

## Neue Erkenntnisse zur Embryonalentwicklung der Spitzschlamm- schnecke *Lymnaea stagnalis* (LINNAEUS 1758) (Gastropoda, Lymnaeidae)

ROBERT STURM

**Abstract:** In the present contribution the embryonic development of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (LINNAEUS 1758) was submitted to a detailed investigation. For this purpose, eggs of the species were stored in natural pond water with an average temperature of  $25 \pm 0.2^\circ\text{C}$ , thereby applying a photoperiod of twelve hours. Duration of single developmental stages (1<sup>st</sup> to 6<sup>th</sup> cleavage, trochophore, veliger, pre-hatching) as well as embryonic growth rates were studied under the light-microscope. In general, duration of the whole embryogenesis amounts to  $12 \pm 1$  day, whereby cell cleavage can be considered as completed within the first 25 to 30 hours. The trochophore stage is marked by a duration of about 4-5 days, whereas the veliger and pre-hatching stage also take about 4 days. Within the entire time span of embryonic development the organism increases its size from  $0.180 \pm 0.015$  mm (2-cell stage) to  $1.330 \pm 0.025$  mm (pre-hatching stage). It is hypothesized that the embryogenesis of *L. stagnalis* is characterized by partly high motility of single stages.

**Keywords:** Embryogenesis, isolecithal eggs, cell cleavage, trochophore stage, veliger stage, pond snail

**Zusammenfassung:** Im vorliegenden Beitrag wurde die Embryonalentwicklung der Spitzschlamm-*Lymnaea stagnalis* (LINNAEUS 1758) einer detaillierten Untersuchung unterzogen. Zu diesem Zweck wurden die Eier der Spezies in natürlichem Teichwasser mit einer durchschnittlichen Temperatur von  $25 \pm 0.2^\circ\text{C}$  aufbewahrt, wobei eine Photoperiode von zwölf Stunden zur Anwendung gelangte. Die Dauer einzelner Entwicklungsstadien (1. bis 6. Zellteilung, Trochophora, Veliger, Vorschlüpfphase) sowie die embryonalen Wachstumsraten wurden unter dem Lichtmikroskop studiert. Generell lässt sich die Dauer der gesamten Embryogenese unter den festgesetzten Bedingungen mit  $12 \pm 1$  Tag beziffern, wobei das Zellteilungsstadium in den ersten 25 bis 30 Stunden als abgeschlossen erachtet werden kann. Das Trochophora-Stadium ist durch eine zeitliche Länge von ungefähr 4-5 Tagen gekennzeichnet, wohingegen das Veliger- und Vorschlüpfstadium ebenfalls etwa 4 Tage andauert. Innerhalb der gesamten Zeitphase der Embryonalentwicklung liegt eine Größenzunahme des Organismus von  $0,180 \pm 0,015$  mm (Zweizell-Stadium) auf  $1,330 \pm 0,025$  mm (Vorschlüpfstadium) vor. Es besteht die Annahme, dass die Embryogenese von *L. stagnalis* durch teilweise hohe Motilität einzelner Stadien charakterisiert ist.

### Einleitung

Die Spitzschlamm-*Lymnaea stagnalis* (auch Spitzhornschnecke oder Spitzhorn) (*Lymnaea stagnalis* (LINNAEUS 1758)) zählt mit einer Gehäusehöhe von bis zu 70 mm zu den größten heimischen Süßwassergastropoden (FALKNER 1990) und ist in ganz Europa mit Ausnahme der mediterranen Regionen verbreitet (JAECKEL 1953). In Deutschland und Österreich zeichnet sich diese Spezies durch eine nahezu flächendeckende Verbreitung in niedrigeren Lagen aus, während sie in gebirgigen Arealen nur sehr vereinzelt angetroffen werden kann (TURNER & al. 1998, GLÖER 2002, GLÖER & MEIER-BROOK 2002, STURM 2007, 2012). Als hauptsächliche Siedlungsräume des Spitzhorns gelten stehende oder langsam fließende Gewässer, wobei Habitate mit starkem Pflanzenbesatz und schlammigem Substrat vorzugsweise von der Schnecke aufgesucht werden (JAECKEL 1953, GLÖER 2002).

Die Spitzschlamm-*Lymnaea stagnalis* ist hinsichtlich ihrer Fortpflanzung hermaphroditisch angelegt, zieht jedoch die Fremd- gegenüber der Selbstbefruchtung vor (CAIN 1956). Die Geschlechtsreife von *L. stagnalis* tritt nach zweieinhalb bis drei Monaten ein (GRABOW 2000). Bei diesem Prozess erreichen die männlichen Geschlechtsorgane in der Regel zwei Wochen früher als die weiblichen Gonaden ihren finalen Differenzierungsgrad (JAECKEL 1953). Wie KOENE & TER MAAT (2004) in einer experimentellen Studie demonstrieren konnten, verzögert sich bei einer getrennten Aufzucht der Schnecken die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane, was zu einer erheblichen Retardation der Ablage des ersten (selbstbefruchteten) Geleges führt.

