| Arch. Moll. | Band 77 (1948) | Nummer 1/6 | Seite 63–72 | Frankfurt a. M., 15. 2. 1949 |

Hinweise zur Frage der Kielbildung auf der Schale der Wasserschnecke *Potamopyrgus crystallinus jenkinsi* (E. A. SMITH.)

Von CAESAR R. BOETTGER, Braunschweig.

Im Sommer 1938 konnten in den Brackwasseransammlungen auf der Insel Rügen und in den benachbarten Küstengewässern Pommerns von mir größere Serien der Wasserschnecke *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH[1]) lebend gesammelt werden. Sie wurden in Berlin teils in Aquarien mit Wasserpflanzen, teils in Behältern ohne Pflanzen in Süßwasser gehalten, um für spätere Untersuchungen zu dienen. Die unmittelbare Überführung der teilweise aus Brackwasser bis 8‰ stammenden Tiere in reines Süßwasser wurde gut überstanden. Sie vermehrten sich bald reichlich. Auffallend war aber, daß die heranwachsende, in der Gefangenschaft geborene Brut, auch in den Populationen mit Kielbildung auf der Schale, stets ungekielt war; somit nahm der Bestand an Tieren mit gekielter Schale durch das allmähliche Absterben der mitgebrachten Schnecken mit der Zeit ab, und späterhin waren in den betreffenden Behältern nur noch ungekielte Exemplare vorhanden.

Die Beobachtung, daß die damals in Gefangenschaft geborenen Schnecken der Art stets keinen Kiel auf der Schale ausbildeten, war die Veranlassung, im Jahr 1939 mit Zuchtreihen aus teilweise neu beschafftem Material zu beginnen, um die Frage der Kielbildung auf der Schale von *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH zu untersuchen. Die Schale dieser Schnecke kommt nämlich entweder ungekielt vor oder weist eine meist mit der dritten Windung beginnende Kielanlage in verschiedenem Ausmaß auf den mittleren Windungen auf, die sich bisweilen auch auf den letzten Umgang bis zur Schalenmündung erstreckt. Meist verläuft die Kielbildung als eine fadenförmige Konchinleiste parallel zur Naht; manchmal greift sie aber auch auf die Kalkschicht über. In seltenen Fällen ist noch ein Kiel unterhalb des ersten in Höhe der Spitze der Schalenmündung angedeutet oder gar noch ein weiterer oberhalb zwischen dem ersten Kiel und der Naht. Auch das Periostrakum kann mehr oder weniger stark an der Kielbildung beteiligt sein und die Konchinleiste gar in freie Borsten auslaufen, wobei die Leiste zwischen den Borsten manchmal nur schwach ausgebildet ist oder überhaupt fehlen kann.

---

[1]) Ich bin der Ansicht, daß diese in historischer Zeit in Europa aufgetretene Schnecke eine Mutante der in Mittelamerika heimischen Art *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus* Pfr. ist, die im Neuland keine männlichen Tiere mehr ausbildet (1, S. 261—276). Ich bezeichnete die europäische Form zunächst als *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus carinatus* J. T. MARSH. (1, S. 275—276). Die Bezeichnungen *Hydrobia ventrosa* var. *carinata* J. T. MARSHALL (J. of Conch., *6*, 1889, S. 141) und *Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH (J. of Conch., *6*, 1889, S. 142—145) sind gleichzeitig veröffentlicht worden. Da jedoch die Zeilenpriorität des ersteren Namens auch bei Aufstellung durch zwei verschiedene Autoren nach den gültigen Nomenklaturregeln nicht verbindlich ist, gilt die Festlegung durch den ersten revidierenden Autor. Als solche sind A. S. KENNARD & B. B. WOODWARD (Synonymy of the British Non-Marine Mollusca [Recent and Post-Tertiary], London 1926, S. 20) anzusehen, die sich für den Namen *Hydrobia jenkinsi* E. A. SMITH entschieden haben.

Im Freiland ist nach meinen hauptsächlich in Deutschland angestellten Beobachtungen *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH mit ungekielter Schale im allgemeinen häufiger als mit gekielter. An den einzelnen Biotopen kommen entweder nur ungekielte oder nur gekielte Schnecken vor oder aber auch beide gemischt. Das Zahlenverhältnis zwischen ungekielten und gekielten Tieren ist an den verschiedenen Orten recht unterschiedlich. Es können zwischen großen Beständen ungekielter Schnecken einzelne gekielte Exemplare vorhanden sein, letztere aber auch häufiger vorkommen, bis endlich an manchen Fundorten die gekielten überwiegen und zuletzt an gewissen Stellen ungekielte Schnecken nur noch ganz selten auftreten. In einem begrenzten Gewässer ist die Ausprägung der Kielbildung im allgemeinen recht einheitlich; das gleichzeitige Vorkommen oder Fehlen ungekielter Exemplare ist davon unabhängig. Doch kann an anderen Orten in der Intensität der Ausbildung eines Kieles eine gewisse Variationsbreite vorkommen. Nie aber habe ich in einem abgeschlossenen Gewässer Tiere mit mäßig ausgebildetem Kiel und solche mit stark ausgeprägten Borsten zusammen angetroffen; vielleicht ist im allgemeinen die Variationsbreite an einer Stelle nicht so groß. Überhaupt neigt die nicht sonderlich häufige Form mit reichlichem Borstenbesatz dazu, an ihren Standorten allein vorzukommen oder zusammen mit ungekielten Exemplaren. In der Küstenzone der Ostsee kann mitunter eine größere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Kieles bei *Potamopyrgus* beobachtet werden; offenbar werden dort dann Tiere verschiedener Herkunft durch die Wasserbewegung vereinigt. In abgeschlossenen Gewässern ist die Art der zahlenmäßigen Zusammensetzung aus ungekielten und gekielten Schnecken mit bestimmter Ausbildung von Kiel und Borsten oft über viele Jahre hin konstant.

