

Lauterbornia H. 15: 125-135, Dinkelscherben März 1994

Populationsentwicklung von *Gammarus pulex* (LINNAEUS) in zwei Gewässern der Niedersächsischen Tiefebene in Abhängigkeit vom Temperaturregime

[Population dynamics of *Gammarus pulex* (LINNAEUS) in two lowland brooks of Lower Saxony in relation to temperature regime]

Uwe Werner

Mit 9 Abbildungen und 1 Tabelle

Schlagwörter: Gammarus, Amphipoda, Crustacea, Niedersachsen, Deutschland, Flachlandbach, Fortpflanzung, Populationsdynamik, Temperatur

In zwei Bächen der niedersächsischen Tiefebene mit unterschiedlichem Temperaturregime erwies sich der Reproduktionszyklus und die Populationsentwicklung von *Gammarus pulex* als stark divergierend. Im kälteren Bach, mit winterlicher Durchschnittstemperatur unter 5 °C, führen die Gammaridae eine Fortpflanzungspause durch. Der Reproduktionszyklus beginnt erst imFrühjahr, weist im Sommer ein deutliches Maximum auf und sinkt dann wieder rasch ab. Im wärmeren Bach, mit winterlicher Durchschnittstemperatur über 5 °C, ist die Reproduktionsrate während des ganzen Jahres nahezu konstant.

Two lowland brooks (Lower Saxony, Germany) with different temperature regimeshow a greatly diverge reproductive cycle and population dynamic of *Gammarus pulex*. In the colder brook, with medium winter temperature below 5 °C, *G. pulex* has a resting period in reproduction during the winter months. The reproductive cycle starts in spring, has an evident maximum in summer and than rapidly go down. In the warmer brook, with medium winter temperature above 5 °C, the reproductive rate is during the whole year nearly constant.

1 Einleitung

Die Gammaridae stellen in vielen Fließgewässern wegen ihrer hohen Abundanz die größte Biomasse unter den Evertebraten. Aus diesem Grunde spielen sie eine Rolle im Nährstofffluß innerhalb dieser Gewässer. Als omnivore Konsumenten arbeiten sie einen Großteil des allochthonen Materials auf und führen es so der mikrobiellen Zersetzung zu, darüber hinaus sind sie für viele Fische die wichtigste Nahrungsgrundlage (TEICHMANN 1982). Der Lebenszyklus von *Gammarus pulex* ist in erster Linie abhängig vom Temperaturregime des jeweiligen Gewässers (TEICHMANN 1982). Gammaridae sind in der Lage, sich das ganze Jahr über fortzupflanzen. Sinkt die monatliche Durchschnittstemperatur jedoch unter 5 °C, kommt es zu einer Fortpflanzungspause (HYNES 1955). Ebenso kann durch extrem hohe Temperaturen im Freiland die Reproduktion unterdrückt werden (VAN DEN BELD 1973).

Es wurden bereits von verschiedenen Autoren Zeitplanuntersuchungen durchgeführt (HYNES 1955, MACAN & MACKERETH 1957, TEICHMANN 1982). Ein Vergleich zweier Freilandpopulationen aus Bächen mit unterschiedlichem Temperaturregime wurde bisher jedoch noch nicht vorgenommen.

2 Material und Methoden

Für die vorliegende Untersuchung wurden zwei Bäche ausgewählt. Der Ohebach (Krummbach/Warne/Oker/Aller/Weser) liegt 35 km südlich von Braunschweig in der Gemarkung Neuenkirchen, Stadt Liebenburg. Der Eisenbach (Stederau/Ilmenau/Elbe) liegt 70 km nördlich von Braunschweig in der Gemarkung Nienwohlde, Landkreis Uelzen. Bei beiden Gewässern besteht das Umland aus intensiv landwirtschaftlich genutzten Flächen.

Die Untersuchungen wurden von Februar bis September 1992 durchgeführt. Für die quantitative Erfassung der Gammariden-Populationen in den Untersuchungsgewässern wurde ein Surber-Sampler mit einer Grundfläche von 625 cm² und einer Netzmaschenweite von 1 mm verwendet. An dem Sampler waren seitliche Leitbleche befestigt, um ein Entweichen der Tiere zu vermeiden. Die Probenahme erfolgte monatlich an sechs repräsentativen Stellen. Die Organismen wurden mit der Hand ausgelesen und um einen Überblick über die Populationszusammensetzung zu erhalten, in verschiedene Größenklassen aufgeteilt. Dazu wurde eine Netzorgel verwendet, wie sie schon FRANKE (1977) in ähnlicher Form eingesetzt hat. Bei dieser schonenden Methode teilen sich die Tiere selbst in Größenklassen auf. Die verwendete Apparatur zeigt Abb. 1.

