

# Der Lebenszyklus einer niederrheinischen Population von *Valvata piscinalis* (Gastropoda, Prosobranchia)

Jutta Hoffmann und Dietrich Neumann<sup>1</sup>

Mit 2 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 22. 5. 1989)

## Kurzfassung

Die Populationsdynamik von *Valvata piscinalis* wurde 1985 in einem Flachgewässer der Rheinaue verfolgt (Standort: Reeserward bei Rees; Größe: 0,8 ha, Wassertiefe: max. 1,2 m; Sediment: mit hohem Schluff- und Feinsandanteilen von 55–95%).

Die Hauptlaichperiode der geschlechtsreifen Schnecken (Schalenhöhen 3,5 bis 6 mm) lag zwischen Anfang April (Wassertemperaturen 9–10 °C) und Ende Juni (18–20 °C).

Die im Verlauf des Jahres aufgetretenen Verschiebungen in der relativen Alterszusammensetzung der Population wurden mit Hilfe von Aufzuchtversuchen im Labor bei 12 und 19 °C interpretiert. Die Embryonalentwicklung bis zum Schlüpfen der 0,3 mm großen Jungschnecken beträgt 32 Tage bei 12 °C, 15 Tage bei 19 °C. Bei optimaler Substraternährung und anhaltend hohen Wassertemperaturen benötigten die Tiere 8 Monate bis zu Schalengrößen von 3,5 mm; bei 12 °C erreichten sie nur 2,3 mm. Ausgewachsene Tiere starben im Labor (19 °C) 1–2 Monate nach der Laichperiode; im Freiland wurden im Juli nach der Hauptlaichperiode vermehrt große Leergehäuse gefunden.

Alle Freiland- und Laborbefunde sprechen für eine relativ niedrige Entwicklungsgeschwindigkeit mit meist zweijähriger Generationsdauer im Freiland und einem zeitweiligen Nebeneinander von 3 Jahrgangskohorten.

## Abstract

The population dynamics of *Valvata piscinalis* were observed during 1985 in a shallow pond along the riverside of the Rhine (location: Rees, Lower Rhine; size 0,8 ha; depth: 1,2 m). The soft sediment consisted of 55–95% silt and fine sand (< 0,03 mm to 0,16 mm).

The main reproduction period of the adult snails (3,5 mm–6 mm) was between early April (water temperatures about 9–10 °C) and late June (18–20 °C).

The seasonal changes of the age structure of the population were interpreted on the basis of breeding experiments done in the laboratory at 12 and 19 °C. The embryonic development from egg-laying to hatching of a 0,3 mm young snail lasted 32 days at 12 °C and 15 days at 19 °C. The snails needed 8 months with optimal feeding conditions and 19° water temperature to reach a size of only 3,5 mm at the maximum and of 2,3 mm in 12 °C. Fullgrown specimens died in the laboratory 1–2 months after the spawning period. This corresponds with the observation in nature that increased numbers of empty adult shells were found in July.

It was concluded that *Valvata piscinalis* is characterized by a relatively slow growth rate and a generation time of about two years in nature so that the age structure of the population observed consisted of up to three annual cohorts during early summer.

## 1. Einleitung

*Valvata piscinalis* MÜLLER ist in der palaearktischen Region weit verbreitet. Anfang dieses Jahrhunderts siedelte sie sich in Nord-Amerika an. Gewöhnlich kommt sie im Schlamm stehender und langsam fließender Gewässer vor (CLELAND 1954, FRÖMMING 1956, HUNTER 1961b, ÖKLAND 1964). In kleinen stehenden Gewässern soll sie in England und Dänemark (FRETTER 1978) selten sein. LUIB-FRITZ (1984) fand *Valvata* im Bodensee bis in Tiefen von 32 m, FRÖMMING (1956) gibt sogar 80 m an. Nach HUBENDICK (1948) muß das Gewässer eine Mindesttiefe von 1 m haben (Optimum bei 2 bis 3 m). FRÖMMING beobachtete die Schnecken aber auch im flachen Uferbereich des Müggelsees. Offensichtlich sind nicht die

<sup>1</sup> Sonderdruckanforderungen an D. NEUMANN.

