

Junge *Arianta arbustorum* aus verschiedenen Populationen zeigen Unterschiede im kannibalischen Verhalten

Bruno BAUR *

Eikannibalismus bei Landschnecken

Ein wichtiger Beitrag zum Verständnis der Evolution des Verhaltens sind detaillierte Untersuchungen über unterschiedliche Verhaltensmuster von Individuen aus verschiedenen Populationen. Bei *Arianta arbustorum* und einigen anderen Landschneckenarten fressen die zuerst geschlüpften Jungschnecken die noch ungeschlüpften Geschwistereier ihres Geleges. Dieses kannibalische Fressverhalten ist auf das Juvenilstadium der Tiere (4 - 6 Tage) beschränkt; ältere Schnecken verzehren keine Eier mehr. Frischgeschlüpfte Schnecken fressen ausschliesslich arteigene Eier und unterscheiden dabei weder zwischen befruchteten und unbefruchteten Eier noch zwischen Vollgeschwister- und Halbgeschwistereiern. Die im Juvenilstadium kannibalischen Schnecken wachsen schneller, erreichen das Reproduktionsalter früher und haben eine höhere Überlebenschance als ihre nicht-kannibalischen Geschwister. Mit Hilfe eines Modelles konnte gezeigt werden, dass das kannibalische Verhalten der Jungschnecken unter den meisten Bedingungen durch die Selektion begünstigt wird (BAUR 1987).

Das Ausmass von Eikannibalismus innerhalb eines Geleges hängt hauptsächlich von der kannibalischen Neigung der Jungschnecken (= Zeit bis sie ein Ei fressen) und von der Schlüpfasynchronie des Geleges (= Zeitspanne vom Schlüpfen des ersten bis zum letzten Jungen) ab. Die Schlüpfasynchronie dürfte hauptsächlich von den während der Eientwicklung vorherrschenden Umweltbedingungen beeinflusst sein. Bei unterschiedlichen Bedingungen für einzelne Eier eines Geleges (z.B. Unterschiede im Mikroklima innerhalb eines Eiablageplatzes) vergrössert sich die Schlüpfasynchronie eines Geleges auf mehrere Tage, womit sich Möglichkeiten zum Eikannibalismus anbieten. In der vorliegenden Studie zeige ich, dass frischgeschlüpfte *A. arbustorum* aus verschiedenen Populationen (einem Mittellandwald, einem subalpinen Wald und einer Alpweide in der Schweiz) sich im kannibalischen Verhalten unterscheiden. Um zu überprüfen, ob diese Verhaltensunterschiede über längere Zeit konsistent sind, habe ich Tiere aus den verschiedenen Populationen in drei aufeinanderfolgenden Jahren untersucht.

Wie misst man Unterschiede im Fressverhalten von frischgeschlüpften Schnecken?

Das kannibalische Verhalten der Jungschnecken wurde mit einer standardisierten Methode quantifiziert. Frischgeschlüpfte Tiere wurden einzeln in das Zentrum einer Plastikschale (Durchmesser 6.5 cm) gesetzt, deren Boden mit feuchter Erde bedeckt war. In jede Testschale wurden in einem Abstand von 2 cm rund um die Schnecke sechs arteigene Eier gelegt. Alle 12 Stunden wurde jede Jungschnecke auf ihr kannibalisches Fressverhalten überprüft. Sobald ein Tier begonnen hatte ein Ei zu fressen wurde der Test abgebrochen. Schnecken, die innerhalb von vier Tagen mit dem Verzehren eines Eies begannen, wurden als kannibalisch betrachtet, die anderen als nicht-kannibalisch. Jede Jungschnecke wurde nur einmal getestet und wenn möglich wurde das Verhalten von acht Tieren aus jedem Gelege untersucht.

Um das kannibalische Verhalten von Jungschnecken aus verschiedenen Populationen miteinander zu vergleichen, habe ich erwachsene *A. arbustorum* in drei Lokalitäten gesammelt: (1) bei Aesch, einem Mittellandwald 10 km südlich von Basel (360 m ü. M.), (2) bei Amden, einer Alpweide in den Ostschweizer Alpen (1430 m ü. M.), und im Gurnigel, einem subalpinen Wald in den Berner Voralpen (1440 m ü. M.). In den Jahren 1989 - 1991 habe ich jeweils unmittelbar

* Bruno Baur, Natur-, Landschafts- und Umweltschutz der Universität Basel, Abteilung Naturschutzbiologie, St. Johannis-Vorstadt 10, CH- 4056 Basel, Schweiz.

nach der Schneeschmelze in diesen Lokalitäten 15 - 30 adulte *A. arbustorum* gesammelt. Wegen Holzschlag konnten 1990 und 1991 keine Tiere mehr bei der Population Gurnigel gefunden werden. Als Ersatz habe ich in diesen zwei Jahren *A. arbustorum* von einer Strassenböschung (Gurnigel B) 1 km östlich vor der ursprünglichen Lokalität (Gurnigel A) gesammelt. Schnecken von diesen beiden Lokalitäten gehören zu verschiedenen Populationen.

