.

b) Die Farben werden schon während des embryonalen Lebens angelegt; in der Regel aber erst im postembryonalen ausgebildet.

c) Das embryonale Gelb ist eine Vorstufe von Schwarz, also eine Vorstufe von dunklem Pigment.

d) Rosarot ist die Vorstufe von Dunkelrot und Violett, und daraus geht Blau, bzw. Schwarz hervor.

e) Das gelbe, bzw. rote Pigment, das mit dem Schleim entleert wird, entwickelt sich erst im postembryonalen Leben. Auch dieses Pigment wird vererbt, kann aber durch gleichmässige mittlere Temperatur gefördert, durch chemische Einflüsse hingegen unterdrückt werden.

f) Schwarzes Pigment wird durch gleichmässige mittlere Temperatur gehemmt.

KÜNKELS Untersuchungen an *Arion empiricorum*, speziell seine Deutungsversuche der verschiedenen Farben, bilden nur einen kleinen Teil seines Werkes: „Zur Biologie der Lungenschnecken“ (1916). Doch hat KÜNKEL — im Gegensatz zu SIMROTH — sehr langfristige Versuche durchgeführt (Seite 337 ff.), nämlich bis zur 7., bzw. 5. Generation. Leider verwendete KÜNKEL zum Teil erblich nicht einwandfreies Zuchtmaterial. Bei den mit *Arion empiricorum* angestellten Versuchen wurden bei gleichmässiger mittlerer Temperatur von „nicht (von mir gesperrt) reinrassigen, hellroten Stammeltern“ in der 6., von tief-schwarzen in der 4. Generation ausschliesslich rotbraune Nachkommen erzielt, so dass auch bei ihm die sonst sehr sorgfältigen Untersuchungen keine eindeutigen Resultate ergeben.

MARENBACH (1940): „... wohl aber üben Temperatur und Nahrung eine positive Wirkung aus. Wärme fördert die Melaninbildung und auch die Entwicklung des gelbroten Pigmentes, Kälte hemmt beide. Bei der Ernährung geben der Gehalt an anorganischen Salzen, der Vitaminreichtum (A und C) und die pflanzlichen Farbstoffe (Carotin und Chlorophyll) den Ausschlag. Alle verursachen erhöhte Pigmentbildung, vor allem des gelbroten. Im ganzen gesehen ist der Nahrung der grösste Einfluss zuzuschreiben.“

MARENBACHS Resultate, so interessant sie auch sind, müssen leider aus dem gleichen Grunde wie bei KÜNKEL mit etwas Vorbehalt aufgenommen werden.

Aus einer Bemerkung über die Herkunft des Untersuchungsmaterials (Seite 474) geht hervor, dass es sich auch bei ihren Versuchen um erblich uneinheitliches, stark heterozygoten Material handelte: „Die zu den Versuchen verwendeten Nacktschnecken wurden alle (von mir gesperrt) im Frankfurter Stadtwald gesucht, teils als unausgefärbte Jungtiere, teils als erwachsene, deren Eigelege dann zum Schlüpfen gebracht wurden.“ Die Autorin beruft sich auf Angaben KÜNKELS, wonach es möglich sei, schon frischgeschlüpfen Tieren ihre spätere Farbe anzusehen. Selbst bei Richtigkeit dieser Angabe — meine eigenen Beobachtungen (vergl. Tabelle 3) sprechen dagegen — bliebe das Ausgangsmaterial uneinheitlich. Auch die Dauer der Versuche ist bei MARENBACH leider etwas kurz, zudem standen ihr keine weiteren Beobachtungen zur Verfügung; sie leitete ihre Resultate allein aus den Zuchtversuchen ab (Seite 480 ff.).

Was die Resultate insbesondere des Nahrungsversuches betrifft, so überrascht hier die vergleichende Farbangabe von Tieren, die eine Grösse aufwiesen von 1 bis höchstens 3 bis 4 cm (Seite 491). Auch wenn das Ausgangsmaterial für diesen Versuch die gleiche Farbe hatte (Seite 487: „... alle waren weisslichgelb gefärbt“), so ist die Farbänderung an wenig grösseren Tieren kaum ein Masstab für den Einfluss eines bestimmten Faktors. Nur die definitive Farbe, oder doch die Veränderung während längerer Zeit, kann darüber etwas aussagen, wechseln doch die sich in Entwicklung befindenden Schnecken ihre Farbe fortwährend.

Die Angaben dieser drei Autoren vermitteln ein eindruckliches Bild der bestehenden Widersprüche und lassen die Kompliziertheit des ganzen Problems erkennen, zumal ausser Wärme/Kälte, Nahrung und chemischen Einwirkungen noch weitere Faktoren (Feuchtigkeit/Trockenheit, Sauerstoffangebot, Bodenfarbe, usw.) angeblich eine Rolle spielen. Dies geht hervor aus weiteren Literaturangaben über die Variabilität der Färbung bei anderen Nacktschnecken oder bei Schnecken allgemein.

So findet es SIMROTH naheliegend, dass, bedingt durch die bei den Nacktschnecken auftretende grosse Färbungsverschiedenheit, die leider nur zu oft Veranlassung zur Aufstellung neuer „Arten“ gebe, und die oft auftretende Umfärbung im Laufe der Individualentwicklung, die Pigmente einer durch meist noch unbekannte Faktoren verursachten Veränderung unterliegen müssen. Ein anderer Autor, LEYDIG (1928), weist auf die Untergrund-Versuche KAMMERERS mit *Limax cinereoniger* und *Agriolimax agrestis* hin und findet, dass Temperatur und Höhenlage für eine Erklärung keinesfalls ausreichen.

Gleicher Ansicht ist wohl SEIBERT (1873), wenn er, auf Grund seiner eigenen Versuche, nach denen *Limax agrestis* und *Arion hortensis* bei Mehlfütterung bleicher werden, der Nahrung und dem Aufenthaltsort (Gefangenschaft) einen „nicht unbedeutenden Einfluss“ zuschreibt.

Nahrungsbedingte Färbung zeigt auch folgendes Beispiel, wo Körperfarbe und Farbe der Hauptnahrung übereinstimmen:

Acinaea virginea (Vorderkiemer):

Körperfarbe: rot

Hauptbeutetier: rote Kalkalge (*Lithothamnium*).

Besonders interessant sind die Befunde von WEBER (1923): es bewirken Feuchtigkeit und Sauerstoff (reichliche Durchlüftung des Versuchsglases) bei *Agriolimax agrestis* eine Vermehrung des rotbraunen Pigmentes.

Auch ROSENWALD (1927) führt Verschiedenheit in der Färbung (von *Limax laevis*) auf unterschiedlichen Umweltcharakter zurück: Die gewöhnliche Moorform von *Limax laevis* ist dunkelbraun, während Schnecken des „trockenen Krautlandes“ hellgrau sind und einen Stich ins Rötliche zeigen. Es sind hier die Feuchtigkeitsunterschiede, die ROSENWALD für die Färbung nach der einen oder andern Richtung verantwortlich macht.

Bemerkenswert sind auch folgende Stellen aus ROSENWALDS Arbeit: „Es zeigte sich, dass die Entscheidung über die Entwicklungsrichtung in die ersten Lebenstage fällt; spätere Feuchtigkeitsschwankungen ändern nichts mehr. ... stark wachsende Schnecken werden heller, weil die Pigmentvermehrung offenbar nicht Schritt hält; im Wachstum zurückbleibende dunkler.“

SIMROTH, der, wie wir gesehen haben, in der Kälte, bzw. Wärme den farbauslösenden Faktor erkannt haben will, stellt ergänzend noch fest, dass wohl in der Differenz der Breitengrade zusammen mit Trocknis und Pflanzenarmut der Grund liegt für die Braunfärbung der *Limax*-arten des armenischen Hochlandes gegenüber der Schwarzfärbung der gleichen Arten im feuchteren Kaukasus.

5. Ansichten über die Bedeutung von Färbungsunterschieden.

Ueber die Ausbildung der Färbungsmerkmale der Tiere stehen sich, wie über ihre übrigen Eigentümlichkeiten, zwei Ansichten diametral gegenüber: die klassische lamarckistische Hypothese der direkten Beeinflussung der tierischen Merkmale durch die Umwelt und ihre Uebertragung auf die Nachkommenschaft und das darvinistische Erklärungsprinzip der richtungslosen erblichen Variabilität mit nachfolgender Selektion der am besten mit den Umweltbedingungen harmonisierenden Varianten.

Nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse lassen sich diese gegensätzlichen Meinungen mit Bezug auf unser Problem folgendermassen zusammenfassen: die Farbvarietäten, die bei Tieren so häufig im Zusammenhang mit ihrem spezifischen Lebensraum beobachtet werden können, sind entweder als reine Modifikationen

zu betrachten, oder es handelt sich bei ihnen um erblich bedingte Mutationen, welche durch die Selektionswirkung zu eigenen oekologischen Rassen sich weiterentwickelten.

Was die Umweltfaktoren anbetrifft, wird in beiden Fällen eine selektive Wirkung derselben auf die Varianten anzunehmen sein; nur würde im ersteren Falle die Färbungsabweichung reversibel sein, d.h. in Wegfall kommen, sobald die sie bewirkenden Umweltfaktoren zu wirken aufhören, im zweiten Falle hingegen die Färbungsabweichung weiter bestehen bleiben, auch wenn die äusseren Faktoren wieder geändert werden.

Im Hinblick auf den Selektionswert der Färbung sei darauf verwiesen, dass bekanntlich von allen Biologen die grösste Bedeutung der Körperfärbung darin gesehen wird, dass sie das Tier gegen Feinde schützt, oder aber für die Artgenossen sichtbar macht. Es sei nur erinnert an die Tarnfärbungen und an die Warn-, Ekel- und Schreckfarben, bzw. an die Schmuck- und Signalfarben. Ein Anführen von Beispielen erübrigt sich, da diese Erscheinung allgemein bekannt ist; ein Zitat aus einem neuesten Werke möge die heutige Auffassung über den Stand des Problems beleuchten: „Taken together, and considered in relation to one another, and to kindred phenomena in other fields, they present a body of evidence which makes it appear that adaptive coloration is one of the chief attributes of the higher animals, and has been, indeed, one of the main achievements of organic evolution.“ (Cott, 1940.)

Die Deutung der auffällig roten Farbe von *Arion empiricorum* als Warn- oder Ekelfarbe liegt durchaus nahe und müsste einer näheren experimentellen Prüfung unterzogen werden. Nach meinen eigenen Beobachtungen ist es auch auffällig, wie weithin sichtbar rote Exemplare sind, sobald sie das ihnen adäquate Biotop verlassen und auf offenem Wiesengelände angetroffen werden (s. Seite 377, 1. und 2. Beispiel). Dagegen besitzen die braunen und die schwarzen Varianten eine gute Schutzfärbung im offenen Gelände, indem die Farbe sich einpasst in diejenige des Bodens, der zwischen dem mehr oder weniger (Alpweiden) dichtstehenden Gras in Erscheinung tritt.

Im Gegensatz zu diesen Ausführungen ist anzunehmen, dass äussere Faktoren auch von direktem Einfluss auf die Färbungsmerkmale sein können, ohne dass der ihnen zugeordnete Färbungseffekt irgend welche selektive Bedeutung besitzt. SIMROTH schreibt hierüber:

„Sonst können auffallende Färbungen und Zeichnungen sehr verschiedenen, manchmal wohl auch keinen Wert haben. Sie sind indifferent wie die Perlmutter unserer Muscheln und Schnecken oder manche lebhaft violette Tiefseeformen (z. B. Holothurien), wiewohl uns für deren Bedeutung vielleicht nur das Verständnis fehlt. Im allgemeinen handelt es sich dabei um physiologische Farben, die mit dem Stoffwechsel in Beziehung stehen, ohne bereits zu einer über den Organismus hinausreichenden Wirkung verwendet zu sein.“ Erwähnt wurden bereits die nahrungsbedingten Färbungen (s. Seite 358).

Endlich muss aber im Anschluss an diese physiologisch bedingten Farben auch daran gedacht werden, dass ihrem Farbeffekt im physiologischen Sinne für den Körperhaushalt des betreffenden Tieres eine Bedeutung zukommen könnte, z. B. als Schutz gegen Wärme- und andere Strahlen, als Förderer der Wärmeaufnahme und -abgabe, als Atmungspigment usw. Für diese letztere Kategorie von Färbungen kann als besonders interessantes Beispiel der sog. Hochgebirgsmelanismus angeführt werden, dem in der vorliegenden Untersuchung mit Bezug auf die Farbvarianten von *Arion empiricorum* besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde (vergl. Einleitung Seite 350). Es handelt sich beim Hochgebirgsmelanismus um folgendes:

Man findet sehr häufig, dass in den Alpen lebende Arten dunkler sind als ihre Verwandten in der Ebene. Auch eine und dieselbe Art ist im Gebirge oft dunkler als in der Ebene.

Zur Erklärung dieser Erscheinung wird meistens die Ueberlegung angeführt, dass bei den Tieren höherer Berglagen die schwarze Farbe thermo-regulatorisch eine Rolle spielen könnte.

Dieser Ansicht gibt auch HANDSCHIN (1925) Ausdruck, wenn er von den Farben als thermischem Schutzmittel spricht auf Grund der verschiedenen Wertigkeit der Farben für die Wärmespeicherung: „Ein lebendes Tier kann sich — genau wie ein toter Körper auf Schnee und Eis — kühlen oder erwärmen, je nachdem die Unterlage heller oder dunkler ist als seine Körperfarbe. — Die weit verbreitete Erscheinung der Isochromie kann gerade mit der Isothermie von Körper und Unterlage erklärt werden“. Demnach sind echte, poikilotherme Schneeformen schwarz, weil ihr Lebensraum eine völlige Ausnützung der von der Unterlage abgegebenen Wärme

verlangt. Wenn also somit Schwarzfärbung im Hochgebirge und im hohen Norden einen Vorteil bringt, wäre das vermehrte Auftreten melanotischer Formen durch Selektion der dunkelsten Mutanten erklärbar.

Mit der eben erwähnten thermischen Bedeutung des schwarzen Melanins kann die Ausbildung des Hochgebirgsmelanismus, besonders bei poikilothermen, kleinen Tierformen, eine Erklärung finden, aber die Frage, ob die Melaninbildung direkt von den Klimafaktoren des Hochgebirges beeinflusst wird, ist damit nicht entschieden. Uns interessieren deshalb in erster Linie solche Angaben, welche einen direkten Einfluss dieser Faktoren zu beweisen scheinen, wie z.B. die folgende:

„Der Hochgebirgsmelanismus liesse sich auch so erklären, dass hier der tiefe Barometerstand und das lange Ueberwintern und manchmal Ueberliegen der Puppen (von Schmetterlingen) die schwarze Farbe begünstigen. Dazu könnte als weitere Ursache noch die hohe Bodenfeuchtigkeit zur Zeit der langen Schneeschmelze kommen.“ (ERHARD, 1929).

Ganz allgemein findet man beim Durchgehen der Literatur, — um die Betrachtungen über die Bedeutung von Färbungsunterschieden und die sie bewirkenden Faktoren abzuschliessen —, dass dem Einflusse der Nahrung eine grosse Bedeutung beigemessen wird für die Ausfärbung, bzw. Farbänderung. Mehr aber noch stehen die klimatischen Faktoren im Vordergrund, und unter ihnen ist es die Temperatur, der die führende Rolle darin zugeschrieben wird. Der Temperatur folgen die Klimafaktoren Feuchtigkeit, Licht und Sauerstoffgehalt der Luft, während einige weitere Faktoren nur in vereinzelt Fällen Einfluss haben sollen (Unterlage, Hormone, CO₂, u.a.).

C. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

I. „PISTE“ UND PROTOKOLLE

Angaben in der Literatur, sowie eigene Beobachtungen, legten es nahe, zunächst genau festzustellen, ob der vertikalen Verbreitung von *Arion empiricorum* in Bezug auf das Vorkommen der Farbvarietäten und auf die Ausfärbung tatsächlich eine entscheidende

Bedeutung zukomme. Ich entschloss mich daher, zuerst einmal während längerer Zeit Befundaufnahmen zu machen auf einem festgelegten und über eine möglichst hohe Vertikalstufe sich erstreckenden Geländestreifen. Dadurch wollte ich eine einwandfreie Grundlage erhalten für alle meine nachfolgenden Ueberlegungen und für meine Untersuchungen. Parallele Beobachtungen in anderen Gegenden sollten ferner diese Grundlage erweitern und zugleich ausschalten, dass bei einer allfälligen Ausnahmestellung meines Beobachtungsgebietes spezielle Resultate verallgemeinert würden.