Eine Untersuchung über die Frage der Erblichkeit der Kielbildung und eine Anlage von Zuchtreihen der Schnecke ist dadurch erleichtert, daß bei diesem Prosobranchier männliche Tiere fehlen und das Erbgut der geborenen Jungen also allein von dem Muttertier stammt. Es braucht in diesem Zusammenhang nicht erörtert zu werden, ob *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH sich als einzige Schneckenart parthenogenetisch fortpflanzt, wie bisher allgemein angenommen wurde oder aber ob die Tiere hermaphroditisch und selbstbefruchtend sind, wie H. KRULL festgestellt haben will (3, S. 445—447). Auf alle Fälle pflanzt sich die einzelne Schnecke fort, ohne Mitwirkung eines anderen Tieres.

Der Verlust der Kielbildung bei Zuchten dieser Schnecke in der Gefangenschaft ist nicht neu. Als erster berichtete U. STEUSLOFF im Jahre 1924, daß er im Aquarium aus der gekielten Form eine Nachkommenschaft mit glatter Schale erhalten hatte (6). Ohne Kenntnis dieser Beobachtung veröffentlichte dann 1926 G. C. ROBSON die Ergebnisse seiner eigenen, in den Jahren 1920—1923 durchgeführten Zuchtversuche mit der Art, die mit denen ungefähr gleichzeitigen Züchtungen der Schnecke durch A. E. BOYCOTT übereinstimmten, welch letztere G. C. ROBSON ebenfalls benutzen konnte (4, Part II). Die Schnecken wurden von G. C. ROBSON unter verschiedenen Umweltsbedingungen gehalten. Auch von Exemplaren mit gekielter Schale wurde dabei stets nur Nachkommenschaft mit ungekielter Schale erhalten; er züchtete 3 Generationen der Tiere. G. C. ROBSON folgerte daraus, daß die Kielbildung der Schale bei der Art nicht erblich sein könne, sondern umweltsbedingt sei.

Im Jahr 1929 konnte dann A. E. BOYCOTT erstmals über Nachzucht von *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH mit gekielter Schale berichten (2). Seine schon 1922—1925 ausgeführten Zuchtversuche, wobei von Tieren aus der Umgebung von Manchester mit gekielter Schale in 3 gezogenen Generationen nur ungekielte Nachkommenschaft erzielt wurde (2, S. 233), sind bereits von G. C. ROBSON verwertet worden (4, Part II). A. E. BOYCOTT züchtete dann aber 1924—1928 von Exemplaren mit Borstenkielen auf der Schale (var. *aculeata* OVERTON), welche Form an der Fundstelle in der Grafschaft Carnarvon in Nord-Wales allein vorkam, in verschiedenartigen Behältern mit Leitungswasser eine Nachkommenschaft von 4 Generationen (2). Die Nachzucht hatte in überwiegender Mehrzahl eine ungekielte Schale. Einige Schnecken wiesen verschieden starke, meist jedoch schwache Kielbildungen auf der Schale auf. Nur ein einziges Exemplar hatte deutliche Borsten auf der vierten Windung, während sonst seine Schale glatt war. In einer anderen Serie von Versuchen mit Schnecken derselben Herkunft in Behältern mit Wasser (Süßwasser), Pflanzen und Steinen vom Fundort der Zuchttiere und in weiteren Behältern mit Leitungswasser ergab wie in früheren Versuchen nur Nachkommenschaft mit glatter Schale. A. E. BOYCOTT schloß aus seinen Versuchen, daß Kiel und Borsten bei der Art nicht erblich, sondern umweltsbedingt sind; infolge des Auftretens der Kielbildung unter Verhältnissen, die er als ungünstig für die Schnecken ansah, vermutete er, daß ein Auftreten dieser Bildungen durch widrige Umweltsbedingungen begünstigt wird. Bei Überprüfung der Beschaffenheit der Schalen von 39 verschiedenen britischen Freilandvorkommen der Art konnte keine Gesetzmäßigkeit für das Auftreten der Bildung von Kiel und Borsten herausgefunden werden.

