

Untersuchungen über Räuber-Beute-Systeme bei Arthropoden einiger Lebensgemeinschaften der offenen Landschaft*

MATTHIAS SCHAEFER

Mit 1 Abbildung

Zusammenfassung

Die Bedeutung von Räuber-Beute-Beziehungen für die Regulation der Dichte von Tierpopulationen und damit für die „Stabilität“ von Ökosystemen ist umstritten. Für Schlüsselarten unter den räuberischen Spinnen in Grasland-Ökosystemen (die Wolfsspinne *Pirata piraticus* (CLERCK) in einer Salzwiese, die Baldachinnetzspinne *Floronia bucculenta* (CLERCK) in einem Pfeifengrasbestand eines Hochmoors, die Wolfsspinne *Arctosa perita* (LATREILLE) in Küstendünen) wird wahrscheinlich gemacht, daß in allen 3 Ökosystemen diese räuberischen Arthropoden nicht durch das Nahrungsangebot limitiert werden und deshalb ihrerseits auch nicht potentielle Beutepopulationen in ihrer Siedlungsdichte begrenzen.

1. Einleitung

Für die Organisation von Ökosystemen ist eine Fülle biotischer Wechselbeziehungen, also Wechselbeziehungen zwischen den Populationen der Pflanzen- und Tierarten, wie auch der Mikroorganismen, charakteristisch; hingewiesen sei z. B. auf Nahrungskonnexe oder interspezifische Konkurrenz von Arten um Umweltgegebenheiten, die im Minimum sind. Ökosysteme zeigen eine gewisse Persistenz über längere Zeiträume, d. h. sie ändern sich in ihrem äußeren Erscheinungsbild nicht stark. Man hat diese Kontinuität mit Begriffen belegt wie Stabilität, ökologischem Gleichgewicht oder auch Elastizität, wenn ein Ökosystem nach einer Störung (wie Feuer oder Mahd) in seinen ungefähren Ausgangszustand zurückschwingt.

Tierpopulationen als Bestandteile des Ökosystems unterliegen zwar bestimmten, zum Teil starken Schwankungen, werden aber durch Umweltfaktoren kontrolliert, die ihre Dichte limitieren. Diese Begrenzung der Siedlungsdichte ist sicher eine entscheidende Komponente bei der „Stabilität“ des Ökosystems. Wesentlich dabei sind, das haben viele Untersuchungen gezeigt, vor allem abiotische Faktoren und intraspezifische Konkurrenz, also Wettbewerb zwischen den Mitgliedern einer Population um Umweltgegebenheiten, die nur beschränkt zur Verfügung stehen. Bedeutung haben aber auch Feinde – Räuber oder Parasiten – und interspezifische Konkurrenz – also Konkurrenz zwischen Arten um wichtige Ressourcen der Umwelt (vgl. z. B. EMMEL 1976).

2. Bedeutung von Räuber-Beute-Beziehungen im Ökosystem

Betrachtet man nun die Feind-Beute-Beziehung näher, so wird sofort ein Problem deutlich. Unumstritten ist, daß bestimmte Spezialisten unter den Räubern und Parasiten (v. a. viele Parasitoide) in bestimmten Konnexen die Siedlungsdichte von Beutepopulationen kontrollieren (HASSEL 1978); aber selbst hier ist die Zahl der Fälle groß (wie z. B. beim Lärchenwickler *Zeiraphera diniana* (GUENNÉE) und seinem Feindkomplex (BALTENSWEILER et al. 1977)), in denen trotz der Anwesenheit von spezifischen Feinden im Ökosystem

* Kurzfassung eines Vortrages, der auf der Tagung der Rheinischen Coleopterologen am 10./11. 11. 1979 im FUHL-ROTT-Museum gehalten wurde.

diese die Beutepopulationen nicht in dichteabhängiger Form dezimieren, also nicht regulierend wirken. Es gibt nun aber Ökologen, die für die Selbstregulation im Ökosystem den generellen Räubern oder sogar den Pantophagen (FUNKE 1973) eine große Bedeutung beimessen (vgl. SLOBODKIN et al. 1967; FRETWELL 1977). Ein genereller Räuber mit einem weiten Beutespektrum könnte bei starker Vermehrung einer Beuteart – als dichteabhängiger Regulationsfaktor – verstärkt diese fressen und dadurch das Ungleichgewicht in der relativen Abundanz der Beutearten wiederherstellen. Dafür müßte eine Voraussetzung bestehen: Es müßte die Dichte und/oder Konsumptionsrate des Räubers zum einen in dichteabhängiger Form mit dem Nahrungsangebot anwachsen (numerische, funktionale Reaktion), d. h. hohe Beutedichte würde zu einer sehr hohen Konsumptionsrate durch den Räuber führen; zum anderen müßte aber hinzukommen, daß der Feinddruck durch den generellen Räuber wirklich der limitierende Faktor ist.