Ich wollte also mit dieser Untersuchung zuerst einmal die Frage klären, ob tatsächlich ein Zusammenhang besteht zwischen der Höhenlage des Standortes und den Farbvarietäten, oder ob diesbezüglich vielleicht doch keine Regel aufgestellt werden kann. Einer solchen systematisch durchgeführten Bestandesaufnahme mass ich vor allem auch deshalb eine grosse Bedeutung bei, weil derartige Untersuchungen bisher vollständig fehlten. Dies mag wohl auch der Grund sein, warum das ganze Problem noch so wenig abgeklärt ist, warum so zahlreiche Widersprüche bestehen in der Literatur. Denn aus den Angaben gewinnt man oft den Eindruck, dass aus Zufalls- oder aus nur kurzfristig durchgeführten Beobachtungen Schlüsse gezogen wurden, ohne genügend umfangreiches Vergleichsmaterial zu haben, und ohne Berücksichtigung der für den betreffenden Standort massgebenden Faktoren.

Meine Beobachtungsstrecke, von mir „Piste“ genannt, sollte also von der Ebene bis an die obere Grenze des Vorkommens von *Arion empiricorum* führen und in Bezug auf Unterlage, Vegetation und klimatische Bedingungen möglichst alle Extreme des typischen Biotops der grossen Wegschnecke erfassen. Aus praktischen Gründen musste zudem die Piste in nützlicher Zeit von meinem Wohnort St. Gallen aus erreichbar sein.

Nach längerem Suchen fand ich eine Piste, welche meines Erachtens diesen Bedingungen entsprach, und die ich im folgenden kurz charakterisieren will (s. Abbildung 2):

L a g e : Eichberg bei Altstätten (im St. Galler Rheintal) bis Fähnern (nördlich von Kamor und Hoher Kasten im Kt. Appenzell).

H ö h e n a n g a b e n : 470 m: Beginn der Piste
1509 m: Fähnernspitze

(Als obere Grenze für das Vorkommen von *Arion empiricorum* in der Schweiz gibt PIAGET (1928) die Höhe von 1450 m an. Diese Höhenangabe deckt sich auch mit den von MERMOD (1930) angeführten 1350-1500 m (s. Seite 355).)

Beschreibung:

(Karte 1: 25.000, Blatt 225 Kobelwald und Blatt 238 Sântisgebiet). Ihren Ausgangspunkt nimmt die Piste in typischem Kulturwiesland beim Stauweiher bei Ilgenhaus südlich von Eichberg-Au. Sie folgt

ABB. 2.

Plan 1: Verlauf der „Piste“ (Karte 1: 25000, Blatt 225, Kobelwald) mit den drei Kastengruppen A: 460 m ü.M. (Nähe Standort I), B: 650 m ü.M. (Nähe Standort III), C: 1170 m ü.M. (Nähe Standort IX).

dem Dürrenbach aufwärts, um bei der Höhenkurve 500 die Rheinebene zu verlassen und vom Ausserwald aufgenommen zu werden. Sich in diesem Mischwald aufwärts ziehend, auf dem rechten Ufer des Galgenbaches, führt die Piste zum ersten Mal bei 920 m auf Alpgebiet hinaus (Neuentalp), um nach einem weiteren und letzten Waldstück zwischen 1010 und 1040 m endgültig die freie Alp zu erreichen: Untere Alp Bildstein — Obere Alp Bildstein — Alp Forst — (Fährnerspitze).

Um eine exakte Beobachtung zu sichern, suchte ich in der Folge zehn Stellen auf der Piste (Standorte I bis X) mit stets gleicher Intensität ab. Den Gebieten zwischen den Standorten (Zwischengebiete 1

bis 9, wobei durch das Zusammenstossen der Standorte VI und VII das Zwischengebiet 6 ausfällt) schenkte ich ebenfalls gleichmässige, aus zeitlichen Gründen jedoch weniger intensive Beobachtung. Ich konzentrierte mich in erster Linie auf eine Beobachtung, die unabhängig von Jahres- und Tageszeit und meteorologischen Verhältnissen immer mit gleicher Aufmerksamkeit erfolgte. Dadurch wollte ich möglichst

PLAN 2

ABB. 3.

Plan 2: Standorte und Zwischengebiete. Standort I (470 m ü.M.), Zwischen-
gebiet 1 (470-550 m ü.M.); II (550), 2 (550-650); III (650), 3 (650-760); IV (760),
4 (760-820); V (820), 5 (820-920); VI (920), 6 (fällt aus); VII (920-1010),
7 (1010-1040); VIII (1040), 8 (1040-1170); IX (1170), 9 (1170-1280); X (1280).

jede Zufälligkeit in der Beobachtung ausschalten, vor allem einem Ueberwiegen der Funde der leichter sichtbaren orangeroten Schnecken gegenüber den dunkleren Artgenossen begegnen. Manche Fundangabe in der Literatur, besonders, wo sie genannt ist im Zusammenhang mit relativer Häufigkeit, darf aus dem eben genannten Grunde nur mit einigen Vorbehalten aufgenommen werden.

Abbildung 3 gibt eine Uebersicht der Standorte und der Zwischen-
gebiete, während die Abbildungen 4 bis 13 Bild, Bezeichnung und Charak-
terisierung der Standorte vermitteln.

ABB. 4.

ABB. 5.

ABB. 6.

ABB. 4.

Standort I (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 470 m; Bezeichnung: „Stauweiher bei Ilghaus“; Charakterisierung: Aussenseite des Weiherdammes, abfallend gegen Wiese und Weg; Boden: feuchter Wiesboden, z.T. Sumpfcharakter, pH-Wert = 5,4 (stark sauer); Vegetation: Wiesland mit Uebergang zu Hochstaudenriet, unhomogene Vegetation von Gräsern, Ackerschachtelhalm, Schilfrohr, Schlüsselblume, Wiesenklée, gemeinem Labkraut, Schafgarbe, Ackerwitwenblume, Rindsauge, Hauhechel.

ABB. 5.

Standort II (vergl. Abb. 3). Höhe ü. M.: 550 m; Bezeichnung: „Waldanfang“; Charakterisierung: Waldlichtung am Weg, unweit des Waldrandes; Boden: gestörter Waldboden, etwas trocken, leicht steinig (Lagerplatz); Vegetation: gelichteter Fichtenaltholzbestand mit eingesprengten Eichen (Ueberbleibsel der ursprünglichen Eichen-Laubmischwaldgesellschaft), mit Unterholz von Sträuchern und Verjüngungsgruppen, und mehr oder weniger geschlossener Bodenvegetation von Brombeer, Gräsern, Huflattich, Erdbeere, Sauerklee, Waldveilchen, Efeu, Einbeere, aehriger Rapunzel, Waldziest, Gamanderehrenpreis, Moosen.

ABB. 6.

Standort III (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 650 m; Bezeichnung: „Kleines Plateau“; Charakterisierung: Waldlichtung mit Weglein auf erstem Geländeabsatz nach steilem Anstieg; Boden: feuchter Plateau-Waldboden, infolge Nadelholzreinkultur degradiert, pH-Wert = 5,4 (stark versauert); Vegetation: Fichtenaltholzbestand mit beigemischten Föhren (ursprüngliche Gesellschaft Ahorn-Eichen-Wald) und geschlossener Jungwuchsschicht von vorwiegend Eschen und einer Bodenflora von Sauerklee, Waldschachtelhalm, aehriger Rapunzel, Efeu, weisser Taubnessel, diversen Gräsern, Erdbeere, Waldveilchen, Moosen.

ABB. 7.

ABB. 8.

ABB. 9.

ABB. 7.

Standort IV (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 760 m; Bezeichnung: „Weggabel“; Charakterisierung: Wegrand und Wegbord vom Wald nach dem Bach abfallend; Boden: Feuchter Hangboden, bzw. Wegeinschnitt und Auffüllung (junger Waldboden mit Feuchtigkeitsaustritt); Vegetation: Laubholz- und Fichtenjungwuchs mit Hochstaudenflur von Pestillenzwurz, Waldschachtelhalm, Bachnelkenwurz, Waldziest, Breitblättrigem Ehrenpreis, Hahnenfuss, diversen Gräsern, gemeinem Dost, Waldmeister, Wiesenkle, Moosen.

ABB. 8.

Standort V (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 820 m; Bezeichnung: „12-Wasserfälle“; Charakterisierung: Kleiner üppig bewachsener Boden (alter Bachlauf), umgeben von Wald; Boden: junger lehmig-kiesiger Alluvialboden, sehr feucht, zur Versumpfung neigend; Vegetation: niedriges Weisserlengenhölz mit Fichtenanflug als Unterholz (Initialwaldgesellschaft auf jungem Boden innerhalb des vorwiegend kulturbedingten Fichtenwaldes) mit hochstaudenartiger Bodenvegetation von Gräsern, gemeinem Dost, Waldschachtelhalm, Kratzdistel, Pestillenzwurz, Wurmfarne, Europ. Sanikel, Gamanderehrenpreis, geflecktem Knabenkraut, Himbeere, gemeinem Labkraut, Erdbeere, Moosen.

ABB. 9.

Standort VI (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 920 m; Bezeichnung: „Obere Waldgrenze“; Charakterisierung: Waldrand mit Lichtung, durch sumpfigen Graben von der untersten Alpweide getrennt; Boden: Waldboden, ziemlich trocken, gegen den Graben zu feucht bis nass; Vegetation: Fichtenaltholzbestand mit beigemischten Weisstannen und wenig Buchen und reicher Staudenschicht. In der vernässten Lichtung üppige rietartige Staudengesellschaft von Gräsern, Sumpfschachtelhalm, Bachnelkenwurz, Europ. Trollblume, Sumpfdotterblume, Sternliebe, Bärenklau, Schwalbenwurz, Frauenmantel, Aehriger Rapunzel, Himbeere, Brombeere, Erdbeere, Heidelbeere, Wurmfarne, Gamanderehrenpreis, gemeinem Dost.

ABB. 10.

ABB. 11.

Abb. 12.

ABB. 10.

Standort VII (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 920-1010 m; Bezeichnung: „Neuenalp“; Charakterisierung: Alpweide (im untern Viertel wird das Untersuchungsprofil von einer kleinen Waldzunge gekreuzt!); Boden: Alpweideboden, unterhalb der Waldzunge und im Wald feucht, oberhalb desselben trockener; Vegetation: Weiderasen von vorwiegend Gräsern mit Wiesenklees, Wegerich, Hahnenfuss, Alpenvergissmeine, Schwalbenwurz, Silberrdistel, Massliebchen, Brunelle, Augentrost, Frühlingsenzian, Hornklee, Flockenblume, gemeine Kreuzblume, Minze.

ABB. 11.

Standort VIII (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 1040 m; Bezeichnung: „Untere Alp Bildstein“; Charakterisierung: Uebergang vom Wald in das darübergeegene Alpweidegebiet, Hochstaudenriet nach kahlgeschlagenem lichtem Weidwald entstanden; Boden: anorganischer Nassboden; Vegetation: Nassboden-Hochstaudengesellschaft von Schachtelhalm, Kratzdistel, Gräsern, Minze, rauem Alpendost, Kuckuckslichtnelke, Hahnenfuss, Europ. Sanikel, gemeiner Goldrute.

ABB. 12.

Standort IX (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 1170 m; Bezeichnung: „Obere Alp Bildstein“; Charakterisierung: gut gepflegte, reichlich gedüngte Alpweide auf einem luftigem Plateau; Boden: Alpweideboden, pH-Wert = 6,4 (schwach sauer); Vegetation: Weiderasen von vorwiegend Gräsern, Seggen, Frauenmantel, Schlangenknoterich, Alpenwucherblume, Scheuchzers Glockenblume, geflecktem Knabenkraut, Frühlingsenzian, Wetterdistel, Thymian.

ABB. 13.

Standort X (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 1280 m; Bezeichnung: „Alp Forst“; Charakterisierung: normale, stark bestossene Alpweide, etwas magerer als Standort IX; Boden: Alpweideboden; Vegetation: Weiderasen von vorwiegend Gräsern mit Alpenampfer, Frauenmantel, Buschkreuzkraut, Schwalbenwurzzenian, Alpenwucherblume, Habichtskraut, Flockenblume, Augentrost, Gänseblümchen.

Sämtliche Funde auf der Piste protokollierte ich nach folgendem Schema:

Pistenprotokoll

Standort II

Monat	Tag	Zeit	Anzahl	Grösse in cm	Farbe	Besondere Bemerkungen	Art der Unterlage	Meteorologische Verhältnisse
Juni	17.	1100	1	11	hell-orrot.		Moos	feucht, warm
			2	7	rotbr.	1 mit dunklen Flecken	Moos/Gras	(Aufhellung nach Regentagen)
Juni	24.	0900	1	9	orrot.		Waldboden	
			4	9-10	schokbr.		Gras/Waldboden	Regen
			4	7-10	orrot.		Gras/Kräuter	warm
			6	10-11	rotbr.		Waldboden/Kräuter	
			1	3,5	lehmfarben	unausgefärbtes Jungtier		

Insgesamt führte ich 54 Protokollgänge durch, wovon 24 vor, die übrigen nach dem Ansetzen der Versuche, und zwar:

1944: vom 29. April bis 13. Juli 7 Gänge

1945: » 14. April » 17. November 27 »

1946: » 21. April » 12. September 20 »

Es mag angebracht sein, hier mit ein paar Worten auf die Schwierigkeiten bei der Aufnahme der Pisten-Protokolle hinzuweisen. Obschon ich absichtlich zu den verschiedensten Tageszeiten Protokollgänge ausführte, war ich doch für ausgiebige Protokolle vor allem auf die Dämmerungsstunden angewiesen. Weniger günstig für Befundaufnahmen waren die Morgenstunden und am ungünstigsten die Stunden über Mittag. Da ein Protokollgang von Standort I bis Standort X vier bis fünf Stunden dauerte, fielen höchstens vier bis fünf Standorte mit ihren Zwischengebieten in die günstige Tageszeit. Um die Gleichbehandlung aller Standorte zu wahren, war ich deshalb gezwungen, die Protokollgänge zu den verschiedensten Tages- und Nachtzeiten anzusetzen. Auch mein Bestreben, möglichst unterschiedliches Wetter zu berücksichtigen, erfuhr gewisse Einschränkungen, da ich nur bei feuchtem und warmem Wetter ohne Wind ausgiebig Schnecken fand. Zu hohe Temperatur, aber auch zu tiefe, vor allem zusammen mit Wind, ferner auch zu viel Nässe, veranlasste die Schnecken, sich im Boden zu verkriechen, sodass ich oft grosse Mühe hatte, zu Beobachtungen zu gelangen.

Das Ergebnis der protokollierten Funde ist zusammengefasst in der Tabelle 2. Für jeden Standort und für jedes Zwischengebiet ist für die betreffende Farbvarietät die höchste Fundziffer eingetragen. Dort wo sie 10 und mehr Schnecken beträgt, habe ich das Zeichen ∞ gesetzt. In Bezug auf die Farbe habe ich nach dem OSWALD'schen Farbenatlas sechs Abstufungen getroffen, nämlich:

Farbangabe nach dem OSWALD'schen Farbatlas			
orangerot	(orrot.)	Werte um 4pc und 5pc	
rotbraun	(rotbr.)	5pe	6pe
schokoladebraun	(schokbr.)	6pi	7pi
dunkelbraun	(dbr.)	5pl	6pl
braunschwarz	(brschw.)	6pn	7pn
schwarz	(schw.)	4pn	5pn

Aus der Tabelle 2 können folgende Tatsachen entnommen werden:

Die orangerote Farbvarietät kam vor

von Zwischengebiet 1 bis und mit Zwischengebiet 5 und im Zwischengebiet 7,¹

die rotbraune Farbvarietät kam vor

von Zwischengebiet 1 bis und mit Zwischengebiet 5 und im Zwischengebiet 7,¹

die schokoladebraune Farbvarietät kam vor

von Standort I bis und mit Zwischengebiet 8, im Zwischengebiet 9 und in Standort X,

die dunkelbraune Farbvarietät kam vor

von Zwischengebiet 3 bis und mit Standort X,

die braunschwarze Farbvarietät kam vor

von Standort VII bis und mit Standort X,

die schwarze Farbvarietät kam vor

von Standort IX bis und mit Standort X.

Es zeigte sich somit einwandfrei eine Verdunkelung mit zunehmender Höhenlage der Fundorte. Ich möchte aber hier schon betonen, dass damit eine direkte Korrelation zwischen der Höhenlage des Fundortes und der Farbe der Schnecken nicht ohne weiteres abgeleitet werden kann.

¹ Das orangerote und das rotbraune Exemplar im Standort VII gehören ebenfalls zum Waldbiotop

TABELLE 2.

Vorkommen von Arion empiricorum auf der Piste nach den Farbvarietäten.

Standort	orrot.	rotbr.	schok- br.	dbr.	brschw.	schw.	Vegetation (vgl. Abbildungen 4-13)
I (470 m)			∞				Wiese
1	4*	∞ *	∞				Wiese-Wald *nur im Wald
II (550 m)	∞	∞	∞				Wald
2	∞	5	6				Wald
III (650 m)	4	1	4				Wald
3	2	2	∞	3			Wald
IV (760 m)	1	3	∞	1			Wald
4	3	2	5	3			Wald
V (820 m)	1	1	5	5			Wald
5	2	1	9	6			Wald
VI (920 m)			∞	5			Uebergang Wald-Alpweide
VII (920-1010 m)	1*	1*	∞	5	6		Alpweide *in klei- ner Waldzunge
7	1	3	∞	7	2		Wald
VIII (1040 m)			∞	1	1		Ueberwucherter Kahlschlag
8			∞	∞	9		freie Alpweide
IX (1170 m)				1	4	∞	freie Alpweide
9			1	1	∞	∞	freie Alpweide
X (1280 m)			1	4	7	∞	freie Alpweide

Die Zahlen bezeichnen die höchste Fundziffer [∞ = viele (über 10)].