Wassertiefe, sondern bestimmte, stetig bestehende Substratbedingungen für das Vorkommen wichtig.

ANKEL (1936) beschrieb *Valvata* auch für Brackwasserstandorte der Nord- und Ostseeküsten; danach toleriert sie Salzgehalte bis zu 2‰ Salinität.

Für einen Bewohner der Sedimentoberfläche kann der feine Schlamm in der Ernährung eine Rolle spielen (CALOW 1975, KOFOED 1975a). Bisher war allerdings wenig über die Ernährung von *Valvata* bekannt. Fast alle Literaturangaben stützen sich auf STEUSLOFF (1922, 1927/28). Nach STEUSLOFF weiden die Tiere „die Schlammoberfläche ab, die mit einzelligen Algen, in größeren Tiefen der Seen mit Planktonresten und Bakterien bedeckt ist.“ Bei GRAHAM (1955) heißt es, sie ernähre sich von Detritus und Wasserpflanzen. Nach eigenen Untersuchungen über Nahrungszusammensetzung, Nahrungsaufnahme und Verdauungsleistungen kann *Valvata* außer mit diatomeen- und bakterienhaltigem Feinschlamm auch mit einigen fädigen Cyanobakterien und Grünalgen (z. B. *Anabaena*, *Cladophora*) sowie mit Bakterien Schlamm gezüchtet werden (HOFFMANN und NEUMANN in Vorber.).

Über die Populationsdynamik lagen nur vereinzelte Hinweise vor. Bei der vorliegenden kombinierten Freiland- und Laboruntersuchung bestand die Möglichkeit, erstmals die Populationsentwicklung in einem Flachgewässer während eines Jahreszyklus zu verfolgen.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet, das Reeserward, liegt am Niederrhein im Auengebiet des Rheinstromes (nördlich von Rees und südlich der Ortschaft Grietherbusch). Dieses Gebiet ist ein ehemaliges Auskiesungsgebiet (Abbau zwischen 1968 und 1970 auf einer Fläche von ca. 24 ha). Die Fläche wurde anschließend wieder mit nicht verwertbaren Sanden und Abraum aus den umliegenden Abbaugeländen aufgefüllt. Dazu wurde das Material im Naßverfahren angespült. Nachdem sich der Boden einige Monate gesetzt hatte, war etwa ein Drittel der Fläche wieder als Weideland verwendbar. Auf der Restfläche blieben zwei Flachgewässer und Feuchtwiesen bestehen. Das Gebiet ist heute größtenteils als Naturschutzgebiet ausgewiesen.

Das eine der beiden Gewässer (A) ist bei mittlerem Wasserstand ca. 0,8 ha groß und ungefähr 1,2 m tief. Das oberflächliche Sediment war locker und weich. Es wurde 1985 von einer beachtlich starken *Valvata*-Population besiedelt. An Pflanzen standen in unmittelbarer Wassernähe Schilf (*Phragmites australis*), Rohrglanzgras (*Typhoides arundinacea*), Wiesenrispengras (*Poa pratensis*), schwimmendes Laichkraut (*Potamogeton natans*) und Weidengebüsch (*Salix* sp.). Die Wasseroberfläche selber war völlig pflanzenfrei. Das andere Gewässer (B) ist ca. 0,6 ha groß und 1,0 m tief. Es war durch festes Sediment gekennzeichnet; ein *Valvata*-Vorkommen war 1985 nicht nachweisbar. Das Gewässer ist nur durch einen flachen Erdwall vom vorgenannten getrennt; es steht in Verbindung mit dem Rhein, so daß bei Hochwasser das Rheinwasser von hier aus das Gesamtgebiet überflutet. Größere Pflanzen oder echte Wasserpflanzen fehlen am Ufer; Breitwegerich (*Plantago major*), Ampferknöterich (*Polygonum lapathifolium*) und Huflattich (*Tussilago farfara*) waren häufig vorhanden. Im Frühjahr des Untersuchungsjahres bildeten beide Teiche zunächst im Anschluß an das Frühjahrshochwasser zunächst eine Wasserfläche; erst ab Juli waren sie wieder getrennt.