Die Fortpflanzungsperiode der Spitzschlamm Schnecke erstreckt sich im Freiland von Ende April beziehungsweise Anfang Mai bis Anfang Oktober, wobei der in diese Zeitperiode fallende Rhythmus der Laichablage in hohem Maße von der Photoperiode gesteuert wird (GLÖER 2002). Bei der Paarung übernimmt neueren Erkenntnissen zufolge das männlich fungierende Tier gegenüber dem weiblichen eine dominante Rolle (KOENE & TER MAAT 2004). Nach Übertragung des Spermias in die Bursa copulatrix kommt es erst zur Initiierung der Eiproduktion, und die Befruchtung der neu gebildeten Eizellen erfolgt sodann im sogenannten Corpus pyriforme (JAECKEL 1953, LUCHTEL 1976, GLÖER 2002, GLÖER & MEIER-BROOK 2002).

Das gallertartige, mit bis zu 300 befruchteten Eiern versehene Gelege verfügt in der Regel über eine Länge von bis zu 65 mm und besitzt zudem eine dicke äußere Hülle, welche unmittelbar nach der Ablage noch milchig trüb ist, später jedoch aufklart (Abb. 1a). Einzelne Eier zeichnen sich durch ihre länglich-ovale Form, eine Länge von 1,3 mm und eine Breite von knapp 1 mm aus (FRÖMMING 1956, BERRIE 1965, LUCHTEL 1976, TER MAAT & al. 1983, GLÖER 2002, LOOSE & KOENE 2008, OECD 2016, JACKSON & al. 2016). Die Entwicklung der Embryonen tritt bei Wassertemperaturen zwischen 9,9 und 28°C ein (COSTIL 1997). Für diesen je nach Umgebungswärme zwischen zehn und 21 Tage andauernden Prozess ist die Aufnahme erheblicher Ionenmengen ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) und von zusätzlichen Nährstoffen aus dem umliegenden Wasser erforderlich, da die in der Eimasse bereitgestellten Reserven für einen erfolgreichen Ablauf der Embryogenese nicht ausreichen (TAYLOR 1973, 1977). Die frisch geschlüpften Jungtiere treten insbesondere von Mai bis September mit erhöhter Häufigkeit auf. Ihre anfängliche Gehäusehöhe lässt sich mit etwa 1,3 mm beziffern. Ausgedehnten Feldforschungen zufolge erreicht die Spitzschlamm Schnecke ein durchschnittliches Alter von zwei Jahren (FRÖMMING 1956, BERRIE 1965, LUCHTEL 1976).

Die vorliegende Studie verfolgt im Wesentlichen drei Ziele: Das erste Ziel besteht in einer genauen Beschreibung und fotografischen Dokumentation der Embryonalentwicklung von *L. stagnalis*. In weiterer Folge sollen die einzelnen Wachstumsphasen innerhalb des embryogenetischen Prozesses einer detaillierten Untersuchung zugeführt werden. Danach richtet sich das Hauptaugenmerk auf die noch wenig erforschte Bewegung des Embryos im Ei und deren Abhängigkeit vom jeweiligen Entwicklungsstadium.

## Material und Methoden

Im vorliegenden Beitrag soll die oben erwähnte Embryonalentwicklung von *L. stagnalis* im Detail betrachtet werden. Dazu wurden im Aquarium produzierte Eigelege der Schnecke einer umfangreichen lichtmikroskopischen Dokumentation unterzogen. Neben einer fotografischen Beschreibung einzelner Entwicklungsstadien erfolgte eine möglichst genaue Vermessung der embryonalen Größenzunahme. Eine mögliche Einflussnahme der Umgebungsbedingungen auf diesen Wachstumsprozess soll ausführlich diskutiert werden.

Die aus natürlichen Lebensräumen aufgesammelten Individuen der Spitzschlamm Schnecke wurden in ein mit Schlammsubstrat, Kieselsteinen und submersen Pflanzen bestücktes Aquarium überführt, das mit pH-neutralem,  $25 \pm 0,2^\circ\text{C}$  warmem Teichwasser befüllt war. Den Tieren wurde unterschiedliche pflanzliche Nahrung (Blätter, Salat) zur Verfügung gestellt. Die nach der Verpaarung zweier Schnecken abgelegten Eipakete kamen in kleinere, mit natürlichem Teichwasser befüllte Gefäße. Auch hier wurden eine Wassertemperatur von  $25 \pm 0,2^\circ\text{C}$  und ein neutraler pH-Wert eingestellt, um möglichst gut reproduzierbare Umweltbedingungen zu schaffen. Sowohl das die Adulttiere beherbergende Aquarium als auch die mit den Eigelegen versehenen Gefäße wurden unter Stellung einer Photoperiode von 12 Stunden in einem geeigneten Klimaraum gelagert, wobei auf einen konstanten Sauerstoffgehalt im Wasser Bedacht genommen wurde.

Für die Studie der Embryogenese von *L. stagnalis* wurden in regelmäßigen Zeitabständen einzelne befruchtete Eier aus dem Gelege entnommen und in ein Embryoschälchen überführt. Die innerhalb der Eizellen ablaufenden embryonalen Entwicklungsprozesse wurden unter dem Stereomikroskop bei 10- bis 200-facher Vergrößerung untersucht. Für die fotografische Dokumentation gelangte ein am Mikroskop installiertes Digitalkamerasystem zum Einsatz.

