DROSERA | '81 (2): 75-92 | Oldenburg 1981 - XI

Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsdichte, Phänologie und kleinräumige Verteilung

Michael Corsmann

Abstract: From February 1979 to January 1980 the gastropod fauna of a beech forest on limestone was studied near Göttingen, Lower Saxony (West Germany). The results are based on hand-sorted soil samples. The mean snail abundance was 120 ind./m² with a biomass of 430 mg ashfree dry weight/m². Among the 30 species *Carychium tridentatum* and *Aegopinella pura* had the highest population density with 24 ind./m² for both species. *Perforatella incarnata* made up the largest part of the biomass with more than one third of the total gastropod population. - The phenology of the six dominant species was investigated. The number of juvenile individuals increased in the second half of the year. Two dry months in the late summer seemed to cause aggregations of the three small snail species: *Aegopinella pura, Vitrea cristallina* and *Carychium tridentatum.* The populations of gastropods were studied in six microhabitats: distinct sub-units of plant communities and surroundings of beech trunks and stumps. The results showed clear differences between the niche breadth and overlap of the most common species. *Cochlodina laminata,* for instance, had a low niche breadth and overlap with the other species: This species preferred leaf litter near tree trunks.

1. Einleitung

Schneckenpopulationen in Waldökosystemen sind in neuer Zeit häufiger Gegenstand faunistisch-ökologischer Untersuchungen gewesen. Im nord- und westdeutschen Raum sind es vor allem Wälder des Rheinlandes, die eingehender malakologisch erfaßt worden sind, so z. B. der Kottenforst von BLESS (1976) und die Eifel von KNECHT (1978).

ANT (1963a) faßte als erster, verbunden mit eigenen Untersuchungen, die vorhandenen Daten über die Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland zusammen. In mehreren Arbeiten stellte dieser Autor besonders die Malakofauna von Buchenwäldern in den Mittelpunkt (ANT 1963b, 1966, 1974). Dabei erzielten die Gastropoden mancher Buchenwaldgesellschaften besonders hohe Arten- und Individuenzahlen, vor allem in Wäldern auf Kalk; der positive Einfluß von Kalkböden auf die Schneckenfauna ist schon oft hervorgehoben worden (z. B. TRÜBSBACH 1943, 1947).

Für den südniedersächsischen Raum gibt es nur eine ältere zusammenfassende Arbeit von HERBST (1913). Die vorliegende Darstellung befaßt sich mit der Schneckenfauna eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen, der malakologisch nur ungenügend bekannt ist. Dabei sollen die Analyse von Artenspektrum, Dichte, Biomasse und Jahreszyklus der Populationen im Vordergrund stehen. Außerdem wird die Besiedlung bestimmter pflanzensoziologischer Untereinheiten und Mikrohabitate durch Schnecken unter dem Aspekt der Nischendifferenzierung betrachtet.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet und Klima

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im östlich von Göttingen gelegenen Göttinger Stadtforst, 1,8 km südwestlich des Dorfes Mackenrode. Mit 417 m über N.N. liegt es etwa an der höchsten Stelle des Muschelkalkplateaus des Göttinger Waldes. Der sehr flachgründige Boden ist eine typische Mull-Rendzina, deren Löß- und Lehmanteil jedoch auf kleinem Raum großen Schwankungen unterliegt (DIERSCHKE mdl.). Die pH-Werte des Bodens schwanken zwischen 5 und 7 und betragen im Jahresmittel 6,4 (POSER 1981).

Der Baumbestand besteht zum überwiegenden Teil aus Rotbuche *(Fagus sylvatica),* hin und wieder eingestreut sind Esche *(Fraxinus excelsior),* Spitz- und Bergahorn *(Acer platanoides* u. *A. pseudoplatanus)* sowie einige Wildkirschen *(Prunus avium).* Der jetzige Bestand (Abb. 1) ist knapp 120 Jahre alt und hat eine Höhe von über 20 m. Eine Strauchschicht existiert nicht. Dagegen ist die Krautschicht sehr dicht und vielfältig und weist durch ihre Zusammensetzung den Buchenwald als Melico-Fagetum hordelymetosum aus. Charakteristisch ist das Auftreten zahlreicher Geophyten (z. B. *Primula veris, Anemone nemorosa, Allium ursinum*) im Frühjahr. Diese welken bei stärkerer Belaubung; im Hochsommer finden wir vorwiegend *Galium odoratum, Lamiastron galeobdolon, Asarum europaeum, Euphorbia amygdaloides, Dentaria bulbifera* und - oft inselartig eingestreut - *Mercuralis perennis.* An stärker besonnten Stellen dominieren *Hordelymus europaeus* und *Melica uniflora.*

Abb. 1:
Teil des Untersuchungsgebietes im Göttinger Wald (Maiaspekt).

Das generell als subatlantisch zu bezeichnende Klima war im Untersuchungszeitraum durch den kalten und schneereichen Winter 1978/79 und einen feuchten Sommer (1979) gekennzeichnet. Bis zum 23. März 1979 lag auf der Untersuchungsfläche eine geschlossene Schneedecke, die lange Zeit über 50 cm mächtig war. Im anschließenden Frühjahr und Frühsommer lagen die Niederschlagsmengen deutlich über dem langjährigen Mittel, ebenso im November und Dezember 1979. Sehr trocken waren dagegen die Monate September und Oktober.

2.2. Probenahme

Von Februar 1979 bis Januar 1980 wurden innerhalb eines Rasters von 50 x 50 m auf der Probefläche an neun Terminen Bodenproben entnommen. Dabei wurde von einer 50-m-Linie eine weitere rechtwinklig ausgelegt, längs der die Probenahmen erfolgten. Die Position (in Metern) auf der Basislinie, die jeweils den Ausgangspunkt für die Probelinie bildete, habe ich vor jedem Termin einer Zufallszahlentabelle (CAVALLI-STORZA 1974) entnommen. In Abständen von 4 m längs der Probelinie wurden nun je 2 Bodenproben mit Streuauflage und Vegetation genommen. Dies geschah mit Hilfe eines aufklappbaren Metallzylinders von 20 cm Durchmesser, der in den Boden getrieben wurde. Von den so erhaltenen zylindrischen Bodenproben verwendete ich in der Regel nur die obere, 4 cm mächtige Schicht. Lediglich im November 1979 und Januar 1980 habe ich an jeder zweiten Entnahmestelle eine Tiefenprobe (4 cm bis 8 cm Tiefe) entnommen.

Die Bodenproben wurden einzeln in verschließbaren Kunststoffeimern transportiert und im Labor mit der Hand nach Schnecken untersucht. Sieb- und Aufschlämmverfahren (GEYER 1908; VAGVÖLYI 1952) wurden ansatzweise von mir getestet. Sie erschienen aber bei der relativ großen Probenzahl und dem zum Teil hohen Lehmanteil der Proben hinsichtlich Apparatur und Zeit noch aufwendiger. Es ist allerdings möglich, daß diese Methoden bei der Erfassung sehr kleiner Formen bessere Ergebnisse bringen würden. Ferner habe ich versucht, Schnecken durch Hitze aus insgesamt 112 Bodenproben auszutreiben. Dies geschah mit Hilfe einer Apparatur, die der von KEMPSON et. al. (1963) beschriebenen in einer Modifikation von Schauermann nachgebaut worden war. (Näheres vgl. CORSMANN 1980). Die Überprüfung der Effektivität dieser Extraktion durch anschließende Handauslese der Proben ergab, daß im Durchschnitt über 80 % der lebenden Schnecken im Boden verblieben waren. Lediglich bei Nacktschnecken konnten recht gute Extraktionsergebnisse erzielt werden, da sie nicht die Möglichkeit haben, bei Trockenheit Zuflucht in dem Gehäuse zu suchen.

Nach Handauslese wurden die Tiere in siebzigprozentigem Alkohol konserviert und bestimmt. Von Jungtieren wurde außerdem die Größe notiert, die mit Hilfe eines Meßokulars als größter Gehäusedurchmesser (bei flachen Gehäusen) oder größte Höhe (bei hohen Gehäusen, z. B. Clausiliidae) bestimmt wurde. Das Messen der Körperlänge, wie ich es bei jungen Nacktschnecken durchführte, ist recht ungenau, da die Tiere unterschiedlich stark kontrahiert sein können.

2.3. Bestimmung der Biomasse

Die Biomasse wurde exemplarisch für 150 Schnecken aus 14 Arten als Differenz zwischen Trockengewicht und Veraschungsrückstand errechnet. Die Tiere waren 72 Stunden bei 60 °C unter Vakuum getrocknet, gewogen und im Muffelofen 4 Stunden bei 550 °C verascht worden. Danach wurde der Wiegevorgang wiederholt. Bei einigen häufigen Arten geschah dies für möglichst viele Größenklassen, so daß das Erstellen von Regressionsgeraden möglich war, um verschieden große Jugendstadien ihrer Biomasse zuzuordnen (CORSMANN 1980).