## 3. Die Korngrößenverteilung des besiedelten Schlammes

Zur Charakterisierung der unterschiedlichen Sedimente beider Gewässer wurde die Korngrößenverteilung untersucht. Die Bodenproben wurden mit einem EKMAN-Bodengreifer (Öffnungsweite 225 cm<sup>2</sup>, Länge 20 cm) entnommen und drei Tage bei 100 °C getrocknet. Nach der Ermittlung des Gesamtrockengewichtes wurde die Probe mit Wasser aufgeschlämmt und im Naßverfahren in einer Siebmachine (RETSCH Siebmachine, Typ Vibro, mit Analysensiebsatz, DIN 4188) aufgetrennt. Nach Trocknung der Fraktionen (drei Tage, 100 °C) konnten unter Berücksichtigung des Siebverlustes die Gewichtsprozentage der einzelnen Korngrößen errechnet werden.

Tabelle 1. Korngrößenverteilung der Sedimente beider Flachgewässer. Für Gewässer A sind ein oberer und ein unterer Extremwert ( $a_1$ ,  $a_2$ ) aus 10 Einzelproben aufgeführt, da die Einzelproben recht unterschiedliche Sandanteile hatten. Die Unterschiede waren im Gewässer B wesentlich geringer, so daß Mittelwert und Standardabweichung aus 10 Proben berechnet wurden.

Korngrößenfraktion (mm)	Gewässer A (mit <i>Valvata</i> )		Gewässer B (ohne <i>Valvata</i> )
	Gewichtsprozent		Gewichtsprozent
	$a_1$	$a_2$	
< 0,03	67,0	38,3	8,1 ± 1,3
0,03–0,06	7,8	13,0	8,0 ± 0,9
0,07–0,16	20,0	3,4	15,5 ± 2,3
0,17–0,63	4,3	43,4	54,9 ± 7,5
0,64–1,60	0,5	1,5	7,9 ± 1,7
>1,61	0,3	0,3	5,6 ± 0,6

Tab. 1 zeigt, daß der Schluff- und Feinsandanteil bis 0,16 mm im *Valvata*-Gewässer (A) sehr hoch lag, zwischen 55 und 95%, der Sandanteil (0,2 bis 2 mm) schwankte entsprechend zwischen 45 und 5%. Im Gewässer B waren nur ca. 32% Schluff und Feinsand vorhanden, der Rest gehörte zum Sandbereich, wobei 13,5% schon dem Grobsand zuzurechnen waren. Wie bereits aus der eingangs erwähnten Festigkeit des Sedimentes zu erwarten war, bestanden deutliche Unterschiede bezüglich der Korngrößenverteilung zwischen den beiden Teichen.

### 3.1. Biomassebestimmung für *Valvata piscinalis*

Für die Biomassebestimmung (standing crop) wurden 12 Bodenproben mit einem EKMAN-Greifer gleichmäßig über das Gewässer verteilt entnommen und in Plastikbeutel gefüllt. Nach Trennung der Proben mit Hilfe von zwei Sieben (Maschenweite 1,5 und 0,75 mm) wurden die Tiere aus den Sieben abgesammelt, gezählt und getrocknet (einen Tag bei 100 °C).

Für das *Valvata*-Gewässer ergab sich ein Wert von  $4364 \pm 2770$  mg Trockengewicht (mit Schale) pro  $m^2$ , was einer Schneckenzahl von  $615 \pm 386$  pro  $m^2$  entsprach. Die Zahl der Tiere pro Greiferprobe schwankte beträchtlich (vgl. die hohen Standardabweichungen). Eine derartige Populationsdichte von etwa 600 Tieren pro  $m^2$  liegt im mittleren Bereich der Literaturwerte. LUIB-FRITZ (1984) gab für den Bodensee Maximalzahlen von 448 Individuen/ $m^2$  an, ÖKLAND (1964) nannte 700 für Norwegen. JONASSON (1978) berichtete von bis zu 1000 Individuen/ $m^2$ .