Mehr als diese Tatsache überraschte mich das Resultat, das sich ergibt beim Vergleich der Funde mit der pflanzlichen Bodenbe-
deckung, wie es in Texttabelle 2 und in den Abbildungen 14 und 15
zum Ausdruck kommt.

So fand ich auf meiner Piste:

Orangerote Farbvarietät: Nur im Wald, mit einer grössten Häufigkeit in den untern Gebieten; nie in der offenen Talebene und nie auf der freien Alp.

Rotbraune Farbvarietät: Im Wald, mit einer grössten Häufigkeit gleichenorts wie die orangerote; nie auf der freien Alp.

Schokoladebraune Farbvarietät: Durchgehend in der Talebene (offenes Wiesgelände), im Wald und auf der Alp, jedoch mit abnehmender Häufigkeit auf der Alp je nach Entfernung des begrenzenden Waldes.

Dunkelbraune Farbvarietät: Im Wald in den mittleren und höhern Regionen und auf der Alp.

Braunschwarze Farbvarietät: Nur auf der Alp.

Schwarze Farbvarietät: Nur auf der freien Alp.

Dieses Resultat weist auf eine unverkennbare Bedeutung der im Lebensraum herrschenden Faktoren hin. Es kann somit jetzt schon gesagt werden, dass auf alle Fälle nicht die Höhenlage allein massgebend ist für die Ausfärbung, sondern dass die Bodenbedeckung (Wald — offenes Gelände) mit daraus resultierenden verschiedenen Lebensbedingungen oder Milieubeschaffenheiten ebenfalls ihren Einfluss ausübt. Dafür spricht auch die Tatsache, dass die schwarze Varietät, wie an anderer Stelle schon erwähnt wurde (s. Abschnitt: Vorkommen in der Schweiz), nicht nur in höheren Berglagen vorkommt, sondern auch vor allem ebenen Gebieten des Nordens eigen ist. Unabgeklärt bleiben natürlich noch Mass dieses Anteils und auslösende Faktoren.

Die in der Tabelle 2 festgehaltenen Resultate, bzw. die oben gezogenen Schlüsse erhalten noch vermehrtes Gewicht bei Berücksichtigung meiner übrigen in verschiedenen Gebieten der Schweiz gemachten Funde (s. Tabelle 1). Ohne Ausnahme zeigt sich im Prinzip Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen auf der Piste.

Einem Einwand möchte ich hier begegnen. Es kommt vor, dass *Arion empiricorum* vereinzelt an Orten angetroffen wird in einer Farbvarietät, die nicht übereinstimmt mit den von mir festgestellten Farben für den betreffenden Biotop. Solche Einzelfälle bedürfen sorgfältiger Abklärung, wobei es meist gelingt, einen überzeugen-

den Grund für deren abweichendes Vorkommen zu finden. Wird diese Abklärung jedoch unterlassen und der Fund ohne Kommentar, ja gar als Beleg eines typischen Vertreters des betreffenden Gebietes erklärt, so ergeben sich natürlich Ungenauigkeiten, Widersprüche und falsche Schlüsse. Die Unhaltbarkeit einer nicht geringen Anzahl Erklärungsversuche über Standortvarietäten in der Literatur mag sich aus solchem Vorgehen heraus erklären. Nur genaue Kenntnis eines Standortes als Ergebnis wiederholter Beobachtungen gibt die nötige Sicherheit zur einwandfreien Beurteilung der Funde. Drei Beispiele aus meinen Protokollen mögen das Gesagte illustrieren.

1. Beispiel: Am 22. April 1945 fand ich beim Standort I eine hellorangerote Schnecke von 7 cm Länge, die vor allem durch ihre hier ungewohnte Farbe auffiel. Da ihr Fundort zwischen dem aus dem Wald herausführenden Strässchen und dem Dürrenbach lag, mag die Schnecke auf dem Weg der Verschleppung hiehergeraten sein. Ich traf ein zweites Mal am selben Fleck vierzehn Tage später das offenbar gleiche Tier, um es nachher nicht mehr vorzufinden. Es wird wohl an dem ihm nicht zusagenden Orte eingegangen sein.

2. Beispiel: Ebenfalls einen roten Vertreter (orangerot, 9 cm) fand ich am 2. August 1945 im Gebiete des Standortes VII. Auch hier fiel mir sofort die Unnatürlichkeit seiner ganzen Erscheinung auf. Bei näherem Betrachten sah ich am Schneckenkörper verschiedene verletzte Stellen, die direkt auf den Vorgang einer mechanischen Verschleppung aus dem nahen Walde hinwiesen.

3. Beispiel: Auch einen umgekehrten Fall traf ich. Am 26. August 1945 fand ich im Wald am Hirschberg (zwischen Eggerstanden und Gais) eine schwarze ausgewachsene Schnecke. Ihre Lage an einem von Pilzsammlern vielbegangenen Fussweglein unweit der offenen Alpweide schliesst auch hier die Gewissheit einer Verschleppung in sich.

Zur Bekräftigung des Gesagten mag dienen, was KÜNKEL (1916) über die Verschleppung zu sagen weiss:

„Passiv gelangen die Schnecken in neue Wohngebiete durch fließendes Wasser und durch Verschleppung mit Handelsprodukten. — Wie bereits nachgewiesen können die Nacktschnecken, je nach Wassertemperatur, 5 Stunden bis 4 Tage unter Wasser aushalten, ohne zugrunde zu gehen. Gelangte nun eine an Uferpflanzen kriechende Schnecke in rasch fließendes Wasser, so könnte sie stundenweit fortgeführt und in noch lebensfähigem Zustande ans Land gespült werden, wo sie sich nach kurzer Zeit wieder erholte und, wenn günstige Bedingungen vorhanden wären, weiter lebte.“

Die Gefahr der Verallgemeinerung aus einzelnen Funden heraus scheint auch schon SIMROTH erkannt zu haben; er schreibt (1885): Und so verlangt, wie bei den von den meteorologischen Verhältnissen besonders abhängigen Nacktschnecken überhaupt, jeder einzelne Fall eine eigene, so zu sagen lokale Erklärung.“

PLAN 3

ABB. 14.

Plan 3: Vorkommen der drei Farbvarietäten auf der „Piste“ (vergl. Tabelle 2).

PLAN 4

ABB. 15.

Plan 4: Die drei Vegetationsstufen.

Um das Ergebnis meiner Bestandesaufnahmen auf der Piste zu veranschaulichen, habe ich in den Abbildungen 14 und 15 eine Darstellung der vorgefundenen Farbvarietäten der Wegschnecke und der entsprechenden Biotope gegeben. Hierbei habe ich mich auf drei Farbstufen beschränkt: orangerot, braun und schwarz, indem ich je die beiden aufeinanderfolgenden Farbtöne orangerot und rotbraun, bzw. schokoladebraun und dunkelbraun, bzw. braunschwarz und schwarz zusammengefasst habe. Dies konnte ich tun, ohne dass sich ein falsches Bild aus der Darstellung ergibt (vergl. Tabelle 2).

Das nachfolgend zusammengefasste Ergebnis bildete den Ausgangspunkt für meine weiteren Untersuchungen.

Resultat der Bestandesaufnahmen auf der Piste.

Aus meinen Bestandesaufnahmen auf der Piste, die während drei Jahren systematisch auf insgesamt 54 Protokollgängen gemacht wurden (s. Seite 373), geht eindeutig hervor, dass in der Tat ein Zusammenhang besteht zwischen der Höhenlage des Standorts und dem Vorkommen der Farbvarietäten. Es kommen vor (vergl. Tabelle 2):

1. Die roten (orangeroten, rotbraunen) Schnecken nur in der unteren u. mittleren Waldregion.
2. Die braunen (schokoladebraunen, dunkelbraunen) Schnecken durchgehend von der Talebene bis auf die freie Alp.
3. Die schwarzen (braunschwarzen, schwarzen) Schnecken nur in den höheren Alpgebieten.

Damit ist die eingangs dieses Kapitels gestellte Frage nach dem Zusammenhang von Höhenlage des Standortes und Farbvarietäten in dem Sinne beantwortet, dass in höheren Berglagen tatsächlich ausschliesslich dunkle Farbvarietäten vorkommen. Daneben aber spielen bei der Verbreitung der Farbvarietäten offensichtlich andere Faktoren, namentlich die pflanzliche Bodenbedeckung (geschütztes oder offenes Gelände) eine ausschlaggebende Rolle.

II. DIE FÜR DIE AUSFÄRBUNG IN FRAGE KOMMENDEN FAKTOREN.

Nachdem eine Verdunkelung bei *Arion empiricorum* mit zunehmender Höhenlage des Standortes auf meiner Piste einwandfrei festgestellt werden konnte, ferner ein Zusammenhang zwischen

Farbe und Bodenbedeckung (s. Abbildungen 14 und 15) wahrscheinlich wurde, stellt sich die Frage nach den für die Ausfärbung der drei Varietäten massgebenden Faktoren. Denn mit meinen Pistenprotokollen und deren Ergebnissen ist darüber noch in keiner Weise etwas ausgesagt.

Als solche Faktoren kommen im Zusammenhang mit der Standorthöhe wohl in erster Linie klimatische in Frage und in Abhängigkeit von diesen die Art der pflanzlichen Bodenbedeckung. Bezüglich der Ausfärbung muss ferner — wie schon ausgeführt worden ist (s. Abschnitt: Ansichten über die Bedeutung von Färbungsunterschieden) — an die Möglichkeit gedacht werden, dass diese Faktoren selektiv auf die genotypisch auftretenden Farbvarianten einwirken oder dass sie direkt auf den Organismus der Schnecken und ihren Stoffwechsel einen Einfluss ausüben, sodass ihre Farbe somatisch bedingt wäre, oder endlich, dass beides miteinander wirksam sein könnte. Zur Erklärung der Farbvarianten von *Arion empiricorum* müsste demnach einer der folgenden drei Fälle in Frage kommen:

1. Die Farbe ist genotypisch bedingt.
2. Die Farbe ist somatisch bedingt, wobei den Umweltbedingungen entscheidender Einfluss zukommt.
3. Der Phaenotypus der verschiedenen Farbvarietäten ist genotypisch und somatisch bedingt, wobei sowohl die Selektion von mutativen Aenderungen als auch die direkte Beeinflussung durch die Umwelt eine Rolle spielen.

Diskussion:

Fall 1: genotypisch bedingte Farbe.

Es wird vorausgesetzt, dass *Arion empiricorum* eine grosse, natürliche, genetisch bedingte Variabilität bezüglich der Farbe besitzt, sodass immer grössere oder kleinere Unterschiede auftreten bei den Nachkommen. Es findet eine Selektion statt und die Frage ergeht nach den Selektionsbedingungen.

Fall 2: umweltbedingte Farbe.

Arion empiricorum besitzt die Fähigkeit zur Ausfärbung in zwei Farbrichtungen, bestimmt wird die Richtung und auch das

Mass der Ausfärbung durch die Umwelt. Es stellt sich die Frage nach dem (oder den) richtunggebenden Faktor(en).

Fall 3: genotypisch und umweltbedingte Farbe (Kombination von Fall 1 und 2).

Die Farbe ist das Ergebnis der erblich festgelegten Farbbildungspotenzen im Variationsbereich von rot bis schwarz, und der unterschiedlichen Beeinflussung der Jungtiere durch die Bedingungen der Umwelt, wobei auch hier an eine selektive Wirkung der Umweltfaktoren zu denken ist.

Die angeführten drei möglichen Fälle dienten als Ausgangspunkt für den Gang meiner weiteren Untersuchungen, die folgende Fragen abzuklären versuchten:

1. Vorkommen von erblich festgelegten Farbvarietäten — Variabilität.
2. Bestehen einer Selektion und selektiv wirksame Faktoren.
3. Analyse der in der Umwelt wirksamen Faktoren. In Frage kommen in erster Linie:
  - Klima (Feuchtigkeit/Trockenheit, Temperatur, Luftdruck [Sauerstoff-Angebot]);
  - Vegetative Bodenbedeckung;
  - Nahrung;
  - Bodenbeschaffenheit und geologische Unterlage.

III. DIE VERSUCHE

1. Die Versuche unter natürlichen Bedingungen: Der Verpflanzungsversuch (Austausch der Hauptfarbvarietäten zwischen verschiedenen Standorten).

In der Einleitung sind die Gründe aufgeführt, die mich veranlassten, das Schwergewicht meiner Versuche ins Freie zu verlegen bei möglichst natürlichen Zuchtbedingungen.

Zur Entscheidung der im vorhergehenden Kapitel aufgeworfenen Frage, ob die Farbvarietäten von *Arion empiricorum* genotypisch oder somatisch bedingt seien, schienen in Analogie zu den klassischen Versuchen an Pflanzen sog. Verpflanzungsversuche am

geeignetsten zu sein. Es wurden deshalb in drei bezüglich ihrer Bedingungen ganz verschiedenen Standorten (Biotopen) meiner Piste Versuche zur Aufzucht der drei Hauptfarbvarietäten durchgeführt, wobei der leitende Gedanke darin bestand, die für einen Standort typische Varietät an einen andern Standort zu verpflanzen und die Einwirkungen der Milieufaktoren dieses neuen Standortes zu beobachten.

Ich legte drei Versuchsgruppen zu je drei Zuchtkasten an im Rheintal, im Wald auf halber Höhe und oben auf der freien Alp. Die genaue Lage und Höhe der Kasten geht aus Abbildung 2 hervor. Die Kasten bestanden aus einem Holzrahmen von 50 auf 50 cm, der ca. 25 cm tief in die Erde versenkt wurde, und dessen herausragender Teil von ca. 15 cm Höhe mit einem Deckel von feinmaschigstem Drahtgeflecht abschliessbar war (s. Abbildungen 16, 17, 18). Mit Filzstreifen, die nach Bedarf immer wieder frisch eingelegt wurden, und einem Flaschenverschluss konnte ein genügender Abschluss zwischen Deckel und Kasten erreicht werden. Bei der Aushebung der Löcher für die Kasten wurde die Vegetationsdecke sorgfältig abgenommen und nachher die gleiche Erde und Vegetationsdecke (nach gründlicher Durchlesung) wieder eingelegt. Damit wurden in Bezug auf Unterlage, Bodenbeschaffenheit und Vegetation (= Futter) die gleichen Bedingungen hergestellt, wie sie den freilebenden Schnecken des betreffenden Gebietes zukamen. Da die Kasten gegen oben offen waren (Drahtgeflecht), somit Sonne, Regen und zum grossen Teil auch dem Wind ausgesetzt, herrschte auch im klimatischen Bereich weitgehendste Uebereinstimmung mit der Umgebung. Regelmässig und zu den verschiedensten Jahres- und Tageszeiten durchgeführte Temperaturmessungen innerhalb und ausserhalb der Kasten im Schatten und in der Sonne ergaben im Durchschnitt eine um nur 2° C wärmere Temperatur in den Kasten, was eine Vernachlässigung dieses Unterschiedes erlaubt.

Die Kastengruppen im Tal und auf der Alp wurden mit einem starken Stacheldrahtzaun umgeben, vor allem um eine Beschädigung durch weidendes Vieh zu verhindern. Die mittlere Kastengruppe war von Mensch und Tier genug abgelegen, um besonders geschützt werden zu müssen.

Die drei Kasten jeder Gruppe (in der Folge mit A, B und C bezeichnet, wobei A = unterste Kastengruppe im Tal, B = mittlere im Wald, C = höchste auf der Alp) erhielten die gleiche Besetzung:

K a s t e n 1 : 6 Stück ausgefärbte, geschlechtsreife Schnecken von brauner Färbung (6pi/7pi)¹, ausgelesen aus 72 gleichfarbenen Exemplaren aus Gräben in der Nähe der Kastengruppe A (Rheintal).

ABB. 16.

Kastengruppe A in der Talebene (vergl. Abb. 2).

ABB. 17.
Kastengruppe B im Wald (vergl. Abb. 2).

ABB. 18.

Kastengruppe C auf der freien Alp (vergl. Abb. 2).

K a s t e n 2 : 6 Stück ausgefärbte, geschlechtsreife Schnecken von orangeroter Farbe (4pc/5pc)¹, ausgelesen aus 48 gleichfarbenen Exemplaren aus dem Walde bei Standort II und Umgebung.

K a s t e n 3 : 6 Stück ausgefärbte, geschlechtsreife Schnecken von schwarzer Farbe (4pn/5pn)¹, ausgelesen aus 32 gleichfarbenen Exemplaren aus der Umgebung von Kastengruppe C (Alp).