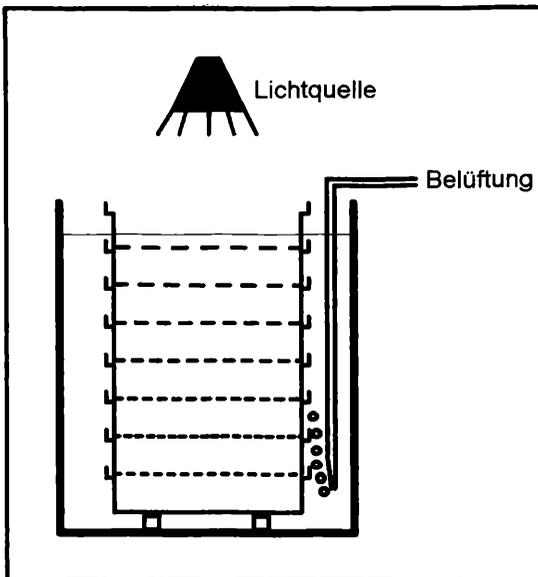


Abb. 1: Netzorgel zur Trennung der Gammaridae in Größenklassen

In einen Behälter, der mit belüftetem Hälterungswasser gefüllt ist, sind acht ineinandergestapelte Plastikgefäße eingesetzt. Die Böden der Plastikgefäße wurden herausgetrennt und durch Kunststoffgaze unterschiedlicher Maschenweite ersetzt. Das Gefäß mit der größten Maschenweite befindet sich oben, das mit

der geringsten unten. Die Organismen wurden in das oberste Gefäß gegeben. Um den Trennvorgang zu beschleunigen, wurde von oben beleuchtet, da *Gammarus pulex* negativ phototaktisch reagiert. Innerhalb von drei Stunden haben sich die Krebse in die verschiedenen Netzfraktionen aufgeteilt. Bei der Auswahl der Maschenweite wurde eine nichtlineare Abstufung gewählt. Ausgehend von der Maschenweite 3,2 mm, ist das nächste Netz jeweils um den Faktor 1,25 kleiner. Da die jungen Stadien von *Gammarus* schneller wachsen als die älteren (TECKELMANN 1974), konnte somit eine bessere Auftrennung erfolgen. Von dieser Abstufung der Maschenweiten mußte teilweise etwas abgewichen werden, da die erforderlichen Größen nicht immer im Handel erhältlich waren (Tab. 1).

Tab. 1: Verwendete Maschenweiten in der Netzorgel

Netzfraktion	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Maschenweite [mm]	3,36	2,5	2,0	1,68	1,41	1,0	0,84	0,67

Die den Netzfraktionen 1 bis 5 entnommenen Tiere wurden anschließend unterschieden in Männchen, Weibchen mit Eiern und Weibchen ohne Eier. Die eiertragenden Weibchen lassen sich von den nicht eiertragenden Weibchen durch das gefüllte Marsupium leicht unterscheiden. Organismen der Netzfraktionen 6-8 wurden als juvenil gewertet. Nach HYNES (1955) sind Gammaridae, deren Größe 6 mm nicht überschreitet, als juvenil anzusehen, wobei deren Geschlecht nur sehr schwer zu bestimmen ist. Beim Vermessen von 50 Individuen der Netzfraktion 6 waren lediglich drei Tiere länger als 6 mm gewesen, weshalb die getroffene Einstufung als gerechtfertigt anzusehen ist. Die Netzfraktionen 7 und 8 wurden zu einer Netzfraktion zusammengefaßt, da eine gute Auftrennung dieser sehr kleinen Tiere nur bei sehr sauberen Proben möglich war.

Zur Eichung der Netzorgel wurde bei 100 Tieren jeder Netzfraktion eine Feuchtgewichtsbestimmung durchgeführt. In der Netzfraktion 1 konnten nur Männchen nachgewiesen werden. In den Netzfraktionen 2-5 wurden jeweils 50 Männchen und Weibchen gewogen. Für die Feuchtgewichtsbestimmung wurden die Tiere eine Minute lang auf saugfähiges Papier gelegt und anschließend mit einer Analysenwaage auf 0,01 mg gewogen. Beim Auftragen des Feuchtgewichtes gegen die Maschenweite ergibt sich eine Funktion zweiten Grades, was sich dadurch begründen läßt, daß beim Wachstum eines Tieres dessen Oberfläche in der zweiten Potenz zunimmt, dessen Volumen aber in der dritten Potenz (Abb. 2).