Das Bild für Gewässer B sah völlig anders aus. Hier konnte in allen Greiferproben kein lebendes Exemplar gefunden werden; nur wenige leere Schalen waren vorhanden. Bei einem Abkeschern der Sedimentoberfläche zeigte sich das gleiche Ergebnis. Die Individuendichte war in Gewässer B offensichtlich sehr gering, möglicherweise zum Untersuchungszeitpunkt sogar gleich Null, denn die leeren Gehäuse könnten durchaus entweder bei hohem Wasserstand aus dem Gewässer A eingeschwemmt worden sein oder aber aus einer früheren Besiedlungsphase stammen. Die Ursachen für die unterschiedliche Besiedlung der beiden benachbarten Gewässer scheinen zum einen mit der unterschiedlichen Körnigkeit des Sedimentes korreliert zu sein. Andererseits dürfte aber auch das Nahrungsangebot auf dem Sediment und das Vorhandensein von Wasserpflanzen (zumindest im Uferbereich) als bevorzugte Laichplätze wichtig sein.

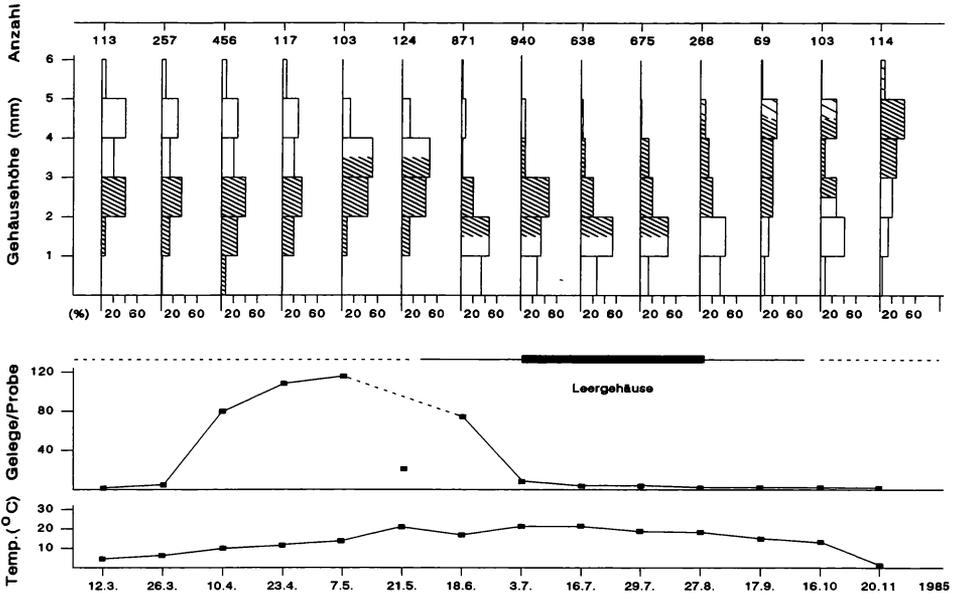


Abbildung 1. Die relative Alterszusammensetzung der untersuchten *Valvata*-Population, charakterisiert anhand der Verteilung ihrer Gehäusedurchmesser, sowie Angaben über Gelegeanzahlen, Leergehäuse und Wassertemperaturen zwischen März und November 1985. Die dem Jahrgang 1984 vermutlich zuzuordnenden Größenklassen wurden durch Schraffur markiert. Weitere Einzelheiten siehe Text.