2.4. Entnahme von Bodenproben in verschiedenen Mikrohabitaten

Der zweite Modus der Probenahme wurde zur quantitativen Untersuchung der Horizontalverteilung bzw. Bindung an bestimmte Mikrohabitate angewandt. Hierzu wurden in sechs verschiedenen - in sich jedoch einheitlichen - Bereichen Bodenproben entnommen. Es handelte sich hierbei um (1) einen reinen Bestand von *Mercurialis perennis,* (2) einen - für das Gebiet typischen - Mischbestand, im wesentlichen aus *Galium odoratum* und *Anemone nemorosa* bestehend, (3) einen Reinbestand von *Hordelymus europaeus,* (4) eine vegetationsfreie Fläche, die nur mit Laubstreu bedeckt war, (5) einen Bestand, der unmittelbar an Buchenwurzeln angrenzte, und (6) einen Bestand in der direkten Umgebung von Stubben. In Anlehnung an ÖKLAND (1929) benutzte ich hier einen Metallrahmen (25 x 25 cm), der einige Zentimeter tief in den Boden getrieben wurde. Mit der Hand oder einer kleinen Schaufel konnten nun die Vegetation, die Laubstreu und der Boden bis ca. 4 cm Tiefe abgetragen werden. ANT (1966) hält für Waldgebiete eine Anzahl von acht Probequadraten in einem einheitlichen Bestand für ausreichend. Zur Sicherheit nahm ich die doppelte Anzahl, so daß mit Hilfe des Metallrahmens eine gerasterte Fläche von genau einem Quadratmeter abgeräumt werden konnte. Da um Baumwurzeln und Stubben herum kein Quadratmeterraster zu legen war, wurde ~~hier~~ der Rahmen möglichst dicht in die Winkel zwischen zwei Wurzelästen gedrückt und in den Boden geschlagen. Dies wurde an Baumwurzeln und Stubben je sechzehnmal wiederholt, so daß auch hier jeweils eine Fläche von 1 m² untersucht werden konnte. Diese Probenahmen wurden an zwei aufeinander folgenden Tagen, dem 29. und 30. August 1979, vorgenommen, um möglichst vergleichbare Daten zu erhalten. Die Bodenproben wurden ebenfalls mit der Hand nach Schnecken untersucht.

3. Artenliste

Im Untersuchungszeitraum habe ich im Göttinger Kalkbuchenwald 30 Schneckenarten gefunden. Die Nomenklatur der folgenden Artenliste richtet sich nach ZILCH & JAECKEL (1960).

Mesogastropoda	
Aciculidae	*Acicula polita* (HARTMANN 1840)
Basommatophora	
Ellobiidae	*Carychium tridentatum* (RISSO 1826)
Stylommatophora	
Cochlicopidae	*Aceca menkeana* (C. PFEIFFER 1821)
Valloniidae	*Acanthinula aculeata* (O. F. MÜLLER 1774)
	Vallonia excentrica STERKI 1892
Enidae	*Ena montana* (DRAPARNAUD 1801)
	Ena obscura (O. F. MÜLLER 1774)
Endodontidae	*Punctum pygmaeum* (DRAPARNAUD 1801)
	Discus rotundatus (O. F. MÜLLER 1774)
Arionidae	*Arion rufus* (LINNAEUS 1758)
	Arion circumscriptus JOHNSTON 1828
	Arion subfuscus (DRAPARNAUD 1805)
Vitrinidae	*Vitrina pellucida* (O. F. MÜLLER 1774)
Zonitidae	*Vitrea cristallina* (O. F. MÜLLER 1774)
	Nesovitrea hammonis (STRÖM 1765)
	Aegopinella pura (ALDER 1830)
	Aegopinella nitidula (DRAPARNAUD 1805)
	Oxychilus cellarius (O. F. MÜLLER 1774)
Limacidae	*Limax cinereoniger* WOLF 1803
	Limax tenellus O. F. MÜLLER 1774
	Lehmannia marginata (O. F. MÜLLER 1774)
Euconulidae	*Euconulus fulvus* (O. F. MÜLLER 1774)
Clausiliidae	*Cochlodina laminata* (MONTAGU 1803)
	Iphigena plicatula (DRAPARNAUD 1801)
	Laciniaria biplicata (MONTAGU 1803)
Helicidae	*Perforatella incarnata* (O. F. MÜLLER 1774)
	Trichia hispida (LINNAEUS 1758)
	Helicodonta obvoluta (O. F. MÜLLER 1774)
	Helicigona (Arianta) arbustorum (LINNAEUS 1758)
	Helix pomatia LINNAEUS 1758

Acicula polita konnte nur einmal nachgewiesen werden. Dies kann damit erklärt werden, daß sie im Untersuchungsgebiet die Grenze ihrer Höhenverbreitung erreicht, die ANT (1963a) mit 400 m angibt. Das gleiche gilt für *Ena obscura,* die bei quantitativen Aufnahmen nie, bei qualitativen nur ein- oder zweimal gefunden wurde. Bei der Bezeichnung von *Arion circumscriptus* wurde an der alten Nomenklatur von ZILCH & JAECKEL (1960) festgehalten. Die in der neueren Literatur (KNECHT 1978; SPIEKERMANN 1978; KERNEY & CAMERON 1979) vorgenommene Unterteilung in *A. circumscriptus, A. fasciatus* und *A. silvaticus* wurde von mir noch nicht vollzogen.

Außer der oben erwähnten *E. obscura* treten in der Artenliste noch vier weitere Schneckenarten auf, die niemals bei der Auslese der Bodenproben, sondern nur bei rein qualitativem Aufsammeln auf der Fläche gefunden wurden. Hierfür scheint bei *Ena montana* und der Clausiliide *Iphigena plicatula* die Art ihrer Verteilung die Ursache zu sein. So hält sich die erstere Art vorwiegend an Bäumen, die letztere an Baumstubben auf, so daß sie sich der Erfassung in der offenen Fläche entziehen. Die Weinbergschnecke, *Helix pomatia,* fällt zwar in den Sommermonaten im Göttinger Wald häufig auf, ihrem Erscheinen in einer der Bodenproben haftet aber auf Grund ihrer Größe ein zu großer Zufall

an. *Arion subfuscus* schließlich gilt als eine typische Art von Nadelwäldern und kommt auch in den schneckenarmen Sauerhumuswäldern des Sollings vor. Im Kalkbuchenwald tritt sie jedoch zurück.

4. Dichte, Biomasse und Verteilung

In insgesamt 208 Bodenproben von je 314 cm² Fläche wurden 750 zur Zeit der Probennahme lebende Schnecken gefunden. Davon waren fast 70 % Jungtiere. In der Übersicht (Tab. 1) sind die 12 Tiefenproben von November und Januar nicht berücksichtigt. Als dominant wird eine Art angesehen, wenn sie einen Anteil von mehr als 5 % an der Gesamtpopulation erreicht. Subdominant ist eine Art mit einem Anteil zwischen 1 und 4,9 %. Dominant waren besonders *C. tridentatum* und *A. pura,* die bei einer Dichte von je 24 Ind./m² im Jahresmittel je einen Anteil von 20 % an der Gesamtpopulation hatten. Weiter sind *A. nitidula* und *V. cristallina* mit je 17 Ind./m² zu nennen, *P. incarnata* mit 13 und *T. hispida* mit 9 Ind./m². Diese sechs Arten bildeten zusammen mehr als 80 % der Schneckenpopulation.

Zieht man die Biomassen der Tiere mit in die Betrachtung ein, so verschiebt sich das Gewicht stark zugunsten der größeren Arten (Abb. 2). Hier steht *P. incarnata* deutlich an der Spitze, die mit einem aschfreien Trockengewicht von 150 mg/m² im Jahresmittel einen Anteil von über einem Drittel an der Gesamtbiomasse der Gastropoden hatte. Mit nur 45 mg/m² folgt *A. nitidula* und gleich darauf *H. arbustorum,* die mit nur einem Tier/m² eine Biomasse von immerhin 44 mg/m² beisteuerte. Der Biomassenanteil der beiden Arten mit der höchsten Siedlungsdichte war mit 18 mg/m² bei *A. pura* und nur 2 mg/m² bei *C. tridentatum* sehr gering. *L. cinereoniger,* im gesamten Probenzeitraum nur einmal in einer Probe aufgetreten (das entspricht einer Dichte im Jahresmittel von 0,1 Ind./m²) hatte mit geschätzten 7 mg/m² einen Anteil, der mehr als dreimal so hoch war wie der von *C. tridentatum.*

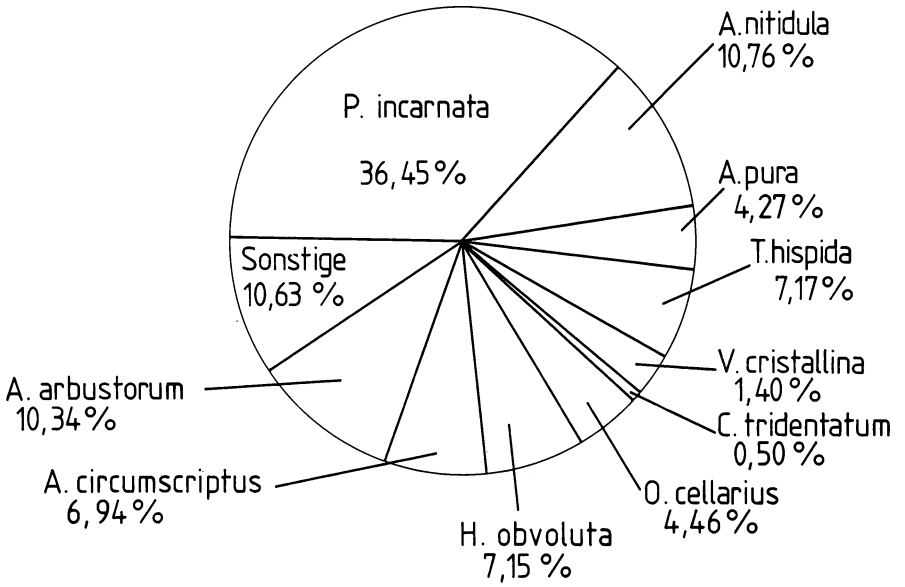

Abb. 2: Relative Biomassenanteile einiger Schneckenarten an der Biomasse des Gesamtfanges im Untersuchungszeitraum von Februar 1979 bis Januar 1980.