3 Ergebnisse

Die beiden Untersuchungsgewässer unterscheiden sich hinsichtlich ihres Temperaturregimes sehr deutlich (Abb. 3). Im Ohebach sinken die winterlichen Durchschnittstemperaturen unter 5 °C ab und steigen erst ab März wieder über die für die Fortpflanzung von *Gammarus pulex* entscheidende Grenze an. Im Eisenbach hingegen hegen die niedrigsten Temperaturen um 8 °C. Ab

April verlaufen die Temperaturkurven in beiden Bächen sehr ähnlich, wobei der Ohebach etwa 2 °C kälter ist als der Eisenbach.

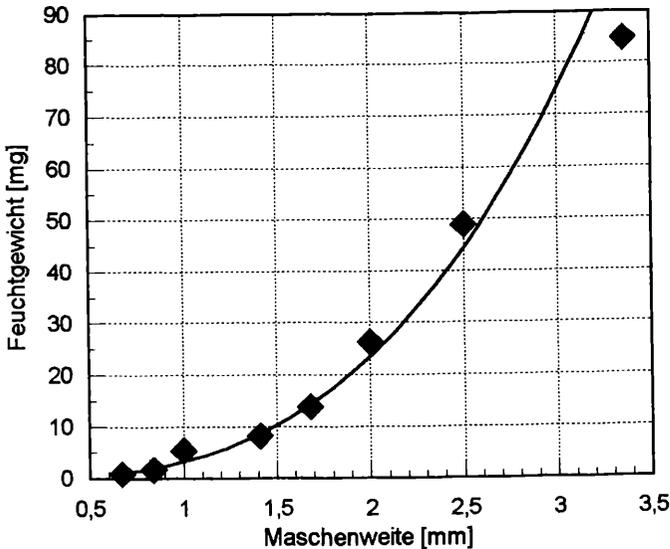


Abb. 2: Zusammenhang zwischen Maschenweite der Netzorgel und Feuchtgewicht der Gammaridae. Es ergibt sich eine Funktion zweiten Grades: $y = -0,62 - 4,992x + 9,189x^2$; $r^2 = 0,993$; $p = 0,0001$

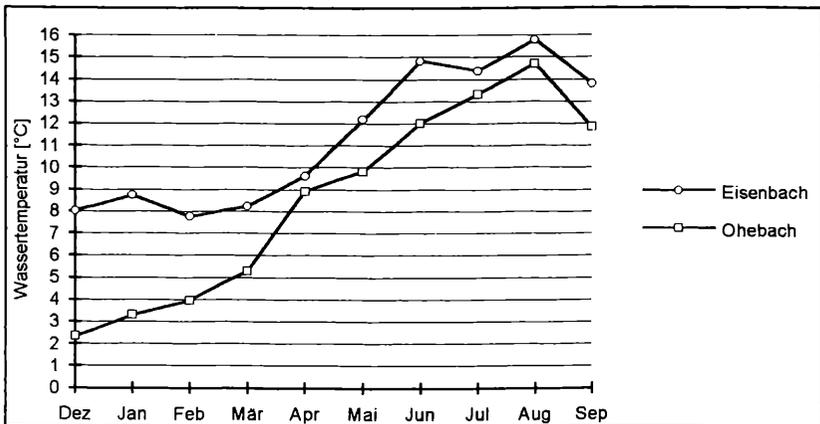


Abb. 3: Durchschnittliche Wassertemperaturen in den untersuchten Bächen von Dezember 1991 bis September 1992

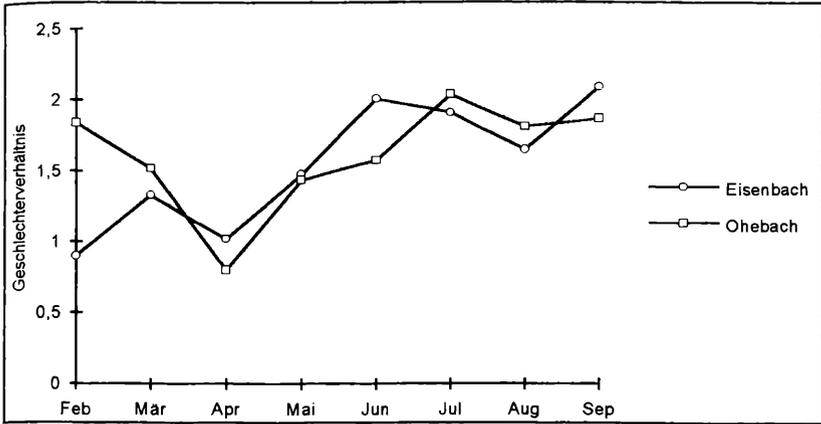


Abb. 4: Geschlechterverhältnis (Männchen : Weibchen) der Gammariden-Populationen in den untersuchten Bächen

