



## Doctoral Thesis

# **Ecological divergence and reproductive isolation between the freshwater snails *Lymnaea peregra* (Müller 1774) and *L. ovata* (Draparnaud 1805)**

**Author(s):**

Wullschleger, Esther

**Publication Date:**

2000

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-004099299> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Diss ETH No. 13898

**Ecological divergence and reproductive isolation between the freshwater snails *Lymnaea peregra* (Müller 1774) and *L. ovata* (Draparnaud 1805)**

A dissertation submitted to the  
Swiss Federal Institute of Technology Zürich

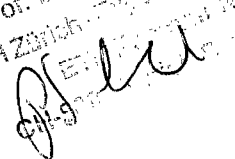
for the degree of  
Doctor of Natural Sciences

Presented by

Esther Wullschleger  
Dipl. Biol. Univ. Zürich  
born October 22<sup>nd</sup>, 1966  
in Zürich, Switzerland

Submitted for the approval of  
Prof. Dr. Paul Schmid-Hempel, examiner  
Dr. Jukka Jokela, co-examiner  
Prof. Dr. Paul Ward, co-examiner

2000

Prof. Dr. P. Schmid-Hempel  
ETH Zürich, Institute of Ecology  
ETH Zürich, CH-8092 Zürich, Switzerland  


---

## Summary

Ecological divergence may proceed to speciation if reproductive isolation ultimately evolves between populations which exploit different resource environments. This scenario, where reproductive isolation evolves through natural selection against the production of hybrids, contrasts with the more widely occurring scenario of allopatric speciation. The ecological speciation hypothesis, and in particular the hypothesis of sympatric species formation, have received increasing interest in current evolutionary biology. Most importantly, clear empirical examples of reinforcement of premating isolation in sympatry remain scarce. In all, the understanding of ecological speciation may benefit from additional case studies covering a wide variety of taxa.

In this thesis, I aimed to determine the stage and the possible agents of divergence in a pair of closely related freshwater snails which show several attributes that may be indicative of ecological speciation. *Lymnaea peregra* and *L. ovata* occur in a largely overlapping range across Europe. Within this range, their distribution appears geographically irregular and varies in correlation with habitat characteristics. In the first part of my study, I investigated whether the snail types differ in habitat-specific distribution across eastern Switzerland. As predicted by previous observations, *Lymnaea peregra* was more common in smaller, more temporary habitats and at higher altitude. As a second aspect, this field survey showed that trematodes (a group of highly pathogenic parasites that are of major evolutionary importance to their molluscan intermediate hosts) do not play a significant role in driving the spatial separation of the two snail types. However, as shown in the second part, *Lymnaea peregra* and *L. ovata* exhibit genetically based divergence in significant life-history traits. Specifically, *L. peregra* grew faster as juveniles and had a more iteroparous reproductive schedule. These traits may be beneficial in small and temporary freshwater habitats which are prone to unpredictable desiccation. On the other hand, shell form appeared to be considerably plastic. Both snail types turned into a narrow, *peregra*-like shell form in only few laboratory generations. As shown in the third part, the two snail types show evidence of reproductive character displacement in a sympatric field site. In allopatric populations, assortative mate choice (favoring intraspecific matings) was expressed by some, but not all populations. Reproductive character displacement may be explained by the cost of mate choice errors and maladaptive hybridization. In conclusion, the present evidence indicates that the snail types are sufficiently isolated to justify species status. Because the stage of divergence is advanced, the present results cannot be taken as conclusive evidence that ecological causes have been initiating divergence, although distributional data suggest that this remains the more likely explanation.

---

## Zusammenfassung

Oekologische Divergenz kann zur Aufspaltung von Arten führen, wenn reproduktive Isolation zwischen zwei Populationen entsteht, welche unterschiedliche Ressourcen oder Umweltbedingungen nutzen. Dieses Szenario, wonach reproduktive Isolation durch natürliche Selektion gegen die Bildung von Hybrid-Nachkommen entsteht, kontrastiert mit dem häufiger auftretenden Szenario der allopatrischen Artbildung. Die Hypothese der ökologischen Artbildung, und vor allem auch die Hypothese der sympatrischen Artbildung, haben in jüngster Zeit zunehmendes Interesse im Forschungszweig der Evolutionsbiologie ausgelöst. Das Verständnis dieser Prozesse dürfte von zusätzlichen Fallstudien profitieren, die insgesamt ein breites Spektrum von Taxa umfassen.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit versuchte ich, das Ausmass der Divergenz zwischen zwei nahe verwandten Wasserschnecken zu bestimmen, sowie die möglicherweise dahinter liegenden Faktoren zu ermitteln. *Lymnaea peregra* und *L. ovata* weisen mehrere Charakteristika auf, welche auf ökologische Artbildung hindeuten. Insbesondere überlappen sie sich im Verbreitungsgebiet, welches Europa und angrenzende Regionen umfasst, und weisen innerhalb des Verbreitungsgebiets eine geografisch unregelmässige Verbreitung auf, die mit Habitatfaktoren in Zusammenhang gebracht werden kann. Im ersten Teil meiner Studie untersuchte ich, ob sich die beiden Schneckenformen im Untersuchungsgebiet (Ostschweiz) in ihrer habitat-spezifischen Verbreitung unterscheiden. Wie durch vorherige Beobachtungen vorhergesagt, wurde *Lymnaea peregra* häufiger in kleineren, mehr temporären Gewässern und in grösserer Höhe über Meer gefunden. Zweitens zeigten diese Feldaufnahmen auch, dass Trematoden (welche als stark pathogene Parasiten einen bedeutenden evolutionären Einfluss auf Schnecken haben, die ihnen als Zwischenwirte dienen) keine bedeutende Rolle in der räumlichen Isolierung der beiden Schneckenformen spielen. Die Resultate im zweiten Teil zeigen jedoch, dass *Lymnaea peregra* und *L. ovata* genetische Divergenz in bedeutenden Life-history-Charakteristika aufweisen: *Lymnaea peregra* wachsen schneller als Jungtiere und haben einen mehr iteroparen Reproduktionsverlauf. Diese Eigenschaften könnten in kleinen, temporären Gewässern von Vorteil sein, in welchen die Schnecken einem unvorhersagbaren Risiko der Austrocknung ausgesetzt sind. Die Schalenform der Schnecken scheint dagegen in beträchtlichem Ausmass phänotypischer Plastizität zu unterliegen. Beide Schneckenformen entwickelten innerhalb weniger Laborgenerationen eine engere, *peregra*-ähnliche Schalenform. Die Resultate im dritten Teil weisen auf reproduktives Character-displacement zwischen den beiden Schneckenformen an einem sympatrischen Standort hin: Im Vergleich allopatrischer Populationen zeigte sich assortative Partnerwahl (zugunsten

---

intraspezifischer Paarungen) nur in einigen, aber nicht allen Populations-Kombinationen. Reproduktives Character-displacement kann dahingehend erklärt werden, dass damit die Kosten von Partnerwahlfehlern und verschwenderischer Produktion unfitter Hybrid-Nachkommen vermieden werden. Insgesamt deuten die Resultate darauf hin, dass *Lymnaea peregra* und *L. ovata* reproduktiv genügend voneinander isoliert sind, um einen Artstatus der beiden Formen zu rechtfertigen. Da die Divergenz bereits fortgeschritten ist, können die Resultate nicht als schlüssige Evidenz für ökologische Ursachen der Divergenz interpretiert werden, obschon die Verbreitungsdaten darauf hindeuten, dass ein ökologisch bedingter Ursprung der Divergenz wahrscheinlicher ist als allopatrische Artbildung.