Ich möchte nun versuchen, die Bedeutung von generellen Räubern als derartigem Regulans in Ökosystemen an drei Beispielen darzustellen, ohne allerdings die aufgeworfenen Fragen definitiv beantworten zu können. Die Untersuchungen betreffen offene Landschaften, in denen ich mich mit der Ökologie von Schlüsselarten beschäftigt habe. Betrachten wir das System „Räuber – Beute“, so gibt es theoretisch folgende 3 Möglichkeiten:

- (1) Die Räuber sind wesentlich für die Limitation von Beutepopulationen.
- (2) Wird die Beutepopulation durch andere Faktoren (Ressourcen, abiotische Umwelt) limitiert, gibt es für den Räuber zwei Möglichkeiten der Ressourcen-Abhängigkeit.
 - a) Seine Dichte wird von der Höhe des Nahrungsangebotes bestimmt, dann würde die Beutedichte die Dichte des Räubers regulieren.
 - b) Die Populationsdichte des Räubers wird von anderen Faktoren (z. B. Ressourcen, Feinde) bestimmt.

Es gibt Indizien für alle drei Formen der Wechselbeziehungen.

Im folgenden je ein Beispiel:

(1) Für eine Felsküste zeigten Untersuchungen von PAINE (1974), daß Gipfelräuber – wie Seesterne – die Dichte vieler sessiler Tierarten bestimmen (Seepocken, Muscheln); ähnliches gilt möglicherweise für das Watt (REISE 1978).

(2a) Die Blumenwanze *Anthocoris sarothamni* DOUGLAS et SCOTT in Ginster-Beständen hängt in ihrer Siedlungsdichte von der Größe der Beutepopulationen (Psylliden) ab, ohne diese zu kontrollieren (DEMPSTER 1968).

(2b) Die Trichterspinnne *Agelenopsis aperta* (GERTSCH) auf Lavafeldern in den USA – ein Gipfelräuber – wird in ihrer Dichte durch die Zahl der Stellen für die Anlage des Fangnetzes bestimmt (RIECHERT 1974).

3. Beispiele

3.1 *Pirata piraticus* in einer Salzwiese

In einer Salzwiese an der Ostseeküste war die Wolfsspinnne *Pirata piraticus* (CLERCK) der dominante generelle Räuber unter den Arthropoden (SCHAEFER 1974). Die Spinne kam 1972 mit einer Biomasse von 0,050–0,080 g TG/m² vor. (Hier und im Folgenden sind die Werte für das Trockengewicht der Arthropoden aus Messungen des Biovolumens an Alkoholmaterial nach EDWARDS (1967) umgerechnet.) Adulte finden sich vor allem im Mai–Juli, die Zeit, in der auch die Reproduktionsphase abläuft. Neben *P. piraticus* spielen andere Wolfsspinnenarten eine Rolle, es kommen relativ wenig Carabiden und Staphyliniden vor. Das potentielle Nahrungsangebot für *P. piraticus* (v. a. Spinnen, Collembolen, Zikaden und Dipteren) betrug: Araneida 0,180–0,260; Collembola 0,043–0,056; Auchenorrhyncha 0,060–0,083; Diptera 0,491–0,561 g TG/m² (Abb. 1). Im Jahreslauf nahm die Beutedichte nicht ab, ein Indiz dafür, daß die Wirkung des Fraßes durch Räuber für die Größe dieses „Reservoirs“ nicht entscheidend war. Außerdem geht natürlich in die Darstellung die „Turnoverrate“ unter den Beutepopulationen nicht ein. Betrachtet man das Beutespektrum von *P. piraticus*, so fällt der hohe Anteil von Wolfsspinnen (auch der eigenen Art) und

auch anderer Spinnen an der konsumierten Nahrung auf. Die Konsumptionsrate habe ich durch Beobachtung von Freilandindividuen in Verbindung mit Laborversuchen bestimmt (Registrierung von Spinnen mit Beutetieren in den Cheliceren, Dauer des Aussaugens der Beute, ungefähre Biomasse der bei den Beobachtungen determinierbaren Arten, vgl. SCHAEFER 1974). Die Freßrate betrug etwa $0,004-0,007 \text{ g TG/m}^2$. Die Wolfsspinne *P. piraticus* konsumierte also nur wenig aus dem potentiellen Nahrungsangebot. Limitierend ist für sie nach weiteren Versuchen (vgl. SCHAEFER 1974) – auch schon aus dem stark ausgeprägten Kannibalismus zu schließen – der Raum. Sie bevorzugt das Innere des verfilzten Rasens der Salzwiese und darin, vor allem als ältere Entwicklungsstadien, die unter Gras verborgenen Schlammflächen an Kleinstgewässern.