Die Kasten wurden während der Dauer eines Jahres (1945/46, mit Ausnahme des Winters) durchschnittlich alle 14 Tage kontrolliert und die Befunde protokolliert.

Es wurden Protokolle geführt über:

Kopulation

Eiablage

Schlüpfen

Verfärbung der Jungtiere

Nahrungsaufnahme

Wachstum

Entnahme und Abgang von Tieren.

Für das vorliegende Problem stand naturgemäss von Anfang an die Beobachtung und Protokollierung der laufenden Verfärbung der Jungtiere und deren definitiven Ausfärbung im Vordergrund. So interessant eine Aufzählung der übrigen Beobachtungen auch wäre, so muss ich mich, dem Zwecke der vorliegenden Untersuchungen entsprechend, auf das Verfärbungsproblem beschränken.

Die nachstehenden Tabellen sind stark zusammengefasste Auszüge aus meinen Protokollen und geben Aufschluss über den Gang der Verfärbung vom geschlüpften Tier bis zur Farbe bei Versuchsabschluss.

Angaben über die Grösse der Tiere sind keine aufgeführt. Zu Beginn der Untersuchungen habe ich regelmässig Messungen vorgenommen, später aber aus Gründen der Zeitersparnis unterlassen. Messungen haben nur dann einen Sinn, wenn sie immer an ausgestreckten und womöglich jedesmal an den gleichen Tieren vorgenommen werden. Dies war aber ohne spezielle Markierung nicht durchführbar, zudem dauerte es meist längere Zeit, bis die Schnecken die zusammengeballte Haltung aufgaben. Dies zwang mich zur Vernachlässigung der Messungen, da ich ohnehin Mühe hatte, an einem Tage mit dem Protokollieren aller Kasten durchzukommen. Es wurde damit jedoch kein wesentlicher Faktor ausser acht gelassen; denn meine Beobachtungen zeigten, dass kein besonderer Zusammenhang zwischen Grösse und Farbe besteht. Jedes Tier entwickelt sich zu einer bestimmten Grösse und färbt sich parallel damit aus. Ich stellte ausgefärbte Schnecken in allen Grössen fest; oft sah ich solche Tiere mit wenigen (4 bis 5) Zentimetern Länge, während andere mit 6

¹ Die in Klammer beigefügten Bezeichnungen geben die betreffende Farbe nach dem OSWALD'schen Farbatlas an.

und 7 cm deutlich unausgefärbt waren. Diese Unterschiede beobachtete ich sowohl im Freien, als auch in den Kasten.

Die Grösse der Schnecken scheint sich in erster Linie aus einer bestimmten ererbten Wachstumspotenz zu ergeben, die offenbar eine grosse Variabilität aufweist. Sind die späteren Lebensbedingungen günstig, so ist die Wachstumspotenz entscheidend für die definitive Grösse, und nur bei stark wachstumshemmenden Lebensbedingungen sind diese ausschlaggebend (s. Kälte-Versuch). Immerhin zeigte sich, dass im Durchschnitt die Schnecken in den Kasten und Gläsern (Versuche unter künstlichen Bedingungen) bei Versuchsabschluss etwas (1 bis 2 cm) kleiner waren als entsprechende Tiere im Freien. Während die Elterntiere 10—11 cm (braun), bzw. 9—10 cm (rot), bzw. 7—10 cm (schwarz) gross waren, erhielt ich keine gezüchteten Tiere über 8 cm, z.T. aber erheblich kleinere. Was diese Grössenunterschiede betrifft, so sagt auch KÜNKEL (1916): „Aber trotz günstiger Lebensbedingungen wachsen die Tiere derselben Brut nicht gleich stark. Woher das kommt, ist eine offene Frage.“

Protokollauszug A 1 (Tal, braun).

1. 8.45 6 St. *A. empiricorum* braun (geschlechtsreif)
 11.11.45 zieml. viele *A. empiricorum* junge in 2 Gruppen:
           Grundton lehmfarben   > etwas schw. Pigm.
           Grundton rotbraun   >
 13. 3.46 einige Grundton lehmfarben: wenig rotes   > Pigm.
                                                           wenig schw. >
 26. 6.46 einige, zieml. viel rotes   > Pigm.
                                                           zieml. viel schw. >
                                                           = braune Schnecken.

K o m m e n t a r : Von den ursprünglich zwei Farbgruppen (lehmfarben und rotbraun) überstand die lehmfarbene den Winter und es entwickelten sich daraus braune Schnecken.

Protokollauszug B 1 (Wald, braun)

8. 8.45 6 St. *A. empiricorum* braun (geschlechtsreif)
 1.11.45 3 St. *A. empiricorum* junge:
           lehmfarben mit etwas schw. Pigm.
 13. 3.46 3 St. lehmfarben: wenig rotes
                                                           zieml. viel schw. Pigm.
 14. 8.46 3 St. zieml. viel rotes   > Pigm.
                                                           wenig schw. >
                                                           = rotbraune Schnecken.

K o m m e n t a r : Alle jungen Schnecken zeigten den gleichen Farbton (lehmfarben) und entwickelten sich einheitlich zu rotbraunen Schnecken.

Protokollauszug B 2 (Wald, orangerot)

8. 8.45 6 St. *A. empiricum* orangerot (geschlechtsreif)
 1.11.45 zieml. viele *A. empiricum* junge:
           lehmfarben und goldgelb
 13. 3.46 5 St. wenig rotes > Pigm.
           kein schw.
           2 St. schwarz (!)
 14. 8.46 5 St. zieml. viel rotes > Pigm.
           kein schw.
           = rote Schnecken.

K o m m e n t a r : Schwarzes Pigment trat nicht auf; die Nachkommen färbten sich eindeutig rot aus (wie die Elterntiere). Die beiden am 13.3.46 protokollierten schwarzen Tiere konnten nachher nicht mehr beobachtet werden; sie müssen noch im gleichen Monate eingegangen sein. Es scheint sich hier um Mutationen gehandelt zu haben oder um rezessiv aus heterozygoten roten Elterntieren herausgespaltene dunkle Exemplare. Auf jeden Fall sind sie insofern von Interesse, als sie später nicht mehr nachgewiesen werden konnten, d.h. unter den natürlichen Lebensbedingungen der roten Schnecken nicht lebensfähig waren.

Protokollauszug C 2 (Alp, orangerot).

2. 8.45 6 St. *A. empiricum* orangerot (geschlechtsreif).
 1.11.45 sehr viele *A. empiricum* junge in 2 Gruppen:
           1. goldgelb ohne > schw. Pigm.
           2. olivfarben mit >
 14. 4.46 sehr viele alle lehmfarben und alle wenig rotes Pigm.,
           in 2 Gruppen:
           1. kein > schw. Pigm.
           2. wenig bis zieml. viel >
 1. 6.46 3 (!) zieml. viel rotes > Pigm.
           wenig bis viel schw. >
 31. 8.46 1 zieml. viel rotes > Pigm.
           zieml. viel schw. >

K o m m e n t a r : Die Nachkommen der orangeroten Elterntiere erwiesen sich auf Standort C als nicht lebensfähig. Nach Schneefällen im Monat Mai hielten sich nur noch wenige, und zwar ausnahmslos solche mit schwarzem Pigment, das Rücken und Schild überdeckte, und das sich entsprechend der Lebensdauer der Tiere noch vermehrte.

Zusammenfassung über die 2 (orangerot)-Zuchten.

Die Nachkommen der orangeroten Elterntiere wiesen nur in B kein schwarzes Pigment auf, wo sie sich zur Farbe der Elterntiere ausfärbten. In A und in C gab es je zwei Gruppen, solche ohne und solche mit schwar-

zem Pigment. In A entwickelten sich beide Gruppen zu orangeroten, bzw. rotbraunen Tieren, während in C die meisten Schnecken frühzeitig eingingen und sich nur solche mit schwarzem Pigment etwas länger hielten.

Protokollauszug A 3 (Tal, schwarz).

1. 8.45 6 St. *A. empiricorum* schwarz (geschlechtsreif).
 1.11.45 viele *A. empiricorum* junge:
                     olivfarben mit schw. Pigm.
 13. 3.46 viele lehmfarben: wenig rotes > Pigm.
                                     viel schw. >
 14. 8.46 viele wenig rotes, überdeckt mit
                     zieml. viel bis viel schw. Pigm.
                     = braunschwarze Schnecken.

K o m m e n t a r : Die Nachkommen der schwarzen Elterntiere waren ebenfalls dunkel, jedoch etwas heller als die Elterntiere.

Protokollauszug B 3 (Wald, schwarz)

10. 8.45 6 St. *A. empiricorum* schwarz (geschlechtsreif).
 1.11.45 vereinzelte *A. empiricorum* junge:
                     goldgelb mit schw. Pigm.
 13. 3.46 4 St. wenig rotes > Pigm.
                                     viel schw. >
 26. 6.46 3 St. zieml. viel rotes > Pigm.
                                     zieml. viel schw. >
 14. 8.46 3 St. zieml. viel rotes > Pigm.
                                     zieml. viel schw. >
                     = braune bis dunkelbraune Schnecken.

K o m m e n t a r : Durch Ausbildung von rotem Pigment neben dem leicht dominierenden schwarzen wurden die Nachkommen höchstens noch dunkelbraun. — Da nur wenige Schnecken aus den — wie in allen Kasten — zahlreichen Eiablagen geschlüpft waren, scheint ein ungünstiger Einfluss des Waldbiotops auf die schwarzen Tiere des höher gelegenen Weidenbiotops von Wirkung gewesen zu sein.

Protokollauszug C 3 (Alp, schwarz)

9. 8.45 6 St. *A. empiricorum* schwarz (geschlechtsreif).
 1.11.45 einige *A. empiricorum* junge in 3 Gruppen:
                     1. lehmfarben mit zieml. viel >
                     2. lehmfarben mit wenig > schw. Pigm.
                     3. weissgelb ohne >
 14. 4.46 einige wenig rotes > Pigm.
                                     viel schw. >

23. 7.46 viele wenig rotes > Pigm.
 viel schw. >
 = braunschwarze Schnecken.

K o m m e n t a r : Aus den ursprünglichen drei Farbgruppen erhielt oder bildete sich bis zum Frühjahr eine einzige mit bereits viel schwarzem Pigment, aus der ausnahmslos braunschwarze Schnecken hervorgingen. — Der Grund, warum die Nachkommen nicht ebenso schwarz wurden wie die Elterntiere, mag in der Vegetation der C-Kasten liegen, die gegen den Sommer hin so üppig gedieh, dass die Schnecken etwas zu gut geschützt waren gegen die Einwirkungen des Wetters im Vergleich mit den bei „C“ frei vorkommenden Tieren.

Z u s a m m e n f a s s u n g ü b e r d i e 3 (s c h w a r z) - Z u c h t e n .

Alle Nachkommen der schwarzen Elterntiere waren heller als die Eltern: am hellsten (braun bis dunkelbraun) in B, weniger hell (braunschwarz) in A, kaum heller (braunschwarz) in C.

Besprechung der Ergebnisse des Verpflanzungsversuches.

Der Umstand, dass die eingesetzten Elterntiere in allen Kasten zur Kopulation schritten, dass sich in allen Kasten Eiablagen in grösserer Anzahl (Kasten A 1: 6 Ablagen, A 2: 6, A 3: 4, B 1: 2, B 2: 6, B 3: 7, C 1: 6, C 2: 9, C 3: 2, neben verstreut liegenden Einzeleiern) fanden, und dass auch überall normal Junge schlüpften, scheint dafür zu sprechen, dass der durch die Kasten geschaffene Lebensraum im grossen und ganzen den „Bedürfnissen“ der Schnecken entsprach. Wenn trotzdem die Protokolle die Ausfärbung der Nachkommen nicht in allen Kasten an vielen und sehr vielen Schnecken aufzeigen, sondern zum Teil nur an einigen (A 1, C 1) oder gar nur an vereinzelter Exemplaren (B 1, B 2, C 2, B 3), so ist dies auf folgende Ursachen zurückzuführen:

1. Bei der grossen Nachkommenschaft, wie sie *Arion empirorum* zeigt, ist naturgemäss mit einem grossen Abgang zu rechnen. So musste ich auch in vielen Kasten eine verhältnismässig grosse Sterblichkeitsquote in Kauf nehmen, ohne dass immer eine direkte Todesursache festzustellen war. Zu denken ist jedoch bei diesen Verpflanzungsversuchen an eine erhöhte selektive Wirkung der Umweltsbedingungen auf die standortsfremden Varietäten.

2. Es fand aus allen Kasten eine Entnahme von Eiern und Jungen für die Versuche unter künstlichen Bedingungen statt und zwar in folgender Anzahl:

Kasten A 1: 48 Eier/12 Jungtiere	B 1: 6 E./3 J.	C 1: 6 E./ —
A 2: 6 " /21 "	B 2: 60 " / —	C 2: 6 " /58 J.
A 3: 27 " /20 "	B 3: 21 " / —	C 3: 6 " /6 J.

Dennoch führte der Verpflanzungsversuch zu bemerkenswerten Ergebnissen. In der nachfolgenden Diskussion sollen sie mit der Problemstellung in Zusammenhang gebracht werden:

Aus den Ergebnissen meiner Aufzuchtversuche in den Kasten im freien Gelände ist ersichtlich, dass

1. der Standort der Kasten auf die Ausfärbung von *Arion empiricorum* in allen Fällen von Bedeutung war. Ueberall zeigte sich in der Ausfärbung eine durch Vergleich deutlich feststellbare Tendenz zu der dem betreffenden Standort (ausserhalb der Kasten) spezifischen Farbe der Schnecke. Selbstverständlich kann nicht erwartet werden, dass die Nachkommen sich schon in der ersten Generation vollständig umgefärbt hätten, dazu wären Weiterzuchten über mehrere Generationen notwendig. Aber es ist erwiesen, dass in meinen Versuchen die Verhältnisse im Waldbiotop die braunen Schnecken der Ebene und die schwarzen der Alp in der Nachkommenschaft aufhellen, die Bedingungen in der Ebene schwarze aufhellen und rote zum Teil verdunkeln, während auf der Alp Tiere ohne dunkles Pigment eingehen und diejenigen, die überleben, sich mit zunehmendem Wachstum verdunkeln.

Die Ergebnisse zeigen ferner, dass

2. bei *Arion empiricorum* eine deutliche, wenn auch nicht durchgehende Variabilität mit ziemlich grosser Variationsbreite vorhanden ist. Variabilität zeigten:
  - die A 1 (Tal, braun)-Schnecken mit einer lehmfarbenen und einer rotbraunen Gruppe,
  - die C 1 (Alp, braun)-Schnecken mit einer goldgelben und einer lehmfarbenen Gruppe,
  - die A 2 (Tal, orangerot)-Schnecken mit goldgelben Jungen z.T. ohne, z.T. mit etwas schwarzem Pigment,

die B 2 (Wald, orangerot)-Schnecken mit lehmfarbenen und goldgelben Jungen,

die C 2 (Alp, orangerot)-Schnecken mit einer goldgelben Gruppe ohne schwarzes Pigment und einer olivfarbenen mit schwarzem Pigment,

die C 3 (Alp, schwarz)-Schnecken in drei Gruppen:

dunkel lehmfarben mit ziemlich viel schwarzem Pigment,

hell lehmfarben mit wenig schwarzem Pigment,

weissgelb ohne schwarzes Pigment.

Die Schnecken in B 1, A 3, B 3 wiesen einheitliche Junge auf.

Die Tabelle 3 zeigt die Farbe der Jungtiere zusammengestellt nach der Farbe der Eltern, bzw. nach dem Standort der Kasten. Aus ihr kann der Variabilitätsbereich unmittelbar herausgelesen werden.

TABELLE 3.

Die Farbe der Jungtiere nach dem Schlüpfen.

	braune Eltern (1-Tiere)	rote Eltern (2-Tiere)	schwarze Eltern (3-Tiere)
A-Kasten (Talebene) (460 m)	2 Gruppen: 1. Grundton lehmf. 2. Grundton rotbr. beide mit etwas schw. Pigm.	2 Gruppen: 1. goldgelb mit etwas schw. Pigm. 2. goldgelb ohne schw. Pigm.	olivfarben mit schw. Pigm.
B-Kasten (mittlere Waldlage) (650 m)	lehmfarben mit et- was schw. Pigm.	2 Gruppen: 1. lehmfarben 2. goldgelb	goldgelb mit schw. Pigm.
C-Kasten (freie Alp.) (1170 m)	2 Gruppen: 1. goldgelb 2. lehmfarben beide mit etwas schw. Pigm.	2 Gruppen: 1. goldgelb ohne schw. Pigm. 2. olivfarben mit schw. Pigm.	3 Gruppen: 1. dunkel lehmf. mit ziempl. viel schw. Pigm. 2. hell lehmf. mit wenig schw. Pigm. 3. weissgelb ohne schw. Pigm.