In der Stetigkeit der Verteilung auf die einzelnen Proben (Frequenz) unterschieden sich auch die häufigen Arten beträchtlich. So traten die beiden *Aegopinella*-Arten in etwa 50 % der untersuchten Bodenproben mit mindestens einem Individuum auf. In etwa 30 % der Proben war gleichmäßig übers Jahr *P. incarnata* zu finden, während die Fre-

Tab. 1: Übersicht über die Dichte und Biomasse der im Untersuchungszeitraum im Göttinger Wald erfaßten Schnecken. Die Angaben entstammen der Auswertung von Bodenproben (Probenzahl: 196; Probengröße: 314 cm²), die von Februar 1979 bis Januar 1980 genommen und mit der Hand ausgelesen wurden. D = Gesamtdichte/m²; (J) = Anzahl der in D enthaltenen Juvenilen; B = Biomasse (in mg aschefreiem Trockengewicht/m²).

			FEB.	MÄRZ	APR.	MAI	JULI	AUG.	OKT.	NOV.	JAN.	
DOMINANT	*Carychium tridentatum*	D		4	30.6	10.6		52	33.2	53	37	24.4
		(J)		(-)	(20)	(2.6)		(4)	(8)	(14)	(9)	(6.4)
		B		0.32	1.9	0.81		4.29	2.53	4.02	2.85	1.86
	Aegopinella pura	D	24	8	11.9	22.6	11.3	43.8	25.3	44.2	25	24
		(J)	(8)	(8)	(6.6)	(16)	(10)	(34.5)	(12)	(33.6)	(9)	(15.3)
		B	26.55	2.07	8.92	17.62	7.16	27.75	21.69	21.89	28.5	18.0
	Aegopinella nitidula	D	12	4	12	14.6	16	17.3	14.6	28.3	30	16.7
		(J)	(4)	(4)	(8)	(10.6)	(15.3)	(17.3)	(14.6)	(28.3)	(30)	(14.7)
		B	108.36	1.19	62.07	60.35	35.07	38.88	41.0	9.38	51.84	45.35
	Vitrea cristallina	D	8	24	11.9	10.6	4	34.5	18.6	31.8	8.8	16.6
		(J)	(-)	(16)	(6.6)	(10.6)	(4)	(34.5)	(18.6)	(30)	(7)	(14)
		B	8.12	9.63	7.6	2.39	0.96	7.06	4.43	9.19	3.42	5.87
	Perforatella incarnata	D	8	12	14.6	8	13.3	14.7	13.3	14.2	15.9	12.7
		(J)	(8)	(12)	(14.6)	(8)	(11.3)	(9.3)	(13.3)	(14.2)	(12.4)	(11.5)
		B	8.76	68.07	71.52	48.83	175.71	482.51	71.39	86.69	368.47	153.55
	Trichia hispida	D	24	4	7.9	5.3	2.7	16	6.6	1.8	10.8	8.8
		(J)	(24)	(4)	(6.6)	(4)	(2)	(16)	(6.6)	(1.8)	(9)	(8.2)
		B	8.76	1.19	67.76	43.61	23.53	64.62	2.39	0.53	60.08	30.27
SUBDOMINANT	*Oxychilus cellarius*	D	4		2.7	5.3	7.3	1.3	5.3	3.6		3.3
		(J)	(-)		(2.7)	(4)	(6.6)	(1.3)	(4)	(1.8)		(2.3)
		B	46.86		10.62	17.21	27.71	0.4	26.37	39.75		18.77
	Helicodonta obvoluta	D			2.7	1.3	1.3	2.7	1.3	8.8	1.8	2.2
		(J)			(2.7)	(-)	(1.3)	(2.7)	(1.3)	(7)	(1.8)	(1.9)
		B			3.18	75.64	4.98	2.92	1.06	174.45	9.02	30.14
	Arion circumscriptus	D		4	2.7			2.7	5.3	5.3		2.2
		(J)		(4)	(-)			(2:7)	(5.3)	(3.5)		(1.7)
		B		10.15	125.53			6.61	24.02	95.09		29.04
	Arianta arbustorum	D					2.7		2.6	5.3		1.1
		(J)					(2.7)		(1.3)	(3.5)		(0.8)
		B					12.21		160.57	219.03		43.53
	Punctum pygmaeum	D		4		2.7	1.4			1.8	3.5	1.5
		(J)		(-)		(-)	(0.7)			(-)	(-)	(0.1)
		B		0.36		0.24	0.1			0.16	0.32	0.13
	Chochlodina laminata	D	4				1.3	1.3		7		1.5
		(J)	(-)				(1.3)	(-)		(-)		(0.1)
		B	35.59				5.64	11.86		63.27		12.93
	Laciniaria biplicata	D	4				1.3		2.7	3.6		1.2
		(J)	(-)				(1.3)		(2.7)	(1.8)		(0.6)
		B	47.69				1.11		5.84	25.62		8.92
	Acanthinula aculeata	D			4				1.3	3.5		1.0
		(J)			(-)				(-)	(-)		(-)
		B			0.8				0.27	0.71		0.20
	Discus rotundatus	D							1.3	7.1		0.9
		(J)							(1.3)	(5.3)		(0.7)
		B							1.86	13.1		1.66
	Euconulus fulvus	D		8						1.8		1.1
		(J)		(-)						(1.8)		(0.2)
		B		7.96						0.35		0.92
	Lehmannia marginata	D				1.3	0.7		1.3			0.3
		(J)				(-)	(0.7)		(1.3)			(0.2)
		B				26.54	2.32		3.32			3.59
	Limax spec.	D			1.3	1.3	0.7					0.4
		(J)			(1.3)	(1.3)	(0.7)					(0.4)
		B			3.32	3.38	1.66					0.93
	Azeca menkeana	D	4								1.8	0.6
		(J)	(-)								(-)	(-)
		B	9.95								4.42	1.6
	Vitrina pellucida	D					1.3					0.15
		(J)					(1.3)					(0.15)
		B					0.19					0.02
	Limax tenellus	D						1.3		1.8		0.35
		(J)						(1.3)		(-)		(0.15)
		B						25.21		70.77		10.66
	Clausiliidae, juv.	D							2.7			0.3
		(J)							(2.7)			(0.3)
		B							0.53			0.06
	Acicula polita	D			1.3							0.15
		(J)			(-)							(-)
		B			1.33							0.15
	Arion spec.	D			1.3							0.15
		(J)			(1.3)							(0.15)
		B			26.54							2.95
	Arion rufus	D						1.3				0.15
		(J)						(1.3)				(0.15)
		B						5.0				0.56
	Limax cinereoniger	D					0.7					0.1
		(J)					(0.7)					(0.1)
		B					60.0					6.67
	Nesovitrea hammonis	D					0.7					0.1
		(J)					(0.7)					(0.1)
		B					0.35					0.04
	Vallonia excentrica	D					0.7					0.1
		(J)					(-)					(-)
		B					0.46					0.05
	Total	D	92	72	105	83.5	67.4	189	135.4	223	134.6	122.2
		(J)	(44)	(48)	(70.4)	(57)	(60.6)	(125)	(93)	(146.6)	(78.2)	(80.2)
		B	300.64	100.94	391.09	296.62	359.16	677.11	367.27	833.99	528.92	428.4

quenzen von *V. cristallina* im Jahresgang stark schwankten. Im Frühjahr und Herbst trat sie in über der Hälfte der Bodenproben auf, während sie im Juli in nur 10 % der Proben und in sehr geringer Dichte gefunden wurde. Liegt hier eine Tendenz zur sommerlichen Aggregation an bestimmten Mikrohabitaten vor? Die geringste Stetigkeit war bei *C. tridentatum* zu beobachten. Diese Art wurde - bei hoher Dichte - im Schnitt in nur etwa 10 % der Proben angetroffen. Bei *Carychium* dürfte sicher sein, daß sie zu Aggregationen neigt. So konnte ich bei der Handauslese in einzelnen - zumeist besonders feuchten, oft lehmigen - Proben bis zu 21 lebende Exemplare finden, während in den benachbarten Proben kein einziges Tier war.

Zur Vertikalverteilung der Tiere im Boden liegen auf Grund der geringen Zahl der Tiefenproben nur wenige Beobachtungen vor. In Bodentiefen unter 4 cm konnten neben leeren Gehäusen lediglich Juvenile von *P. incarnata* und Juvenile und Adulte von *A. circumscriptus, V. cristallina* und *A. pura* festgestellt werden. Dies mag ein Anhaltspunkt dafür sein, daß manche Arten (Zonitidae, Nacktschnecken) und auch Jungtiere größerer Arten dort tiefer in den Boden eindringen, wo es Lückensysteme (z. B. Gänge von Regenwürmern und Kleinsäugern) gestatten.