R. SEIFERT, dem wiederum die Untersuchungen von G. C. ROBSON und A. E. BOYCOTT nicht bekannt waren, schloß dann 1938 aus der Verbreitung der Schnecke im Gebiet des Greifswalder Boddens und der Küste Pommerns, daß Kiel- und Borstenbildung mit dem Salzgehalt des Wassers in Zusammenhang stehen und durch diesen gefördert werden (5, S. 246—247). Daß die Verhältnisse jedoch nicht so einfach liegen, geht schon aus dem massenhaften Vorkommen ungekielter Exemplare der Art in Brackwasser und umgekehrt von gekielten Tieren in reinem Süßwasser hervor.[2])

Nach den bisher veröffentlichten Untersuchungen war bereits anzunehmen, daß die Kielbildung von *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH umweltsbedingt ist und nicht etwa vererbt wird. Aber durch welche Umweltsfaktoren die Ausbildung eines Kieles bei *Potamopyrgus* hervorgerufen wird, war noch durchaus ungewiß, und die Versuche von A. E. BOYCOTT brachten darüber keine ausreichende Klärung. Es erschien also berechtigt, die zunächst nur beiläufig gemachten Beobachtungen in Hinblick auf diese Frage systematisch fortzuführen. Bei den bereits eingangs erwähnten, 1938 gesammelten Schnecken wurde in der Folgezeit sowohl von Exemplaren mit gekielter als auch mit ungekielter Schale im Laboratorium eine Nachkommenschaft von 5 Generationen erzielt, bei denen alle Tiere, die in gewöhnlichen Aquarien mit Süßwasser gehalten wurden, ausnahmslos keinerlei Kielbildung aufwiesen. Hauptsächlich aus

---

[2]) Auf die erst nach Abschluß meiner Arbeit in Deutschland bekannt gewordene Veröffentlichung von T. WARWICK über die Frage der Kielbildung bei *Potamopyrgus* (8) wird auf Seite 70-71 eingegangen.

dem Grunde, um weiterhin hinreichend Tiere der Art mit gekielter Schale zur Verfügung zu haben, wurde dann 1939 weiteres Material von der Ostseeküste hinzugenommen. Dabei zeigte es sich, daß die dem Freiland entstammende Brut, die noch keine Kielbildung auf der Schale erkennen ließ, sich in der Gefangenschaft bei weiterem Wachstum zum Teil zu Exemplaren mit gekielter Schale entwickelte; erst alle in der Gefangenschaft geborenen Tiere hatten eine ungekielte Schale. Es muß also die Anlage, eine gekielte Schale auszubilden, schon frühzeitig festgelegt sein und dann die Schale nach diesem Plan weitergebaut werden und zwar auch unabhängig von einer späterhin erfolgten Versetzung in eine Umwelt, die sonst ungekielte Schalen entstehen läßt. Zu erwähnen ist noch, daß Schnecken mit Borsten auf der Schale (var. *aculeata* OVERTON) mir vom Jahr 1939 ab nicht mehr in lebenden Exemplaren zur Verfügung standen, und bei meinen in diesem Jahr begonnenen Zuchtreihen unter verschiedenen Umweltseinflüssen nur ungekielte Schnecken und solche mit gekielter Schale ohne Borsten verwendet wurden.

Bei den vom Sommer 1939 bis zum Frühjahr 1945 durchgeführten Zuchtversuchen mit *Potamopyrgus* sollte die Einwirkung einzelner Umweltsfaktoren auf die Gestaltung der Schale untersucht werden, und zwar wurden die Tiere gezüchtet 1) in verschiedenem Salzgehalt, 2) in fließendem und stehendem Wasser, 3) in verschiedenen pH-Bereichen, 4) in verschiedenen Temperaturen und 5) unter verschieden reichlicher Ernährung.[3])

Recht bald ließ sich der Einfluß von Temperatur und Ernährung auf die Tiere ermitteln. Je geringer die Wassertemperatur wird, desto langsamer wachsen unter sonst gleichbleibenden Verhältnissen die jungen Schnecken heran, bis sie endlich bei allzu niedrigen Temperaturen das Wachstum vollständig einstellen. Die Tragzeit der durch die Schale des Muttertieres hindurch sichtbaren Embryonen wird durch niedrige Temperaturen verlängert und das Absetzen der Jungen bei Kälte zuletzt ganz eingestellt. Bringt man die Tiere wieder in wärmeres Wasser, so hören die Hemmnisse auf und die Lebensfunktionen rollen wieder normal ab. Die noch nicht ausgewachsenen Schnecken wachsen weiter wie andere Tiere, die stets in dem wärmeren Wasser gehalten worden sind, und sie erreichen auch dieselbe Größe, nur je nach der Zeit, während der sie in kühlerem Wasser gehalten wurden, entsprechend später. Es kann also die Lebensdauer der Schnecken willkürlich verlängert werden, wenn man in der Zeit ihres Wachstums zeitweise dieses infolge Herabsetzung der Wassertemperatur verzögert. Auch die Entwicklung der Embryonen im mütterlichen Organismus wird nach einer Kälteperiode in wärmerem Wasser wieder fortgesetzt und die Jungen in derselben Größe geboren wie bei den ständig in dieser Wassertemperatur gehaltenen Schnecken. Umgekehrt ist *Potamopyrgus* gegenüber höheren Wassertemperaturen recht unempfindlich, was bei der ursprünglich tropischen Art allerdings wenig verwunderlich ist. Die Widerstandsfähigkeit ist verschieden je nach den Wassertemperaturen, in denen die Tiere vorher längere Zeit gelebt hatten; trotz langsamer,