Die in regelmäßigen Zeitabständen durchgeführten Längenmessungen der Embryonen erfolgten unter Zuhilfenahme eines Messokulars und eines in der Digitalkamera integrierten Messsystems. Für die Ermittlung der durchschnittlichen geometrischen Wachstumsrate (G) der Organismen gelangte die ursprünglich von SIMPSON & ROE (1939) formulierte mathematische Gleichung zum Einsatz. Diese lautet

$$G = 2,303 \cdot \frac{\log Y_t - \log Y_0}{\Delta t} (1),$$

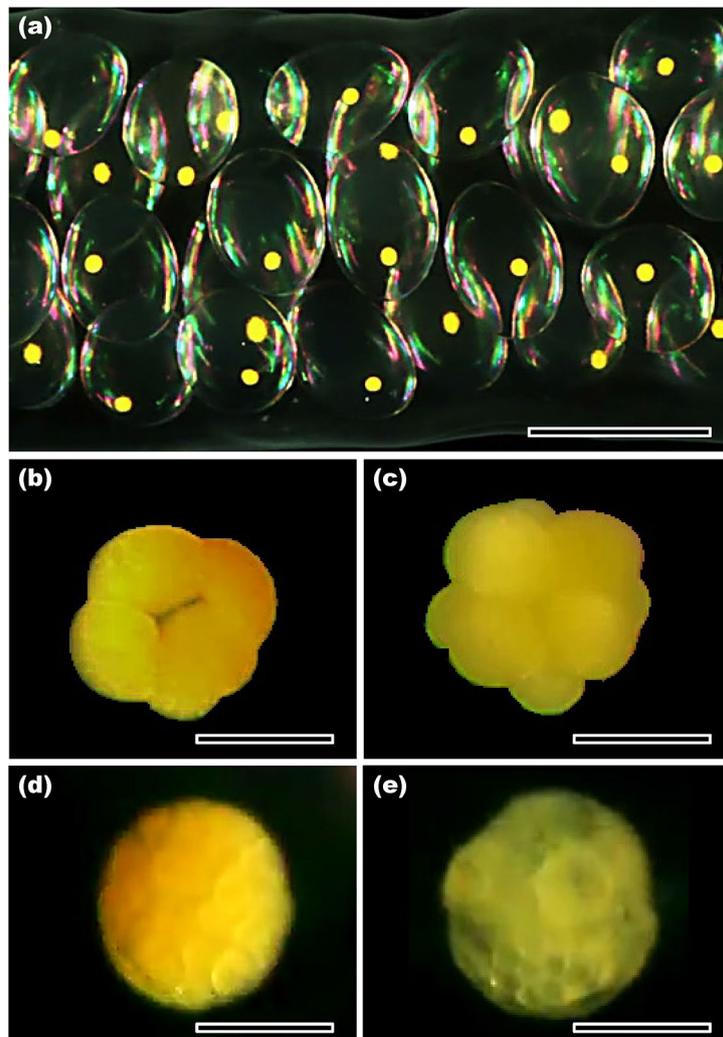
wobei  $Y_0$  die Initiallänge,  $Y_t$  die Länge zur Zeit  $t$  und  $\Delta t$  das verwendete Zeitintervall bezeichnen. Die Wachstumsraten wurden im Allgemeinen für Zeitintervalle von 24 Stunden (1 Tag) ermittelt.

Für die Analyse der embryonalen Bewegung wurden die einzelnen Entwicklungsstadien von *L. stagnalis* jeweils einer einstündigen Beobachtung unterzogen. Dabei wurden eventuelle Motilitäten des Embryos mit einer Filmkamera aufgezeichnet und einzelne Typen der Bewegung dokumentiert.

## Ergebnisse

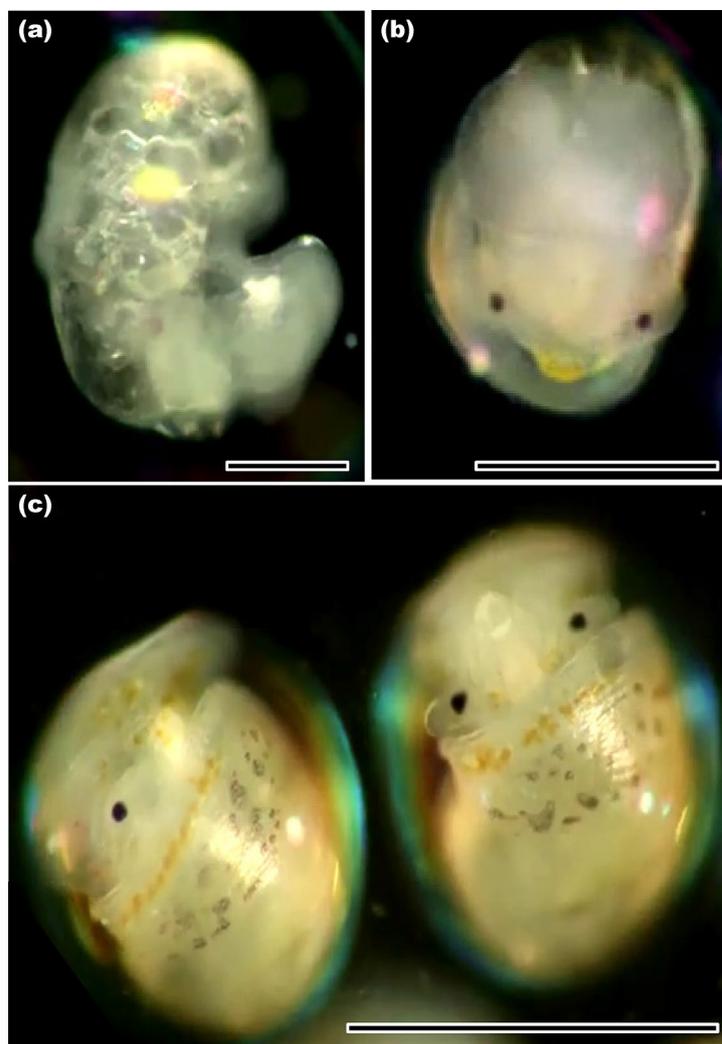
### Mikroskopie einzelner Embryonalstadien von *Lymnaea stagnalis*