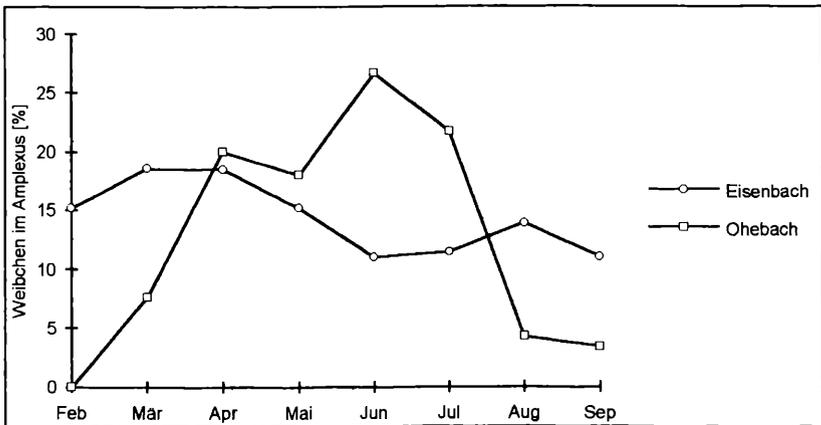


Abb. 5: Anteil der *Gammarus*-Weibchen im Amplexus in den untersuchten Bächen

Die Geschlechterverhältnisse der beiden Populationen sind über den gesamten Untersuchungszeitraum sehr ähnlich, lediglich im Februar differieren sie etwas deutlicher (Abb. 4). Betrachtet man hingegen den Reproduktionszyklus beider Populationen anhand der Amplexusrate und dem Anteil der eiertragenden Weibchen, so zeigen sich deutliche Unterschiede (Abb. 5 und 6). Bei der Population aus dem Ohebach gleicht der Reproduktionszyklus einer typischen Maximumkurve, während er sich bei der Population aus dem Eisenbach einer Horizontalen annähert. Aufgrund dieser unterschiedlichen Reproduktionszyklen in den Bächen ergeben sich verschiedene Populationsentwicklungen von *Gammarus pulex*. Abb. 7 zeigt die Gammariden-Abundanz der beiden Unter-

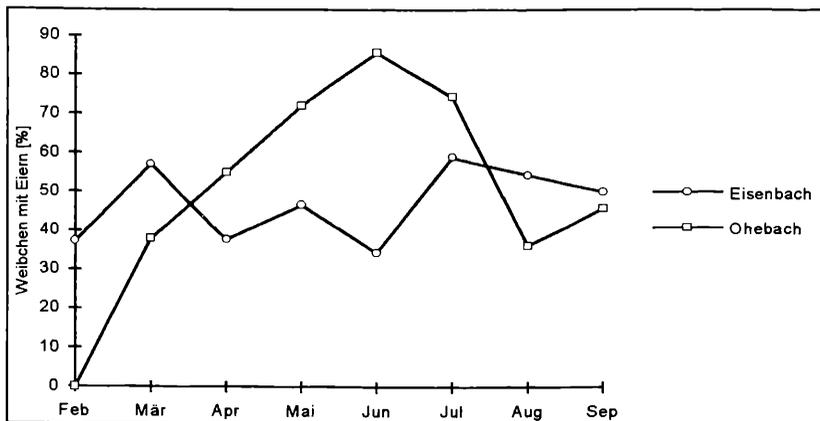


Abb. 6: Anteil der *Gammarus*-Weibchen mit Eiern in den untersuchten Bächen

suchungsgewässer, aufgeteilt in sieben Größenklassen. Neben dieser Auftrennung wurde unterschieden in Männchen, Weibchen mit Eiern, Weibchen ohne Eier und Juvenile.

Im Ohebach lassen sich deutlich zwei Generationen unterscheiden. Netzfraktion 2 stellt den größten Populationsanteil an der alten Generation. Diese Generation erreicht im Juli ihre größte Individuendichte und stirbt im August ab. Fortan wird durch die neue Generation, welche sich ab Mai entwickelt, die Populationszusammensetzung bestimmt. Die höchste Abundanz der Juvenilen (Netzfraktion 6 und 7) wird im September erreicht (Abb. 8). Es wurden zwar

bereits zum Jahresanfang Juvenile nachgewiesen, die jedoch nicht im gleichen Jahr geschlüpft sein konnten, worauf in der Diskussion eingegangen wird.