---

[3]) Um die Zahl der Wasserbecken in erträglichen Grenzen zu halten, wurde dort, wo die Tiere in Wasser der gleichen Beschaffenheit leben sollten, weitgehend von den sich bereits bei meinen Lymnaeiden-Zuchten bewährten Käfigen Gebrauch gemacht. Diese haben die Gestalt eines Würfels, 3 Seiten aus feinem Metalldraht, eine als Beobachtungsfenster dienende Seite aus Glas, einen festen Boden und einen aufklappbaren, mit Luftlöchern versehenen Deckel. Sie können in größerer Anzahl in die mit Wasser gefüllten Becken eingehängt werden, mit dem Beobachtungsfenster gegen die Glaswand.

tagelanger Gewöhnung können die zuerst im Kalten gehaltenen Schnecken nicht solche Wärme ertragen wie solche, die schon einige Zeit in wärmerem Wasser gehalten worden waren. In Behältern am Sonnenfenster des Laboratoriums gediehen die Zuchten gut und die im Sommer hohe Wassertemperatur schien den Tieren förderlich zu sein, wenn sonst ungünstige Begleiterscheinungen wie etwa Sauerstoffmangel infolge starker Fäulnisvorgänge vermieden wurden. Eine Beeinflussung der Schnecke in ihrer endgültigen Größe oder in der Gestalt der Schale durch die Temperatur war nicht festzustellen.

Die Ernährung von *Potamopyrgus* als Detritusfresser ist nicht schwer. Dadurch, daß man das Becken häufig reinigt und ohne Pflanzen hält, ist leicht ein Nahrungsmangel bei den Schnecken zu erreichen. Sie kriechen sich dann besonders häufig gegenseitig auf die Schalen, um diese nach Genießbarem abzuweiden. Nahrungsmangel erzeugt Zwergwuchs; nur ist bei den an sich schon kleinen Tieren ein Zurückbleiben im Größenwachstum nicht so auffällig wie bei großen Arten. In der sonstigen Entwicklung, vor allem im Beginn der Fortpflanzung, konnte gegenüber reichlich ernährten Schnecken unter sonst gleichen Bedingungen kein Unterschied festgestellt werden.

Da ein Unterschied in der Temperatur und Nahrungsmenge anscheinend auf die Kielbildung keinen unmittelbaren Einfluß ausübte, wurden diese Versuchsreihen nicht weiter fortgesetzt und Zuchten später allein unter Änderung der anderen 3 genannten Umweltsfaktoren durchgeführt. Es wurden Schnecken in reinem Süßwasser gehalten, ferner in Brackwasser von 3‰, 8‰, 12‰ und 17‰ Salzgehalt[4]). In der Salzkonzentration von 17‰ gediehen die Tiere nicht gut; die Sterblichkeit war größer und die Zahl der Jungen geringer als in salzärmerem Wasser. Die Schnecken blieben außerdem im Wachstum zurück und erreichten nur Größen von kaum mehr als 3,5 mm Schalenhöhe. Noch höhere Salzkonzentrationen im Wasser wurden nicht ertragen, und offenbar ist 17‰ etwa die Grenze für *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. Smith im Ertragen eines Salzgehaltes im Wasser. In dem Brackwasser von 12‰ und darunter gediehen die Schnecken aber ebenso wie im Süßwasser ausgezeichnet, und ein Unterschied war dabei nicht festzustellen. Eine merkliche Größenreduktion war ebenfalls nicht wahrzunehmen.

Auch in fließendem und stehendem Wasser kam *Potamopyrgus* gleich gut fort; es war nur Sorge zu tragen, daß den Tieren in den Behältern mit Durchstrom hinreichend Nahrung zur Verfügung stand. Doch war vielleicht zu beobachten, daß die Tiere in stehendem Süßwasser im Sommer empfindlicher gegen Sauerstoffmangel bei starker Erwärmung des Wassers waren und darauf durch Hinauskriechen an den Wänden über den Wasserspiegel reagierten; bei den im Brackwasser gehaltenen Tieren war das mit zunehmendem Salzgehalt weit weniger der Fall.

---

[4]) Die bezeichneten Konzentrationen wurden durch Auflösung eines künstlichen Seesalzgemisches in destilliertem Wasser hergestellt.

[5]) Es wurde stets mit ungepuffertem Wasser gearbeitet, denn bei dem Zusatz von Puffergemischen sind neben den H-Jonen doch auch deren andere Jonen von Wirkung auf die Tiere. Bei der Anwendung ungepufferter Lösungen sind allerdings gewisse Schwankungen im pH-Wert nicht zu vermeiden, weshalb das Wasser ständig überwacht werden muß. Die Kohlensäure läßt sich unter Anwendung von Durchlüftung beseitigen.