Die Eier der Spitzschlamm Schnecke sind dem isolecithalen Typus mit homogenem Eiweißkörper zuzuordnen, wobei die Zygote eine leicht exzentrische Position aufweist. Diese zeigt unter dem Mikroskop einen dotterärmeren animalen und einen dotterreicheren vegetativen Pol.



**Abb. 1:** Einzelne frühe Stadien der Embryonalentwicklung von *Lymnaea stagnalis*: (a) Schlauchförmiges Gelege mit Eiern und darin befindlichen Zygoten (Messstrich: 1 mm); (b) 4-Zellstadium (Messstrich: 100  $\mu\text{m}$ ); (c) 8-Zellstadium (Messstrich: 100  $\mu\text{m}$ ); (d) 32-Zellstadium (Messstrich: 200  $\mu\text{m}$ ); (e) 64-Zellstadium, beginnende Gastrulation (Messstrich: 200  $\mu\text{m}$ ).

Etwa zwei Stunden nach der Eiablage erfolgt eine meridionale Einschnürung der Eizelle vom animalen zum vegetativen Pol, wodurch es zur Entstehung zweier gleich großer Blastomeren kommt. Vier bis fünf Stunden nach der Eiablage kann die zweite Furchungsteilung beobachtet werden, welche die Bildung des Vierzellenstadiums mit ebenfalls gleich großen zellulären Elementen zur Folge hat (Abb. 1b). Nach acht bis neun Stunden tritt die erste äquatoriale Furchung auf, deren Teilungsebene dem animalen Pol näher als dem vegetativen Pol liegt. Das aus diesem Prozess resultierende Achtzellenstadium setzt sich aus vier animalen Zellen, den sogenannten Mikromeren, und vier vegetativen Zellen, den sogenannten Makromeren, zusammen (Abb. 1c). Die Mikromere zeichnen sich gegenüber den Makromeren durch eine spiralartige Verdrehung um exakt  $45^\circ$  aus, weshalb der Teilungsvorgang generell auch als Spiralfurchung bezeichnet wird. Vierzehn bis 29 Stunden nach der Eiablage finden noch drei weitere Teilungsschritte statt, die zur Entstehung von 16-, 32- und 64-Zellenstadium führen (Abb. 1d). Generell ist in dieser Phase eine signifikante Desynchronisation zwischen Makromeren- und Mikromerenfurchung festzustellen, wodurch sich die embryonale Entwicklung als zunehmend unübersichtlicher Vorgang gestaltet. Die Spiralfurchung findet mit der Blastula, einem rundlichen, aus vielen Zellen bestehenden Keim, ihren Abschluss.



**Abb. 2:** Späte Stadien der Embryonalentwicklung von *Lymnaea stagnalis*: (a) Trochophora-Stadium (Messstrich: 200  $\mu\text{m}$ ); (b) Veliger-Stadium (Messstrich: 0,5 mm); (c) Vorschlüpfstadium (Messstrich: 1 mm).

Dem Blastula-Stadium folgt 30 bis 72 Stunden nach der Eiablage der Prozess der Gastrulation, bei dem es durch Invagination von Zellmaterial des vegetativen Pols zur Bildung des Entoderms kommt (Abb. 1e). Dieses dem äußeren Ektoderm gegenüberstehende Keimblatt stellt die Basis für die Darmanlage dar. Die bei der Einstülpung entstehende Öffnung ist mit dem Terminus Blastoporus belegt und differenziert sich letztendlich zur Mundöffnung. Das dem Gastrula-Stadium folgende Trochophora-Stadium erstreckt sich für gewöhnlich über den vierten bis achten Tag der Embryonalentwicklung und lässt

