

Ann. Naturhist. Mus. Wien	94/95	B	187–192	Wien, 1993
---------------------------	-------	---	---------	------------

Die Bruttasche von *Melanoides tuberculata* (O. F. MÜLLER) (Gastropoda: Thiaridae)

Von VERENA STAGL¹⁾

(Mit 1 Tafel)

Manuskript eingegangen am 13. November 1992

Zusammenfassung

Melanoides tuberculata (O. F. MÜLLER 1774), eine vivipare Gastropoden-Art, war im Thermalwasser des Warmbaches von Warmbad Villach in Kärnten ausgesetzt worden. Die Fortpflanzung dieser Population erfolgte ausschließlich parthenogenetisch, es konnten nur Weibchen gefunden werden. Die Bruttasche ist nicht gekammert, ihr Nährephithel ist lediglich gefaltet und bildet solcherart, zur Oberflächenvergrößerung, Nischen. Embryonen, vom Ovum mit bereits abgeschnürten Polkörperchen über Veligerstadien mit einem zweilappigen Velum, bis zu geburtsreifen Kriechstadien, bewegen sich frei in dieser. Es besteht kein Zweifel, daß diese Schnecke von marinen Vorfahren abstammt.

Summary

Melanoides tuberculata was released in the thermal water of the Warmbach in Warmbad Villach, Kärnten. This population was found to be entirely female, reproducing parthenogenetically. The brood pouch is large, not divided in chambers, its epithelium, which has a nutritive function, is folded. In the brood-pouch the embryos can move actively. They develop from oocytes over a veliger stage into juveniles with 4 to 6 shell whorls. Without any doubt *Melanoides tuberculata* is descended from marine ancestors.

Einleitung

Von *Melanoides tuberculata*, einer weltweit vorallem in den Tropen und Subtropen verbreiteten Schnecke, sind sowohl parthenogenetische wie heterosexuelle Populationen bekannt. Die Weibchen sind vivipar. Oocyten reifen im Ovar heran und gelangen von dort im Stadium des Keimbläschens über den Oviduct in eine Flimmerrinne. Diese führt direkt über den Bruttaschenporus zum -gang, der sich in die mit einer Flüssigkeit erfüllten Bruttasche eröffnet. In dieser, ihr Epithel ist durch sezernierende Zellen zu einem Nährephithel umfunktioniert, entwickeln sich Embryonen bis zur Geburtsreife (u.a. RAMAMOORTHY 1949, 1950, STARMÜHLNER 1969, BERRY & KADRI 1974, TROCHE 1978).

¹⁾ Anschrift der Verfasserin: VERENA STAGL, Naturhistorisches Museum Wien, 3. Zoologische Abteilung, Burgring 7, 1014 Wien, Österreich.

Beim vergleichenden Literaturstudium fallen unterschiedliche Beschreibungen des gesamten Genitaltraktes und der Fortpflanzungsbiologie auf, doch soll in dieser Arbeit nur auf die Bruttasche eingegangen werden.

Für diese Untersuchungen wurden nur Schnecken aus der Population des Warmbaches in Warmbad Villach, wo sie Anfang der 50er Jahre ausgesetzt worden waren, herangezogen. Dort hatte sich eine besonders dichte, ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzende Population gebildet, die jedoch leider Anfang der 80er Jahre durch einschneidende Umweltveränderungen vernichtet worden war.

Material und Methode

Aufgesammelt wurde zwischen 1974 und 1976. Die Tiere wurden meist gleich nach ihrer Entnahme aus dem Warmbach in 70% Alkohol oder Bouin fixiert, einige allerdings waren vor der Fixierung durch geringe Mengen von Nembutal (Schlafmittel, Firma Abbot) betäubt worden, damit sie in ausgestrecktem Zustand untersucht werden konnten. Für die histologische Untersuchung wurden die Tiere über eine aufsteigende Alkoholreihe und Methylbenzoat mit Celloidin als Zwischenmedium, in Benzol und Paraffin gebracht und eingebettet (Methode nach ADAM & CIHAK 1964). Die Schnittserien von $6\mu\text{m}$ – $9\mu\text{m}$ wurden entweder mit Hämalun-Eosin, mit der Azan Färbung nach HEIDENHAIN, mit der Trichromfärbung nach GOLDNER oder der Eisenhämatoxylin-Picrofuchsin Färbung nach VAN GIESON gefärbt.