Was das Auftreten von spontanen Farbänderungen betrifft, so ist mit meinen Aufzuchtversuchen nichts erwiesen. Bei den zwei

protokollierten schwarzen Jungtieren in B 2 (s. Seite 389) könnte es sich nach meiner Ansicht um einen Fall von Mutation handeln. Ebenso wäre dies denkbar bei der dritten Gruppe der C 3-Tiere (weissgelbe Junge ohne schwarzes Pigment, s. Seite 390). Allerdings besteht im ersten Fall (schwarze B 2-Tiere) die Möglichkeit einer stattgefundenen Aufspaltung heterozygoter Elterntiere; bei den C 3-Tieren wäre dies nur möglich, wenn es sich bei den schwarzen Elterntieren ebenfalls um heterozygote Tiere handelte mit dominantem Schwarzmerkmal.

4. Bei *Arion empiricorum*, deren Nachkommen nicht einheitlich gefärbt sind, findet offensichtlich eine Selektion statt, indem sich nur diejenigen Tiere (besser) entwickeln, die zum vornherein die dem betreffenden Standort adäquate Farbe aufweisen. Es sind eingegangen, bzw. haben sich normal entwickelt:

- von A 1 (Tal, braun) die rotbraune, bzw. lehmfarbene Gruppe;
- von C 1 (Alp, braun) die goldgelbe, bzw. lehmfarbene Gruppe mit ziemlich viel schwarzem Pigment;
- von C 2 (Alp, orangerot) die Gruppe ohne schwarzes Pigment, bzw. diejenige mit schwarzem Pigment.

Bei C 3 (Alp, schwarz) geht nicht eindeutig hervor, ob die Gruppen 2 (hell lehmfarben mit wenig schwarzem Pigment) und 3 (weissgelb ohne schwarzes Pigment) während des Winters eingegangen sind oder sich durch vermehrte Ausbildung von schwarzem Pigment der Gruppe 1 (dunkel lehmfarben mit ziemlich viel schwarzem Pigment) angeglichen haben. Das erstere dürfte eher zutreffen. Im Falle einer Mutation bei der Gruppe 3 könnte ein Fall einer lebensuntauglichen (letal oder semi-letal) Mutation vorliegen.

In den Fällen des Auftretens ganz abweichend gefärbter Individuen, also z.B. B 2, C 3, ist, ganz unabhängig von ihrer Entstehungsweise, zu betonen, dass sie bei den ihrer Farbe nicht adäquater Standortverhältnissen sich jedesmal als nicht lebensfähig erwiesen haben.

2. Die Versuche unter künstlichen Bedingungen.

Aus den auf Seite 380 angeführten Ueberlegungen geht hervor dass an eine Beeinflussung der Färbung der Wegschnecke durch Umweltfaktoren von Anfang an zu denken war (Fall 2 und 3)

Aus diesem Grunde habe ich als Ergänzung zu den Freilandversuchen auch einige Zuchtversuche unter künstlichen Bedingungen durchgeführt, von welchen ich nähern Aufschluss über die einzelnen Faktoren, die den Gang der Verfärbung beeinflussen, zu erhalten hoffte. Zugleich sollten diese Versuche dazu dienen, eine Reserve an Jungtieren anzulegen für den Fall, dass in einzelnen Kasten die Jungschnecken das Versuchsjahr, vor allem den Winter, nicht überstehen würden. Wohl erwiesen sich die Kasten als zweckmässig und für das Gedeihen der Tiere günstig (rege Kopulation mit nachfolgender Eiablage schon bald nach dem Einsetzen der Elterntiere), aber die Bedrohung durch äussere Gefahren war gross, obschon ich ihnen durch fleissig durchgeführte Kontrollen, solid gebaute und gut verschlossene Kasten und durch mehrfachen Stacheldrahtzaun so gut als möglich zu begegnen suchte.

Die Versuche unter künstlichen Bedingungen, welche aus den später noch erwähnten Gründen (s. Seite 416) leider nur in beschränktem Umfange durchgeführt werden konnten, sollten über folgende Fragen Aufschluss geben:

1. Bedeutung des Temperatur-Faktors;
2. „ „ Luftdruck-Faktors (Sauerstoff-Angebot);
3. „ „ Feuchtigkeits-Faktors.

Versuche über den Einfluss der Nahrung und des Säuregehalts des Bodens führte ich nur während kurzer Dauer durch als Ergänzung früher gemachter Versuche anderer Autoren, bzw. eigener Beobachtungen und Feststellungen, sowie gemachter Messungen (Säuregehalt des Bodens). Es wird davon ebenfalls die Rede sein.

Als Versuchsmaterial verwendete ich Eier oder frischgeschlüpfte Jungtiere, welche ich ausnahmslos den Kasten im Freien entnahm, um über die Herkunft Gewissheit zu haben.

Als Behälter verwendete ich Glasflaschen (2 dl) mit weitem Hals (wie sie auch für *Drosophila*-Zuchten verwendet werden), die ich mit einmaschigem Drahtgeflecht abschloss. Auf dem Boden der Gläser verhinderte Filtrierpapier ein Ansammeln von Wasser (Kondenswasser, Wasser beim künstlichen Befeuchten), aus dem junge Schnecken meist nicht mehr wegkriechen können und als Folge davon zugrunde gehen.

Für die Fütterung verwendete ich Karotten, Salat, Spinat, Kartoffeln, Teigwaren, Bohnen, alles getrennt (s. Abschnitt über den Einfluss der Nahrung, Seite 413). Das Futter musste in verschieden grossen Zeitabständen, je nach dem Alter der Schnecken, der Art des Versuches

und der Jahreszeit gewechselt werden. Bei längerem Liegenlassen begann es bald zu faulen oder wurde von Schimmelpilz befallen, was beides in kurzer Zeit die Schnecken zum Eingehen bringen kann. Aus diesem Grunde, und weil die Fresslust (und damit natürlich das Wachstum) der Schnecken direkt abhängig ist vom Zustand des Futters, wechselte ich so oft als möglich.

Während bei normalem Wetter im erwähnten Futter genug Feuchtigkeit vorhanden war, erforderte der häufig auftretende Föhn des St. Galler Klimas oft eine zusätzliche Befeuchtung der Gläser.

Mit dem Futterwechsel wurden gleichzeitig die Gläser von den Exkrementen und den Schleimspuren gesäubert, ausgespült und mit frischem Filtrierpapier belegt.

Die Versuche über die Bedeutung des Temperaturfaktors führte ich bei mir zuhause (St. Gallen) durch, während der Luftdruck- und der Feuchtigkeits-Versuch im Laboratorium des Universitätsinstitutes zur Durchführung gelangten.

a. DER TEMPERATUR-VERSUCH.

Meine zu allen Jahres- und Tageszeiten durchgeführten Protokollgänge auf der Piste, sowie spezielle Temperaturmessungen (s. unten), liessen die Vermutung aufkommen, dass der temperaturausgleichende Charakter des Waldbiotopes, bzw. die mehr extremen Temperaturverhältnisse im freien Gelände der Alpwiesen von Einfluss auf die Ausfärbung sein könnten. Es würden sich damit tatsächlich die Beobachtung von KÜNKEL, bzw. MARENBACH (s. Seite 355) bestätigen, wonach gleichmässig mittlere Temperatur die Ausbildung des schwarzen Pigments hemmt, bzw. die des gelben/roten Pigmentes fördert.

aa. Der Wärme-Versuch.

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser am wärmsten Ort meiner Wohnung aufgestellt: neben Zentralheizung, bzw. Kochherd, auf sonnigem Balkon oder Fenstersims (von direkter Sonnenbestrahlung aber abgeschirmt); tiefste gemessene Temperatur 13° C, höchste 30° C, durchschnittlich 20—25° C.

Protokollauszug der Versuche.

1. Versuch:

3.11.45 5 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 1 (Tal, braun):

3 Grundton rotbraun

2 Grundton lehmfarben

> etwas schw. Pigm.

29.12.45	4 St.	2 stark rot mit wenig 2 hellrot mit zieml. viel	> schw. Pigm.
8. 3.46	3 St.	1 viel rotes und wenig 2 viel rotes und zieml. viel	> schw. Pigm.
22. 5.46	1 St.	viel rotes zieml. viel schw.	> Pigm.

K o m m e n t a r : Andauernde Wärme scheint für das Gedeihen der Schnecken auf die Dauer nicht zuträglich zu sein. Keines der Versuchstiere konnte sich vollständig entwickeln; das letzte ging nach 7 Monaten ein.

Um einen eventuellen Einfluss der Wärme speziell auf die Ausbildung des schwarzen Pigmentes nachzuweisen, führte ich parallel zum vorhergenannten Versuch noch drei weitere Versuche (2. bis 4. Versuch) durch mit „2“-(Abstammung von orangeroten) Schnecken (alle ohne schwarzes Pigment) in den verschiedensten Entwicklungsstufen:

2. Versuch :

29.12.45	2 St.	<i>A. empiricorum</i> aus Kasten A 2 (Tal, orangerot): viel rotes < 1 mit schw. Pigm. 1 ohne schw. Pigm.
8. 4.46	2 St.	do.
5. 5.46		†

3. Versuch :

11. 5.46	4 St.	<i>A. empiricorum</i> aus Kasten A 2 (Tal, orangerot): wenig rotes, kein schw. Pigm.
11. 6.46	3 St.	zieml. viel rotes, kein schw. Pigm.
1. 7.46		†

4. Versuch :

14. 4.46	4 St.	<i>A. empiricorum</i> aus Kasten C 2 (Alp, orangerot): wenig rotes, kein schw. Pigm.
11. 5.46	4 St.	do.
11. 6.46	1 St.	zieml. viel rotes, kein schw. Pigm.
14. 6.46		†

K o m m e n t a r : Die Versuche 2 bis 4 bestätigen, dass andauernde Wärme den Tieren schadet. Sie zeigen ferner, dass Wärme in keinem Fall die Bildung von schwarzem Pigment auslöst.

Ergebnis meiner Wärme-Versuche.

1. Andauernde Wärme schadet den Tieren.
2. Andauernde Wärme hat keinen Einfluss auf die Ausfärbung (eine verstärkte Bildung von rotem Pigment geht mit dem Wachstum parallel): vor allem erfolgt keine vermehrte Ausbildung von schwarzem Pigment.

bb. *Der Kälte-Versuch.*

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser aufgestellt auf dem Balkon meiner Wohnung (Winter, Nacht), bzw. im Eisschrank (Sommer, Tag), je nach Jahres- und Tageszeit, sodass die Temperatur nie unter 0° C und nie über 4° C ging.

P r o t o k o l l a u s z u g d e r V e r s u c h e .

1. V e r s u c h :

- 3.11.45 5 St. *A. empiricorum* aus Kasten A (Tal, braun):
           3 Grundton rotbraun   > mit schw. Pigm.
           2 „   „   „ lehmfarben
 12.12.45   alle † (infolge Temperatursturz in der Nacht).

2. V e r s u c h :

- 21.12.45 3 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 1 (Tal, braun):
           wenig rotes   > Pigm. Länge: 12 mm.
           wenig schw.
 8. 3.46 3 St. wenig rotes   > Pigm.
           zieml. viel schw.
 11. 6.46 3 St. wenig rotes   > Pigm. Länge: 14—18 mm.
           viel schw.
 15. 8.46   †

K o m m e n t a r : Andauernde Kälte hemmt in erster Linie das Wachstum von *Arion empiricorum*. Nach sechs Monaten Versuchsdauer waren die Tiere kaum grösser als zu Beginn. In Bezug auf die Ausfärbung war eine deutliche Verdunkelung feststellbar, indem das wenig vorhandene rote Pigment zunehmend durch schwarzes überdeckt wurde.

Von einem dritten Versuch mit etwas älteren Tieren, die bereits über viel rotes Pigment verfügten, erhoffte ich weiteren Aufschluss über die Korrelation Kälte/schwarze Farbe:

3. V e r s u c h :

22. 2.46 3 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 2 (Wald, orangerot):
           stark rot pigm.
           1 etwas schw. pigm. Länge: 22—28 mm.
 19. 8.46 3 St. viel rotes   > Pigm. Länge: 24—28 mm.
           1 zieml. viel schw.

K o m m e n t a r : Dieser dritte Versuch bestätigt die Resultate des zweiten: In sechs Monaten waren die Tiere nicht gewachsen; das Jungtier mit etwas schwarzem Pigment vermehrte dieses, während alle Tiere am Schluss gleich viel rotes Pigment aufwiesen.

Ergebnis meiner Kälte-Versuche.

1. Andauernde Kälte blockiert das Wachstum von *Arion empiricorum*.

2. Kälte fördert (wo bereits vorhanden) die Ausbildung des schwarzen Pigments.

cc. Der Gleichmässigkeits-Versuch.

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser in einem Zimmer meiner Wohnung, so aufgestellt und geschützt, dass Temperatur möglichst gleichmässig; tiefste gemessene Temperatur $9\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$, höchste $20\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$, durchschnittlich $12\text{--}16^{\circ}\text{C}$.

Protokollauszug der Versuche.

Versuche mit Eiern.

1. Versuch:

1. 9.45 9 Eier, leicht gelblich aus Kasten A 1 (Tal, braun).

13. 9.45 2 *A. empiricorum*:
gelblich bis goldgelb.

28.11.45 2 lehmfarben: etwas dunkles Pigm.

21.12.45 4 2 Gruppen:
ältere lehmfarben;
jüngere roter Grundton.

8. 3.46 4 2 Gruppen:
1. wenig rotes, zieml. viel schw. Pigm.
2. sehr viel rotes, kein schw. Pigm.

11. 5.46 1 zieml. viel rotes
zieml. viel schw. > Pigm.

K o m m e n t a r : Aus den neun Eiern schlüpften nur vier Tiere, wovon drei vor der definitiven Verfärbung eingingen, unabhängig davon, welcher Farbgruppe sie angehörten. Der einzige Ueberlebende entstammte der Gruppe mit ziemlich viel schwarzem Pigment.

2. Versuch:

1. 9.45 9 Eier, weissgelblich bis gelblich aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).

18. 9.45 1 *A. empiricorum*:
goldgelb

23. 9.45 2 do.

27.10.45 2 stark rot, 1 etwas schw. Pigm.

17.11.45 3 do.

8. 3.46 3 sehr viel rotes, 1 etwas schw. Pigm.

2. 4.46 3 do.

10. 5.46 †

K o m m e n t a r : Aus neun Eiern schlüpften drei Junge, die vor der endgültigen Ausfärbung eingingen. Immerhin ist anzunehmen, dass sich die Tiere rot ausgefärbt hätten, wovon eines mit etwas schwarzem Pigment rotbraun.

3. Versuch :

1. 9.45	9 Eier,	weissgelb bis gelblich aus Kasten A 3 (Tal, schwarz) und B 3 (Wald, schwarz).
17. 9.45	1	<i>A. empiricorum</i> : weissgelb.
5.10.45	1	gelblich-braun.
28.11.45	1	viel rotes Pigm., schw. Pigm. beginnt zu überdecken.
8. 3.46	1	weniger rot, schw. Pigm. vor allem hinten.
11. 6.46	1	wenig rotes wenig schw. > Pigm., blasses Aussehen.
1. 7.46	†	

K o m m e n t a r : Das einzige Junge, das von neun Eiern geschlüpft war, degenerierte vor der definitiven Ausfärbung und ging ein.

Ergebnis meiner Gleichmässigkeits-Versuche mit Eiern.

1. Aus den Versuchen mit Eiern geht nur hervor, dass künstliche gleichmässig mittlere Temperatur für das Schlüpfen von *Arion empiricorum*, sowie auch für die weitere Entwicklung nicht förderlich ist.

2. Von einem Einfluss speziell auf die Farbe kann nicht gesprochen werden.

Versuche mit frischgeschlüpften Schnecken.

1. Versuch :

3.11.45	3 St.	<i>A. empiricorum</i> aus Kasten B 1 (Wald, braun): alle rotes Pigm., kein bis etwas schw. Pigm., je nach der Grösse.
29.12.45	3 St.	viel rotes alle schw. > Pigm.
8. 3.46	3 St.	viel rotes zieml. viel schw. > Pigm.

K o m m e n t a r : Junge Schnecken brauner Eltern gedeihen gut in gleichmässig mittlerer Temperatur und nehmen die Farbe der Eltern an.

2. Versuch :

3.11.45	6 St.	<i>A. empiricorum</i> aus Kasten B 2 (Wald, orangerot): alle viel rotes, kein schw. Pigm.

8. 3.46 2 St. viel rotes Pigm.
 13. 4.46 2 St. viel rotes Pigm.
           kein schw. >

K o m m e n t a r : Junge Schnecken orangeroter Eltern gedeihen gut in gleichmässig mittlerer Temperatur und nehmen die Farbe der Eltern an. Vier Tiere gingen frühzeitig zugrunde, weil sie zu viel Wasser erhielten und als Folge davon „zerplatzten“.

Um zu prüfen, ob nicht doch durch gleichmässig mittlere Temperatur eine Aufhellung stattfindet, hielt ich noch zweimal vier Jungtiere, die bereits schwarzes Pigment aufwiesen, unter den genannten Bedingungen:

3. Versuch :

11. 5.46 4 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 2 (Tal, orangerot):
           zieml. viel rotes, zieml. viel schw. Pigm.
 4. 9.46 2 St. do.