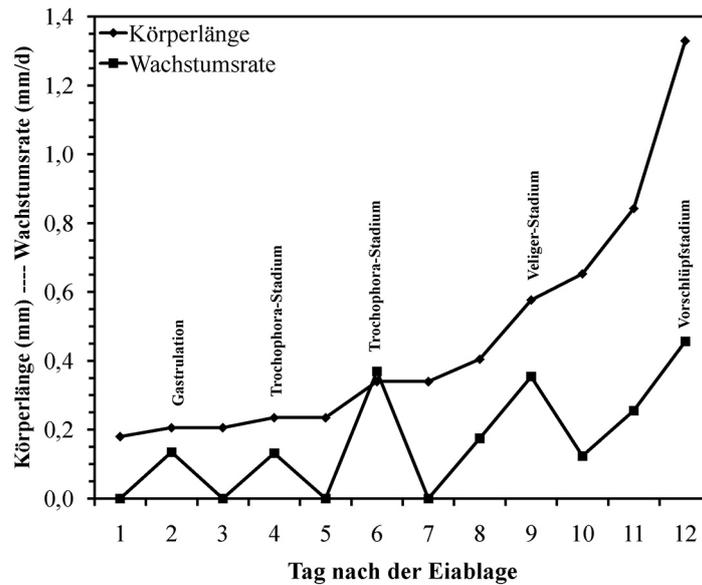
sich in eine frühe, mittlere und späte Phase untergliedern (Abb. 2a). In diesem Abschnitt nimmt der Embryo rasch an Größe zu und wird von einem überdurchschnittlichen Längenwachstum erfasst. Es kommt zudem zur Ausbildung von Mundöffnung, Mantel und wichtigen Bestandteilen des Kopfes. Ab dem achten Tag der Embryogenese tritt der Organismus in das Veliger-Stadium mit entsprechender Entwicklung von Fuß, Schale, Tentakeln und Augen ein (Abb. 2b). Das am 12. Tag unter dem Mikroskop zu erkennende Vorschlüpfstadium zeigt bereits jene typische Schneckenform und füllt das Ei nahezu zur Gänze aus (Abb. 2c). Beim Schlüpfvorgang nutzt das Jungtier seine Radula zum Durchbruch durch die Eimembran. Zusätzlich wird der Fuß periodisch gegen die Wand gepresst. Nach etwa 20 bis 30 Minuten findet der Prozess seinen erfolgreichen Abschluss.

### Quantifizierung des embryonalen Wachstumsverlaufs

Wie Tab. 1 und Abb. 3 entnommen werden kann, folgt das embryonale Wachstum der Spitzschlamm-  
schnecke im Wesentlichen einer exponentiellen Kurve. Beträgt die Körperlänge zu Beginn der Embry-  
ogenese (2-Zellstadium bis 64-Zellstadium) noch  $180 \pm 15 \mu\text{m}$  beziehungsweise  $185 \pm 15 \mu\text{m}$ , so steigt  
sie im frühen Trochophora-Stadium auf  $235 \pm 16 \mu\text{m}$  und im frühen Veliger-Stadium auf  $577 \pm 18 \mu\text{m}$   
an. Das schlüpffähige Individuum erreicht schließlich eine Körperlänge von  $1330 \pm 25 \mu\text{m}$ . Die nach  
Gleichung (1) berechneten Wachstumsraten innerhalb des embryonalen Entwicklungszyklus schwanken  
zwischen 0,0 (Stagnation) und 0,4 mm/Tag (rasches Wachstum des Fötus). Dabei kann unter anderem  
registriert werden, dass die höchsten Werte gerade in den Übergangphasen zwischen einzelnen Stadien  
zu messen sind. Das schnellste Wachstum tritt im Veliger-Stadium mit einer Verdopplung der Körper-  
länge innerhalb von drei Tagen auf.

**Tab. 1:** Zusammenfassung der aus den Messungen der Embryonen resultierenden Werte für die Körperlänge. Die  
Daten (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichungen) sind in Abhängigkeit von der Zeit aufgelistet und zeigen sehr deut-  
lich, dass das stärkste embryonale Wachstum in der zweiten Hälfte des Entwicklungsprozesses beobachtet werden  
kann.

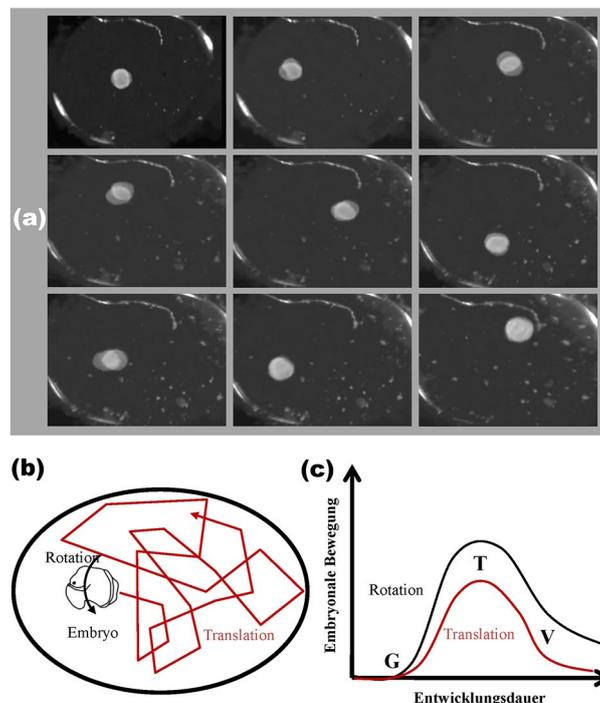
Embryonales Entwicklungsstadium	Zeit nach der Oviposition	Größe ( $\mu\text{m}$ ) (MW +/- STABW)
2-Zellenstadium (1. Teilung)	2-3 h	$180 \pm 15$
4-Zellenstadium (2. Teilung)	4-5 h	$180 \pm 15$
8-Zellenstadium (3. Teilung)	8-9 h	$180 \pm 15$
16-Zellenstadium (4. Teilung)	14-16 h	$180 \pm 15$
32-Zellenstadium (5. Teilung)	24-26 h	$185 \pm 15$
64-Zellenstadium (6. Teilung)	27-29 h	$185 \pm 15$
Gastrulation	30-72 h	$206 \pm 34$
Frühes Trochophorastadium	4-5 d	$235 \pm 16$
Mittleres Trochophorastadium	5-7 d	$340 \pm 27$
Spätes Trochophorastadium	7-8 d	$405 \pm 14$
Frühes Veligerstadium	8-9 d	$577 \pm 18$
Mittleres Veligerstadium	9-10 d	$653 \pm 20$
Spätes Veligerstadium	10-11 d	$843 \pm 32$
Vorschlüpfstadium	12 d	$1330 \pm 25$