Ergebnisse

Die Bruttasche dehnt sich, in Abhängigkeit von der Zahl und Größe der Embryonen, die sie beinhaltet, in die Mantelhöhle vor. Bei Sektionen sind nach dem Eröffnen der Mantelhöhle die Embryonen von außen nur im hintersten Teil gut sichtbar, da dort ein dünnes, fast durchsichtiges Häutchen die Bruttasche umgibt. In der vorderen Hälfte hingegen ist der Mantelhöhlenboden wesentlich stärker entwickelt und mit schwarzen Flecken pigmentiert, sodaß von außen lediglich die Schalen größerer Embryonen durch ihr Vorwölben zu erkennen sind.

Vorne endet die Bruttasche zwischen den Ansatzstellen der Tentakel, also dorsal des Cerebralganglions und des Ösophagus mit den Speicheldrüsen, bis wohin auch, im ausgestreckten Tier, die Manteldachfortsätze reichen. Die Bruttasche verbleibt daher stets unter dem Manteldach. Nach hinten breitet sie sich bis zum Bereich des Pericards und dem vordersten, spitzzulaufenden Teil der Niere aus. Seitlich erstreckt sie sich bis zu den Mantelrandkanten, nur rechts bleibt in der ersten Hälfte ein Bindegewebsstreifen ausgespart, durch den der Bruttaschengang verläuft.

Die Bruttasche ist ein einheitlicher, ungekammerter Raum, dessen Wand gefaltet ist und so zahlreiche, verschieden große Einbuchtungen bildet, die vom eigentlichen Lumen der Bruttasche nicht abgeschlossen sind (siehe Tafel 1). Die Oberfläche des Bruttaschenepithels wird somit wesentlich vergrößert. An den Seiten finden sich mehr solcherart entstandene Nischen als dorsal und ventral. Im er-

sten Drittel der Bruttasche, vor dem Abgang des Bruttaschenganges, ist die Bruttaschenwand weniger gefaltet, die Nischen sind größer und in kleinerer Zahl vorhanden als im hinteren Teil. In größeren Nischen können sich wiederum durch Auffaltung kleinere „Nebennischen“ bilden. In älteren Tieren kann sich die Bruttaschenwand auf Grund des fortlaufenden Wachstums der Bruttasche stärker falten als das bei jüngeren Tieren möglich ist. Bei der Betrachtung einzelner histologischer Querschnitte durch die Bruttasche entsteht der Eindruck abgetrennter Bezirke innerhalb des Brutraumes, da oftmals einzelne Nischen ohne deren Verbindung zum zentralen Raum getroffen werden. Nur die Untersuchung vollständiger Schnittserien und die Rekonstruktion derselben, kann ein genaues Bild der räumlichen Verhältnisse geben. Die geringere Größe der Bruttasche bei jüngeren Adulten wird nur durch deren kleineren Körper und nicht durch unvollständige Entwicklung bewirkt.

In den Bruttaschen war niemals eine Oocyte im Keimbläschenstadium zu sehen, die frühesten Embryonalstadien, die hier gefunden worden waren, waren Oocyten nach den Reifeteilungen mit bereits zwei abgeschnürten Polkörperchen; ihre Form ist annähernd kugelig (mit einem Durchmesser von $80\mu\text{m}$), zahlreiche Dotterpartikelchen sind vorhanden. Das Velum der Veligerstadien ist klein und bilob, der Eingeweidesack bildet einen Umgang.

Kriechstadien gleichen mit Ausnahme der noch unterentwickelten Gonade den Adulttieren. Embryonen mit vier Umgängen, ab einer Schalenhöhe von 17 mm und einer Schalenbreite von 9 mm, sind geburtsreif. Im Sand des Warmbaches konnten weder kleinere lebende Jungen noch kleinere Leerschalen gefunden werden. Die größten Kriechstadien maßen 4 mm in der Schalenhöhe, 1,5 mm in der Schalenbreite und wiesen 6 Schalenumgänge auf. Am häufigsten waren aber Kriechstadien mit 5 Windungen und einer Schalenlänge von über 2 mm.

Die Lage der Embryonen in der Bruttasche ist durchaus nicht als stabil zu bezeichnen. Bei einem lebenden Tier dessen Schale des ersten Umganges vorsichtig entfernt worden war, konnten unter dem Stereomikroskop Embryonen in Bewegung gesehen werden. Auch lassen sich in den Bruttaschen von Tieren, die vor dem Fixieren langsam betäubt worden waren, Embryonen in typischer Bewegungsstellung erkennen. Während Veligerlarven sich mit Hilfe ihrer Velarcilien bewegen, können sich Kriechstadien durch ihren Fuß am Bruttaschenepithel oder an den Schalen anderer Kriechstadien kriechend fortbewegen. Nur bei großen Embryonen mit Schalen von vier und mehr Umgängen ist die Bewegungsmöglichkeit durch die engen räumlichen Verhältnisse stark eingeschränkt. Stadien des Ovums schließlich werden passiv durch andere Embryonen bewegt. Dotterpartikelchen im Magen von Kriechstadien lassen erkennen, daß frühe Embryonalstadien von größeren Embryonen gefressen werden. Freie Dotterpartikelchen fanden sich weder im Ovar, noch im Oviduct, in der Flimmerrinne oder in der Bruttasche selbst.