Im Eisenbach lassen sich keine unterschiedlichen Generationen voneinander trennen, aufgrund der kontinuierlichen Fortpflanzung von *Gammarus pulex*. Die Abundanz-Werte steigen in allen Größenklassen etwa gleichmäßig an. Während des gesamten Untersuchungszeitraumes sind Juvenile in hoher Abundanz anzutreffen (Abb. 9). Die höchste Dichte wird hier ebenfalls im September erreicht.

4 Diskussion

Die Fortpflanzung von *Gammarus pulex* beginnt im Ohebach im März, wenn die monatliche Durchschnittstemperatur erstmals über 5 °C ansteigt. In diesem Monat wurden die ersten Amplexi und eiertragenden Weibchen nachgewiesen. Es kann also davon ausgegangen werden, daß die Population bis zu diesem Monat eine Fortpflanzungspause eingelegt hat. Die Reproduktionsrate, bezogen auf den Anteil der eiertragenden Weibchen, erreicht im Juni ihr Maximum und sinkt dann wieder rasch ab. Eine derartige Ruhepause im Fortpflanzungszyklus von *G. pulex* wurde bereits von BERG (1948), HYNES (1955), IVERSEN &

JESSEN (1977), MACAN & MACKERETH (1957) und TEICHMANN (1982) beschrieben. Als Grund für die Fortpflanzungspause wird von den Autoren immer wieder die Temperatur genannt. HYNES (1955) nennt als Grenze für die Fortpflanzung eine monatliche Durchschnittstemperatur unter 5 °C. In Bächen, wo die monatliche Durchschnittstemperatur nicht unter 5 °C sinkt - wie beim Eisenbach - ist demnach eine durchgehende Fortpflanzung von *G. pulex* möglich. Der Eisenbach weist auch in den Wintermonaten eine Durchschnittstemperatur über 7 °C auf. Anhand der aufgenommenen Populationsparameter wird deutlich, daß im Eisenbach während des Untersuchungszeitraumes eine nahezu konstante Reproduktionsrate der Krebse vorlag, die vermutlich während des ganzen Jahres Bestand hat.

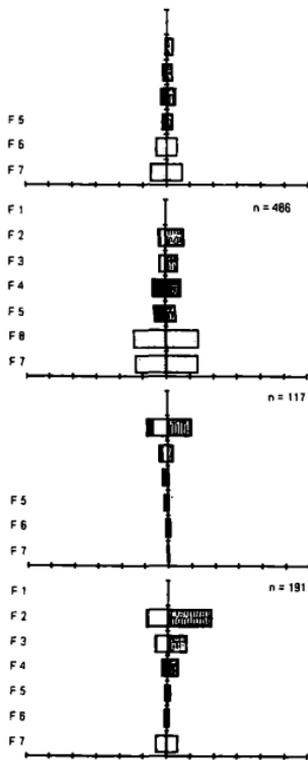
Es zeigt sich also eine deutliche Abhängigkeit des Reproduktionszyklus der Gammaridae von der Temperatur. Um so ausgeprägter die Differenz zwischen den winterlichen Minimal- und den sommerlichen Maximaltemperaturen ist, um so ausgeprägter ist sie auch für den Reproduktionszyklus. Es liegt im Winter ein Fortpflanzungsminimum und im Sommer ein -maximum vor. Dadurch ist es möglich, im Ohebach aufeinanderfolgende Generationen von *G. pulex* zu unterscheiden. Bei ausgeglicheneren Temperaturverhältnissen, wie im Eisenbach, verläuft die Kurve des Reproduktionszyklus nahezu geradlinig. Die Fortpflanzung erfolgt das ganze Jahr über, eine Aufteilung in verschiedene Generationen ist dann nicht mehr möglich.

Im Ohebach traten ab Mai 1992 die ersten Juvenilen der neuen Generation auf. Die bereits am Anfang des Jahres in geringer Anzahl vorhanden Juvenilen der Netzfraktionen 6 und 7 sind vermutlich noch im letzten Jahr geschlüpft, haben sich aber bei den niedrigen Wintertemperaturen nur sehr langsam entwickeln können (TEICHMANN 1982).