Zur Ermittlung der Einwirkung verschiedener pH-Werte auf *Potamopyrgus* wurden Tiere bei einem pH von annähernd 6,5, 7,5, und 8,5 gehalten[5]). Zweifellos liegen die für die Schnecke optimalen Verhältnisse in alkalischem Wasser; dabei dürften die beiden gewählten pH-Werte der Art gleich förderlich sein. Bei einem pH-Wert von annähernd 6,5 gediehen dagegen die Zuchten anscheinend nicht ganz so gut, denn die Tiere wiesen eine gewisse Zunahme der Sterblichkeit auf.

Auch die Zuchten von *Potamopyrgus* unter Staffelung des Salzgehaltes im Wasser, in fließendem und stehendem Wasser, sowie unter verschiedenen pH-Werten brachten zunächst allein Jungtiere mit ungekielter Schale, und erst später traten manchmal unter gewissen Verhältnissen Schnecken mit gekielter Schale auf. G. C. Robson hatte ebenfalls die Art unter verschiedenen Umweltseinflüssen gezüchtet (3, Part II, S. 155) und dabei stets bei der Nachzucht ungekielte Schalen erhalten. Es ergab sich im Verlauf meiner Zuchtreihen, daß Exemplare mit gekielter Schale nur auftraten, wenn verschiedene günstige Faktoren zusammentrafen. Darin, daß G. C. Robson die einzelnen Faktoren nicht kombinierte, ist wohl der Grund zu suchen, weshalb er niemals Tiere mit gekielter Schale in seinen Zuchten erhielt. Nachdem das erkannt war, wurde planmäßig in dieser Richtung gearbeitet.

Gekielte Schalen traten in meinen Zuchten von *Potamopyrgus* unter folgenden Bedingungen auf. Es stand reichlich Futter zur Verfügung; das Wasser hatte warme Sommertemperaturen in einem sonnigen Laboratorium, und der pH-Wert des Wassers war stets alkalisch. In Süßwasser fanden sich gekielte Exemplare nur bei fließendem Wasser, in Brackwasser dagegen auch bei stehendem. Die Kielbildung war in allen Fällen nicht sehr stark ausgeprägt, doch deutlich erkennbar. Schnecken mit Borsten auf der Schale wurden nie erzielt. Für die Entstehung des Kieles war es gleichgültig, ob die Muttertiere gekielte oder ungekielte Schalen hatten; in einigen Fällen war auch von ungekielten Schnecken, die in 3 Generationen ungekielt gezüchtet waren, die Nachkommenschaft auf einmal gekielt. Bemerkenswert ist aber, daß unter bestimmten Umweltsfaktoren nicht die gesamte *Potamopyrgus*-Nachzucht einheitlich gekielt oder ungekielt war, was man eigentlich erwarten sollte, wenn die Kielbildung phänotypisch bedingt ist. Zwar war die Nachkommenschaft eines Einzeltieres ziemlich einheitlich; doch selbst dabei traten innerhalb der Fälle einer Erzeugung von Nachzucht mit gekielter Schale neben solchen Tieren auch einzelne mit ungekielten Schalen auf oder auch welche, auf denen eine Kielbildung kaum erkennbar war. Umgekehrt fanden sich aber in der Tochtergeneration einer Schnecke nie vereinzelte gekielte Exemplare neben einer Mehrzahl von ungekielten; auch kamen nie gekielte und ungekielte Schalen gleichmäßig gemischt in der Nachzucht eines Tieres vor. Selbst unter denjenigen Umweltsbedingungen, unter denen Schnecken mit gekielter Schale erzeugt wurden, brachte die Mehrzahl der Tiere ungekielte Nachkommenschaft. Naturgemäß mußte man die neugeborene Brut erst heranwachsen lassen, um über die Kielbildung entscheiden zu können. Dabei traten durch Absterben einzelner Jungtiere gewisse Ausfälle am Bestand ein; doch wird dadurch das Zahlenverhältnis gekielter zu ungekielten Schalen wohl kaum verändert worden sein, denn eine größere Sterblichkeit von Schnecken mit gekielter oder ungekielter Schale wurde nirgends beobachtet.

Auf diesem Stadium wurden die Zuchten ein Opfer des Krieges; die Untersuchungen konnten daher nicht zu Ende geführt werden. Obwohl also durch sie die Frage nach der Bildung eines Kieles auf der Schale von *Potamopyrgus* nicht endgültig geklärt werden konnte, werden die Ergebnisse doch veröffentlicht, da nicht feststeht, ob und wann ich derartige Zuchten wieder aufzunehmen in der Lage bin. Es wäre daher zu begrüßen, wenn von anderer Seite die Untersuchungen an diesem sehr geeigneten Objekt fortgeführt werden könnten. Die bereits gemachten Beobachtungen dürften wohl die erste Anlage neuer Zuchten erleichtern.