3.2 *Floronia bucculenta* in einem Pfeifengrasbestand

In einem Bestand von Pfeifengras (*Molinia caerulea*) eines trockenen Hochmoores bei Kiel war ein dominanter und offenbar wichtiger Räuber die Baldachinnetzspinne *Floronia bucculenta* (CLERCK) (SCHAEFER 1978). Sie überwintert im Eistadium, die Jungspinnen schlüpfen im Mai, wachsen im Sommer heran und sind im August adult. Das Beutespektrum ändert sich naturgemäß stark mit der Größenzunahme der Spinnen. Hier werden nur die subadulten und adulten Phasen im Spätsommer und Herbst betrachtet. Die Spinnen legen sich ihre Netze etwa 10 cm über dem Boden zwischen den Horsten von *M. caerulea* an. Man kann hier Beutespektrum und Beutemenge gut erfassen, da die Reste gefangener Beutetiere sich im Netz befinden. Außerdem habe ich systematisch beobachtet und systematisch registriert, welche und wieviel Beutetiere sich in Netzen fingen, in denen die Besitzer entfernt wurden. Auch hier wird, wie im Falle der Salzwiese (für 1976), deutlich: hohes „Beuterereservoir“ ($0,362-0,543 \text{ g TG/m}^2$), geringe Konsumtion durch den Räuber ($0,002-0,003 \text{ g TG/m}^2$), keine Abnahme der Beutedichte (vgl. Abb. 1).

Es gibt nun Untersuchungen bei Baldachinnetzspinnen (WISE 1975), die darauf hindeuten, daß die Dichte der Spinnen durch das Nahrungsangebot bestimmt wird. Um herauszufinden, welcher Faktor für die Siedlungsdichte von *F. bucculenta* limitierend wirkt, habe ich einige Versuche im Freiland gemacht. Auf Versuchspartzen von $1 \times 1 \text{ m}$ wurden zusätzlich zu den vorhandenen Tieren 10 ♀♀ hinzugesetzt und in verschiedenen Parzellen weitere Faktoren (darunter die Menge verfügbarer Nahrung) geändert (vgl. SCHAEFER 1978). Eine Analyse der Besiedlung der Probeflächen nach 2 Wochen zeigte, daß die Zugabe von Nahrung (Taufliegen) die resultierende Dichte nicht erhöhte. Ausschlaggebend war nur die Verfügbarkeit von zusätzlichen Stellen für die Anlage des Fangnetzes.

3.3 *Arctosa perita* in Küstendünen

In einem Küstendünengebiet bei Kiel (vgl. SCHAEFER 1976) ist der Strandhafer, *Ammophila arenaria*, bestandsbildend; es ist gewissermaßen eine natürliche, aber sehr stabile Monokultur. An den Pflanzen war in einem Untersuchungszeitraum von etwa 10 Jahren wenig Schadfraz zu beobachten. Es fiel mir die hohe Zahl von räuberischen Arthropoden (Carabidae, Araneida und Heteroptera) auf. Wurde nun die Dichte der Zoophagen, durch Applikation von Parathion im Herbst, im darauffolgenden Jahr vermindert (Parathion trifft vor allem die Räuber, die oberirdisch in postembryonalen Stadien überwintern), konnten die Phytophagen – offenbar wegen des verminderten Feinddrucks – im Laufe des Sommers höhere Dichtewerte erreichen. Ich kam also in einer früheren Untersuchung zu dem Schluß, daß die Gesamtheit der Räuber die Dichte der Phytophagen begrenzt und es unter anderem deshalb nicht zu stärkerer Vermehrung der Phytophagen und damit zu gelegentlicher stärkerer Konsumtion von lebender Phytomasse kommt (SCHAEFER 1976). Der Nachteil der zitierten Untersuchung ist – neben anderen Unsicherheiten in der Aussage – die Zusammenfassung der Räuber zu einem nicht differenzierten Kompartiment. Betrachten wir nun eine der Schlüsselarten, die Wolfsspinne *Arctosa perita* (LATREILLE). Sie