5. Jahreszyklus

5.1. Lebende Tiere

Lag im Göttinger Wald von Februar 1979 bis Januar 1980 das Jahresmittel der Dichte der Schnecken bei 120 Ind./m² mit einer Biomasse von 430 mg aschfreiem Trockengewicht/m², so schwankten diese Werte im Jahresgang beträchtlich (Abb. 3). Dabei lief die Biomasse der Abundanzdynamik deutlich parallel. Von Februar bis Juli lag die Besatzdichte jeweils zwischen 70 und 100 Ind./m², stieg dann aber zum Spätsommer und Herbst sehr stark bis auf 220 Ind./m² mit einer Biomasse von 830 mg/m² an. Lediglich die Werte vom Oktobertermin waren auffallend niedrig.

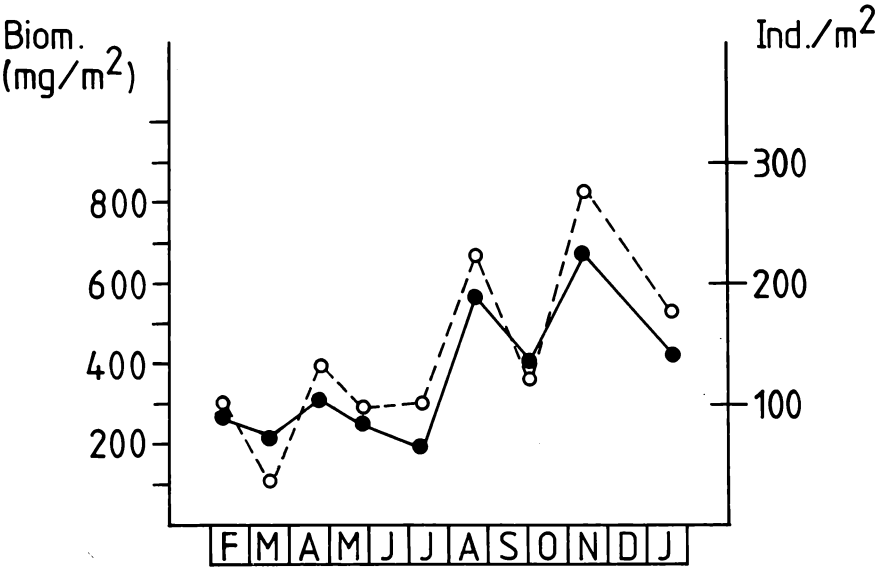

Abb. 3: Abundanzen (●——●) und Biomassen (o- - -o) der Schnecken des Göttinger Waldes im Jahresgang von Februar 1979 bis Januar 1980.

Für die sechs dominanten Schneckenarten habe ich den Jahresgang, getrennt nach Alt- und Jungtieren, aufgeschlüsselt (Abb. 4). Bei den drei Zonitidenarten stieg die Zahl der juvenilen Tiere zum Spätsommer deutlich an, während die Dichten der Adulten keinen starken Schwankungen unterlagen. Die Jahresgänge von *P. incarnata* und *T. hispida*

verliefen sehr ausgeglichen, die Abundanz von *C. tridentatum* stieg dagegen ebenfalls zum Spätsommer stark an, allerdings nur die der adulten Tiere. Bei dieser Art dürfte jedoch die Dichte zumindest der Jungtiere nur unzureichend erfaßt sein, da diese in der Größe um 1 mm und darunter liegen und bei dem Handausleseverfahren leicht übersehen werden können. Die Schlupfzeiten der einzelnen Schneckenarten schienen sich unterschiedlich über das Jahr zu verteilen. So traten frisch geschlüpfte Stadien von *Perforatella* ab April über den ganzen Sommer auf, bei *Trichia* schien ein Schlüpfmaximum im Februar zu liegen (ebenso nach meinen Beobachtungen bei *Vitrina pellucida*), und bei den drei Zonitidenarten fand ich sehr kleine Stadien vorwiegend in der zweiten Jahreshälfte (Näheres vgl. CORSMANN 1980). Der Oktobereinschnitt, der sich in der Summen-

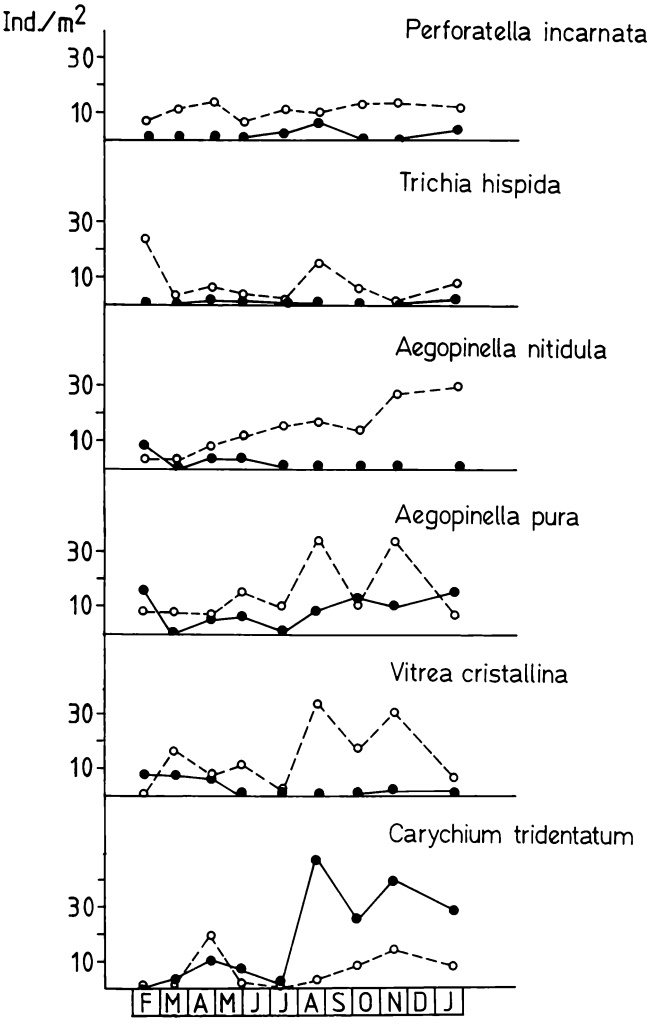

Abb. 4: Phänologie der sechs im Göttinger Wald dominanten Schneckenarten im Untersuchungszeitraum von Februar 1979 bis Januar 1980.●——● adulte Tiere; o- - -o juvenile Tiere.

kurve zeigte, trat in den Jahresgängen der sechs Schneckenarten gleich dreimal auf; und zwar waren es die drei kleinsten Arten, bei denen die Individuendichte im Oktober sehr niedrig war. Die Monate September und Oktober des Untersuchungsjahres waren sehr niederschlagsarm. Da Wasser im Kalkgestein rasch aufgenommen wird und flachgründige Böden bei geringen Niederschlägen recht trocken werden können, ist eine Beziehung

zwischen Trockenheit und der Abnahme der kleinen, zarten Formen durchaus denkbar (Abb. 5). Offen bleibt jedoch, ob die Tiere sich an feuchteren Stellen im Boden, an Stubben oder unter Holz konzentrierten oder ob eine erhöhte Mortalität die Ursache für den Rückgang ist.

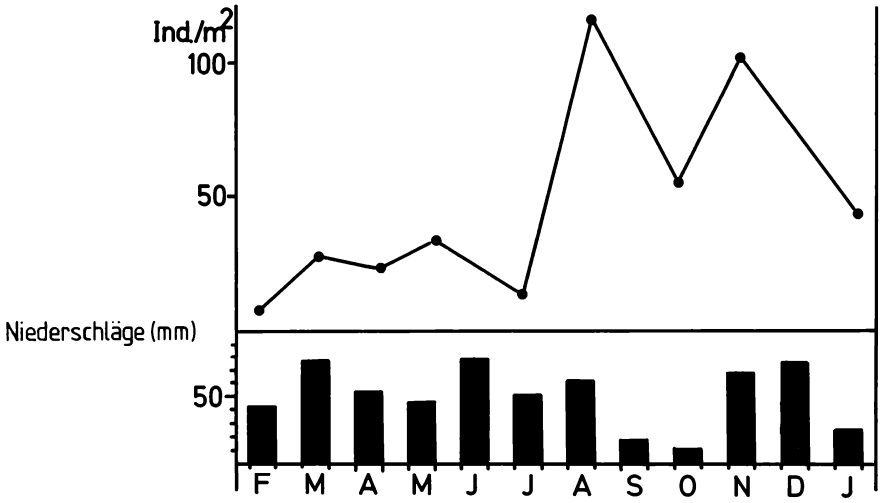

Abb. 5: Phänologie von Schnecken mit einer Gehäusegröße von bis zu 3,5 mm in Beziehung zur monatlichen Niederschlagsmenge im Untersuchungszeitraum. In die Summenkurven gehen die Dichteangaben juveniler Tiere von *A. pura, V. cristallina* und adulter und juveniler Tiere von *C. tridentatum* ein. Die Klimadaten wurden mir freundlicherweise vom Wetteramt Göttingen überlassen.