D i s k u s s i o n

Die Bruttasche stellt einen eigenständigen Raum dar, in dem sich Embryonen bis zur Geburtsreife entwickeln. In der Literatur (u.a. RAMAMOORTHY 1950, STAR-

MÜHLNER 1969, BERRY & KADRI 1974, PACE 1973, TROCHE 1978, RAJNI & NAGABHUSHANAN 1980) wurde sie als ein, durch Gewebelamellen in Kammern unterteilter Raum beschrieben. Histologische Befunde und die Lage der Embryonen in den verschiedensten Entwicklungsstufen zeigen, daß es sich aber um einen einheitlichen, ungekammerten Brutraum handelt. Embryonen bewegen sich frei in diesem, schon die frühesten Stadien sind überall zu finden. Die Schalen der großen geburtsreifen Kriechstadien hätten in einzelnen Kammern keinen Platz, sie reichen oft von vorne bis ins letzte Drittel der Bruttasche.

Die Bruttaschen der Viviparidae (FIORONI 1971) sind uterinen Ursprunges, sie dienen den Embryonen lediglich als Schutzraum. Die Bruttaschen der Thiaridae hingegen sind ectodermal (LAMY 1928, HOUBRICK 1987) und können auch zu einem Teil die Ernährung der Embryonen übernehmen. Das Vorhandensein eines, durch sezernierende Zellen zu einem Nährepithel umgewandelten Bruttaschenepithels, eine für die Thiariden charakteristische Bildung, steht auch für RAMAMOORTHY (1949, 1950, 1955), STARMÜHLNER (1969), BERRY & KADRI (1974), TROCHE (1978) und RAJNI & NAGABHUSHANAN (1980) außer Frage. Da offensichtlich die Nährzellen des Bruttaschenepithels nicht den Nahrungsbedarf der Kriechstadien decken, müssen Embryonen aber auch ihre „Geschwister“ fressen können.

Für MORRISON (1954) ist die nahe Verwandtschaft zwischen den marinen Planaxiden und den im Süßwasser lebenden Thiariden durch die ähnliche Ausbildung der Bruttaschen bewiesen. HOUBRICK (1987) stellt diese Behauptung zur Diskussion, da das stark bewimperte Bruttaschenepithel der Planaxiden sich zu krass unterscheidet vom Nährepithel der Thiariden.

Das Ausbrüten der Jungen in der Bruttasche bis hin zu Kriechstadien kann aber als eine Antwort auf den bevorzugten Lebensraum der Thiariden, den schwach fließenden Gewässern, erklärt werden. Dort haben nur Kriechstadien, die sich in den Sand eingraben und am Untergrund kriechen können, eine Überlebenschance. Die marinen Planaxiden jedoch können lecithotrophe oder planktonotrophe Veligerlarven entlassen.

Aber auch bei Thiariden, die in stehenden Gewässern leben, sind freie Veligerlarven gefunden worden. So schreibt SUNG IK DING (1968) in Singapore, wo *Melanoides tuberculata* hauptsächlich in stehenden Gewässern vorkommt, von Neonaten (eine genaue Beschreibung liegt leider nicht vor), die unmittelbar nach ihrer Geburt zur Oberfläche schweben und erst, wenn sie größer sind, zu Boden sinken. Durch RAMAMOORTHY (1950) ist bekannt, daß das Bruttaschenepithel von *Melania (Stenomelania) crenulata* (DESHAYES 1838) keine Veränderung in Hinblick auf eine Ernährungsfunktion zeigt; auch diese Art entläßt freie Veligerlarven (SESHAJA 1940, STARMÜHLNER 1979), ihr Vorkommen wird als in den Flutrückstaugebieten der Küstenfließgewässer angegeben, also neben einem brackischen Milieu in einem fast stehenden Gewässer.

Für BOUVIER (1887), MOORE (1899), SUNDERBRINK (1929), MORRISON (1954) besteht kein Zweifel, daß die Thiariden von marinen Vorfahren abstammen. In der Folge haben Systematiker diese daher als einzige Süßwasserfamilie in die Überfamilie Cerithiacea gereiht (THIELE 1928, WENZ 1938, GÖTTING 1974).