Nach den bisher erzielten Ergebnissen ist wohl auf eine phänotypische Entstehung der Kielbildung auf der Schale von *Potamopyrgus* zu schließen, trotzdem es nicht gelang, unter bestimmten Umweltsfaktoren stets gekielte Schalen zu erzeugen. Die vorliegenden Ergebnisse scheinen es mir jedoch wahrscheinlich zu machen, daß gekielte Formen unter optimalen Umweltsbedingungen ausgebildet werden. Üppige Ernährungsverhältnisse, zusagende Wärme des Wassers und die für den Stoffwechsel der Schnecken günstige Beschaffenheit des Wassers durch Lage im alkalischen pH-Bereich dürften darauf hindeuten. Doch scheint das allein nicht zu genügen, um gekielte Schalen entstehen zu lassen, wenigstens in der Gefangenschaft nicht. Die auffällige Tatsache, daß gekielte Exemplare in fließendem Wasser, nie aber in stehendem Süßwasser auftraten, führt zu der Annahme, daß eine reichliche Sauerstoffversorgung notwendig ist, um einen erhöhten Stoffwechsel zu unterhalten; dieser wirkt sich dann in der Ablagerung vermehrten Baustoffes für die Schale aus, die als ursprünglich zu beseitigende Stoffwechselabbauprodukte zu werten sind. Eine solche Vermutung wird auch durch die Beobachtung gestützt, daß in stehendem Brackwasser Schnecken mit gekielter Schale vorkamen. In salzhaltigem Wasser ist nämlich die Sauerstoffversorgung wegen der geringeren Arbeitsleistung zur aktiven Osmoregulation erleichtert und die Tiere kommen mit weniger Sauerstoff aus. So befinden sich auch die Freilandvorkommen von *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH im Binnenland vorzugsweise in fließendem, seltener in stehendem Wasser, während die Art an der Küste auch in stehendem Brackwasser häufig ist; die Neritide *Theodoxus (Theodoxus) fluviatilis* L. ist gar im Süßwasser gänzlich auf das bewegte Wasser von Flüssen und Seen beschränkt, lebt an der Meeresküste aber auch in stehenden Brackwassertümpeln. So mögen bei den Versuchen für *Potamopyrgus* in stehendem Brackwasser noch günstige Verhältnisse in bezug auf die Sauerstoffversorgung vorhanden gewesen sein, während das bei stehendem Süßwasser nicht mehr der Fall war.

Das Auftreten einzelner Exemplare mit ungekielter Schale oder mit besonders schwacher Kielbildung in der Nachkommenschaft einer Schnecke mit sonst gekielten Schalen ist vielleicht so zu erklären, daß es sich um vereinzelte schwächliche Stücke gehandelt hat, wie sie auch sonst innerhalb der Brut recht verschiedener Tiere auftreten können; dann hätte selbst das Zusammentreffen mehrerer günstiger Umweltsfaktoren nicht ausgereicht, um die einzelnen Kümmerlinge zur Kielbildung zu veranlassen. Die Weiterzucht gerade solcher Tiere konnte nicht mehr durchgeführt werden. Leider konnten auch keine Zuchten mit gemischt gekielten und ungekielten Tieren erreicht werden, die vielleicht Grenzfälle darstellen. Im Freiland kommen doch vielerorts solche gleichmäßig gemischten Bestände vor, während an anderen Stellen die eine oder andere Form überwiegt oder gar allein zu finden

ist. Gegen die hier geäußerte Erklärung spricht auf alle Fälle die Tatsache, daß sowohl im Freiland wie im Laboratorium mitunter bei günstigen Ernährungsverhältnissen besonders große, stattliche Tiere von *Potamopyrgus* auftreten, ohne daß auf ihren Schalen eine Spur von einem Kiel zu beobachten ist. Doch reicht vielleicht die üppige Nahrung allein auch im Freiland nicht aus, um eine Kielbildung der Schale hervorzurufen. Es sind also noch weitere Untersuchungen anzustellen, um die Frage der Kielbildung von *Potamopyrgus* einer befriedigenden Lösung zuzuführen. Vielleicht liegen analoge Verhältnisse vor wie in Seen, wo mitunter die Gastropoden und Lamellibranchier bestimmte Skulpturen auf der Schale auszubilden pflegen.

Da nach meinen Untersuchungen Schnecken mit gekielter Schale offensichtlich unter optimalen Umweltsbedingungen auftreten, stehen meine Ergebnisse im Gegensatz zu denen meines verehrten, inzwischen verstorbenen Freundes A. E. BOYCOTT, der annahm, daß gerade ungünstige Umweltsfaktoren das Auftreten gekielter Schnecken begünstige (2, S. 232, 234). Die von ihm als ungünstig angesehenen Verhältnisse dürften aber tatsächlich anders zu beurteilen sein. So halte ich die teilweise von A. E. BOYCOTT verwendeten und als ungünstig angesehenen Behälter mit niedrigem Wasserstand und großer Wasseroberfläche gerade für besonders geeignet, da für die in fließendem besser als in stehendem Süßwasser gedeihende Art das Wasser durch die große Oberfläche immerhin sauerstoffreicher war als in den Behältern mit kleinerer Wasseroberfläche und höherem Wasserstand. In Becken letzterer Beschaffenheit ist sogar oft die Sterblichkeit der Tiere ziemlich hoch. Vielleicht liegt in der verschiedenartigen Beurteilung der zur Zucht verwendeten Wasserbecken der Grund für diese gegensätzliche Auffassung zwischen A. E. BOYCOTT und mir. Allerdings erhielt ich bei der Haltung von Schnekken mit gekielter Schale in flachen Schüsseln, welche Versuche ich zur Wiederholung von A. E. BOYCOTT's Zuchten anstellte, ausschließlich ungekielte Nachzucht; anscheinend waren darin sonst die Lebensbedingungen für die Tiere nicht günstig genug.