**Abb. 3:** Grafik zur Veranschaulichung des exponentiellen Wachstums der Embryonen von *Lymnaea stagnalis*. Innerhalb von zwölf Tagen tritt fast eine Versiebenfachung der Körperlänge auf. Die Wachstumsraten wurden nach der von SIMPSON & ROE (1939) vorgestellten Formel berechnet und erreichen bei Übergängen zwischen einzelnen Entwicklungsstadien ihre Maxima.

### Embryonale Bewegungen von *Lymnaea stagnalis*

Grundsätzlich lassen sich bei Embryonen der Spitzschlamm- schnecke zwei Formen der Bewegung unterscheiden. Hier liegt auf der einen Seite eine Rotationsbewegung vor, bei der sich der Organismus um seine Körperachse dreht. Auf der anderen Seite kann eine Translationsbewegung innerhalb des Eies beobachtet werden, welche einem Zufallspfad folgt (Abb. 4a, b).



**Abb. 4:** Embryonale Motilität von *Lymnaea stagnalis*: (a) Fotografien zur Dokumentation der Bewegung des Trochophora-Stadiums; (b) Bewegungstypen; (c) Abhängigkeit der Intensität der Motilität vom embryonalen Entwicklungsstadium (G = Gastrula, T = Trochophora, V = Veliger).

Die Motilität nimmt je nach Entwicklungsstadium des Embryos unterschiedliche Intensität an. Während Zygote und Mehrzellstadien in der Regel stationär im Ei verharren, zeichnet sich das Trochophora-Stadium durch eine überproportional hohe Bewegungsaktivität aus. Dabei halten sich Rotations- und Translationsbewegung in etwa die Waage. Bei den nachfolgenden Stadien verringert sich die Motilität wieder. Das schlüpfertige Tier stellt die Translationsbewegung aufgrund seiner Größe, welche das Eivolumen fast zur Gänze ausfüllt, weitestgehend ein (Abb. 4c).

### Diskussion und Schlussfolgerungen

Bei den meisten Mollusken mit Ausnahme der Kopffüßer liegen isolecithale Eier mit gleichmäßiger Verteilung der Dottermasse in der Eizelle vor, wobei eine holoblastische Spiralfurchung beobachtet werden kann (VERDONK & BIGGELAAR 1983, GILBERT 1991). Legt man das Hauptaugenmerk auf die Spitzschlammschnecke, so ist der animale Pol bereits sehr früh unter dem Mikroskop erkennbar (DOHMEN 1983). Schon vor der ersten Zellteilung kommt es zur Entstehung einer Cytoplasma-Protrusion (polarer Lobus), der gemäß den Resultaten früherer Experimente mit anderen Weichtieren (CLEMENT 1952) als essenziell für die weitere Entwicklung des Embryos gilt.

Unter dem Mikroskop wird deutlich, dass beim ersten Teilungsvorgang die Teilungsfurche vom animalen zum vegetativen Pol verläuft (meridionale Furchung), während die zweite Teilung annähernd im rechten Winkel zur ersten angeordnet ist und die dritte Teilung entlang einer horizontalen Achse orientiert ist. Durch die leichte Abweichung der Teilungsspindeln von dieser orthogonalen Ausrichtung kommt es zu einer entsprechenden Verschiebung der Furchungsebenen, was nicht zuletzt in der Entstehung kleinerer Mikromere und größerer Makromere resultiert (RAVEN 1948, GILBERT 1991). Nach Durchlauf des vierten bis sechsten Teilungsstadiums (64-Zellstadium) tritt bei *Lymnaea stagnalis* der Prozess der Gastrulation auf (BERRIE 1965, LUCHTEL 1976, VERDONK & BIGGELAAR 1983). Dieser Prozess kann innerhalb der Spezies als konstant erachtet werden und tritt in vergleichbarer Form auch in anderen Lungenschnecken auf (GILBERT 1991, OECD 2016, JACKSON & al. 2016).

Während das Wachstum des embryonalen Organismus in den frühen Entwicklungsstadien bis hin zur Gastrula-Phase eher eine geringere Geschwindigkeit aufweist, erfahren die Wachstumsraten in den nachfolgenden Stadien eine deutliche Erhöhung. Das ungefähr in der Mitte der Embryonalentwicklung positionierte Trochophora-Stadium zeichnet sich in Übereinstimmung mit DEWITT (1954) und SARKA & JAHAN (1998) durch eine sehr hohe geometrische Wachstumsrate (Abb. 4) und demzufolge die schnellste Längenzunahme der Embryonen aus. Die rapide Größenzunahme setzt sich bis zum Auschlüpfen der Tiere fort, wobei hier gemäß Abb. 3 eine gewisse mit verschiedenen Entwicklungsschritten verbundene Zykliz beobachtet werden kann (SARKA & al. 2007).