Die eingesammelten *A. arbustorum* wurden zur Eiablage in durchsichtigen Plastikschachteln gehalten, deren Böden mit feuchter Erde bedeckt waren. Die Schnecken wurden mit Salat gefüttert. Die Hälfte der gelegten Eier wurden bei 19°C gehalten. Die aus diesen Eiern schlüpfenden Schnecken wurden auf ihr kannibalisches Verhalten getestet. Die übrigen Eier wurden anderen Jungschnecken in den Tests als Futter angeboten. In den drei Jahren wurden insgesamt 2,965 Jungschnecken aus 418 Gelegen auf ihr kannibalisches Verhalten überprüft.

Unterschiede im kannibalischen Verhalten

Die untersuchten Populationen unterschieden sich im Anteil an kannibalischen Jungschnecken (Tabelle 1). Im Durchschnitt waren 87.8% der frischgeschlüpferten Schnecken von Aesch kannibalisch, 86.7% von der Population Gurnigel A, 70.7% von der Population Amden und 50.0% von der Population Gurnigel B. In Aesch und Gurnigel B war der Anteil der kannibalischen Jungschnecken konstant während den drei resp. zwei Untersuchungsjahren, in Amden waren 1991 mehr Jungschnecken kannibalisch als in den beiden vorangegangenen Jahren.

Kannibalische Schnecken aus den verschiedenen Populationen begannen auch unterschiedlich schnell Eier zu fressen: 52.3% der kannibalischen Schnecken von Aesch begannen innerhalb eines Tages ein Ei zu fressen, bei der Population Gurnigel B waren es nur 35.8%. In Populationen mit einem grossen Anteil an kannibalischen Schnecken begannen die Tiere auch schneller Eier zu fressen.

Betrachtet man den Anteil von kannibalischen Schnecken innerhalb eines Geleges, so fällt einem auf, dass entweder viele Tiere (meistens alle acht getesteten Jungschnecken) oder wenige Tiere eines Geleges kannibalisches Verhalten zeigten. Dies ist ein Hinweis, dass das kannibalische Verhalten eine genetische Komponente hat.

Mögliche Ursachen für die Unterschiede im kannibalischen Verhalten

Schnecken aus verschiedenen Populationen unterscheiden sich in der Schalen-, Gelege- und Eigrösse (Tabelle 2). Schnecken aus der Population Aesch produzierten Gelege die 2.4 mal soviele Eier enthielten wie diejenigen aus den Populationen Gurnigel A und B. Tiere aus der Population Aesch legten auch die grössten Eier. Relativiert man aber die Eigrösse zur Schalengrösse der Schnecken, so produzierten Schnecken von den Populationen Gurnigel A und B und Amden grössere Eier als Schnecken von der Population Aesch. Ein einzelnes Ei dürfte eine grössere Investition für Tiere aus den Populationen Gurnigel A und B und Amden bedeuten als für Schnecken aus der Population Aesch. Es war jedoch kein Zusammenhang zwischen dem Anteil an kannibalischen Jungschnecken, der Gelegegrösse und der absoluten und relativen Eigrösse erkennbar. Innerhalb der Populationen war auch kein Zusammenhang zwischen der Häufigkeit von Eikannibalismus und der Grösse der schlüpfenden Schnecken ersichtlich.

Die vorliegende Studie dürfte eine der ersten sein, die Unterschiede im kannibalischen Verhalten zwischen natürlichen Populationen aufzeigt. Folgende sich gegenseitig nicht ausschliessende Hypothesen könnten diese Unterschiede erklären: Die Populationen unterscheiden sich (1) im durchschnittlichen Verwandtschaftsgrad, (2) im Ernährungszustand der schlüpfenden Schnecken, und/oder (3) in der mütterlichen Investition in einzelne Eier. Der Verwandtschaftsgrad ist der wichtigste Faktor für die Evolution von Geschwisterkannibalismus. Es wird angenommen, dass Kannibalismus häufiger vorkommt, wenn der Kannibale und das Opfer nicht oder nur wenig miteinander verwandt sind. Sind beide eng miteinander verwandt, so zerstört der Kannibale Gene des Opfers, welche zum Teil identisch mit den seinigen sind. Wegen wiederholten Paarungen mit