Nachdem meine Zuchtversuche mit *Potamopyrgus* bereits abgebrochen und die Ergebnisse in dem Text dieser Arbeit zusammengefaßt waren, erhielt ich Kenntnis von einer neuen Veröffentlichung über weitere Zuchtversuche mit dieser Schneckenart. Es handelt sich um die Arbeit von T. WARWICK (8), der seine Zuchtversuche mit *Potamopyrgus* teilweise im Freiland durchgeführt hat. Da meine Zuchten früher angelegt waren und die Versuchsanordnungen daher ohne Kenntnis von T. WARWICK's Arbeit getroffen waren, ferner auch zur Zeit für mich keine Möglichkeiten bestehen, noch durch Aufnahme von neuen Versuchsreihen auf T. WARWICK's Beobachtungen einzugehen, wird zu seinen Ansichten erst hier am Ende meiner Arbeit Stellung genommen. T. WARWICK hatte bei Christchurch in der südenglischen Grafschaft Hampshire ein Gewässer gefunden, in dessen Süßwasserteil *Potamopyrgus* nur ungekielt vorkam, während in seinem Brackwasserabschnitt die Art in der mit Borsten besetzten Schalenform allein zu finden war. Die mit Borsten auf der Schale versehenen Tiere von dort ergaben 1943 in einem Behälter, der mit Brackwasser mit einem Salzgehalt von 1,75‰ und veralgten Steinen vom Fundort versehen war, eine Nachzucht, die ausnahmslos den Eltern glich. Ungekielte Schnecken und solche mit Borsten, gleichzeitig unter denselben Verhältnissen in Brackwasser gezogen, brachten eine Nachkommen-

schaft, die aus ungekielten und mit Borsten versehenen Tieren gemischt war. Im Jahr 1944 wurden diese Versuche wiederholt und außerdem die Zuchttiere in Käfigen am Fundort im Fluß versenkt gehalten. Nach der Nachzucht zu schließen, wurde die Kielbildung offenbar nicht durch das Brackwasser hervorgerufen. T. WARWICK macht das Vorkommen oder Fehlen der am Fundort wachsenden Algen für die Kielbildung verantwortlich. Er hält die Form von *Potamopyrgus* mit ungekielter und gekielter Schale für Genotypen. Die Kielbildung soll durch die anwesenden Algen induziert und in dem Grad ihrer Ausprägung durch die Intensität dieser Einwirkung verursacht sein. Der Einfluß der Algen muß nach T. WARWICK während der ersten 5 Wochen nach Geburt der Schnecke erfolgt sein; dementsprechend baut dann die Schnecke für die Dauer des Wachstums ihre Schale weiter, und spätere Veränderungen in der Umwelt hatten keine Wirkung mehr auf die Ausbildung eines Kieles, welch letzteres ich durch meine Versuche bestätigen kann. Im Süßwasser sollen die den Kiel induzierenden Algen nur eine beschränkte Lebensdauer besitzen. Damit will T. WARWICK erklären, daß frühere Züchtungsversuche im Laboratorium fast ausschließlich Schnecken mit ungekielter Schale gebracht haben.

Diese Ansicht T. WARWICK's, daß gewisse Algen die Kielbildung bei *Potamopyrgus* induzieren, erscheint reichlich hypothetisch. Wenn die Algen im Süßwasser schlechter gedeihen, so müßten im allgemeinen im Freiland gekielte Exemplare von *Potamopyrgus* im Süßwasser seltener sein als im Brackwasser; das ist offensichtlich nicht der Fall, und Populationen mit stark markiertem Kiel und solche mit stattlicher Ausbildung von Borsten finden sich auch im Süßwasser. Daß T WARWICK in Wasser mit reichlichem Algenwuchs eine besonders starke Ausbildung gekielter Schnecken erhielt, erkläre ich nach meinen Versuchen dadurch, daß die assimilierenden Algen einen erheblichen Reichtum an Sauerstoff im Wasser bewirkten, wodurch die Tiere unter optimalen Verhältnissen lebten. Das war umsomehr der Fall bei denjenigen Versuchen, wo die Tiere im Brackwasser gehalten wurden, die Atmung und die damit verbundene Arbeitsleistung also schon wegen des Salzgehaltes im Wasser für die Schnecken erleichtert waren. Die Versuchsreihen T. WARWICK's sind zweifellos sehr bedeutsam; nur seine Ergebnisse möchte ich anders erklären. Die Algen haben meines Erachtens erst durch ihre Anwesenheit dazu beigetragen, daß für die Schnecken optimale Verhältnisse entstanden, nicht aber selbst die Kielbildung induziert.