Das embryonale Wachstum der Spitzschlammschnecke ist mit einer Bewegung des Organismus innerhalb des Eies verbunden, welche je nach Entwicklungsstadium unterschiedliche Intensität erreicht (Abb. 4). Bereits frühere Untersuchungen deuten auf eine Motilität des Embryos hin (RAVEN 1948, LUCHTEL 1976, GILBERT 1991, SARKA & JAHAN 1998), ohne jedoch im Detail auf dieses Phänomen einzugehen. Der Organismus rotiert einerseits um seine Körperachse und wechselt andererseits innerhalb des vorgegebenen Raumes stetig seine Position (BYRNE & al. 2009, SHARTAU & al. 2010). Die räumliche Bewegung steht in einem direkten Zusammenhang mit der Motilität des Körpers (z. B. Kontraktions- und Streckbewegungen). Inwieweit chemische oder thermische Gradienten Einfluss auf diesen Prozess zu nehmen vermögen, bedarf noch einer spezifischen Klärung.

Die Dauer der Embryogenese von *Lymnaea stagnalis* beläuft sich bei einer Inkubationstemperatur von 25°C auf  $12 \pm 1$  Tage. Bei in der Natur lebenden Lungenschnecken unterliegt dieser Zeitparameter zum Teil erheblichen Schwankungen. RAUT (1989) konnte für verschiedene Schneckenarten (z. B. *Viviparus bengalensis* LAMARCK 1822, *Lymnaea acuminata* LAMARCK 1822) demonstrieren, dass die embryonale Entwicklungsdauer unter anderem von der Temperatur, der Niederschlagsintensität und dem Angebot an Nahrung abhängt und sich damit sehr ähnlich wie zahlreiche andere physiologische Prozesse verhält. Für die Spitzschlammschnecke sind diese externen Einflussgrößen in zukünftigen Studien noch im Detail zu prüfen, wobei gewisse Indizien für die Temperaturabhängigkeit der Embryogenesezeit bereits in vergangenen Studien (SARKA & JAHAN 1998, SARKA & al. 2007) gewonnen werden konnten und hier ihre Unterstreicherung erfahren.

Der hier präsentierte Beitrag unterstreicht abermals die Erkenntnis, dass sowohl die Zucht als auch die Haltung von *Lymnaea stagnalis* mit relativ einfachen Mitteln realisierbar sind (BERRIE 1965, LUCHTEL 1976, OECD 2016, FJODOR & al. 2020). In zukünftigen Untersuchungen sollen insbesondere jene Umweltbedingungen herausgearbeitet werden, welche in einer optimalen Embryonalentwicklung der Schnecke resultieren. Dieser Optimierungsprozess geht Hand in Hand mit einer Maximierung der Schlüpftrate, erweist sich jedoch auch als nützlich für eventuelle genetische Manipulationen (z. B. Erzeugung von triploiden Organismen; SARKA & al. 2007). Neben der bereits weiter oben andiskutierten Einflussnahme der Temperatur auf die Embryogenese wird die Schlüpftrate noch zusätzlich vom pH-Wert des Wassers und dessen Gesamthärte bestimmt (RAVEN 1948, TAYLOR 1977, RAUT 1989, SARKA & al. 2007, JACKSON & al. 2016). Detaillierte ökophysiologische Studien zu diesem Thema sind für die Spitzschlamm Schnecke noch weitgehend ausständig, sollten aber in näherer Zukunft durchgeführt werden.

### Literatur

- BERRIE, A. D. (1965): On the life cycle of *Lymnaea stagnalis* (L.) in the West of Scotland. — Proceedings of the Malacological Society of London, **36**: 283-295, London.
- BYRNE, R. A., RUNDLE, S. D., SMIRTHWAITE, J. J. & SPICER, J. I. (2009): Embryonic rotational behaviour in the pond snail *Lymnaea stagnalis*: influences of environmental oxygen and developmental stage. — Zoology, **112**: 471-477, Amsterdam.
- CAIN, G. L. (1956): Studies on cross-fertilization and self-fertilization in *Lymnaea stagnalis appressa* SAY. — Biological Bulletin, **111**: 45-52, Woods Hole.
- CLEMENT, A. C. (1952): Experimental studies on germinal localization in *Ilyanassa*. 1. The role of the polar lobe in determination of the cleavage pattern and its influence in later development. — Journal of Experimental Zoology, **121**: 593-625, Hoboken (New Jersey).
- COSTIL, K. (1997): Effect of temperature on embryonic of two freshwater pulmonates, *Planorbarius corneus* (L.) and *Planorbis planorbis* (L.). — Journal of Molluscan Studies, **63**: 293-296, Oxford.
- DEWITT, R. M. (1954): Reproduction, embryonic development and growth in the pond snail, *Physa gyrina* SAY. — Transactions of the American Microscopical Society, **77**: 124-137, Beloit (Wisconsin).
- DOHMEN, M. R. (1983): Gametogenesis. — In: WILBUR, K. M. (Ed.): The Mollusca. — 1-48, New York, London (Academic Press).
- FALKNER, G. (1990): Binnenmollusken. — In: FECHTER, R. & FALKNER, G. (Hrsg.): Weichtiere. Europäische Meeres- und Binnenmollusken. — 112-273, München (Kosmos-Verlag).
- FJODOR, I., HUSSEIN, A. A. A., BENJAMIN, P. R., KOENE, J. M. & PIRGER, Z. (2020): The Natural History of Model Organisms: The unlimited potential of the great pond snail, *Lymnaea stagnalis*. — eLife, **9**: e56962.
- FRÖMMING, E. (1956): Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. — 313 S., Berlin (Duncker & Humblot).
- GILBERT, S. E. (1991): Developmental Biology. — 89 S., Sunderland (Sinauer Association, Inc. Publishers).
- GLÖER, P. (2002): Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas. Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. — 327 S., Hackenheim (ConchBooks).
- GLÖER, P. & MEIER-BROOK, C. (2003): Süßwassermollusken. — 138 S., Hamburg (DJN).
- GRABOW, K. (2000): Farbatlas Süßwasserfauna – Wirbellose. — 145 S., Stuttgart (Ulmer).
- JAECKEL, S. H. (1953): Die Schlamm Schnecken unserer Gewässer. — 32 S., Leipzig (Geest & Portig).
- JACKSON, D. J., HERLITZE, I. & HOHAGEN, J. (2016): A whole mount in situ hybridization method for the gastropod mollusc *Lymnaea stagnalis*. — Journal of Visualized Experiments, **109**: e53968.
- KOENE, J. M. & TER MAAT, A. (2004): Energy budgets in the simultaneously hermaphroditic pond snail, *Lymnaea stagnalis*: A trade-off between growth and reproduction during development. — Belgian Journal of Zoology, **134**: 41-45, Brüssel.