5.2. Leere Gehäuse

Die Dichte der leeren Gehäuse übertraf deutlich die der lebenden Schnecken (Tab. 2). Dabei wuchs mit abnehmender Körpergröße der Arten der Anteil, den die lebenden Tiere am Gesamtfund der jeweiligen Art hatten. Als Ursache hierfür sind die unterschiedlichen Verwitterungszeiten großer und kleinerer Schneckenhäuser anzusehen.

Um Anhaltspunkte zur Jahresdynamik der Tiere zu erhalten, wurden die Dichten auch der leeren Gehäuse im Jahresgang verfolgt (Abb. 6). Die Dichten der Schalen von *P. incarnata* und *T. hispida* verliefen im Jahresgang sehr ausgeglichen, während bei den beiden *Aegopinella*-Arten Maxima im Mai, August und November, Minima im Juli und Oktober auftraten. Von *Vitrea* wurden im März, von *Carychium* im November besonders viele leere Gehäuse gefunden. Bei den drei kleinen Formen *A. pura, V. cristallina* und *C. tri-*

Tab. 2: Dichten/m² lebender Individuen und leerer Gehäuse von sechs im Göttinger Wald dominanten Schneckenarten, gewonnen aus Bodenproben im Zeitraum von Februar 1979 bis Januar 1980.

	juv.		ad.		Summe		Anteil der
	leb.	tot	leb.	tot	leb.	tot	leb. Ind.
P. incarnata	11.5	15.5	1.2	15.7	13	31	29.5%
T. hispida	8.2	8	0.6	5	9	13	41.0%
A. nitidula	15	22	2	3	17	25	40.5%
A. pura	15	20	9	10	24	30	44.0%
V. cristallina	14	16	3	5	17	21	45.0%
C. tridentatum	6.4	4	18	10	24	14	63.0%
SUMME	70	85.5	34	49	104	134	44.0%

dentatum stiegen die Dichten leerer Jugendgehäuse im November auffällig an. Ein Großteil dieser toten Jungschnecken wurde in nur wenigen Bodenproben gefunden. So entfielen für *A. pura* 67 % der gefundenen Schalen auf 4 von 18 Bodenproben. *V. cristallina* war mit 88 % in 3 Proben vertreten und 79 % der Schalen adulter und juveniler *C. tridentatum* in nur 2 Proben. Diese 2 Proben sind dicht nebeneinander genommen worden und enthielten bereits 55 % der gefundenen Jugendgehäuse. Die Vermutung, daß die kleinen Arten zeitweilig oder ständig Aggregationen bilden, erhärtet sich damit.

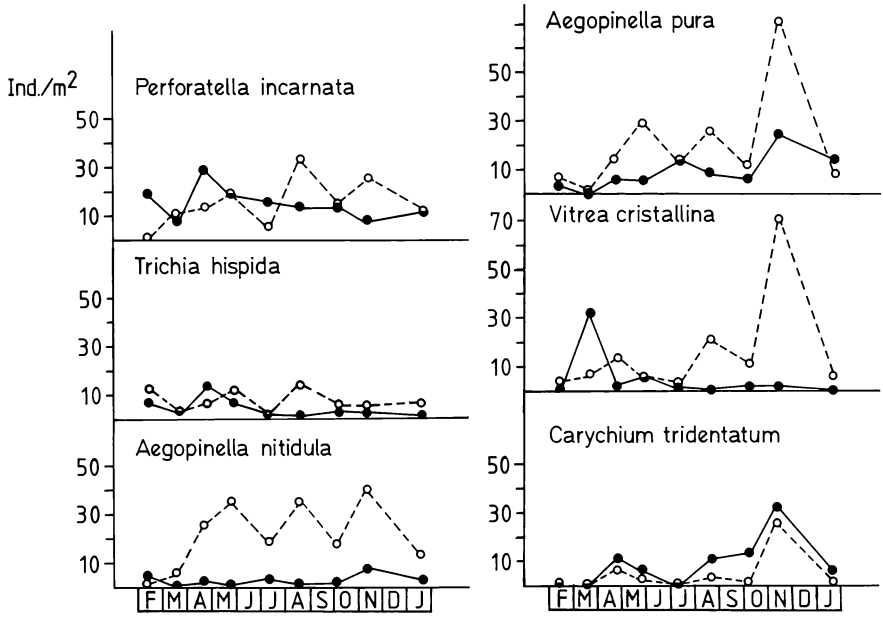

Abb. 6a und 6b: Jahresgänge der Dichten leerer Gehäuse der sechs im Göttinger Wald dominanten Schneckenarten im Untersuchungszeitraum. ●——● Gehäuse adulter Tiere; o- - -o Gehäuse juveniler Tiere.

6. Besiedlung von Mikrohabitaten

6.1. Artenspektrum, Abundanz und Biomasse

Die sechs im Kalkbuchenwald untersuchten Mikrohabitate unterschieden sich hinsichtlich ihrer Besiedlung durch Schnecken und deren Artenzahl beträchtlich. Die höchste Arten- und Individuenzahl fand ich in direkter Umgebung von Baumstubben. Hier wurden 140 Individuen in 15 Arten pro m² festgestellt. Die nächsthöhere Arten- und Individuenzahl wies der Reinbestand von *Mercurialis perennis* mit 110 Ind./m² in 13 Arten auf (Abb. 7). Die Umgebung der Buchenwurzeln war ebenfalls dicht mit Schnecken besiedelt (93 Ind./m²), allerdings wurden hier nur 9 Arten nachgewiesen. In der Artenzahl gleich mit der *M. perennis*-Fläche lag der Bestand, der im wesentlichen durch *G. odoratum* charakterisiert war. Hier war die Abundanz deutlich geringer (knapp 80 Ind./m²). Am spärlichsten waren der *Hordelymus*-Bestand (34 Ind./m²) und besonders die vegetationsfreie Fläche (20 Ind./m²) besiedelt.

Ein Vergleich der Biomassen der Schnecken in den verschiedenen Mikrohabitaten ergab, daß der Schwerpunkt der Biomasse mit ca. 1200 mg aschfreiem Trockengewicht/m² in der Umgebung der Baumwurzeln lag. Stubbenfuß und *Mercurialis*-Bestand hatten jeweils nur die Hälfte dieser Biomasse, und die *Galium*-Fläche lag mit knapp 400 mg/m²

noch niedriger. Die geringsten Biomassen wurden für die vegetationsfreie Laubstreu und besonders für den *Hordelymus*-Bestand ermittelt (180 und 50 mg/m²). Der Grund hierfür ist weniger in der Artenzusammensetzung der verschiedenen Kleinräume zu suchen als in dem unterschiedlichen Anteil adulter Tiere an der Gesamtpopulation. So wurden an den Buchenwurzeln fast genauso viele Adulte wie Juvenile gefunden, während die ausgewachsenen Schnecken am Stubbenfuß nur etwa ein Viertel des Gesamtfundes ausmachen. Auch in den anderen Beständen überwogen die Jungtiere. Den größten Anteil hatten sie auf der *Hordelymus*-Fläche, wo von insgesamt 34 gefundenen Schnecken nur zwei adult waren.

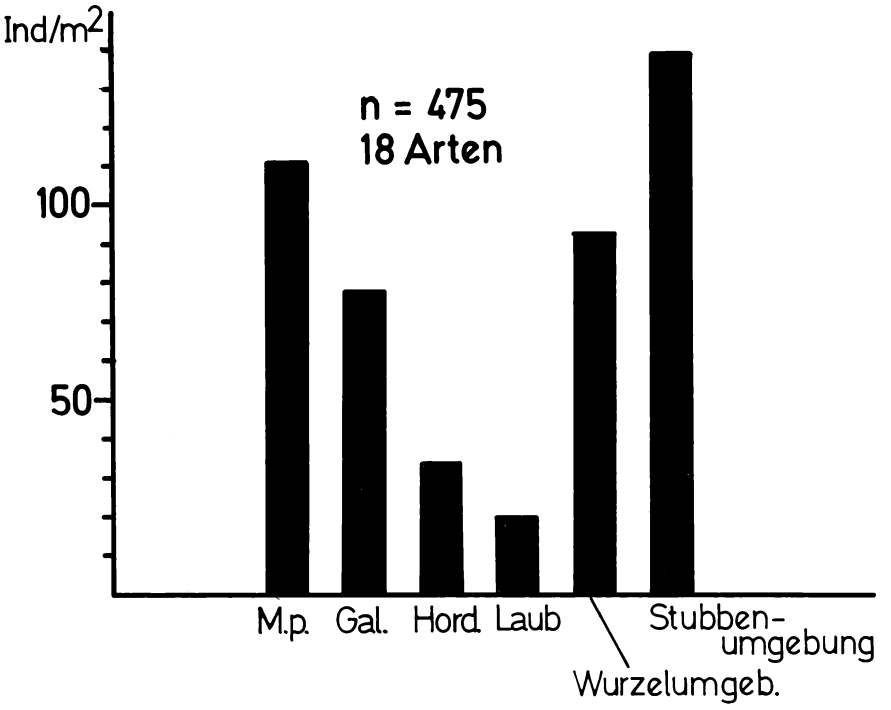

Abb. 7: Siedlungsdichte von Schnecken in sechs typischen Mikrohabitaten im Kalkbuchenwald. M.p. = Reinbestand von *Mercurialis perennis*; Gal. = Mischbestand, charakterisiert von *Galium odoratum* und *Anemone nemorosa*; Hord. = Reinbestand von *Hordelymus europaeus*; Laub = vegetationsfreie Laubstreu.