Literatur

- ADAM, H. & CIHAK, G. (1964): Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 583 S.
- BERRY, A.J. & KADRI, ARBAIN BIN HAJI (1974): Reproduction in the Malayan freshwater cerithiacean gastropod *Melanoides tuberculata*. – J. Zool. London, **172**: 369–381.
- BOUVIER, E.L. (1887): Systeme nerveux, morphologie generale et classification des gasteropodes prosobranches. – Ann. Sci. nat. Zool., **7**(3): 510 pp, 19 plates.
- FIORONI, P. (1971): Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie. – Z. wiss. Zool. Leipzig, **182**: 263–394.
- GÖTTING, K.J. (1974): Malakozoologie. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 320 S.
- HOUBRICK, R.S. (1987): Anatomy, Reproductive Biology, and Phylogeny of the Planaxidae (Cerithiacea: Prosobranchia). – Smithsonian contributions to Zoology, **445**: 1–57.
- LAMY, E. (1928): La ponte chez le gastropodes Prosobr. – J. Conchyl. Paris, **72**: 25–52, 80–126.
- MOORE, J.E. S. (1899): On the divergent forms at present incorporated in the family Melaniidae. – Proc. Malacol. Society, **3**: 230–234.
- MORRISON, J.P.E. (1954): The relationships of old and new world Melanians. – Proc. of the United States National Museum, **103**(3325): 357–494, plate 2.
- PACE, G.L. (1973): The freshwater snails of Taiwan (Formosa). – Malac. Rev. Suppl., **1**: 1–118.
- RAJINI KHOT, R. & NAGABHUSHANAM, R. (1980): Reproductive biology of the Indian fresh water snail, *Melanoides tuberculatus*. – J. Zool. Soc. India, **32** (1&2): 71–81.
- RAMAMOORTHY K. (1949): The brood-pouch and nutrition of embryos in *Melanoides tuberculata*. – Proc. Ind. Sci. Cong., **36** (3): 157.
- (1950): The brood-pouch in the viviparous Melaniidae, *Melanoides tuberculata*. – J. Zool. Soc. India, **2** (1): 27–33.
- (1955): Studies in the embryology and development of some Melaniid snails. – J. Zool. Soc. India, **7** (1): 25–34, 8 figs.
- SESHAYA, R.V. (1940): A free larval stage in the life history of a fluviatile gastropod. – Curr. Sci., **9**: 331–332.
- STARMÜHLNER, F. (1969): Ergebnisse der Österreichischen Madagascar-Expedition. Die Gastropoden der Madagassischen Binnengewässer. Schale, Macro- und Microanatomie des Weichkörpers, Lebensraum und geographische Verbreitung. – Malacologia, **8** (1–2): 1–434.
- (1976): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Gastropoden pazifischer Inseln. Ergebnisse d. Österreichischen. Indopazifik-Expedition des 1. Zoologischen Institutes der Universität Wien. – Ann. Naturhist. Museum Wien, **80**: 473–656, 21 T.
- (1979): Distribution of Freshwater Molluscs in Mountain Streams of Tropical Indo-Pacific Islands (Madagascar, Ceylon, New Caledonia). – Malacologia, **18**: 245–255.
- SUNDERBRINK, O. (1929): Zur Frage der Verwandtschaft zwischen Melaniiden und Cerithiden. – Zeitschrift f. Morphologie u. Ökologie der Tiere., **14** (2): 261.
- SUNG IK DING (1968): Tolerance to various environmental conditions in a common aquatic snail *Melanoides tuberculata*. – Unpublished paper, University Singapore, 98 pages.
- THIELE, J. (1929): Handbuch der systematischen Weichtierkunde. – G. Fischer Verlag, Jena 1. Band, Teil 1, 376 Seiten und 2479 Abb.
- TROCHE, H. (1978): Untersuchungen über die Morphologie der Bruttasche von *Melanoides tuberculata* mit Experimenten zur Analyse der pränatalen Ernährung. – Unveröffentlichte Diplomarbeit, Münster, ca. 50 Seiten.
- WENZ, W. (1938): Gastropoda, in H. SCHINDEWOLF, Handbuch der Paläozoologie, **6**(1) Prosobranchia. – Bornträger, Berlin VII + 1639 Seiten.

Tafelerklärung

Tafel 1

Querschnitt durch den Vorderkörper einer adulten *Melanoides tuberculata*. Im Mantelhöhlenboden ist die Bruttasche mit Embryonen zu sehen.