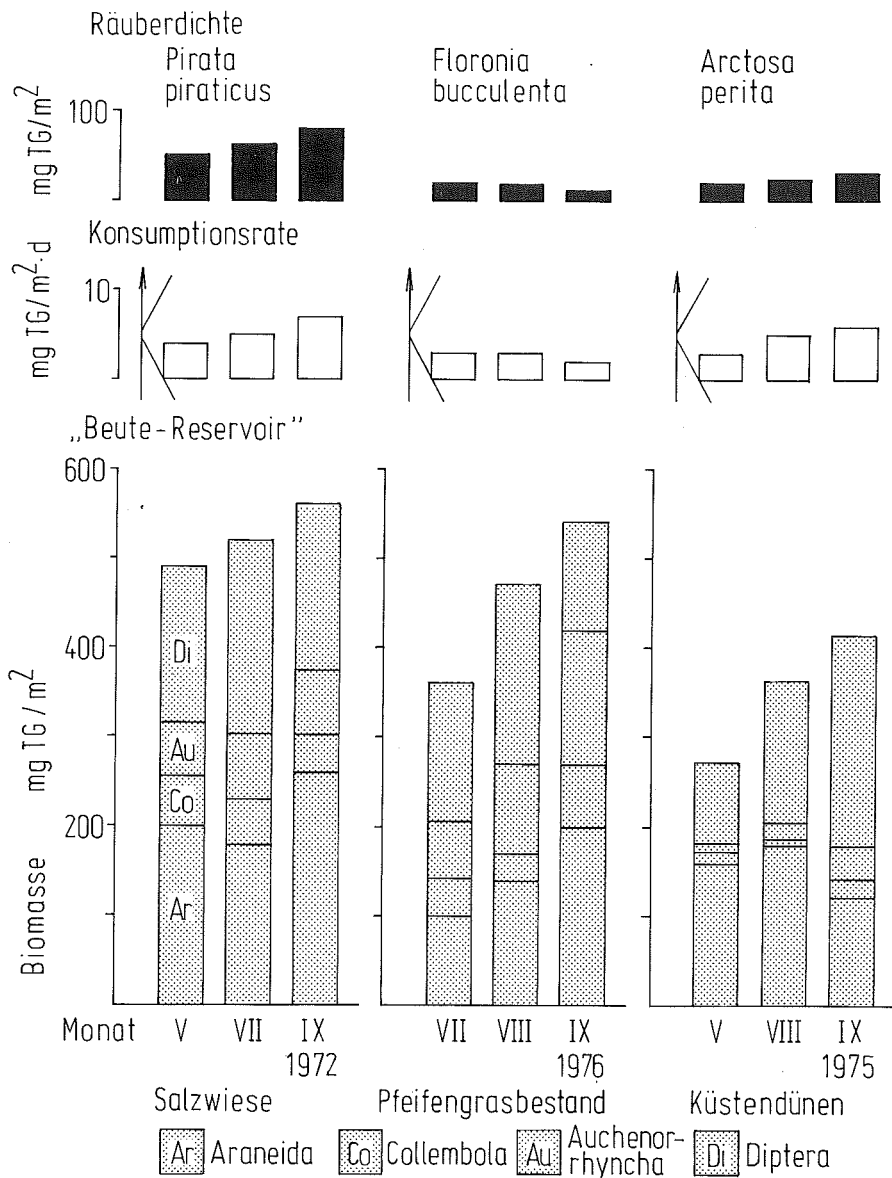


Abb. 1: Übersicht über das „Beute-Reservoir“, die Konsumptionsrate und die Siedlungsdichte dominanter Spinnenarten in drei Graslandökosystemen in Schleswig-Holstein (Umgebung von Kiel). Die Dichtewerte sind als Biomasse (mg Trockengewicht/m²) ausgedrückt. Die Konsumptionsrate gibt die Biomasse (in TG) gefressener Beutetiere/Tag an. Weitere Erklärung im Text.

wird nur partiell durch das Gift geschädigt, da sie sich in Röhren, die sie im Sand anlegt, aufhält. Für Populationen von *A. perita* im jüngeren Strandhafer und in einem Gürtel ca. 30 cm um diese fleckenhaft verteilten Bestände, bot sich folgendes Bild für 1975: Biomasse 0,019–0,033 g TG/m². Bevorzugte Beutegruppen in abnehmender Wichtigkeit: Dipteren, Spinnen, Zikaden, Collembolen. Konsumptionsrate 0,003–0,006 g TG/m² und Tag. Offensichtlich war das Reservoir an potentieller Beute geringer als das der anderen Spinnenarten, nahm aber ebenfalls im Laufe des Jahres nicht ab (Werte: 0,273–0,415 mg TG/m²). Dies Ergebnis macht es unwahrscheinlich, daß *A. perita* limitierend auf die Beutepopulationen wirkt. Wodurch wird die Dichte dieser Art bestimmt? Hier könnten Feinde eine Rolle spielen: Im Dünengebiet gibt es mehrere Pompilidenarten, dominant sind *Arachnospila consobrina* (DAHLBOHM) und *Pompilus plumbeus* (FABRICIUS). Diese Wegwespen tragen bevorzugt gelähmte Individuen von *A. perita* in ihre Nester als Larvenfutter ein und dezimieren die Dichte der Wolfspinne beträchtlich.