## 4. Populationsdynamik

### 4.1. Methode

Die Alterszusammensetzung der Population wurde von März bis November etwa alle 3 Wochen in einer Stichprobe vermessen. Die Tiere wurden hierfür mit Hilfe eines Keschers (Maschenweite 0,75 mm) gesammelt. Es war nicht möglich, flächenbezogen zu arbeiten, da die Schneckenanzahl pro Greiferprobe zu unterschiedlich ausfiel. Das so gesammelte Material wurde zunächst mit zwei Sieben (Maschenweite 1,5 und 0,75 mm) aufgeteilt und nach *Valvata* abgesehen. Der maximale Schalendurchmesser jeder Schnecke wurde mit dem Okularmikrometer ausgemessen. Weiterhin wurden die mitgesammelten Gelege ausgezählt. Als Laichsubstrat dienten teilweise ufernahe Pflanzen, wie Binsen und Schilf. Hauptsächlich wurden abgestorbene Pflanzenteile wie Wurzeln und Stengel, aber auch abgesunkene Weidenblätter, kleinere Kiesel, gelegentlich auch Gehäuse von Artgenossen genutzt.

Die Oberflächentemperatur des Gewässers wurde jeweils um die Mittagszeit bestimmt. Abb. 1 faßt die Ergebnisse zusammen.

### 4.2. Laichperiode

Das untere Diagramm in Abb. 1 gibt den Temperaturverlauf des Wassers während des Jahres 1985 wieder. Das Diagramm darüber zeigt die Anzahlen der Gelege pro Probe. Trotz der unterschiedlichen Probengröße dürfte die Kurve die ungefähre Jahresverteilung wiedergeben.

*Valvata piscinalis* geht ungefähr bei einer Größe von 3,5 mm zur Reproduktion über. Im Frühjahr (März) waren daher ca. 50% der Tiere geschlechtsreif. Bereits bei Wassertemperaturen um 5 °C wurden erste Gelege gefunden. Knapp darüber (Anfang April) begann die Hauptlaichzeit, sie erreichte Ende April bis Anfang Mai ihr Maximum. Danach sank die Gelegezahl bis Mitte Juli wieder ab. Laich wurde jedoch insgesamt von Ende März bis in den Oktober gefunden.

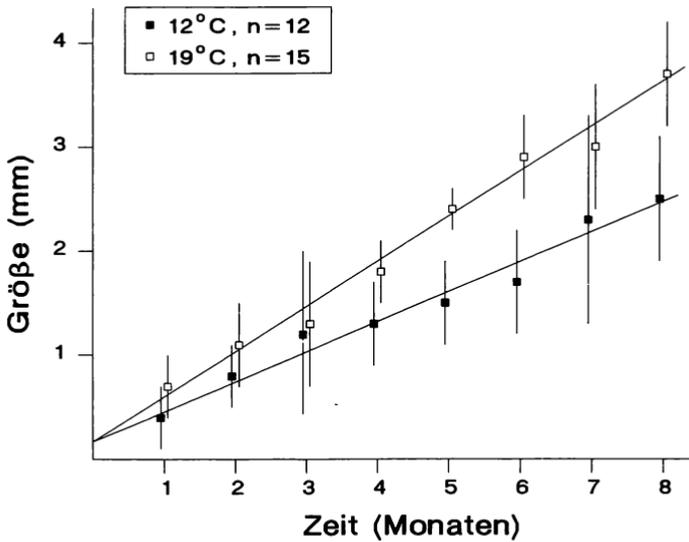


Abbildung 2. Wachstumsverlauf von frischgeschlüpften *Valvata piscinalis* in Laborversuchen bei 12 und 19 °C. Weitere Bedingungen: 24stündiger Licht-Dunkel-Zyklus mit 16 Stunden Licht; Süßwassermedium von 0,6‰ Salinität und neutralem pH; Mediumwechsel 1–2 mal pro Woche; natürlicher Feinschlamm vom Freilandstandort als Substrat und Futter, mit zunehmender Größe der Tiere beim Mediumwechsel jeweils teilweise erneuert. Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen.