Die Eientwicklung bei *Gammarus pulex* dauert nach NILSSON (1977) bei Temperaturen von 5 bis 15 °C, 59,3 bis 20,6 Tage. Für 1 mm Wachstum werden nach MARCHANT (1981) mit Originalverweisen 308 bis 900 degree-days benötigt (degree-days dividiert durch die Wassertemperatur ergibt die Wachstumszeit in Tagen). Die durchschnittlichen Wachstumswerte schwanken so stark, weil das Wachstum nach SUTCLIFFE, CARRICK & WILLOUGHBY (1981) einen sigmoiden Kurvenverlauf aufweist. In Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium der Gammaridae bei den Wachstumsuntersuchungen ergeben sich somit große Unterschiede. Nach diesen Literaturdaten würde bei den niedrigen Wassertemperaturen von Dezember 1991 bis März 1992 im Ohebach die Eientwicklung bei *Gammarus* etwa 2 Monate und 1 mm Wachstum 2-3 Monate dauern. Zudem liegen im Ohebach im Februar keine eiertragenden Weibchen vor. Die im Februar und März nachgewiesenen Juvenilen können demnach nicht im gleichen Jahr geschlüpft sein.

Die am Anfang der Reproduktionsperiode geschlüpften Organismen haben sich bis zum September soweit entwickelt, daß sie selber eine erste Brut erzeugen konnten. Das erklärt das nochmalige Ansteigen des Anteils eiertragender Weibchen im September im Ohebach. HYNES (1955) hat diese Beobachtung für *G. pulex* bereits beschrieben und schloß aus Populationsanalysen, auf eine Entwicklung vom Schlupf bis zur Geschlechtsreife von 3-4 Monaten, bei einer