verschiedenen Partnern sind die Eier eines Geleges von *A. arbustorum* häufig von Spermien von mehreren „Vätern“ befruchtet, d.h. Eikannibalismus betrifft vor allem Halbgeschwister. Wir kennen den durchschnittlichen Verwandtschaftsgrad innerhalb der untersuchten Populationen nicht. Deshalb kann diese Hypothese nicht überprüft werden. Unterschiede im kannibalischen Verhalten könnten auch auf Unterschiede im Ernährungszustand der schlüpfenden Schnecken zurückzuführen sein. Innerhalb eines Geleges weisen Eier von *A. arbustorum* eine geringe Variation im Energie- und Nährstoffgehalt auf, und die Schlüpfgrösse ist positiv mit der Eigrösse korreliert. Innerhalb der Gelege dürfte somit die Schlüpfgrösse der Schnecken ein Mass für deren Ernährungszustand sein. Kleinere und grössere Jungschnecken eines Geleges unterschieden sich jedoch nicht in ihrem kannibalischen Verhalten. Dies lässt vermuten, dass Eikannibalismus nicht durch einen schlechten Ernährungszustand schlüpfender Schnecken ausgelöst wird. Die vorliegende Studie zeigte auch, dass Schnecken aus verschiedenen Populationen sich in der Investition in einzelne Eier unterschieden. Tiere in der Population Aesch produzierten viele, aber relative kleine Eier. In solchen Tieflandpopulationen dürften junge *A. arbustorum* einem grösseren Räuberdruck – vor allem durch Spitzmäuse, Kröten und Laufkäfer – ausgesetzt sein als in Gebirgspopulationen. Somit gibt es in Tieflandpopulationen einen starken Selektionsdruck für schnelles Wachstum der Jungschnecken.

Bei Tieren ohne direkte Brutpflege gibt es zwei verschiedene Strategien um die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nachkommen zu erhöhen. Man produziert grössere Eier oder Junge, oder man stellt den schlüpfenden Jungtieren leicht erreichbare Futterreserven zur Verfügung (z.B. in Form von Futteriern oder schwächeren Geschwistern). *Arianta* scheint die zweite Strategie zu benützen. Die für eine Mutter optimale Gelegegrösse kann anhand der potentiellen Überlebenswahrscheinlichkeiten von kannibalischen und nicht-kannibalischen Individuen berechnet werden. Dieses System erlaubt eine Anpassung an die jeweils vorherrschenden Umweltbedingungen. Bei guten Bedingungen können alle Jungen eines Geleges innerhalb eines Tages schlüpfen und es wird kaum Kannibalismus geben. Bei ungünstigen Bedingungen im Eiablageplatz vergrössert sich die Schlüpfasynchronie eines Geleges auf mehrere Tage, womit sich Möglichkeiten zum Geschwisterkannibalismus anbieten.

Diese Arbeit wurde vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt.

Tabelle 1. Prozentueller Anteil junger *Arianta arbustorum*, die in verschiedenen Populationen kannibalisch waren. Daten von drei Jahren sind dargestellt.

Population	Anteil kannibalischer Schnecken (%)		
	1989	1990	1991
Aesch	89.3	87.1	86.9
Amden	61.3	69.8	80.9
Gurnigel A	50.0	-	-
Gurnigel B	-	85.7	87.7

Tabelle 2. Gehäusebreite, Gelege- und Eigrösse von *Arianta arbustorum* aus vier Populationen. Relative Eigrösse bezieht sich auf Eivolumen/Gehäusevolumen der Mutter. Mittelwert \pm Standardabweichung mit Stichprobengrösse in Klammern sind angegeben.

Population	Gehäusebreite (mm)	Gelegegrösse (Anzahl Eier)	Eidurchmesser (mm)	Relative Eigrösse ($\times 10^3$)
Aesch	21.1 \pm 1.1 (138)	71.9 \pm 27.7 (140)	3.11 \pm 0.16 (61)	7.10 \pm 1.35 (61)
Amden	18.5 \pm 0.9 (108)	39.4 \pm 19.0 (171)	2.94 \pm 0.13 (14)	8.15 \pm 1.62 (14)
Gurnigel A	17.5 \pm 0.6 (128)	28.8 \pm 11.6 (141)	2.91 \pm 0.18 (125)	9.67 \pm 2.05 (117)
Gurnigel B	17.5 \pm 0.8 (102)	28.2 \pm 12.5 (98)	2.94 \pm 0.19 (40)	9.83 \pm 1.29 (40)

Weiterführende Literatur

- BAUR, B., (1987): Can cannibalistic hatchlings of the land snail *Arianta arbustorum* distinguish between sib and non-sib eggs?- Behaviour 103: 259-265.
- BAUR, B., (1990): Possible benefits of egg cannibalism in the land snail *Arianta arbustorum* (L.).- Functional Ecology 4: 679-684.
- BAUR, B., (1992): Cannibalism in Gastropods. In: *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (eds M. A. Elgar & B. J. Crespi). Oxford University Press, Oxford, pp. 102-127.
- BAUR, B., (1993): Intraclutch egg cannibalism by hatchlings of the land snail *Arianta arbustorum*: non-random consumption of eggs?- Ethology Ecology & Evolution 5: 329-336.
- BAUR, B., (1994): Parental care in terrestrial gastropods.- Experientia 50: 5-14.
- BAUR, B., (1994): Interpopulation variation in propensity for egg cannibalism in the land snail *Arianta arbustorum*.- Animal Behaviour 48: 851-860.