4. Versuch :

11. 5.46 4 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 3 (Tal, schwarz):
           zieml. viel rotes, viel schw. Pigm.
 11. 8.46 4 St. wenig rotes, viel schw. Pigm.

K o m m e n t a r : Vier, bzw. drei Monate Versuchsbedingungen hatten keinen Einfluss auf die Ausfärbung der Schnecken; es fand vor allem keine Aufhellung statt.

Ergebnis meiner Gleichmässigkeits-Versuche mit Jungen.

1. Gleichmässig mittlere Temperatur scheint für die Weiterentwicklung von jungen *Arion empiricorum* förderlich zu sein.

2. Gleichmässig mittlere Temperatur hat bei *Arion empiricorum* keinen Einfluss auf den Gang der Ausfärbung; es findet insbesondere keine Aufhellung statt.

dd. Der Extrem-Versuch.

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser aufgestellt während des Tages am wärmsten Ort meiner Wohnung im Wechsel mit dem kältesten während der Nacht, je nach Jahreszeit auf dem sonnigen Balkon (geschützt vor direkter Sonne) oder neben der Zentralheizung (oder dem Kochherd), bzw. im Eisschrank oder unter dem Fenster, jedoch stets so, dass Temperatur nie über 30° C, bzw. unter 0° C ging. Minimaler Unterschied: 12° C, maximaler: 28° C, im Durchschnitt ca. 16—18° C. Unterschied.

Protokollauszug der Versuche.

Versuche mit Eiern.

1. Versuch:

- 6. 9.45 9 Eier, weissgelblich, aus Kasten A 1 (Tal, braun).
- 14. 9.45 3 *A. empiricorum*: gelblich bis goldgelb.
- 21. 9.45 4 †
- 15. 2.46 letzte Eier zusammengefallen.

K o m m e n t a r : Aus 9 Eiern schlüpften bei extremen Temperaturen nur vier Junge; man kann annehmen, dass es die ältesten sind und somit nur noch eine, bzw. zwei Wochen unter den Versuchsbedingungen bleiben mussten bis zum Schlüpfen. Lebenskräftig waren aber auch diese Jungen nicht. Die Eier erhielten sich zum Teil bis 22 Wochen, um sich dann plötzlich aufzulösen.

2. Versuch:

- 6. 9.45 9 Eier, weissgelblich bis gelblich aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).
- 18. 9.45 1 St. *A. empiricorum* am Schlüpfen: †
- 17.11.45 alle Eier zerfallen.

K o m m e n t a r : Die Eier roter Eltern erwiesen sich als noch empfindlicher auf extreme Temperaturen als die brauner Eltern. Nur ein Junges schlüpfte, starb aber gleich darauf, und nach 10 Wochen waren alle Eier aufgelöst.

3. Versuch:

- 6. 9.45 9 Eier, milchig weiss bis gelblich aus Kasten A 3 (Tal, schwarz) und B 3 (Wald, schwarz).
- 18. 9.45 1 St. *A. empiricorum* am Schlüpfen: †.
- 17.12.45 letzte Eier eingegangen.

K o m m e n t a r : Von den Eiern schwarzer Elterntiere gingen alle innerhalb 14 Wochen ein. Ein Junges konnte auskriechen, erwies sich aber als nicht lebensfähig.

4. Versuch:

- 29.12.45 6 Eier, weiss bis gelblich aus Kasten C 3 (Alp, schw.).
- 2. 4.46 alle Eier †.

K o m m e n t a r : Alle 6 Eier schwarzer Elterntiere gingen innerhalb 13 Wochen ein.

Ergebnis meiner Extrem-Versuche mit Eiern.

1. Eier von *Arion empiricorum* gehen bei extremen Temperaturen ein und zwar:

- 1 (braune)-Eier spätestens nach 22 Wochen;
- 2 (orangerote)-Eier spätestens nach 10 Wochen;
- 3 (schwarze)-Eier spätestens nach 14 und 13 Wochen.

2. Es schlüpften zwei Junge, überlebten jedoch den Schlüpfungstag nicht.

Versuche mit Jungen.

1. Versuch:

- 4.11.45 6 St. *A. empiricorum* aus Kasten C 1 (Alp, braun):
 alle rotes, wenig bis viel schw. Pigm.
 29.12.45 5 St. viel rotes, überdeckt durch schw. Pigm.
 8. 3.46 3 St. viel rotes Pigm.
 ziempl. viel schw. Pigm. (je grösser umso mehr).
 5. 8.46 3 St. viel rotes
 ganz wenig schw. > Pigm.

K o m m e n t a r: Von den sechs Jungen waren drei, nach Reduktion von schwarzem Pigment in der zweiten Hälfte des Wachstums, bei Versuchsabschluss rotbraun. (Die übrigen drei Tiere konnten aus dem Glas kriechen und trockneten ein).

2. Versuch:

- 3.11.45 10 St. *A. empiricorum* aus Kasten C 2 (Alp, orangerot):
 alle rotes, 4 ohne schw. > Pigm.
 6 mit schw. >
 8. 3.46 9 St. alle ziempl. viel rotes, 4 ohne schw. > Pigm.
 5 mit schw. >
 29. 4.46 alle †.

K o m m e n t a r: Die Tiere gingen infolge direkter Sonnenbestrahlung unmittelbar nach der Fütterung ein, bevor sie ganz ausgefärbt waren. Immerhin vermochte eine mehr als fünf Monate dauernde Haltung unter extremen Temperaturbedingungen keine Veränderung in der Farbe hervorzubringen. Vor allem bildete die Gruppe ohne schwarzes Pigment nachträglich kein solches aus.

3. Versuch:

- 29.12.45 1 St. *A. empiricorum* aus Kasten C 1 (Alp, braun): rotes
 Pigm., überdeckt durch ziempl. viel schw.
 21. 3.46 1 St. do.

K o m m e n t a r: 10 Wochen extreme Temperaturverhältnisse führten keine Farbänderung herbei bei einer C 1-Schnecke.

4. Versuch:

- 29.12.45 1 St. *A. empiricorum* aus Kasten C 2 (Alp, orangerot):
 viel rotes, wenig schw. Pigm.
 22. 3.46 1 St. do.

K o m m e n t a r : 10 Wochen extreme Temperaturverhältnisse vermochten eine C 2-Schnecke bezüglich der Farbe nicht zu ändern.

5. Versuch :

21.12.45 6 St. *A. empiricorum* aus Kasten C 3 (Alp, schwarz):
zieml. viel rotes, zieml. viel schw. Pigm.

11. 6.46 6 St. do.

K o m m e n t a r : 24 Wochen dauernde Beeinflussung durch extreme Temperaturen änderte bei sechs C 3-Schnecken die Farbe nicht.

Die Tiere der Versuche 3, 4 und 5 waren ursprünglich für andere Versuche vorgesehen. Um den Einfluss extremer Temperaturverhältnisse auf bereits etwas entwickeltere Tiere, als es die frischgeschlüpften in Versuch 1 und 2 waren, zu prüfen, verwendete ich sie für Extrem-Versuche.

Ergebnisse meiner Extrem-Versuche mit Jungen.

1. Es liegt in der Versuchsanordnung von Extrem-Versuchen, dass die Tiere Schädigungen, denen sie sich in der freien Natur entziehen können, in hohem Masse ausgesetzt sind. Unter diesen Umständen überrascht es nicht, dass der Abgang bei dieser Versuchsgruppe ein ziemlich grosser war.

2. Das vorliegende Untersuchungsmaterial zeigt trotzdem, dass extreme Temperaturverhältnisse die Farbe nicht zu beeinflussen vermögen; insbesondere konnte in keinem Fall eine Verdunklung festgestellt werden.

3. In einem einzigen Versuch (Versuch 1) waren von sechs Versuchstieren drei bei Versuchsabschluss heller als die Elterntiere (rot braun). Da diese Erscheinung aber nicht bestätigt wurde in einem zweiten Versuch (s. Versuch 3), vielmehr auch in allen übrigen Versuchen Unbeeinflussbarkeit durch extreme Temperaturen eindeutig war, sehe ich in dieser einmaligen Aufhellung keinen Beweis.

Zusammenfassung der Ergebnisse meines Temperatur-Versuches

Die vier durchgeführten Versuche zeigten folgendes:

1. W ä r m e (andauernde) schädigt die Tiere.
„ hat keinen Einfluss auf die Ausfärbung.
2. K ä l t e (andauernde) blockiert das Wachstum der Tier
„ fördert (wo bereits vorhanden) d
Ausbildung des schwarzen Pigment

3. Gleichmässige mittlere Temperatur

ist für das Schlüpfen, sowie für die weitere Entwicklung der geschlüpften Tiere nicht förderlich.

fördert dann die Entwicklung, wenn die Tiere vor Versuchsbeginn bereits geschlüpft sind.

hat keinen Einfluss auf den Gang der Verfärbung; es findet besonders keine Aufhellung statt.

4. Extreme Temperaturverhältnisse

zerstören die Eier; Tiere, die ausnahmsweise zum Schlüpfen kommen, gehen sofort ein.

ermöglichen dann ein Wachstum über längere Zeit, oder bis zur Ausfärbung, wenn bereits geschlüpfte Tiere unter die Versuchsbedingungen gestellt werden.

haben keinen Einfluss auf die Verfärbung.

b. DER LUFTDRUCK-VERSUCH.

Die Angaben in der Literatur, welche grössere Meereshöhe gegenüber kleinerer verantwortlich machen für veränderte Färbung, vor allem aber auch das Ergebnis aus meinen Pistenprotokollen, drängen zur Frage, ob nicht der unterschiedliche Luftdruck (resp. das unterschiedliche Sauerstoff-Angebot) diese Andersfärbung bewirkt. Ein entsprechender Versuch sollte Aufschluss über diese Frage geben.

Versuchsbedingungen: Der Luftdruckversuch wurde im Laboratorium des Zoologischen Institutes durchgeführt. Die Apparatur bestand aus einer luftdicht abgeschlossenen Glasglocke, in der vermittelt einer Wasserstrahlpumpe der Druck herabgesetzt wurde. Ein eingeschlossener Höhenmesser (Höhenmesser der G. Lufft Metallbarometerfabrik, G.m.b.H., Stuttgart) ermöglichte eine sehr genaue Kontrolle und damit eine Konstanz des Luftdruckes. Die Luft wurde alle 2 bis 3 Tage erneuert, gleichzeitig die Versuchsgläser gereinigt und frisches Futter gegeben. Die näheren Versuchsbedingungen waren folgende:

Dauer des Versuches: 12.9.45 bis 15.6.46.

Ausgangsmaterial: je 6 Eier der orangeroten, braunen und schwarzen Farbvarietät in einem Glas mit Drahtgeflechtabschluss.

Höhe des Luftdruckes: 592 mm Hg = 2200 m.

TABELLE 4.

Unterschiedliche Hemmung des Wachstums bei den Farbvarietäten von Arion empiricorum durch verminderten Luftdruck im Aufzuchtversuch unter künstlichen Bedingungen.

Länge der Schnecken (in mm).						
	gemessen am 27.12.1945			gemessen am 15.6.1946		
	Luft- druck- Versuch	Kontroll-Versuch (Feuchtigkeits- Versuch).		Luft- druck- Versuch	Kontroll-Versuch (Feuchtigkeits- Versuch).	
		feucht	trocken		feucht	trocken
braun (B 1)	10,5* 9 8		10	40 32 29		40
geschlüpft:	22.9.45		8.12.45	22.9.45		8.12.45
orangerot (B 2)	21* 19 18 18 11	27 25 24 21	28 28 27 26 25 24	42 39 37 34 24	74 62 51	78 64 56 50 44
geschlüpft:	29.9.45	25.10.45	4.10.45	29.9.45	25.10.45	4.10.45
schwarz (B 3)	30* 30 26	30 24 21		52 48 40	48 44 38	
geschlüpft:	4.10.45	18.10.45		4.10.45	18.10.45	

* vergl. Abbildung 19.

Protokollauszug des Versuches.

1. Glas:

12. 9.45 6 Eier aus Kasten B 1 (Wald, braun).

22. 9.45 3 St. *A. empiricorum*:

rotes Pigm. am ganzen Körper.

etwas schw. Pigm. über den Rücken.

26. 1.46 3 St. zieml. viel schw. Pigm.

15. 6.46 3 St. 1 zieml. viel rotes, zieml. viel schw. Pigm.

2 viel rotes, viel schw. Pigm.

K o m m e n t a r : Von den drei Nachkommen der schokolade-braunen Elterntiere nahm das eine den Farbton der Eltern an (schokbr.), während die anderen beiden dunkler wurden (dbr.).

Abb. 19.

Unterschiedliche Hemmung des Wachstums bei den Farbvarietäten von *Arion empiricorum* durch verminderten Luftdruck (vergl. Tabelle 4). (braune Varietät): 10,5 mm = gehemmt, B (orangerote Varietät): 21 mm = gehemmt, C (schwarze Varietät): 30 mm = normal; geschlüpft vom 22.9. bis 10.1945, gemessen am 27.12.1945.

Noch bemerkenswerter als diese feststellbare Tendenz zur Verdunkelung ist eine auffällige Hemmung des Wachstums bei den drei Jungtieren, wie sie sich deutlich ergibt bei einer vergleichenden Betrachtung der Luftdrucktiere (s. Abb. 19 und Tabelle 4).

2. Glas :

12. 9.45 6 Eier aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).
 29. 9.45 6 St. *A. empiricorum*:
           intensiv rot pigm.
 17.11.45 6 St. do., 2 davon etwas schw. Pigm. (Schild).
       4. 2.46 5 St. do., schw. Pigm. stärker.
 21. 5.46 5 St. alle viel rotes Pigm.
           2 stark dunkel.
           1 etwas schw. Pigm.
 15. 6.46 5 St. alle viel rotes Pigm.
           2 ohne schw.
           3 wenig bis ziempl. viel schw. > Pigm.

K o m m e n t a r : Zwei der orangeroten Nachkommen waren ohne schwarzes Pigment, also orangerot wie die Eltern; drei hingegen waren durch schwarzes Pigment dunkler gefärbt: rotbraun. Es fand somit bei diesen Tieren eine Nachdunkelung statt im Verlaufe der Entwicklung. Noch ausgeprägter als bei den B 1-Tieren konnte auch hier eine empfindliche Wachstumshemmung registriert werden, welche wie dort zu Kümmerformen führte, die früher oder später eingingen (s. Tabelle 4)

3. Glas :

12. 9.45 6 Eier aus Kasten B 3 (Wald, schwarz).
       4.10.45 3 St. *A. empiricorum*:
           rotes Pigm.
           schw. Pigm. über den ganzen Rücken.
 13. 2.46 3 St. rotes Pigm., ganz überdeckt durch schw.
 15. 6.46 3 St. ziempl. viel rotes, überdeckt durch
           ziempl. viel schw. Pigm.

K o m m e n t a r : Die drei Nachkommen der schwarzen Elterntiere entwickelten sich durch zunehmende Verdunkelung (Ueberdeckung der roten Pigmentes durch schwarzes) ebenfalls zu schwarzen Tieren. Im Gegensatz zu den B 1- und den B 2-Tieren kann bei einer Betrachtung der Grössenverhältnisse nicht von einer Wachstumshemmung gesprochen werden; zur Zeit der vergleichenden Grössenmessung wiesen die B 3 Tiere eine dem Alter entsprechende Länge auf (s. Tabelle 4).

K o n t r o l l - V e r s u c h : Der „Trocken“-Versuch des Feuchtigkeits-Versuches (s. dort) galt gleichzeitig als Kontrolle zum Luftdruck-Versuch.

Ergebnis des Luftdruckversuches.

Künstliche Luftdruckverminderung, die einer Meereshöhe von 2200 m entspricht, ergab bei den drei Farbvarietäten bei der Mehrzahl der Nachkommen eine Verdunkelung; es waren nämlich dunkler als die Elterntiere:

von 3 braunen Tieren: 2 (dbr.),
" 5 orangeroten " 3 (rotbr.),

während die übrigen, sowie die schwarzen Tiere, den Farbton der Eltern annahmen, somit also kein Tier heller war.

Bei künstlicher Luftdruckverminderung erleiden die braunen und die roten Jungtiere eine empfindliche Wachstumshemmung, während die schwarzen Tiere sich normal entwickeln. Es scheint, dass die erstgenannten Tiere vermindert lebensfähig sind unter geringerem Luftdruck, während es nicht überrascht, dass die schwarzen Schnecken unter dem ihnen im Freien zukommenden (niedrigen) Luftdruck zur normalen Grösse auswachsen. Sie sind offensichtlich dem geringeren Luftdruck (geringeren Sauerstoff-Angebot) angepasst.

Wenn in der Tabelle 4 die anfänglich stark ausgeprägten unterschiedlichen Grössenverhältnisse bei der zweiten Messung (15.6.46) nicht mehr im genannten Ausmasse vorhanden sind, so rührt das von den mit zunehmender Grösse zunehmend schlechteren Lebensbedingungen unter der abgeschlossenen Glasglocke her, deren Luft ja nur alle 2 bis 3 Tage gewechselt wurde. Es trat gegen das Ende des Versuchs eine allgemeine Wachstumshemmung ein.

c. DER FEUCHTIGKEITS-VERSUCH.