#### 4.3. Jungschnecken

Frisch geschlüpfte Jungschnecken hatten in unseren Laborzuchten eine Schalengröße von nur 0,3–0,35 mm; sie ließen sich beim Aussieben der Freilandproben nicht mit erfassen. Die ersten im Freiland nachweisbaren Jungschnecken waren bereits mindestens bis auf 0,75 mm herangewachsen; sie wurden ab Mitte Juni in größerer Zahl eingesammelt. Im Labor betrug die Zeit zwischen Eiablage und Schlüpfen bei 12 °C durchschnittlich 32 Tage, bei 19 °C 15 Tage. Der  $Q_{10}$ -Wert für die Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung beträgt danach 2,9.

Für die Wachstumsdauer bis zu einer Schalengröße von 1 mm bei optimaler Ernährung ergaben sich 2,5 Monate bei 12 °C und 1,5 Monate bei 19 °C (Abb. 2). Die erstmals ab Mitte Juni beobachteten Jungtiere dürften also vermutlich bei ansteigenden Wassertemperaturen um den Maibeginn geschlüpft sein.

Die im April in geringer Zahl gefundenen kleinen Schnecken (0,75 mm) dürften dagegen aufgrund unserer auf niedrige Wassertemperaturen extrapolierten Zuchtergebnisse nicht zwischen Januar und März geschlüpft sein; wahrscheinlich handelte es sich um Nachkommen aus den Herbstgelegen.

#### 4.4. Alterszusammensetzung

Wenn man die Schalengröße und den Eintritt der Geschlechtsreife berücksichtigt, kann man in der Niederrhein-Population vier Alterstypen unterscheiden; (a) geschlechtsreife Tiere 3,5–6 mm, (b) kurz vor der Geschlechtsreife stehende Tiere (3–3,5 mm), (c) ältere Jungtiere (1–2,5 mm) und (d) Jungschnecken (bis 1 mm). Die normierten Häufigkeitsverteilungen der zwischen März und November liegenden Fangtage zeigen deutliche Verschiebungen, die wir aufgrund der Wachstumsleistungen von *Valvata* im Laborversuch (Abb. 2) und der Größe frischgeschlüpfter Tiere zu interpretieren versucht haben.

Im Juli waren Leergehäuse von Adulten in auffälliger Weise am Standort zu finden. Dieses belegt, daß der relative Rückgang der geschlechtsreifen Tiere gegenüber den stark

aufkommenden Jungtieren nicht nur an der prozentualen Auftragung liegt, sondern tatsächlich am Absterben der Alttiere.

Da der niederrheinische *Valvata*-Stamm unter günstigen Fütterungsbedingungen (HOFFMANN 1986) eine Größe von 3 mm bei 19 °C erst nach etwa 7 Monaten erreicht, müssen wir vermuten, daß ab Maibeginn geschlüpfte Schnecken des Geburtsjahrgangs 1985 im Oktober/November maximal an die 3 mm groß geworden waren. Die Gruppe der älteren Jungtiere (c) des Frühjahres 1985 – sie repräsentieren ohne Zweifel den Jahrgang 1984 – können aufgrund der Laborwachstumsdaten frühestens gegen Ende der Hauptlaichperiode 1985 erstmals fortpflanzungsaktiv geworden sein. Sie dürften im Spätherbst in der Regel eine Größe von 4–5 mm erreicht haben. Der mutmaßliche Jahrgang 1984 wurde in Abb. 1 durch Schraffur hervorgehoben. Seine Hauptlaichperiode begann demnach erst im Frühjahr 1986 nach knapp 2 Jahren. Das spricht für eine zweijährige Generationszeit dieser Niederrheinpopulation.

Die älteren Tiere des Frühjahrs 1985 (Gruppen a und b mit 3,5–6 mm) dürften daher dem Jahrgang 1983 angehört haben. Einzelne Alttiere überlebten, wie die Spätsommerteilungen belegen, bis zum Spätsommer oder Herbst 1985. Zu dieser Zeit konnten dann auch die ersten Individuen des Jahrgangs 1984 die Altersgruppe 5–6 mm erreicht haben, so daß über das Maximalalter der 1983er nichts Genaueres gesagt werden kann. Im Labor überlebten die größten Tiere die Laichperiode bei 19 °C allerdings nur um maximal 54 Tage, was gegen eine dritte Überwinterung bis zum Jahr 1986 sprechen würde.