In ihrer Artenzusammensetzung unterschieden sich die untersuchten Flächen deutlich (Abb. 8). Die beiden *Aegopinella*-Arten hatten überall einen hohen Anteil am Gesamtfund, auf der vegetationsfreien Fläche machten sie 75 % der Schnecken aus. *V. cristallina* fehlte auf der Streufläche, war aber sonst gleichmäßig verbreitet. *P. incarnata* war im Bestand von *H. europaeus* und am Stubben nur in sehr geringer Dichte vorhanden, hatte aber auf den anderen Flächen einen steten Anteil von 5 bis 20 % an der Gesamtpopulation. *T. hispida* fehlte im *Hordelymus*-Bestand, war aber sonst gleichmäßig in geringer Anzahl zu finden. Die größten Unterschiede in der Besiedlung zeigte die Clausiliide *C. laminata*. Ihr Anteil auf den Flächen, die mit Vegetation bestanden waren, war gering. Im *Hordelymus*-Bestand fehlte sie sogar ganz. Dagegen besiedelte sie die Laubstreu und die Umgebung von Stubben in höherer Dichte und erzielte in der Nähe von Buchenwurzeln den von allen Arten höchsten Anteil an der Gesamtindividuenzahl. Weitere Arten traten nur gelegentlich auf und machten auf den meisten Flächen einen geringen Anteil an den Populationen aus. Nur bei der Besiedlung der Stubbenumgebung hatten besonders *C. tridentatum* und *H. obvoluta* eine Bedeutung.

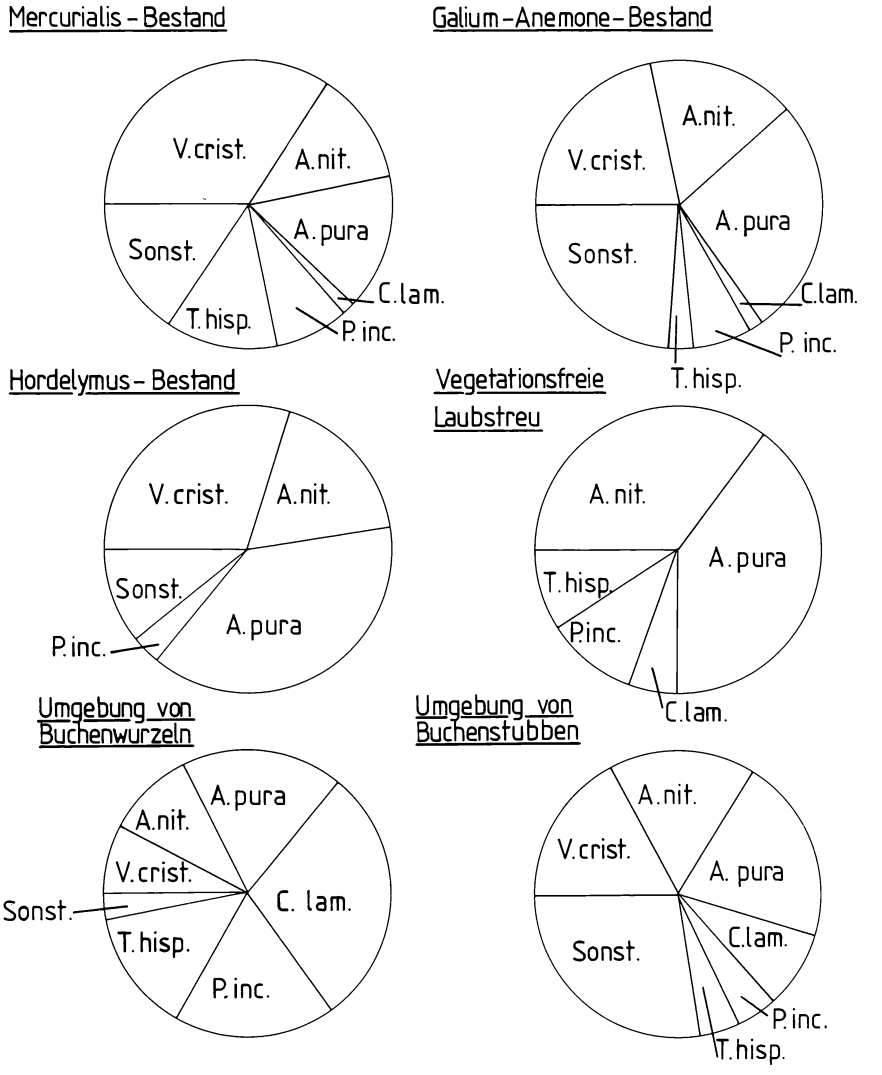

Abb. 8: Relativer Anteil einiger Gastropodenarten an den Schneckenpopulationen von sechs im Kalkbuchenwald typischen Mikrohabitaten.

6.2. Nischenbreite und Nischenüberlappung

Die dargestellten Verteilungsmuster der Schnecken weisen darauf hin, daß es zu einer Einnischung dieser Arten in unterschiedliche Mikrohabitate kommen kann. Daher wurden für einige in größerer Zahl auftretende Arten die Nischenbreite und Nischenüberlappung näher betrachtet.

Nach COLWELL & FUTUYMA (1971) berechnet sich die spezielle Nischenbreite einer Art i nach der Formel:

$$NB_i = \frac{Y_i^2}{\sum_j N_{ij}^2}$$

N_{ij} = Anzahl der beobachteten Vorkommen der Art i in der Ressourcenklasse j
Y_i = Gesamtzahl der Individuen der Art i (zitiert in MÜHLENBERG 1976)

Tab. 3: Spezielle Nischenbreite NB von sechs Gastropodenarten im Kalkbuchenwald. (Weitere Erklärung im Text.)

Aegopinella pura	5.27
Aegopinella nitidula	4.89
Vitrea cristallina	3.75
Perforatella incarnata	3.67
Trichia hispida	3.35
Cochlodina laminata	1.55

Die Nischenüberlappung zwischen zwei Arten wurde berechnet nach dem Überlappungsindex von COLWELL & FUTUYMA (1971):

$$NU_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j} \left| p_{ij} - p_{hj} \right|$$

p_{ij}; p_{hj} = Absolutwert der Differenzen des jeweiligen Anteils der beiden Arten an der Gesamtpopulation innerhalb einer Ressourcenklasse.

Tab. 4: Nischenüberlappung NU zwischen sechs Gastropodenarten im Kalkbuchenwald. (Weitere Erklärung im Text.)

	V. crist.	*A. nit.*	*A. pura*	*C. lamin.*	*P. inc.*
V. cristallina	–				
A. nitidula	0,77	–			
A. pura	0,76	0,91	–		
C. laminata	0,36	0,48	0,50	–	
P. incarnata	0,60	0,67	0,67	0,63	–
T. hispida	0,67	0,58	0,58	0,58	0,82

Nischenbreite und Überlappung standen in einer direkten Beziehung zueinander. Die beiden Arten mit größter Nischenbreite *(A. pura* und *A. nitidula)* wiesen auch die stärkste Überlappung auf. Die nächsthöchsten Nischenbreiten bei großer Überlappung wurden für *T. hispida* und *P. incarnata* gefunden. Zwischen *V. cristallina,* einer Art mit großer, und *C. laminata,* der Art mit der geringsten Nischenbreite, bestand auch die geringste Überlappung.

7. Diskussion

Arten, Dichte und Biomasse

Das Muschelkalkplateau des Göttinger Waldes bietet Lebensbedingungen, die die Entwicklung einer reichen Schneckenfauna begünstigen. Wenn auch seit alters her forstlich genutzt, handelt es sich doch um einen naturnahen Buchenmischwald, dessen Erscheinungsbild sich in den vergangenen Jahrhunderten nicht grundlegend geändert haben dürfte. Nur so konnte es zur Entwicklung und Koexistenz vieler Schneckenarten kommen, da gerade Landgastropoden kurzfristig entstandene Lebensräume nur sehr zögernd und in geringer Artenzahl besiedeln (CORSMANN 1979).

BLESS (1976) gab für Buchenwälder im Kottenforst bei Bonn 10 Schneckenarten an, KNECHT (1978) fand 33 und 39 Arten in zwei Kalkbuchenwäldern der Eifel, und ANT (1963b, 1966) nannte für verschiedene Perlgras-Buchenwälder in Nordwestdeutschland Artenzahlen zwischen 18 und 37. MASON (1970) wiederum wies in einem englischen Buchenwald 20 Arten nach, von denen ich 13 auch im Göttinger Wald angetroffen habe. Interpretationen für die unterschiedlichen Artenzahlen zu geben ist außerordentlich schwierig und erfordert eine sehr genaue Kenntnis der Standorte und der Waldgeschichte.