Ohebach



Februar

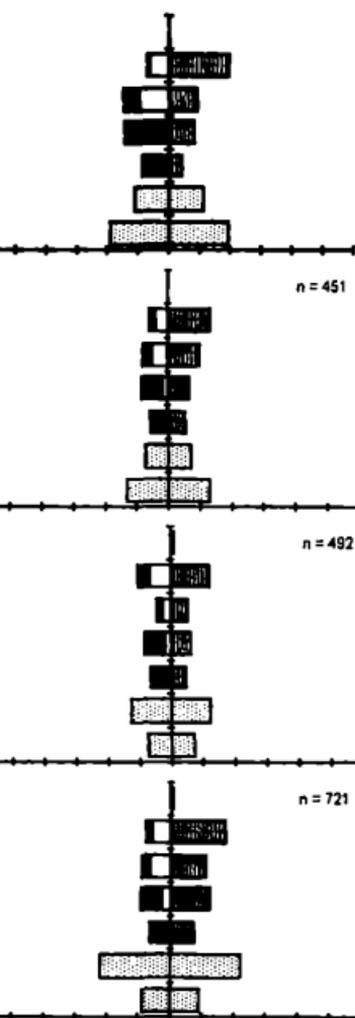
März

April

Mai

F 1
F 2
F 3
F 4
F 5
F 6
F 7
F 1
F 2
F 3
F 4
F 5
F 6
F 7
F 1
F 2
F 3
F 4
F 5
F 6
F 7
F 1
F 2
F 3
F 4
F 5
F 6
F 7

Eisenbach



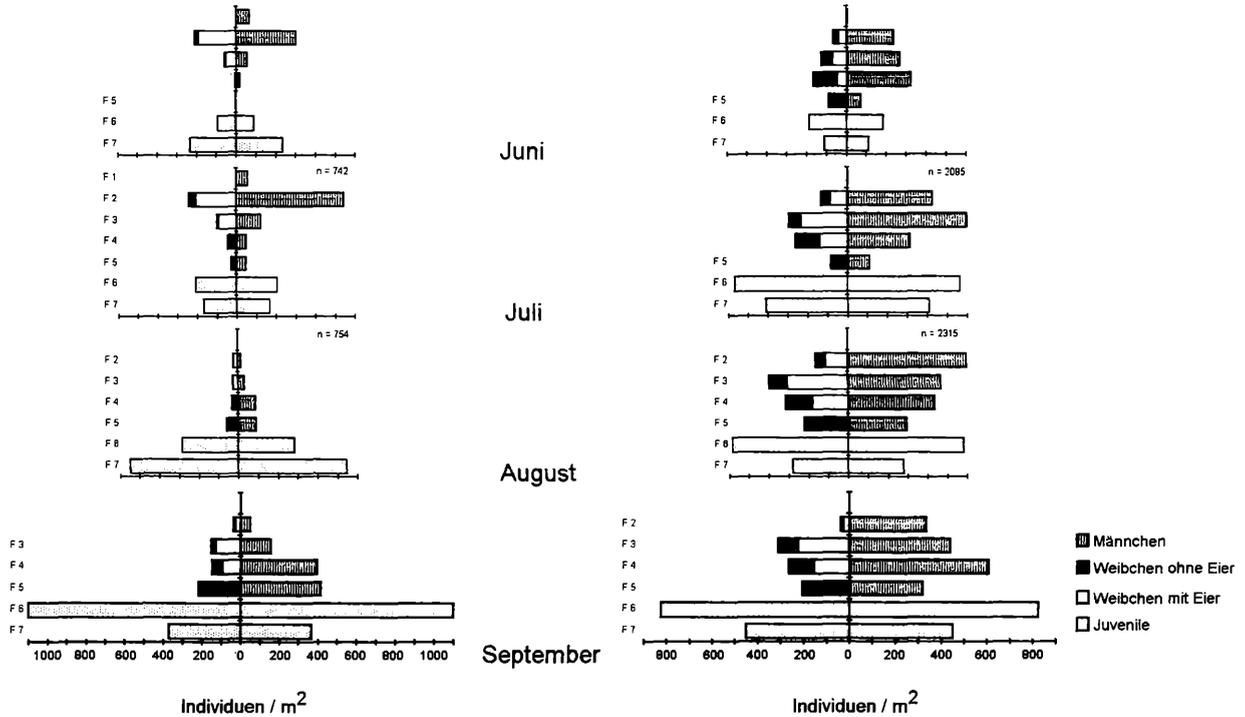


Abb. 7: Populationsentwicklung von *Gammarus pulex* von Februar bis September 1992 im Ohebach und Eisenbach. Dargestellt sind die monatlichen Abundanz-Werte, aufgeteilt in sieben Größenklassen anhand von Netzfraktionen. Bei den Tieren der Netzfraktionen 1-5 wurde unterschieden in Männchen und eiertragende sowie nicht eiertragende Weibchen. Die Tiere aus den Netzfraktionen 6 + 7 gelten als Juvenile

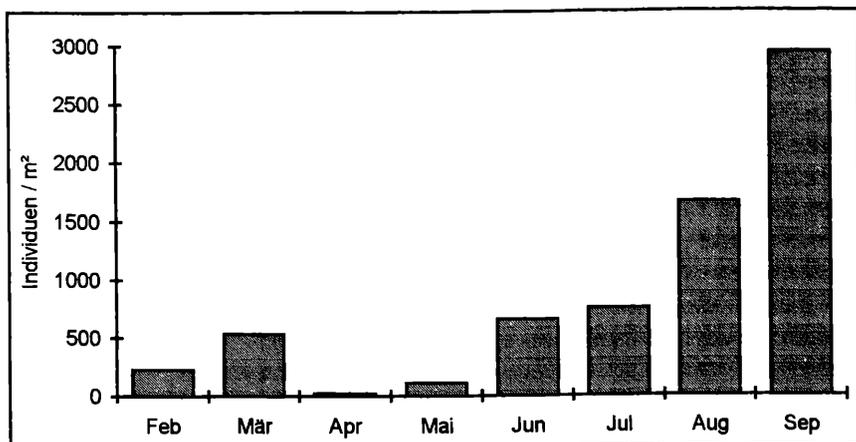


Abb. 8: Abundanz der juvenilen Gammaridae (Netzfractionen 6+7) von Februar bis September 1992 im Ohebach

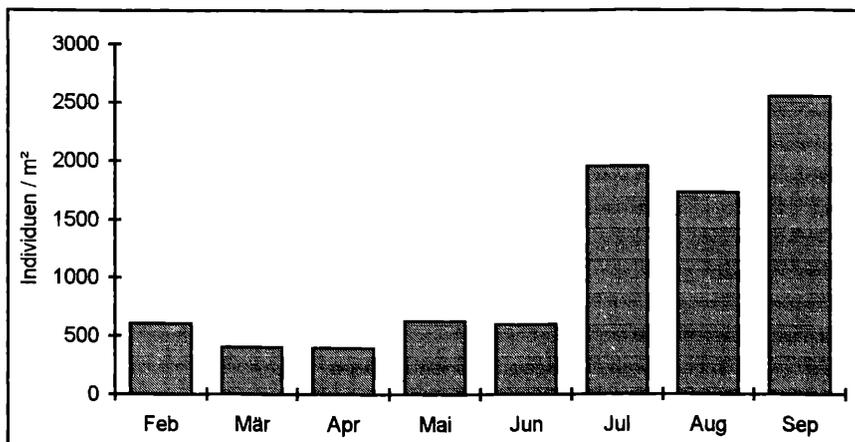


Abb. 9: Abundanz der juvenilen Gammaridae (Netzfractionen 6+7) von Februar bis September 1992 im Eisenbach

Temperatur von 5-10 °C. Nach NILSSON (1977) dauerte die Entwicklung unter Laborbedingungen bis zur ersten Eiablage 4 Monate, wobei die Temperaturen möglichst naturnah gehalten wurden.