Ein auffälliger Unterschied zwischen den Verhältnissen im Waldbiotop und den Verhältnissen auf der freien Alp liegt in dem grösseren Feuchtigkeitsgehalt der Luft im ersteren und der grösseren Trockenheit im offenen Gelände. Ein Versuch, der in dieser Beziehung Aufschluss geben sollte, war daher naheliegend. „Vermag gleichmässig feuchte Atmosphäre gegenüber einer trockneren aufhellend wirken“, war die Frage, die dem Feuchtigkeitsversuch zugrunde lag.

Versuchsbedingungen: Der Feuchtigkeitsversuch wurde ebenfalls im Laboratorium des Zoologischen Institutes durchgeführt. Die Versuchsanordnung bestand aus einem grösseren Glas, zugedeckt mit einem geschliffenen Glasdeckel, in dem durch Verdunstung von Wasser aus einem Schälchen eine feuchtigkeitsgesättigte Atmosphäre erzeugt wurde. Die Luft und gleichzeitig das Futter wurden alle 2 bis 3 Tage erneuert. In dieses zugedeckte Glas hinein kamen die drei Gläser

mit den Versuchstieren, bzw. den Eiern („Feucht“-Versuch). In einem gleichen aber offenen Glase mit dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung (also kein erhöhter Feuchtigkeitsgrad) wurden die Kontrolltiere gehalten („Trocken“-Versuch).

Nachstehend die näheren Versuchsbedingungen:

Dauer des Versuches: 19.9.45 bis 15.6.46.

Ausgangsmaterial: je drei mal sechs Eier der drei Farbvarietäten in Gläsern in gedecktem, bzw. ungedecktem grösseren Glase mit gesättigter (100%), bzw. normaler Atmosphäre: max.: 89%; min.: 38%. Durchschnitt aus 47 Ablesungen: 74%.

Protokollauszug des „Feucht“-Versuches.

1. Glas:

19. 9.45 6 Eier aus Kasten B 1 (Wald, braun).
12.12.45 alle Eier eingegangen.

2. Glas:

19. 9.45 6 Eier aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).
25.10.45 4 St. *A. empiricorum*:
                    zieml. viel rotes Pigm.
22. 1.46 4 St. alle rot, ohne schw. Pigm.
15. 6.46 3 St. viel rotes, kein schw. Pigm.

K o m m e n t a r : Die drei Nachkommen der orangeroten Elterntiere waren ebenfalls orangerot.

3. Glas:

19. 9.45 6 Eier aus Kasten B 3 (Wald, schwarz)
18.10.45 3 St. *A. empiricorum*:
                    rot, mit etwas schw. Pigm.
28.11.45 3 St. rot, alle etwas schw. Pigm.
26. 1.46 3 St. rot, schw. Pigm. über den ganzen Rücken.
15. 6.46 3 St. viel rotes
                    zieml. viel schw. > Pigm.

K o m m e n t a r : Die drei Nachkommen der schwarzen Elterntiere waren auffallend heller: dunkelbraun bis braun mit viel rotem Pigment.

Protokollauszug des „Trocken“-Versuches.

1. Glas:

19. 9.45 6 Eier aus Kasten B 1 (Wald, braun).
8.12.45 1 St. *A. empiricorum*.
22.12.45 1 St. wenig rotes, zieml. viel schw. Pigm.
15. 6.46 1 St. zieml. viel rotes, gleichmässig überdeckt durch
                    zieml. viel schw. Pigm.

schwarzen Tieren ganz dunkel sind. Die Fühlerfarbe kann nach folgender Farbskala bezeichnet werden:

helllila – dunkellila – sepiafarbig – schwarz.

ABB. 20.

Farbe der Fühler bei der roten und schwarzen Farbvarietät von *Arion empiricorum*. A: helle Fühler (lilafarben) einer orangeroten Schnecke des „Trocken“-Versuches, B: dunkle Fühler (sepiafarben) einer schwarzen Schnecke des „Feucht“-Versuches. — Trotz der den betreffenden Tieren auferlegten Versuchsbedingungen (s. Feuchtigkeits-Versuch, Seite 409 ff.), die bei der hellen Schnecke verdunkelnd („Trocken“-Versuch), beim dunklen Tier aufhellend („Feucht“-Versuch) wirkten, ist noch deutlich ein Unterschied erkennbar zwischen der Körperfarbe der beiden Tiere und somit auch zwischen der damit in Uebereinstimmung sich verändernden Farbe der Fühler.

Abbildung 20 zeigt je ein Beispiel eines Tieres mit hellen, bzw. dunkeln Fühlern, wobei der Unterschied noch sehr deutlich erkennbar ist, trotz der den betreffenden Tieren auferlegten Versuchsbedingungen (siehe oben), die bei der hellen Schnecke verdunkelnd („Trocken“-Versuch), beim dunkeln Tier aufhellend („Feucht“-Versuch) wirkten.

3. Die Prüfung der übrigen in Betracht kommenden Milieufaktoren.

a) DER EINFLUSS DER NAHRUNG.

In meinen Pisten-Protokollen habe ich bei jedem Fund die unmittelbare Unterlage vermerkt, also den Gegenstand, auf dem sich die Schnecken befanden (s. Seite 373). Da ja das Hervorkriechen der Schnecken in erster Linie dem Nahrungserwerb dient, ist es angebracht, in der Unterlage in den meisten Fällen das natürliche Futter der Schnecken zu erblicken. So gelangte ich zu einem „Speisezettel“, der sich mit dem von KÜNKEL (1916) in jeder Beziehung deckt:

„*Arion empiricorum* ist ein Vielfrass. Ausser den genannten Pflanzen (Kopfsalat, saftige gelbe Rüben, Wirsing) verzehrt er Kohl, Obst und Blüten von Löwenzahn, aber auch zertretene Käfer, sowie tote Nackt- und lebende Gehäuseschnecken“. *Arion empiricorum* ist ein Vielfrass und es gibt kaum eine organische Substanz, die er nicht frisst, was natürlich nicht ausschliesst, dass er für gewisse Nahrung (junge Kräuter, Obst) eine Vorliebe zeigt. Schon dieser omnivore Nahrungserwerb schliesst einen Einfluss der Nahrung auf die Farbe aus, denn ich habe keinen Unterschied feststellen können in der Nahrungsaufnahme der Farbvarietäten. Die den Standortbeschreibungen (s. Abbildungen 4 bis 13) beige-fügten Zusammenstellungen über die Vegetation zeigen ebenfalls grundsätzliche Uebereinstimmung zwischen den Standorten; überall handelt es sich zur Hauptsache um pflanzliche, chlorophyll-haltige Nahrung. Ferner haben alle Schnecken in allen Kasten Kartoffelscheiben und Karotten, die ich gegen Ende des Versuchssommers zur Ergänzung der Nahrung eingelegt hatte, gleich intensiv angefressen. Unter diesen Umständen führte ich lediglich einen kurzfristigen Versuch durch, indem ich gleichfarbenen jungen Schnecken während der gleichen Zeitdauer verschiedenartiges Futter verabreichte:

aus Kasten C 2 (Alp, orangerot):

	14.4.46		26.5.46
4 St. <i>A. empiricorum</i>		Karotten	
4 St. „ „	alle wenig rotes	Spinat	alle gleiche
4 St. „ „	kein schw. Pigm.	Hörnli	Farbe.

Ergebnis der Untersuchungen über den Einfluss der Nahrung.

Es kann somit gesagt werden, dass bei *Arion empiricorum* die Nahrung keinen Anteil hat an der unterschiedlichen Ausfärbung der Jungtiere. Die drei Farbvarietäten orangerot, braun, schwarz sind nicht durch die Nahrung bedingt.

b) DIE BEDEUTUNG DER GEOLOGISCHEN UNTERLAGE UND DES SÄUREGEHALTES DES BODENS.

In geologischer Hinsicht nimmt das Untersuchungsgebiet insofern eine Sonderstellung ein, als es sich beim Föhnern (meinem Untersuchungsgebiet) um eine Art Flysch-Insel (Eocän der Alpen) handelt mit der Grenze: Eichberg-Eggerstanden-Brülisau-Uebergang Föhnern/Kamor-Kobelwald-Eichberg. Südlich davon mit dem Säntismassiv bis zum Walensee/Sarganserland liegt eine Kreidezone (obere und untere Kreide), während das übrige Appenzell vorwiegend der unteren und subalpinen Zone der Molasse mit polygener Nagelfluh (Tertiär) angehört (HEIM und SCHMIDT, 1912). Diese Sonderstellung des Untersuchungsgebietes hat aber keine Bedeutung bezüglich des Verfärbungsproblems, da einerseits der ganzen Piste, somit allen Standorten die gleiche geologische Unterlage zukommt, andererseits die Farbvarietäten in der Schweiz auf ganz verschiedener geologischer Unterlage in gleicher Ausbildung vorkommen (s. Tabelle 1).

Ebenfalls zu einem negativen Ergebnis führten die Untersuchungen über den Einfluss des Bodens auf die Ausfärbung. Ein solcher Einfluss könnte möglich sein durch unterschiedlichen Säuregehalt des Bodens, wie das in den mehrfach zitierten Arbeiten von KÜNKEL und MARENBACH zum Ausdruck kommt. Um die Frage in meinem Untersuchungsgebiet abzuklären, führte ich an den drei Hauptfundstellen der braunen, orangeroten und schwarzen Farbvarietäten pH-Messungen durch. Als Messgerät verwendete ich den Folienkolorimeter mit Indikatorfolien nach WULFF der Eidgenössischen Materialprüfungsanstalt C in St. Gallen (EMPA). Die verwendete Bewertungsskala des Säuregrades ist die der Schweizerischen Landwirtschaftlichen Versuchsanstalten (aus MAR-

BACH: Bodenkunde, 1944). Die Messungen, die ich an Ort und Stelle ausführte, ergaben folgende Werte:

	p H — W e r t
1. A (Tal)-Erde (Wiesboden Nähe Kastengruppe A)	5, 4 sauer
2. B (Wald)-Erde (Waldboden Nähe Standort II)	5, 4 sauer
3. C (Alp)-Erde (Alpboden bei Standort IX)	6, 4 schwach sauer

Von gleichen Bodenproben wurde von der EMPA im Laboratorium auf elektrometrischem Wege der pH-Wert ebenfalls bestimmt, wobei sich die gleichen Resultate ergaben.

Wenn auch ein Unterschied besteht zwischen den Werten des Alpbodens einerseits und des Wald- bzw. Wiesenbodens andererseits, so ist die Differenz doch zu klein, um von Bedeutung zu sein. Ueberall handelt es sich um sauren Boden bei geringem Unterschied. Um diesem Unterschied trotzdem Rechnung zu tragen, führte ich noch einen künstlichen Versuch durch. Gleichfarbene junge Schnecken brachte ich je in ein Glas, dessen Wände ich periodisch mit verdünnter Essigsäure (langsame Rotfärbung von blauem Lackmuspapier), bzw. mit verdünntem Ammoniak (langsame Blaufärbung von rotem Lackmuspapier) bestrich. Leider gingen die Schnecken nach ca. einem Monat ein; während dieser Zeit konnte jedoch keine Spur einer Farbänderung beobachtet werden.

p H - V e r s u c h :

aus Kasten C 2
(Alp, orangerot):

5 St. <i>A. empiricorum</i> : zieml. viel rotes Pigm. „ „ schw. „	verdünnte Essigsäure	keine Farbänderung nach einem Monat
5 St. <i>A. empiricorum</i> : zieml. viel rotes Pigm. „ „ schw. „	verdünnter Ammoniak	

Ergebnis der Untersuchungen über die Bedeutung der geologischen Unterlage und des Säuregehaltes des Bodens.

Die geologische Unterlage, sowie der Säuregehalt des Bodens sind bei *Arion empiricorum* ohne Einfluss auf die Ausfärbung.

Abschliessend mögen einige spezielle Bemerkungen zu den Aufzuchtversuchen unter künstlichen Bedingungen dazu beitragen, den richtigen Masstab an die Ergebnisse zu legen.

Die Wartung und die Beobachtung der Schnecken brachten zahlreiche Schwierigkeiten mit sich wie das Füttern, das Befeuchten, das Reinigen der Gläser, vor allem auch das Protokollieren der Farbe der Schnecken. Dies alles war besonders bei den Jungtieren eine heikle, zeitraubende und Geduld erheischende Arbeit. Zudem war nicht zu vermeiden, dass dabei Schnecken oft geschädigt wurden und als Folge davon eingingen. Dies mag zum Teil die Erklärung geben für die nur kleinen Serien, in denen diese Versuche zum Abschluss gelangten. Des weitern erachte ich jedoch vor allem die künstlich erzeugten, besondern Lebensbedingungen als nicht förderlich für das Gedeihen der Eier und der Schnecken. Umso bemerkenswerter ist es, wenn dennoch einige der Versuche unter künstlichen Bedingungen zu Resultaten führten, welche das klare Ergebnis meines Hauptversuches bestätigen und ergänzen.

IV. BETRACHTUNGEN ZU DEN ERGEBNISSEN

Zu Beginn des Kapitels C II (s. Seite 379) stand die Frage nach den auslösenden Faktoren für die Ausfärbung der drei Varietäten von *Arion empiricorum*, und in der Folge wurden die drei Möglichkeiten diskutiert: Ist die charakteristische Färbung genotypisch bedingt und das Resultat einer Selektion, oder handelt es sich um umweltbedingte somatische Färbungen, oder muss gar von einer kombinierten Wirkungsweise gesprochen werden, indem die Umwelt Einfluss hat auf die definitive Ausfärbung im genotypisch bedingten Variationsbereiche einer Farbvarietät, eventuell sogar wieder mit selektiver Bedeutung. Die vergleichende Betrachtung aller Ergebnisse meiner Versuche zeigt, dass bei der Ausfärbung der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* nur die letzte der drei Möglichkeiten in Frage kommt.

Arion empiricorum weist in der Nachkommenschaft eine natürlich bedingte allgemeine Variabilität der Färbung auf. Wie gross der Anteil der Erbfaktoren ist, welche an dem Zustandekommen

der Pigmentierung beteiligt sind, und wie gross der Anteil der sie modifizierenden internen und äusseren Faktoren, kann auf Grund meiner Resultate nicht entschieden werden; denn meine Zuchten erstreckten sich nur auf eine Generation. Hier könnten nur spezielle Vererbungsexperimente, die eventuell auch das Vorkommen von Mutationen bestätigen würden, Klarheit schaffen. Doch sind, wegen der früher erwähnten anspruchsvollen und heiklen Zuchtbedingungen, solche Versuche an Schnecken ganz allgemein sehr schwierig durchzuführen.

Was hingegen durch meine Versuche klar geworden sein dürfte, ist folgendes:

Der rote Farbstoff, der in gelbroten Farbdrüsen in der Cutis gebildet wird — während das Melanin in gleichmässig über die Körperoberfläche verteilten Chromatophoren vorkommt (vergl. Seite 352 und Abbildung 1) — ist stets vorhanden und bildet sich parallel mit dem Wachstum der Jungtiere weiter aus, sodass die Schnecken, sofern sie kein Melanin besitzen, mit zunehmendem Alter stark rot werden. Dies trifft zu für diejenigen Nachkommen der roten Elterntiere, die frisch geschlüpft kein schwarzes Pigment aufweisen, also genotypisch ohne Melaninbildungsvermögen sind, und die somit in der Folge die Farbe der Eltern annehmen. Denn nachträglich, also nach dem Schlüpfen, wird — nach meinen Beobachtungen — nie schwarzes Pigment angelegt. In allen übrigen Fällen aber wird die Farbe durch das Mass der Ueberdeckung des roten Farbstoffes durch den genotypisch schon von Anfang an — auch wenn nur in Spuren — vorhandenen, schwarzen Farbstoff bestimmt.

Diese Entwicklung des schwarzen Pigmentes ist es nun, welche weitgehend durch die Umweltfaktoren beeinflusst wird. Je nach den Faktoren des Milieus werden die Tiere dunkler oder heller (bzw. röter), sodass es sich bei der Entwicklung der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* tatsächlich um Standortvarietäten handelt. Dabei ist parallel mit der Ausfärbung der Jungtiere eine Selektion wirksam, die diejenigen Tiere ausmerzt, die einer Beeinflussung durch die Umweltfaktoren nicht — oder nicht in genügendem Masse — zugänglich sind. Die Umweltfaktoren wirken also zweifach auf die Jungtiere ein: sie fördern die dem Standort spezifische Ausfärbung und schalten gleichzeitig aus, was sich dieser spezifischen Ausfärbung nicht angleichen kann.