Die Schneckenfauna des Göttinger Waldes enthält eine Reihe von Arten, die ANT (1963b) als Waldgruppe bezeichnet. Dazu gehören *D. rotundatus, P. pygmaeum, T. hispida, P. incarnata* und *C. laminata,* welche in aller Regel in offenen Lebensräumen fehlen. Andere Arten zeigen sich nicht so stark an Wälder gebunden. So ist die Weinbergschnecke *H. pomatia* in der Umgebung Göttingens überall auf Kalk häufig und tritt im Wald eher zurück. Auch *A. arbustorum* und *A. rufus* sind Arten, die keine Bindung an Waldlebensräume erkennen lassen. Sie besiedeln gerade sehr häufig Wegränder, Bachufer und ältere Ruderalflächen (CORSMANN 1979). 14 der Arten, die ich im Göttinger Wald fand, gibt ANT (1963a) als für Kalkböden typisch an. Von den häufigsten gehören dazu: *V. cristallina, A. nitidula, A. pura, C. laminata, P. incarnata* und *H. obvoluta.*

Die in der Literatur für Gastropoden in Buchenwäldern erwähnten Siedlungsdichten schwanken außerordentlich stark. So stellt BLESS (1976) Abundanzen in verschiedenen Monaten zwischen 6 und 33 Ind./m² fest, KNECHT (1978) erwähnt Maximalwerte über 1000 und MASON (1970b) 490 Ind./m². Bei allen drei Autoren hatte *C. tridentatum* einen hohen Anteil an den Gesamtpopulationen. MASON (1970b) gibt diesen mit 200 Ind./m² an, und KNECHT erhielt auf einem 0,25 m² großen Probequadrat von insgesamt 400 lebenden Schnecken 60 Exemplare dieser Art. BLESS fand *Carychium* nur in einem einzigen Untersuchungsmonat vor; in diesem betrug der Anteil dieser Schnecke jedoch fast die Hälfte an der Gesamtpopulation. Die Beobachtung, daß *C. tridentatum* zur Bildung von Aggregationen neigt, wird also hier bestätigt und wird auch von ÖKLAND (1930) und MASON (1970b) erwähnt. Es erscheint bemerkenswert, daß sich die Literaturangaben zur Biomasse von Schnecken in Buchenwäldern bei weitem nicht so wie die Angaben zur Abundanz unterscheiden. Hier gibt BLESS (1978) als Gesamtbiomasse im Frühjahr 232 mg aschefreies Trockengewicht/m² an, für Sommer 195 und für Herbst 371 mg. Diese Werte stehen durchaus im Einklang mit den für den Göttinger Wald ermittelten. MASON (1970) gibt 278 mg/m² an, woran zu sehen ist, daß der von ihm gefundene hohe Anteil von *C. tridentatum* auf die Biomasse fast keinen Einfluß hat.

Schneckenpopulationen auch nah verwandter Waldtypen können sich also hinsichtlich Artenzusammensetzung, Artenzahl und Individuendichte stark unterscheiden. Neben Faktoren wie Waldgeschichte, Bodenbeschaffenheit und Wasserversorgung dürften hierbei auch die Ernährungsbasis und das Klima von ausschlaggebender Bedeutung sein. Sicherlich bietet gerade die reich entwickelte Krautschicht im Göttinger Wald eine gute Nahrungsgrundlage für eine vielfältige Schneckenpopulation.

Jahreszyklus

Die Phänologie von Gastropoden verläuft nicht so klar abgegrenzt, wie wir dies von vielen - besonders phytophagen - Insekten kennen. Die Fortpflanzungszeit erstreckt sich über das ganze Sommerhalbjahr, wobei die Schwerpunkte bei den Gehäuseschnecken mehr im Frühsommer, bei den Nacktschnecken im Spätsommer liegen dürften. Klar umrissene Schlupfzeiten waren daher aus der Phänologie der Jungtiere und deren Gehäusegrößen nicht zu erkennen. Immerhin wurde jedoch - besonders bei den kleinen Arten - ein Ansteigen der Jungtiere in der zweiten Jahreshälfte deutlich.

Die Jahresgänge der untersuchten Arten lassen vermuten, daß längere Trockenheit geringere Dichten bei Jungtieren kleiner Arten bewirkt. Als Ursache dafür könnte eine erhöhte Mortalität der Tiere sowie die Bildung von Aggregationen in Frage kommen. Gegen ein so einschneidendes Absterben innerhalb der Population spricht die Tatsache, daß die Dichten im darauffolgenden Monat wieder bedeutend höher lagen. Da hier nur zu einem Teil sehr kleine Jugendstadien gefunden wurden, ist nicht anzunehmen, daß frisch geschlüpfte Tiere aus in Dormanz übersommerten Gelegen diesen Anstieg bewirkten. Wahrscheinlicher ist, daß diese kleinen Tiere bei Trockenheit Aggregationen an feuchteren Orten bilden, z. B. an Holz, Stubben oder lehmigeren Bereichen im Boden, wo sie von der Probenahme nur zufällig erfaßt werden. Für diese Möglichkeit spricht auch, daß von Juvenilen der gleichen Arten, die den „Oktoberknick" im Jahresverlauf zeigten, im

November in sehr wenigen Proben eine außerordentlich hohe Zahl leerer Gehäuse gefunden wurden. Es wäre durchaus möglich, daß bei längerer Trockenheit auch an zunächst feuchteren Stellen aggregierte Schnecken austrocknen. MORDAN (1977) verglich die Trockenheitsresistenz dreier Zonitidenarten miteinander und stellte fest, daß *A. pura* wesentlich empfindlicher gegen Austrocknung ist als *A. nitidula.* Bei dieser konnte zwischen großen und kleinen Individuen (gemeint sind wohl Jugendstadien) kein Unterschied in der Trockenheitsresistenz festgestellt werden. Dies deckt sich mit meinen Ergebnissen, wobei von *A. nitidula* im November keine besonders hohe Anzahl leerer Jugendgehäuse auftraten - wohl aber von *A. pura.* Die einzigen adulten Schnecken, deren Phänologie ebenfalls den „Oktoberknick" beschrieb, waren Tiere von *C. tridentatum.* Diese Art ist ebenfalls sehr austrocknungsempfindlich und wird von HÄSSLEIN (1961) als Feucht- und Frischwaldschnecke bezeichnet. Daß *C. tridentatum* im Untersuchungsgebiet zuweilen einem Trockenheitsstreß ausgesetzt ist, spricht dafür, daß dieses nicht sehr feuchte, flachgründige Kalkplateau nicht den Optimallebensraum dieser Art darstellt. Dies läßt vermuten, daß die im Literaturvergleich geringen Dichten von *Carychium* im Untersuchungsgebiet nicht nur auf Mängeln der Erfassungsmethode beruhen.

Neben zeitweiliger Trockenheit kann der Winter einen Streßfaktor für die Bodentiere darstellen. Auf Grund der Höhenlage verhindert jedoch eine über lange Perioden liegende Schneedecke ein Gefrieren des Bodens. Die meisten Arten wurden den ganzen Winter über gefunden, wenn auch in recht geringer Zahl. Eine Ausnahme bilden die drei Clausiliiden-Arten, die an sehr versteckten Orten - wahrscheinlich im Schutz von Baum- und Stubbenwurzeln - eine sehr ausgedehnte Winterruhe halten. FRÖMMING (1954) erwähnt die Kälteempfindlichkeit dieser Arten. Die meisten anderen Gehäuseschneckenarten konnten den ganzen Winter in der Laubschicht angetroffen werden, zum Teil - wie *H. obvoluta* - mit einem kräftigen Kalkdeckel in der Mündung geschützt, zum Teil nur mit einem häutigen Diaphragma wie die kälteresistentere *P. incarnata.* Diese Art scheint an milden Wintertagen auch sehr rasch ihre Aktivität wieder aufzunehmen. Ausgesprochen winteraktiv sind gerade kleinere Nacktschneckenarten. Besonders fielen mir im Göttinger Wald *L. tenellus, A. circumscriptus* und juvenile *A. rufus* auf. Adulte *A. rufus* habe ich im Winter dagegen nie gefunden. FRÖMMING (1954) erwähnt, daß diese Art im Herbst nach der Eiablage abstirbt, dies scheint aber nicht grundsätzlich zuzutreffen, da schon Ende April im Göttinger Wald voll ausgewachsene Tiere gefunden wurden.

Besiedlung von Mikrohabitaten und Nischenbildung

Häufig sind dominante Arten Generalisten, subdominante dagegen Spezialisten. Dies finden wir in Untersuchungen über die Verteilung der Schnecken im Kalkbuchenwald bestätigt, in dem in fast allen untersuchten Mikrohabitaten solche Arten vorkamen, die im Untersuchungsgebiet dominant waren. Die drei Zonitidenarten *A. pura, A. nitidula* und *V. cristallina* besaßen die größte Nischenbreite hinsichtlich der Besiedlung von Kleinräumen und waren auch nach *Carychium* die häufigsten Arten im Untersuchungsgebiet. Über die Biologie der beiden kleineren Arten ist so gut wie nichts bekannt. *A. nitidula* wird von FRÖMMING (1962) als Moderfresser eingestuft, gleichzeitig ist aber sicher, daß diese Art zum Teil carnivor lebt. FRÖMMING (1954) beobachtete Fraß an Regenwürmern, und MORDAN (1977) beschrieb, daß sie auch andere Schnecken frißt, deren Gehäuse sie aufschabt, um so den Weichkörper zu erreichen. Dies konnte ich selbst in meinen Zuchten beobachten, wobei die Opfer jüngere Artgenossen oder Individuen von *A. pura* waren. Möglich wäre also, daß ein weites Nahrungsspektrum die Zonitidenarten befähigt, gleichmäßig die verschiedenen Kleinlebensräume zu besiedeln.