4. Schlußfolgerungen

In allen drei analysierten Fällen nutzten die räuberischen Schlüsselarten nur einen relativ geringen Bruchteil der potentiell verfügbaren Nahrungsmenge. Es trifft also für sie der Fall (2b) zu. Für *P. piraticus* und *F. bucculenta* wird die Bedeutung der intraspezifischen Konkurrenz um die Ressource „Raum“ deutlich. *A. perita* wird möglicherweise durch die Einwirkung spezifischer Feinde limitiert. Meine Untersuchungen betreffen nur einen geringen Ausschnitt aus dem Beziehungsgefüge in den betrachteten Grasland-Ökosystemen. Es wird jedoch deutlich, daß die Bedeutung von Räubern für die Stabilität (oder generell die Organisation) von Ökosystemen nicht in einfachen Gesetzmäßigkeiten zu fassen ist und je nach der ökologischen Situation unterschiedlich sein kann.

Literatur

- BALTENWEILER, W., BENZ, G., BOVEY, P. und DELUCCHI, V. (1977): Dynamics of larch bud moth populations. – Ann. Rev. Entomol. 22, 79–100.
- DEMPSTER, J. P. (1968): Intra-specific competition and dispersal: as exemplified by a Psyllid and its anthorcid predator. – In: T. R. E. SOUTHWOOD (ed.), Insect abundance, 8–17. Oxford, Edinburgh: Blackwell.
- EDWARDS, C. A. (1967): Relationships between weights, volumes and numbers of soil organisms. – In: O. GRAFF, J. E. SATCHELL (eds.), Progress in soil biology, 585–594. Braunschweig, Amsterdam: Vieweg u. North-Holland Publishing Company.
- EMMEL, T. C. (1976): Population biology. – New York, Hagerstown, San Francisco, London: Harper & Row.
- FRETWELL, S. D. (1977): The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. – Perspect. Biol. Med. 20, 169–185.
- FUNKE, W. (1973): Rolle der Tiere in Wald-Ökosystemen des Solling. – In: H. ELLENBERG (Hrsg.), Ökosystemforschung, 143–164. Berlin, New York: Springer.
- HASSELL, M. P. (1978): The dynamics of arthropod predator-prey systems. – Monogr. Popul. Biol. 13. Princeton: University Press.
- PAINE, R. T. (1974): Intertidal community structure. – Oecologia (Berl.) 15, 93–120.
- REISE, K. (1978): Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 31, 55–101.
- RIECHERT, S. E. (1974): The pattern of local web distribution in a desert spider: mechanisms and seasonal variation. – J. Anim. Ecol. 43, 733–746.
- SCHAEFER, M. (1974): Experimentelle Untersuchungen zur Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz bei 3 Wolfsspinnen-Arten (Araneida: Lycosidae) einer Salzwiese. – Zool. Jb. Syst. 101, 213–235.

- SCHAEFER, M. (1977): Trophische Beziehungen in einem Küstendünen-Ökosystem, einer „natürlichen Monokultur“ von *Ammophila arenaria*. – Verh. Ges. Ökologie Göttingen, 1976, 241–248.
- (1978): Some experiments on the regulation of population density in the spider *Floronia bucculenta* (Araneida : Linyphiidae). – Symp. zool. Soc. Lond. 42, 203–210.
- SLOBODKIN, L. B., SMITH, F. E. and HAIRSTON, N. G. (1967): Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature. – Amer. Nat. 101, 109–124.
- WISE, D. H. (1975): Food limitation of the spider *Linyphia marginata*: experimental field studies. – Ecology 56, 637–646.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. MATTHIAS SCHAEFER

II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Abt. Ökologie
Berliner Str. 28, 3400 Göttingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Schaefer Matthias

Artikel/Article: [Untersuchungen über Räuber-Beute-Systeme bei Arthropoden einiger Lebensgemeinschaften der offenen Landschaft* 48-53](#)