Damit komme ich schlussendlich zum Resultat, dass nach meinen Untersuchungen folgende Faktoren der Umwelt bei *Arion empiricorum* auf die Ausfärbung einen bestimmenden Einfluss ausüben:

1. Luftdruck (bzw. Sauerstoff-Angebot);
2. Feuchtigkeit;
3. Temperatur.

Die Reihenfolge entspricht der Bedeutung der Faktoren; es fördern niedriger Luftdruck und geringe Feuchtigkeit (Trockenheit), ebenso eine tiefe Temperatur, die Entwicklung des Melanins, umgekehrt scheinen normaler Luftdruck, hohe Feuchtigkeit und gleichmässige Wärme seine Ausbildung zu hemmen. In diesem letzteren Falle gelangt dann allein das vorhandene rote Pigment phaenotypisch in Erscheinung, d.h. es treten nur rote Farbvarietäten auf.

Dieses Resultat stimmt auch überein mit meinen Beobachtungen und den Ergebnissen meiner Aufzuchtversuche im Freien, wo die eben genannten Klimafaktoren, die namentlich zwischen dem Waldbiotop und dem Biotop des offenen Wiesengeländes im Tal und in höheren Alpweiden oft erhebliche Unterschiede aufweisen, verantwortlich zu machen sind für das Vorwiegen der orangeroten Farbvarietät im Waldbiotop und der braunen, bzw. schwarzen Varietät im offenen Wiesengelände, bzw. auf der Alpweide. Eine Frage für sich, die besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben muss, ist jene nach dem selektiven Wert der dunkleren, melaninreicheren Farbvarietäten in höheren, kälteren und trockneren (oder klimatisch extremen) Standorten. Es drängt sich hier immer mehr die Ueberzeugung auf, dass dem schwarzen Melanin physiologisch eine besondere Rolle im Haushalt namentlich der poikilothermen Tiere zukommt (vergl. Seite 361). Zu denken ist in erster Linie an eine thermische Funktion bei der Wärmeaufnahme aus der Umgebung, bzw. -abgabe an die Umgebung, ferner an eine respiratorische bei der Aufnahme des Luftsauerstoffes. Der geringste Vorteil in dieser Beziehung, welchen eine Vermehrung des schwarzen Pigmentes mit sich brächte, gäbe uns einen Anhaltspunkt für die Annahme einer tatsächlichen selektiven Wirkung der genannten und in den vorliegenden Versuchen als wirksam erkannten Faktoren.

D. ZUSAMMENFASSUNG - HAUPTRESULTAT

Im ersten Teil, in der Einleitung, ist dargestellt, auf welche Weise ich zum Problem der Ausfärbung von *Arion empiricorum* gelangt bin, und welche Umstände die Art des Vorgehens bei meinen Untersuchungen beeinflusst haben, bzw. auf welchem Wege ich eine Antwort auf die Frage nach der Ursache des Vorkommens der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* zu erhalten hoffte.

Der darauffolgende Teil handelt von den Voraussetzungen, die durch die Natur und durch die Literatur für meine Arbeit gegeben waren. Vor allem will er auch aufzeigen, wie sich die genannte Frage geradezu aufdrängt bei der Beobachtung der Farbvarietäten an verschiedenen Orten der Schweiz (s. Tabelle 1) und wie das Problem an Interesse gewinnt bei der Betrachtung der Widersprüche in der Literatur bezüglich desselben (s. Abschnitt B 4), sowie bei seiner Einreihung in den übergeordneten Fragenkomplex des Verfärbungsproblems im Tierreich allgemein, bzw. des Verhältnisses von Vererbung zu Umweltwirkung (s. Abschnitt B 5).

Die nachfolgende Uebersicht gibt ein Bild des dritten Teils, d.h. der einzelnen Untersuchungsstappen mit ihren Resultaten, und ist somit eine Zusammenfassung der Ergebnisse meiner Arbeit.

Die Bestandesaufnahme auf der „Piste“.

Die genaue Analyse des natürlichen Vorkommens von *Arion empiricorum* auf einer festgelegten Vertikalstufe („Piste“), die von der Talebene (Rheintal, 470 m) über eine mittlere Waldregion 500—920 m) bis in das Gebiet der freien Alpweiden (1040—1450 m) sich erstreckte, ergab folgenden Befund:

Es kommen vor (vergl. Tabelle 2 und Abbildungen 14 und 15):

1. Die roten (orangeroten, rotbraunen) Schnecken nur in der mittleren Waldregion.
2. Die braunen (schokoladebraunen, dunkelbraunen) Schnecken durchgehend von der offenen Talebene bis auf die freie Alp.

3. Die schwarzen (braunschwarzen, schwarzen) Schnecken nur in den höheren Alpgebieten.

Es ergibt sich somit:

1. Eine einwandfreie Verdunkelung mit zunehmender Höhengelage des Fundortes.
2. Eine bestimmte Abhängigkeit der Färbung von den Lebensbedingungen, die durch die Bodenbedeckung gegeben sind: helle Farbe in den mittleren Waldregionen (orangerot, rotbraun, braun), dunkle Farbe im offenen Gelände (braun in der Talebene, braunschwarz und schwarz auf freien Alpweiden).

Die Aufzucht von «*Arion empiricorum*» im Verpflanzungsversuch.

Die Analyse der Pistenbefunde liess bereits vermuten, dass sowohl genotypische Faktoren, als auch Milieufaktoren an der Ausbildung der Farbvarianten beteiligt sind. Eine zweite Untersuchungsetappe sollte Antwort auf diese Frage geben, also den Anteil eines Umwelteinflusses gegenüber einem genotypisch bedingten abgrenzen. In Analogie zu den Verpflanzungsversuchen mit alpinen Pflanzen wurden Verpflanzungsversuche mit den drei Farbvarietäten schwarz, braun, orangerot durchgeführt mit folgendem Resultat:

1. *Arion empiricorum* weist eine deutlich erkennbare, wenn auch nicht durchgehende, allgemeine Variabilität der Färbung auf (s. Seite 392).
2. Die Ausfärbung der Nachkommen von einheitlich gefärbten Elterntieren wird bei *Arion empiricorum* feststellbar beeinflusst durch den Standort der Aufzucht-Kasten im Sinn einer Angleichung an die dem betreffenden Biotop (ausserhalb der Aufzuchtkasten) entsprechende Farbe der Schnecke (s. Seite 392).
3. Aus dem Fehlen oder Zugrundegehen der dem betreffende Standort nicht adäquaten Färbungstypen darf auf die Wirksamkeit einer Selektion geschlossen werden (s. Seite 394).

Die Aufzucht unter künstlichen Bedingungen.

Als Ergänzung zu den Freilandversuchen (Verpflanzungsversuchen) sind einige Zuchtversuche unter künstlichen Bedingungen durchgeführt worden, welche vor allem näheren Aufschluss geben sollten über die einzelnen Faktoren, die den Gang der Verfärbung möglicherweise beeinflussen. Diese Versuche lieferten folgende Resultate:

1. Wärme (20—25°), gleichmässig mittlere Temperatur (12—16° C) und extreme Temperaturverhältnisse (16—18° C Unterschied) haben auf die Ausfärbung der Nachkommen von *Arion empiricorum* keinen Einfluss (s. Seite 404). Kälte fördert — wenn genotypisch vorhanden — die Ausbildung von schwarzem Pigment.
2. Luftdruckverminderung wirkt auf die Nachkommen von *Arion empiricorum* verdunkelnd (Vermehrung des schwarzen Pigmentes) (s. Seite 408). Die schwarze Farbvarietät ist von allen Varietäten die am besten an einen geringeren Luftdruck (geringeres Sauerstoff-Angebot) angepasste Form. Die rote und die braune Varietät entwickeln sich bei einem Barometerstand von 592 mm Hg, was einer Meereshöhe von 2200 m entspricht, zu Kümmerformen und gehen mit der Zeit ein.
3. Feuchte Atmosphäre verursacht gegenüber trockener bei den Nachkommen von *Arion empiricorum* Aufhellung im Farbton (Verminderung des schwarzen Pigmentes), trockene Atmosphäre gegenüber feuchter Verdunkelung (Vermehrung des schwarzen Pigmentes) (s. Seite 411).
4. Das rote Pigment bleibt offensichtlich von den erwähnten Milieufaktoren unbeeinflusst.

Die Prüfung der übrigen in Betracht kommenden Milieufaktoren.

Um alle in Frage kommenden Faktoren der Umwelt in ihrem möglichen Einflusse auf die Ausfärbung der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* geprüft zu haben, wurden Untersuchungen

gemacht in Bezug auf die Nahrung, sowie auf die geologische Unterlage der Standorte und den Säuregehalt des Bodens.

Dabei ergab sich:

1. Die Farbvarietäten bei *Arion empiricorum* werden durch verschiedene Nahrung nicht beeinflusst (s. Seite 414).
2. Die geologische Unterlage, sowie der Säuregehalt des Bodens sind bei *Arion empiricorum* ohne Einfluss auf die Ausfärbung (s. Seite 416).

HAUPTRESULTAT

Auf Grund meiner Versuche konnte festgestellt werden, dass die verschiedenartige Ausfärbung von *Arion empiricorum* zurückzuführen ist auf zwei Komponenten, den roten Farbstoff und das Melanin. Beide sind offensichtlich genotypisch bedingt. Auf den roten Farbstoff üben die Umweltfaktoren keinen Einfluss aus; dagegen ist das Mass der Ausbildung des Melanins weitgehend von solchen abhängig, insbesondere von den Faktoren Luftdruck (Sauerstoff-Angebot), Feuchtigkeit und Temperatur.

Geringer Luftdruck, geringe Feuchtigkeit, geringe Temperatur bewirken eine stärkere Ausbildung des schwarzen Pigments, umgekehrt hoher Luftdruck, hohe Luftfeuchtigkeit, hohe Temperatur eine Hemmung desselben.

Diese gegensätzlichen Klimafaktoren sind charakteristisch für die beiden Extreme der natürlichen Biotope von *Arion empiricorum* dem Waldbiotop und dem Biotop des offenen Geländes, Wiese und Alpweide. Damit findet das Vorkommen der roten Varietät im Waldbiotop und jenes der dunklen (braunen, bzw. schwarzen) Varietät im offenen (Wiesen-, bzw. Alp-) Biotop seine natürliche Erklärung. Es handelt sich also bei den Farbvarietäten von *Arion empiricorum* um typische Standortvarietäten.

LITERATURVERZEICHNIS

- 1856/57. AMSTEIN, G. *Verzeichnis der Land- und Wassermollusken Graubündens*. Jahresbericht der naturf. Gesell. Graubündens, Jahrg. 3.
1938. BAUER, V. *Das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeeres*. Zool. Jb. System. 56, 1-42.
1885. BLUM, J. *Schnecken von Wildhaus*. Nachrichtenblatt der Deutsch. Malakozool. Gesell. 17. Jahrg. Nr. 11 u. 12.
1940. COTT, Hugh B. *Adaptive Coloration in Animals*. London.
1929. ERHARD, H. *Farbwechsel und Pigmentierung und ihre Bedeutung*. Handbuch der normalen und patholog. Physiologie, Bd. XIII.
1920. FRISCH v., K. *Ueber den Einfluss der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders*. Biolog. Zentralblatt XL. S. 413.
939. FRÖMMING, E. *Kurze Beiträge zur Lebensweise einer Waldnacktschnecke (Arion subfuscus)*. Arch. f. Molluskenkunde 71.
927. GEYER, D. *Unsere Land- und Süßwassermollusken*. 3. Aufl. Stuttgart.
928. GIERSBERG, H. *Ueber den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecken Dixippus (Carausius) morosus*. Vergl. Physiologie 7.
833. GLOGER, C. L. *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas*. Breslau.
925. HANDSCHIN, E. *Ziele und Probleme der zoologischen Erforschung der Hochalpen*. Revue Suisse de Zoologie 32.
912. HEIM, A. und SCHMIDT, C. *Geologische Karte der Schweiz*. 1: 500.000, II. Auflage, Schweiz. geolog. Kommission.
930. HERTWIG, G. *Regulation von Wachstum, Entwicklung und Regeneration durch Umweltfaktoren*. Handbuch der normalen und patholog. Physiologie, Bd. XVI.
914. HESSE-DOFLEIN. *Tierbau und Tierleben*, II. Bd. S. 62 ff.
909. HEYDER, P. *Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion*. Z. f. wiss. Zool. 98.
905. HEYNEMANN, D. Fr. *Die geographische Verbreitung der Nacktschnecken*. Abhandlung der Senkenbergischen Naturf. Gesell. Bd. 30, Heft 1.
911. KAMMERER, P. *Direkt induzierte Farbanpassung und deren Vererbung*. Z. Ind. Abst. Vererbungslehre IV.
903. KÜNKEL, K. *Zur Locomotion unserer Nacktschnecken*. Zool. Anz. 26.
908. — *Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken*. Z. f. wiss. Zool. 59.

1911. KÜNKEL, K. *Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken.* Verhandl. Deutsch. Naturf. u. Aerzte, Abt. Zool. u. Entomologie. 83. Vers.
1916. — *Zur Biologie der Lungenschnecken.* Heidelberg.
1928. LEYDIG, F. In Bronn: *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, III. Bd. Molluska.
1928. LÜHRING, R. *Das Haarkleid von Sciurus vulgaris L. und die Verteilung seiner Farbvarietäten in Deutschland.* Zeitschrift f. Morph. Bd. 11.
1925. LÜTHI, G. und EGLOFF, C. *Illustrierter Führer durch das Säntisgebiet.*
1944. MARBACH, W. *Bodenkunde*, 2. Auflage.
- 1939/40. MARENBACH, Luise. *Ueber den Farbwechsel von Arion empiricorum.* Z. f. wiss. Zool. 152.
1890. MARTENS v., Ed. *Die lebenden Mollusken in den Kantonen Appenzell und St. Gallen.* Jahresbericht der St. Gall, naturf. Gesell.
1930. MERMOD, G. *Catalogue des Invertébrés de la Suisse*, fasc. 18 Gastéropodes. Genève.
1927. NEUNZIG, R. *Beiträge zur Kenntnis der Ploceiden. Phaenotypische Farb aberration.* Zool. Anz. 70.
1926. OSWALD, W. *Farbnormenatlas. Die Farbfibel.* Verlag Unesma G.m.b.H.
1940. PARAVICINI, E. *Die Molluskenfauna des Krinauertales im Toggenburg.* Arch. f. Molluskenkunde 72.
1927. PFEFFER, J. *Die albinotische Form des Planorbis corneus.* Arch. Molluskenkunde 59.
1928. PIAGET, J. In Bronn: *Klassen und Ordnungen des Tierreichs* III. Bd. Mollusken.
1920. PRZIBRAM und BRECHER. *Ursachen tierischer Farbkleidung.* Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 50.
1928. RENSCH, B. *Inselmelanismus bei Mollusken.* Zool. Anz. 78.
1936. — *Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern.* Arch. Naturg. N. F. Bd. 5.
1938. — *Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht.* Arch. Naturg. N. F. Bd. 7.
1927. ROSENWALD, K. *Beeinflussung des Geschlechtswechsels von Limnaea laevis.* Z. ind. Abst. Ver. Lehre, XXXXIII.
1940. SCHILDER, F. A. *Die Bestimmung der relativen Häufigkeit einer Art.* Arch. f. Molluskenkunde 72.
- 1910/15. SCHLEIP, W. *Untersuchungen mit Dixippus morosus.* Zool. Jb. Abt. f. Phys. 30/35.
1921. SCHMITT-AURACHER, A. *Untersuchungen an Carausus morosus und Bacillus Rossi.* Zool. Anz. 53.

1873. SEIBERT, H. *Zur Kenntnis unserer Nacktschnecken*. Nachrichtenblatt der Deutsch. Malakozool. Gesell. Jahrg. 5.
1885. SIMROTH, H. *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten*. Z. f. wiss. Zool. 42.
1923. — *Abriss der Biologie der Tiere*, I und II. Sammlung Göschen.
- 1908-28. — In Bronn: *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, III. Bd. Molluska, S. 1092 ff.
1930. SZABÓ, J. u. M. *Todesursachen und pathologische Erscheinung bei Pulmonaten*. Arch. f. Molluskenkunde, Jahrg. 62.
1892. ULRICH, A. *Beiträge zur Molluskenfauna der Kte. Appenzell und St. Gallen*. Jahresbericht der St. Gall. Naturwiss. Gesell.
1896. — *Die lebenden Mollusken des Kantons Thurgau*. Thurg. Naturf. Gesell. Heft. XII.
1920. WEBER, A. *Einfluss der Nahrung auf die Farbe einiger Wasserschnecken*. Zool. Jb. 42.
1923. WEBER, R. *Die Chromatophoren von Limax Agrestis L. Eine morphologisch-physiologische Untersuchung*. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Allgem. Zool. Bd. 40.
875. WEISMANN, A. *Ueber den Saisondimorphismus der Schmetterlinge*. Studien zur Deszendendententheorie I.
923. WITSCHI, E. *Ueber geographische Variationen und Artbildung*. Revue Suisse de Zoologie 30.

Albonico, R. 1948. "Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen." *Revue suisse de zoologie* 55, 347–425. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117891>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/148889>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117891>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/117891>

Holding Institution

American Museum of Natural History Library

Sponsored by

BHL-SIL-FEDLINK

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.