Eine geringere Nischenbreite bei hoher spezieller Überlappung hat sich für *P. incarnata* und *T. hispida* herausgestellt. Es handelt sich hier um zwei Arten, die in ihren Nahrungsansprüchen weitgehend übereinstimmen. FRÖMMING (1962) bezeichnet beide Arten als Grün- und Welkblattfresser, was sich auch in eigenen Nahrungsexperimenten (CORSMANN 1980) bestätigt fand. Die Ursache für ihre Koexistenz mag in Unterschieden ihrer Körpergröße und der Größe und Beschaffenheit ihrer Radulae liegen.

Als einzige der untersuchten Schneckenarten fällt *C. laminata* durch ihre geringe Nischenbreite auf, sowie dadurch, daß sie mit den anderen untersuchten Arten nur eine geringe Überlappung hatte. Vom Nahrungstyp bezeichnet sie FRÖMMING (1962) als Moder-, Pilz- und Algenfresser, womit ihr starkes Vorkommen in Baum- und Stubbennähe zu erklären wäre. Die größte Überlappung hatte diese Art mit *P. incarnata*; beide Arten bildeten fast die Hälfte des in der Umgebung von Baumstämmen gefundenen Gesamtbestandes. In der Tat sind sie auch die einzigen der sechs untersuchten Arten, die häufig - besonders bei feuchtem Wetter - an Bäumen emporkriechen. Vermutlich weiden sie dort an Algen und Flechten.

Auch Baumstubben stellen für Schnecken ein weiteres sehr attraktives Biochorion dar. Sie bieten den Tieren als Nahrung außer Algen und Flechten auch Pilze und Bakterien (FOG, 1979a,b), sowie Verstecke mit hohem Feuchtigkeitsgehalt. Es liegt also nahe, daß die Einnischung von Schnecken in bestimmten Mikrohabitaten in erster Linie eng mit der dort gebotenen Nahrung korreliert ist. Gerade die Artenvielfalt und das weite Nahrungsspektrum der meisten Arten befähigen die Schneckenpopulation dazu, im Ökosystem Kalkbuchenwald viele Funktionen zu erfüllen. Neben Nekro- und Koprophagie (z. B. *A. rufus*) ist hier besonders die Bedeutung der Gastropoden bei Zersetzung der Laubstreu und der Humusbildung hervorzuheben (CORSMANN 1980).

8. Zusammenfassung

Im Zeitraum von Februar 1979 bis Januar 1980 wurde die Schneckenfauna eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen näher untersucht. Als Grundlage dazu dienten insgesamt 208 Bodenproben, die neunmal im Jahreszyklus genommen und mit der Hand verlesen wurden. Im Jahresmittel betrug die Dichte der Gastropoden 120 Ind./m² bei einer Biomasse von 430 mg aschefreiem Trockengewicht/m².

Von insgesamt 30 Arten brachten es *Carychium tridentatum* und *Aegopinella pura* mit je 24 Ind./m² auf die höchsten Dichten.

Die höchsten Werte der Biomasse erreichte *Perforatella incarnata* mit einem Anteil von über einem Drittel an der Gesamtbiomasse der Population. Für sechs dominante Arten wurde die Phänologie näher untersucht. Die Zahl der juvenilen Tiere stieg in der zweiten Jahreshälfte an. Zwei niederschlagsarme Monate im Spätsommer schienen bei einigen kleinen Schneckenarten Aggregationen in feuchteren Kleinstandorten zu bedingen.

Folgende Mikrohabitate wurden gesondert auf Besiedlung durch Gastropoden untersucht: (1) Reinbestand von *Mercurialis perennis,* (2) Mischbestand, charakterisiert durch *Galium odoratum* und *Anemone nemorosa,* (3) Reinbestand von *Hordelymus europaeus,* (4) vegetationsfreie Fläche, (5) direkte Umgebung von Buchenwurzeln, (6) direkte Umgebung von Buchenstubben.

Für die in höherer Dichte vorkommenden Schneckenarten waren dabei Nischenbreite und Nischenüberlappung hoch. Die einzige Ausnahme war *Cochlodina laminata,* welche eindeutig die Nähe von Baumstämmen bevorzugte.

9. Danksagung

Herrn Prof. Dr. M. Schaefer danke ich herzlich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und die wissenschaftliche Betreuung. Ferner gilt mein Dank allen Mitarbeitern der Abteilung Ökologie für manche Hilfe und Anregung.

ANT, H. (1963a): Faunistische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. - Abh. Landesmus. Naturkd. **25**: 1-125.

ANT, H. (1963b): Quantitative Untersuchung der Landschneckenfauna in einigen nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. - Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie. In: R. TÜXEN (ed.), Ber. Symp. Int. Vereinig. Vegetationskde., Stolzenau/Weser: 141-150.

ANT, H. (1966): Malakologische Gliederung einiger Buchenwaldtypen. - Vegetatio **18**: 374-386.

BLESS, R. (1976): Die Schneckenfauna des Kottenforstes bei Bonn. - Decheniana **130**: 77-100.

BLESS, R. (1978): Contents of organic substances and energy of plants, litter and gastropods from forests of the reservation Kottenforst-Ville, near Bonn. - Pedobiologia **18**: 39-47.

CAVALLI-SFORZA, L. (1972): Biometrie, Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. Stuttgart: Gustav Fischer.

COLWELL, R. K., FUTUYMA, D. J. (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. - Ecology **52**: 567-576.

CORSMANN, M. (1979): Beobachtungen zur Molluskenfauna einiger Ruderalflächen und Tümpel im Bereich der Northeimer Kiesseen. - Faun. Mitt. Süd-Nieders. **1**: 179-186.

CORSMANN, M. (1980): Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes. - Diplomarbeit, Göttingen.

FOG, K. (1979a): Studies on decomposition of wooden stumps II. - Statistical studies of snail-microflora relations on stump surfaces. - Pedobiologia **19**: 183-199.

FOG, K. (1979b): Studies on decomposition of wooden stumps III. - Different relations among some gastropod species groups to the stump microflora, weather changes and pH. - Pedobiologia **19**: 200-212.

FRÖMMING, E. (1954): Die Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. - Berlin: Duncker & Humblot.

FRÖMMING, E. (1962): Das Verhalten unserer Schnecken zu den Pflanzen ihrer Umgebung. - Berlin: Duncker & Humblot.

GEYER, D. (1908): Über Flußanspülungen. - Nachrichtsbl. dtsch. malako-zool. Ges. **40**: 82-90.

HÄSSLEIN, L. (1961): Die Molluskenfauna des Siebengebirges und seiner Umgebung. - Decheniana-Beihefte **9**: 1-28.

HERBST, R. (1913): Beiträge zur Conchylienfauna von Südhannover. - 5.-10. Jahresber. nieders. zool. Ver.: 1-21.

KEMPSON, D., LLOYD, H., GHELARDI, R. (1963): A new extractor for woodland litter. - Pedobiologia **3**: 1-21.

KERNEY, M. P., CAMERON, R. A. D. (1979): A field guide to the land snails of Britain and North-west Europe. - London: Collins.

KNECHT, H. J. (1978): Ökologische und faunistische Untersuchungen an Schnecken der Eifel. - Decheniana **131**: 198-220.

MASON, C. F. (1970a): Food, feeding rates and assimilation in woodland snails. - Oecologia **4**:358-373.

MASON, C. F. (1970b): Snail population, beech litter production and the role of snails in litter decomposition. - Oecologia **5**: 215-239.

MORDAN, P. B. (1977): Factors affecting distribution and abundance of *Aegopinella* and *Nesovitrea* (Pulmonata: Zonitidae) at Monks Wood National Nature Reserve, Huntingsdownshire. - Biol. J. Linn. Soc. **9**: 59-72.

MÜHLENBERG, M. (1976): Freilandökologie. - Heidelberg: Quelle & Meyer.

ÖKLAND, F. (1929): Methodik einer quantitativen Untersuchung der Landschneckenfauna. - Arch. Molluskenkd. **61**: 121-136.

ÖKLAND, F. (1930): Quantitative Untersuchungen der Landschneckenfauna Norwegens. - Z. Morphol. Ökol. Tiere **16**: 748-804.

POSER, K. (1981): Untersuchungen zur Ökologie der Regenwürmer (Lumbricidae) eines Kalkbuchenwaldes. - Diplomarbeit: Göttingen.

SPIEKERMANN, H. (1978): Die Gastropodenfauna des Siegmündungsgebietes. - Decheniana **131**: 16-37.

TRÜBSBACH, P. (1943): Der Kalk im Haushalte der Mollusken. - Arch. Molluskenkd. **75**: 1-23.

TRÜBSBACH, P. (1947): Der Kalk im Haushalte der Mollusken II. - Arch. Molluskenkd. **76**: 145-162.

VAGVÖLGYI, J. (1952): A new sorting method for snails, applicable also for quantitative researches. - Ann. Hist. nat. Mus. natl. Hung. **3**: 101-104.

ZILCH, A., JAECKEL, S. G. A. (1960): Ergänzungen und Berichtigungen zu P. Ehrmanns Bearbeitung, Mollusca, in: BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G.: Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 2, Leipzig: Quelle & Meyer.

Eingang des Manuskriptes: 9. 11. 1981

Anschrift des Verfassers:
Dipl.-Biol. Michael Corsmann, II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Abt. Ökologie, Berliner Str. 28, D-3400 Göttingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Drosera

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 1981

Autor(en)/Author(s): Corsmann Michael

Artikel/Article: Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsdichte, Phänologie und kleinräumige Verteilung 75-92