

EVOLUTION

Sympatrische Arten und Ökotypen bei Strandschnecken

Unter welchen Bedingungen spaltet eine Art in zwei neue Arten auf? Das fragte sich schon Charles Darwin vor 160 Jahren. Diese Kernfrage der Evolution bleibt aktuell, denn Veränderungen in der Biodiversität lassen sich nur erfassen, wenn wir eine Art als solche identifizieren können und außerdem verstehen, was sie von nahe verwandten Arten im gleichen Lebensraum abgrenzt. Geeignete Modelltiere sind Strandschnecken (Familie Littorinidae), die mit mehreren Arten und Ökotypen die Gezeitenzonen der Meeresküsten besiedeln.

An den atlantischen Meeresküsten lässt sich jeder Gezeitenzone eine charakteristische Strandschneckenart (*Littorina* spp.) zuordnen. Ein horniger Deckel (Operculum) verschließt ihre Schneckenhausöffnung, so dass sie bei erniedrigter Stoffwechselrate auch kurze Trockenzeiten überstehen. Oberhalb der Hochwasserlinie in der sogenannten Schwarzen Zone beweidet die *Raue Strandschnecke* den schwarzen Aufwuchs aus Flechten und Cyanobakterien [1]. Sie ist ein Rekordhalter der besonderen „Art“: Gibt man ihren Artnamen *Littorina saxatilis* im „World register of marine species“ (WoRMS) ein, erhält man 148 verschiedene Eintragungen

als Art oder Unterart. Das liegt an einer erstaunlichen Vielfalt ihres Schneckenhauses in Farbe, Form und Struktur (Abbildung 1). Es handelt sich aber überwiegend nicht um verschiedene Arten, sondern um Varianten mit Übergangsformen, die inzwischen weitgehend synonymisiert sind.

Benachbarte Ökotypen

Der ausgeprägte Polymorphismus von *Littorina saxatilis* lässt sich auf kleinräumig wirksame Selektion in den Mikrohabitaten der Küste zurückführen: Gegen den Zugriff hungriger Seevögel hilft eine zum Untergrund passende Schalenfarbe. Wellenexponierte Standorte begüns-



ABB. 1 Polymorphismen von *Littorina saxatilis* in einer historischen Darstellung. Quelle: Dautzenberg & Fischer, 1912, aus World register of marine species WoRMS, www.marinespecies.org/index.php

tigen kleine Schneckenhäuser mit großer Öffnung, die sich gut an den felsigen Untergrund heften können.

Bei Störungen ziehen sich solche Schnecken nur langsam zurück (wave-ecotype) [2]. An geschützten Standorten müssen sich die Schnecken mit Prädatoren wie den Krabben auseinandersetzen. Diese versuchen das Schneckenfleisch mit ihren Zangen heraus zu pulen, so dass hier eine enge Schneckenhausöffnung, eine große, kräftige Form und der schnelle Rückzug in das Haus einen Selektionsvorteil darstellen (crab-ecotype). Strandschnecken bewegen sich allenfalls ein paar Meter von ihrem Ursprungsort fort, schon in kurzer Distanz können die Umweltbedingungen für sie ungünstig sein. Austauschexperimente von Ökotyp und Lebensraum zeigen, dass vor allem die ausgewachsenen Schnecken im fremden Lebensraum sehr schnell selektiert werden [2]. Das sind eigentlich ideale Bedingungen für eine räumliche Isolation (Separation) und letztlich für eine Artspaltung.