Zusammenfassend stützen alle Daten die Annahme, daß bei der Niederrheinpopulation im Jahr 1985 die Jahrgangskohorten von 3 Jahren nebeneinander auftraten.

#### 4.5. Fekundität

Einen Anhaltspunkt gibt die im Labor ermittelte Gelegezahl. Es wurden  $17,5 \pm 2,0$  Gelege von Weibchen in 75 Tagen bei 19 °C gezählt. Pro Gelege traten bis zu 40 Eier auf, was eine relativ hohe Anzahl im Vergleich mit Literaturwerten ist. FRÖMMING (1956) und NEKRASSOW (1929) nannten Zahlen zwischen 8 und 31. Kopulation und Eiablage verliefen nach dem von OBERZELLER (1961) für *Valvata piscinalis alpestris* beschriebenen Verhalten.

#### 4.6. Endogene Jahresrhythmen

Ein interessanter Hinweis ergab sich aus einem längerfristigen Hälterungsversuch von geschlechtsreifen Schnecken. Die im Oktober 1984 im Freiland gesammelten Tiere waren in einem Aquarium mit natürlichem Sediment bei 5 °C (täglicher Licht-Dunkel-Zyklus LD = 16:8) aufbewahrt worden. Die in den ersten Wochen noch herumkriechenden Tiere vergruben sich im Verlauf des Novembers im Schlamm. Anfang April 1985 nahmen die Schnecken ihre Wanderungen in der Schlammoberfläche und an den Aquariumswänden wieder auf. Die Tiere überlebten bei 5 °C und waren dann im folgenden Spätherbst wiederum im Schlamm zurückgezogen. Dieser bei konstanten Temperatur- und Lichtbedingungen abgelaufene jahreszeitliche Wechsel von lokomotorischer Aktivität und Ruhe deutet auf eine endogen kontrollierte, circannuale Rhythmik ihrer Aktivitäten hin, wie dieses bei *Limax flavus* (SEGAL 1960), *Helix aspersa* (BAILEY 1981) und vor allem Vertebraten beobachtet wurde (GWINNER 1986).

#### 4.7. Literaturvergleich

Der Zeitpunkt der Hauptlaichzeit scheint von Standort zu Standort, vielleicht auch von Jahr zu Jahr variabel zu sein. LUIB-FRITZ (1984) gibt ebenso wie CLELAND (1954) den Juni als Zeit der höchsten Fortpflanzungsaktivität an, HUNTER (1961 b) den Juli. Nach LODGE & KELLY (1985) kann die Paarungszeit zwischen Juni und September/Oktober liegen. Im vorliegenden Fall begann sie früh im Jahr etwa Anfang April. Hinsichtlich der Generationsdauer gehen die Meinungen offensichtlich auseinander. In der älteren Literatur wurde *Valvata piscinalis* ausschließlich als eine einjährige Art eingestuft (CLELAND 1954, YOUNG 1975). LUIB-FRITZ (1984) schloß sich dieser Bewertung an, da sie ab September keine ausgewachsenen

Tiere mehr fand. Die im Sommer geschlüpften Jungtiere würden danach bis zum nächsten Sommer voll herangewachsen sein, sich fortpflanzen und dann absterben.

HUNTER (1961 b) vermutete jedoch aufgrund seiner Aufsammlungen, daß die Schnecken nach einer ersten Laichperiode noch weiterwachsen und bis 21 Monate leben können, also zumindest das folgende Jahr (das dritte nach der sommerlichen Jungschneckenperiode). Die Niederrheindaten (Abb. 1) bestätigen das Überwintern von einzelnen großen Tieren (5–6 mm).

LODGE & KELLY (1985) fanden in England ebenfalls zweijährige Tiere. Dort überlebte ein Teil des Jahrgangs 1979 bis ins Jahr 1981, in dem sie dann während des Sommers ablaichten und anschließend starben.