- LOOSE, M. J. & KOENE, J. M. (2008): Sperm transfer is affected by mating history in the simultaneously hermaphroditic snail *Lymnaea stagnalis*. — *Invertebrate Biology*, **127**: 162-167, London.
- LUCHEL, D. L. (1976): An Ultrastructural Study of the Egg and Early Cleavage Stage of *Lymnaea stagnalis*, a Pulmonate Mollusc. — *American Zoologist*, **16**: 405-419, Oxford.
- OECD (2016): OECD Guideline for the Testing of Chemicals. *Lymnaea stagnalis* Reproduction Test. — 31 S., Paris (OECD).
- RAUT, S. K. (1989): Laboratory rearing of medically and economically important molluscs. — In: JAYRAJPURI, M. S. (Ed.): Snail, Flukes and Man. — 81-88, Calcutta (Zoological Survey of India).
- RAVEN, C. P. (1948): The chemical and experimental embryology of *Lymnaea*. — *Biological Reviews*, **23**: 333-369, Cambridge.
- SARKA, M. M. & JAHAN, M. S. (1998): Embryonic development of freshwater snail *Lymnaea stagnalis* (LINNAEUS) (Order: Basommatophora, Family: Lymnaeidae). — *Zoology of the Rajshahi University*, **17**: 11-17, Rajshahi.
- SARKA, M. M., NESA, B. & JAHAN, S. (2007): Embryonic developmental ecology of the freshwater snail *Lymnaea acuminata* (Lymnaeidae: Gastropoda). — *Pakistan Journal of Biological Sciences*, **10**: 23-31, Islamabad.
- SHARTAU, R. B., HARRIS, S., BOYCHUK, E. C. & GOLDBERG, J. (2010): Rotational behaviour of encapsulated pond snail embryos in diverse rotational environments. — *Journal of Experimental Biology*, **213**: 2086-2093, Cambridge.
- SIMPSON, G. G. & ROE, A. (1939): *Quantitative Zoology*. — 414 S., New York (McGraw-Hill).
- STURM, R. (2007): Freshwater molluscs in mountain lakes of the Eastern Alps (Austria): relationship between environmental variables and lake colonization. — *Journal of Limnology*, **66**: 160-169, Verbania.
- STURM, R. (2012): Aquatic molluscs in high mountain lakes of the Eastern Alps (Austria): Species-environment relationships and specific colonization behaviour. — *Chinese Journal of Oceanography and Limnology*, **30**: 59-70, Berlin.
- TAYLOR, H. H. (1973): The ionic properties of the capsular fluid bathing embryos of *Lymnaea stagnalis* and *Biomphalaria sudanica* (Mollusca: Pulmonata). — *Journal of Experimental Biology*, **59**: 543-564, Cambridge.
- TAYLOR, H. H. (1977): The ionic and water relations of embryos of *Lymnaea stagnalis*, a freshwater pulmonate-mollusc. — *Journal of Experimental Biology*, **69**: 143-172, Cambridge.
- TER MAAT, A., LODDER, J. C. & WILBRINK, M. (1983): Induction of egg-laying in the pond snail *Lymnaea stagnalis* by environmental stimulation of the release of ovulation hormone from the Caudo-Dorsal cells. — *International Journal of Invertebrate Reproduction*, **6**: 239-247, Amsterdam.
- TURNER, H., KUIPER, J. G. J., THEW, N., BERNASCONI, R., RÜETSCHI, J., WÜTHRICH, M. & GOSTELI, M. (1998): *Fauna Helvetica II: Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins*. — 527 S., Neuchâtel (Schweizer Entomologische Gesellschaft).
- VERDONK, N. H. & VAN DEN BIGGELAAR, J. A. M. (1983): Early development and formation of the germ layers. — In: WILBUR, K. M. (Ed.): *The Mollusca*. — 91-122, New York, London (Academic Press).

**Anschrift des Verfassers:** ROBERT STURM, Brunnenleitenweg 41, A-5061 Elsbethen, Österreich