Verschiedene Faktoren verhindern diese Artspaltung, also die Entstehung von Reproduktionsbarrieren zwischen den Ökotypen von *Littorina saxatilis*. Strandschnecken sind getrenntgeschlechtlich mit innerer Befruchtung. Bei den meisten *Littorina*-Arten schlüpfen aus den Eiern planktonische Veligerlarven. Anders bei *Littorina saxatilis*, hier entwickeln sich die Eier direkt in der Mantelhöhle des Weibchens. So wer-

den sie behütet, bis Jungschnecken schlüpfen und das mütterliche Schneckenhaus verlassen (Abbildung 2). *Littorina saxatilis* ist also lebendgebärend mit Brutfürsorge – ein entscheidender Vorteil in einem wechselhaften Lebensraum zwischen Meer und Land. Männliche Schnecken bevorzugen große Weibchen mit einer entsprechend ausgedehnten Bruthöhle. Bei überlappendem Lebensraum (und im Labor) paaren sich die äußerlich so unterschiedlichen Ökotypen und bekommen fruchtbaren Nachwuchs. Dieser heterozygote Nachwuchs ist in den Übergangszonen sogar lebensfähiger als die Eltern. So werden die Ökotypen immer wieder genetisch gemischt. Die Weibchen ihrerseits paaren sich mit mehreren Männchen, so dass ihre Brut eine relativ große Genvielfalt aufweist. Sollte doch einmal eine Schnecke an einen anderen Küstenplatz gespült werden, entsteht hier sofort eine vielfältige Gründerpopulation, oft mit Gendrift zu neuen Merkmalshäufigkeiten [2].

Sympatrische Arten

Erst genauere Beobachtungen zeigten, dass es doch eine reproduktiv getrennte sympatrische Art zu *Littorina saxatilis* gibt, die *Heimliche Strandschnecke* (*Littorina arcana*). Nach Schneckenhausmerkmalen lassen sich die beiden Arten nicht unterscheiden, die Variationsbreite

der Ökotypen ist vergleichbar. Unterschiede gibt es aber im Fortpflanzungsverhalten: *L. arcana* legt die befruchteten Eier auf dem Untergrund ab, sie entwickeln sich direkt ohne Veligerlarve, aber nicht im Schutz der Mantelhöhle wie bei *L. saxatilis*. Durch die Brutfürsorge ist *L. saxatilis* anders als *L. arcana* ganzjährig fortpflanzungsfähig. *L. saxatilis* gilt als abgeleitete Form und hat ein ausgedehnteres atlantisches Artareal. Genomanalysen zeigen, dass die eierlegenden und brütenden Strandschnecken eng verwandt, aber genetisch voneinander getrennt sind. Unter ihnen gibt es so gut wie keinen wechselseitigen Genfluss. Das lässt auf starke reproduktive Barrieren schließen, die zwischen den Ökotypen fehlen. Nachgewiesene Chromosomeninversionen können bei einer präzygotischen Isolation eine Rolle gespielt haben, aber auch das Timing von Paarung und Eiablage in der Gezeitenzone. Vermutlich leitete eine vorübergehende geografische Isolation die Artspaltung ein. Sie reichte aus, weitere (noch zu entdeckende) Reproduktionsbarrieren zu entwickeln und an anderen Küsten eine genetische Durchmischung bei Koexistenz zu verhindern. Die erdgeschichtlich junge Schärenlandschaft Schwedens könnte der Ausgangspunkt sein, von dem aus *L. saxatilis* ihr Artareal vergrößerte und *L. arcana* teilweise verdrängte [3].

Literatur

- [1] I. Kronberg, Heat production in *Littorina saxatilis* Olivi and *Littorina neritoides* L. (Gastropoda: Prosobranchia) during an experimental exposure to air. *Helgoländer Meeresunters.*, 1990, 44, 125–134.
- [2] K. Johannesson, What can be learnt from a snail? *Evolutionary Applications* 2015, open access ISSN 1752–4571, <https://doi.org/10.1111/eva.12277>
- [3] S. Stankowski et al., The evolution of strong reproductive isolation between sympatric intertidal snails. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2020, 375, 20190545. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0545>

Inge Kronberg, Büsum

ABB. 2 *Littorina saxatilis*. a) Brut in der Mantelhöhle des Weibchens (Schneckenhaus entfernt). b) Unterschiedliche Stadien in der direkten Entwicklung der befruchteten Eier. Fotos: Inge Kronberg.