Unsere Auswertung von Freilandproben und Laborzuchten sprechen eindeutig für eine zweijährige Generationsdauer, auch unter Berücksichtigung der relativ früh liegenden Laichperiode, wie sie zumindest 1985 auftrat. Man sollte überprüfen, ob bei den Bewertungen für eine einjährige Generationsdauer die Wachstumsgeschwindigkeit von *Valvata* und deren Temperatur-Abhängigkeit überschätzt worden war.

## Literatur

- ANKEL, W. E. (1936): Prosobranchia. – In: Tierwelt der Nord- und Ostsee, Verlag Grimpe & Wagler Leipzig.
- CALOW, P. (1975): The feeding strategies of two freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilis* (MÜLL.) and *Planorbis contortus* (LINN.) in terms of ingestion rates and absorption efficiencies. – *Oecologia* **20**: 33–49.
- CLELAND, D. M. (1954): A study of the habits of *Valvata piscinalis* (MÜLL.) and the structure and function of the alimentary canal and reproduction system. – *Proc. malac. Soc. Lond.* **3**: 167–203.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A. (1978): The prosobranch molluscs of Britain and Denmark, Neritacea, Viviparacea, Valvatacea, terrestrial and freshwater Littorinacea and Rissoacea. – *J. Moll. Stud.* Part 3, Supl. **5**: 111–117.
- FROMMING, E. (1956): Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. – Verlag Duncker & Humblot Berlin
- GRAHAM, A. (1955): Molluscan diets. – *Proc. malac. Soc. Lond.* **31**: 144–159.
- HUBENDICK, B. (1948): Zur Biogeographie und regionalen Limnologie Südschwedens. – *Geogr. Ann.*, S. 691–707.
- HUNTER, R. W. (1961b): Life cycles of four freshwater snails in limited populations in Loch Lomond, with discussion of intraspecific variations. – *Proc. Zool. Soc. Lond.* **137**: 135–171.
- JONASSON, P. (1978): Zoobenthos of lakes. – Edgardo Baldi Memorial Lecture, in: Verh. Intern. Verein. Limn. **20**: 13–37.
- KOFOED, L. H. (1975a): The feeding biology of *Hydrobia ventrosa* (MONTAGU) I. The assimilation of different components of the food. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* Vol. **19**: 233–241.
- LODGE, D. M. & KELLY, P. (1985): Habitat disturbance and the stability of freshwater gastropod populations. – *Oecologia* **68**: 111–117.
- LUIB-FRITZ, K. (1984): Untersuchungen zur Biologie von *Valvata piscinalis* (Gastropoda, Valvatidae) im Bodensee. – Diplomarbeit der Fakultät Biologie der Universität Tübingen.
- NEKRASSOW, A. D. (1929): Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden. – *Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere* **13**: 1–35.
- OBERZELLER, E. (1961): Über Kopulation und Laichakt von *Valvata piscinalis alpestris* (KÜSTER). – *Arch. Moll.* **90**: 163–164.
- ÖKLAND, J. (1964): The eutrophic lake Borrevan (Norway) – an ecological study on shore and bottom fauna with special reference to gastropods, including a hydrographic survey. – *Folia. Limn. Scand.* No. **13**: 1–337.
- STEUSLOFF, U. (1927/28): Zur Molluskenfauna Mecklenburgs. – *Arch. Frd. Naturgesch. Mecklbg.* **3**: 44–66.
- YOUNG, M. R. (1975): The life cycles of six species of freshwater molluscs in the Worcester-Birmingham canal. – *Proc. malac. Soc. Lond.* **41**: 533–548.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Dietrich Neumann, Dipl.-Biol. Jutta Hoffmann, Zoologisches Institut der Universität (Lehrstuhl für Physiologische Ökologie), Weyertal 119, D 5000 Köln.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [143](#)

Autor(en)/Author(s): Neumann Dietrich, Hoffmann Jutta

Artikel/Article: [Der Lebenszyklus einer niederrheinischen Population von \*Valvata piscinalis\* \(Gastropoda, Prosobranchia\) 414-420](#)