Anschließend möchte ich an dieser Stelle einige nicht zutreffende Angaben richtigstellen, durch die, in Zusammenhang mit meinem Vortrag auf dem 11. Internationalen Zoologen-Kongreß 1930 zu Padua, U. STEUSLOFF irrtümlicherweise eine Ansicht von mir wiederzugeben glaubte (7). Ich gehe aus dem Grunde darauf ein, weil der Kongreßbericht (1) unter den deutschen Malakozoologen anscheinend wenig bekannt ist und sogar brieflich bei mir angefragt wurde, ob ich diese von U. STEUSLOFF bei mir angenommenen Anschauungen tatsächlich vertäte. In Verbindung mit der Auffindung von Schalen von *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH, bei denen die Kielbildung nicht auf das Periostrakum beschränkt ist, sondern auch auf die Kalkschicht übergreift, kommt U. STEUSLOFF zu der Feststellung: „Jedenfalls ist es nicht angängig, als Unterscheidungsmerkmal der Gattungen *Hydrobia* und *Potamopyrgus* den Kalk-Kiel zu verwenden" (7, S. 84). Das hat auch niemand getan, und es ist jetzt wohl

auch allgemein bekannt, wie wenig Kielbildungen auf Gastropodenschalen systematisch zu verwerten sind. Ich bemerkte in diesem Zusammenhang: „Kielbildungen treten denn auch bei verschiedenen Gattungen der Hydrobiidae auf, ohne Verwandtschaftsbeziehungen zu dokumentieren" (1, S. 264). Bei der Besprechung der einzelnen Merkmale von *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* A. E. SMITH mußte ich aber auch die auffällige, bei dieser Schnecke nicht selten auftretende Kielbildung erwähnen, denn durch diese unterscheidet sie sich äußerlich stark von den rezenten europäischen Arten von *Hydrobia* HARTMANN, in welche Gattung sie bisher gestellt wurde. Ich wies jedoch darauf hin, daß bei der Gattung *Hydrobia* HARTMANN ebenfalls Kielbildungen auf der Schale vorkommen können, wie beispielsweise bei der tertiären *Hydrobia wenzi* O. BOETTGER, bei welcher fossilen Art allerdings ein Kalkkiel vorhanden ist; bei *Potamopyrgus (Pyrgophorus) crystallinus jenkinsi* E. A. SMITH war damals das Übergreifen der Kielbildung auf die Kalkschicht noch nicht beobachtet worden. Innerhalb der Gattung *Potamopyrgus* STIMPSON wirkt dagegen die Ausbildung von Hautkielen und Borsten auf der Schale durchaus nicht fremdartig, denn bei dieser Gattung kommen solche Bildungen bei einer Reihe von Arten vor. Dieser Befund war jedoch nicht der Grund für die Eingliederung unserer Schnecke in die Gattung *Potamopyrgus* STIMPSON; das erfolgte vielmehr auf Grund anatomischer Verhältnisse, vor allem wegen des Baues der Radula. Übrigens sind derartige Untersuchungen auch von mir durchgeführt worden (1, S. 267), und die systematische Zuteilung erfolgte nicht „auf Grund anatomischer Untersuchungen von G. C. ROBSON", wie U. STEUSLOFF annimmt (7, S. 82).

Literatur.

1. BOETTGER, C. R. Artänderung unter dem Einfluß des Menschen. Atti dell' XI Congresso Internazionale di Zoologia, Padova 1930. — Arch. Zool. Ital. *16*, S. 250—283. Padova 1931.
2. BOYCOTT, A. E.: The inheritance of ornamentation in var. *aculeata* of *Hydrobia jenkinsi*, SMITH. — Proc. Malac. Soc. London. *18* (5), S. 230—234, Taf. 14. London 1929.
3. KRULL, H.: Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere. *60*, S. 399—464. Jena 1935.
4. ROBSON, G. C.: Parthenogenesis in the Mollusc *Paludestrina jenkinsi*. — British J. Exper. Biol. Part I. *1*, S. 65—78. London 1923. Part II. *3*, S. 149—160. London 1926.
5. SEIFERT, R.: Die Bodenfauna des Greifswalder Boddens. Ein Beitrag zur Ökologie der Brackwasserfauna. — Z. Morph. Ökol. Tiere. *34* (2), S. 221—271. Berlin 1938.
6. STEUSLOFF, U.: Bemerkungen zur *Paludestrina jenkinsi* E. A. SMITH. — Arch. Mecklenburg. Naturf. *1* (2), S. 7—13. Rostock 1924.
7. — — —: *Potamopyrgus crystallinus carinatus* J. T. MARSHALL mit Kalkkielen auf der Schale. — Arch. Moll. *71*, S. 82—86. Frankfurt a. M. 1939.
8. WARWICK, T.: Inheritance of the Keel in *Potamopyrgus Jenkinsi* (SMITH). — Nature. *154*, S. 798—799. London 1944. (Abgedruckt in J. of Conch. *22* (8), S. 206—207. London 1946).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Molluskenkunde

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: 77

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

Artikel/Article: Hinweise zur Frage der Kielbildung auf der Schale der Wasserschnecke Potamopyrgus crystallinus jenkinsi (E. A. Smith.) 63-72