Aufgrund der zum Winter hin absinkenden Temperaturen, wird die Reproduktion der neuen Generation im Ohebach wahrscheinlich sehr bald beendet. Die Hauptreproduktionsphase dieser Generation liegt im Sommer des nächsten Jahres, nach dessen Ende sie, wie die in dieser Untersuchung beschriebene alte Generation, im August abstirbt.

Im Eisenbach kann sich *G. pulex* das ganze Jahr über fortpflanzen. Bei den höheren Sommertemperaturen verläuft deren Entwicklung jedoch schneller als im Winter, so daß die Weibchen im Sommerhalbjahr mehr Bruten absetzen als im Winterhalbjahr und somit die Populationsgröße im Sommer deutlich ansteigt. Nach TEICHMANN (1982) beträgt die Stadiendauer von *G. pulex* Weibchen bei 7 °C 48 Tage und bei 15 °C nur 23 Tage.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß der Reproduktionszyklus von *Gammarus pulex* in Abhängigkeit vom Temperaturregime seiner Wohngewässer sehr stark divergieren kann.

Literatur

- BELD, F. A. J. van den (1973): Cycles annuels de *Gammarus duebeni* (Liljeborg, 1852) et de *Gammarus pulex* (Linne, 1758) de long de la cote française du Boulonnais.- Bull. Zool. Mus. 3: 79-98, Amsterdam.
- BERG, K. (1948): Biological studies on the river Susaa.- Folia limnol. scand. 4: 1-318, Copenhagen.
- FRANKE, U. (1977): Experimentelle Untersuchungen zur Respiration von *Gammarus fossarum* KOCH 1835 (Crustacea-Amphipoda) in Abhängigkeit von Temperatur, Sauerstoffkonzentration und Wasserbewegung.- Arch. Hydrobiol. Suppl. 3/4: 369-411, Stuttgart.
- HYNES, H. B. N. (1955): The reproductive cycle of some british freshwater Gammaridae.- J. Anim. Ecol. 24: 352-387, Oxford.
- IVERSEN, T. M. & J. JESSEN (1977): Life-cycle, drift and production of *Gammarus pulex* L. (Amphipoda) in a Danish spring.- Freshwater Biol. 7: 287-296, Oxford.
- MACAN, T. T. & J. C. MACKERETH (1957): Notes on *Gammarus pulex* in the English Lake district.- Hydrobiologia 9: 1-12, Den Haag.
- MARCHANT, R. (1981): The ecology of *Gammarus* in running water.- In: LOCK, M. A. & D. D. WILLIAMS (Eds.): Perspectives in running water ecology: 225-249, (Plenum Press) New York.
- NILSSON, L. M. (1977): Incubation time, growth and mortality of the amphipod *Gammarus pulex* under laboratory conditions.- Oikos 29: 93-98, Copenhagen.
- SUTCLIFFE, D. W., T. R. CARRICK & L. G. WILLOUGHBY (1981): Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*.- Freshwater Biol. 11: 183-214, Oxford.
- TECKELMANN, U. (1974): Temperaturwirkungen auf Wachstum und Stoffwechsel kaltsteno-thermer Fließwassertiere.- Arch. Hydrobiol. 74: 479-527, Stuttgart.
- TEICHMANN, W. (1982): Lebensabläufe und Zeitpläne von Gammariden unter ökologischen Bedingungen.- Arch. Hydrobiol. Suppl. 64: 240-306, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Uwe Werner, Zoologisches Institut der TU Braunschweig, Arbeitsgruppe Limnologie, Spielmannstraße 7, D-38106 Braunschweig

Manuskripteingang: 16.02.94

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Lauterbornia](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [1994_15](#)

Autor(en)/Author(s): Werner Uwe

Artikel/Article: [Populationsentwicklung von Gammarus pulex \(Linnaeus\) in zwei Gewässern der Niedersächsischen Tiefebene in Abhängigkeit vom Temperaturregime. 125-135](#)