

SPIXIANA	5	2	193–209	München, 1. Juli 1982	ISSN 0341-8391
----------	---	---	---------	-----------------------	----------------

Ein Beitrag zur Biologie und Populationsstruktur von *Lepidurus apus* L.

(Crustacea, Notostraca)

Von Ernst-Gerhard Burmeister

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

In spring 1978 and 1979 numerous individuals of *Lepidurus apus* L. could be found in a little ditch system in South of France. Observations of this species in the ecosystem of temporary waters were not made hitherto. Also the numeration of the mandibles of died individuals of last year in the sediment yields a very high population density.

The breakdown of the *Lepidurus* population is to be reduced to the drying up of the temporary water or the lack of food. This breakdown can lead to a cannibalism among the animals, which originate from one slipping period.

The copulation is comparable with that of *Triops cancrivormis* Bosc. The ventral part showing upwards the male is swimming askance under the female, at which the genital segments are lying one upon another. The male pleon bends upwards holds the animal under the female. The oviposition takes place on the sediment. The eggs affected with a adhesive glue are surrounded with parts of mud for outlasting the dry period.

Data on the biology and ecology of *Lepidurus* are confirmed by this observations, whereupon this species is very adaptive to environment conditions of temporary waters.

Zahlreiche Euphyllopoden, im besonderen die Notostraca gelten als charakteristische Bewohner temporärer Gewässer. Eine Entwicklung ist scheinbar nur dann möglich, wenn ihre Eier eine Trockenphase als Anpassung an dessen Biotop durchlaufen, die in Einzelfällen einige Jahre bis Jahrzehnte andauern kann (SPANDL 1926). Eine weitere Anpassung an den ephemeren Lebensraum ist auch die ungeheure Entwicklungsgeschwindigkeit dieser Tiere, die in 14 Tagen ihre postembryonale Entwicklung durchlaufen und in einem Zeitraum von 7–12 Wochen über 40 Häutungen durchmachen (KAESTNER 1967, MARGRAF und MAASS 1982). Allgemein scheinen die ursprünglichen Notostraca eine hohe Toleranz gegenüber verschiedenen Ökofaktoren zu besitzen, die bei zahlreichen Beobachtungen und Laborversuchen zu meist lokalen bzw. apparaturbedingten Bewertungen führt (BRAUER 1891–1973, GASCHOTT 1928, HESSE 1935, 1937, HEMPEL-ZAWITKOWSKA 1967). Neben diesen Untersuchungen haben besonders SPANDL (1926), HOTOVY (1937), CHAIGNEAU (1959), SCOTT und GRIGARICK (1979) und MARGRAF und MAASS (1982) die Biologie dieser Tiergruppe näher untersucht, wobei bei einigen Autoren wie auch bei HESSE (1937) und BRASWELL (1967) das Phänomen der Eientwicklung und die Temperaturbeständigkeit der Überdauerungsstadien im Mittelpunkt der Beobachtungen standen.

Innerhalb der Euphyllopoda stellen die Notostraca die größten Vertreter. Diese gliedern sich in zwei Gattungen mit insgesamt 9 Arten (LONGHURST 1955). In Mittel- und Südeuropa treten nur *Triops cancriformis* Bosc. und *Lepidurus apus* L. auf. BRAUER (1873) führt *Lepidurus lubbocki* BRAUER neben *Lepidurus apus* L. als eigene Art an, doch wird diese Art aus Nordafrika, dem Vorderen Orient und Italien heute als Unterart von *L. apus* L. geführt (LONGHURST 1955, STELLA und MARGARITORA 1968, MARGRAF 1980, MARGRAF und MAASS 1982). *Lepidurus apus* L., von dem in Mitteleuropa nur Weibchen gemeldet sind (FLOSSNER 1972), ist in diesem Gebiet in den letzten Jahren nur noch selten aufgetreten. Demgegenüber scheint sich *Triops cancriformis* Bosc. vermutlich auf Grund jahreszeitlicher Unabhängigkeit (SPANDL 1927) und der höheren Temperaturtoleranz zu behaupten, obwohl auch hier Wohngewässer immer seltener werden. *Lepidurus apus* ist in Südeuropa noch als seltener aber beständiger Bewohner temporärer Gewässer anzutreffen und besiedelt auch Reisfelder. Allgemein wird für Mitteleuropa angegeben, daß diese Art klare, kalte Kleingewässer und Gräben bevorzugt. Demgegenüber stehen die Angaben von STELLA und MARGARITORA (1968) und MARGRAF und MAASS (1982, mündl. Mitteilung), daß die Tiere in trüben schlammigen Gewässern, wie dies auch von Reisfeldern angenommen werden kann, anzutreffen sind. Beide Autorenpaare bestätigen die Angaben von SPANDL (1926), daß es sich bei *Lepidurus apus* um eine Frühjahrsform handelt, die von März bis Mai beobachtet werden kann. Für das Verschwinden der Tiere wird meist der Rückgang und schließlich das völlige Fehlen von Wasser zum Sommeranfang verantwortlich gemacht. Auch der Faktor des Sauerstoffverlustes im Wohngewässer durch stärkere Erwärmung muß zum Austrocknungsfaktor hinzugerechnet werden (BRAUER 1981, HESSE 1937).

Untersuchungsgewässer und Methodik

In den Jahren 1976, 1977, 1978, 1979 und 1981 wurde ein kleiner Graben mit temporärer Wasserführung im Frühjahr und Frühsommer auf seinen Besatz mit aquatischen Macroinvertebraten untersucht (Tab. 1). Der Graben durchzieht in großen versetzten Geraden ein Anbaugebiet von Wein und Gemüse in der Provence westlich Avignon und nordöstlich Remoulin (Frankreich) (Abb. 1). Der etwa 1,2–1,8 m tiefe und an der Sohle bis etwa 1 m breite Graben dient zum Abführen größerer Niederschlagsmengen im Februar und März. Die Wasserführung hält meist bis Mitte Mai an, anschließend trocknet das Gewässer vollständig aus. Es ist möglich, daß auch im Sommer und Hochsommer nach Regenfällen das Grabensystem kurzfristig geflutet wird und dabei Restgewässer und Pfützen miteinander verbunden werden. Während der Beobachtungszeit war eine Höchstwassertiefe von 40 cm festzustellen. Der Boden besteht aus feinen lehmigen Sedimenten, in der Tiefe aus groben Schottern. An einigen durch Bäume und Sträucher beschatteten Abschnitten an denen sich die Feuchtigkeit länger hält, wachsen flächig Gräser, die regelmäßig überflutet werden. In diesen leichten Senken (Abb. 1) bleiben oft bis Ende Mai Restpfützen zurück. Wasserpflanzen oder im Bachbett wurzelnde größere Pflanzen fehlen, was für die Eiablage von *Lepidurus apus* von besonderer Bedeutung ist. Die auffälligen jahreszeitlichen Unterschiede in der Wasserführung, die für ephemere Gewässer charakteristisch sind, lassen keine Normierung zu.

Im Jahre 1978 und 1979 konnten im Grabensystem zahlreiche Individuen von *Lepidurus apus* L. nachgewiesen werden. Die Tiere wurden in einem Abschnitt (Abb. 1) gesammelt und vermessen, um den Entwicklungsstand der Population abschätzen zu können (s. MARGRAF und MAASS 1982). Auch wurde die Begleitfauna bei Wasserführung stets mitberücksichtigt (Tab. 1, 3) sowie deren relative Häufigkeit ermittelt. Ausschließlich im Jahre 1978 konnten geschlechtsreife Individuen von

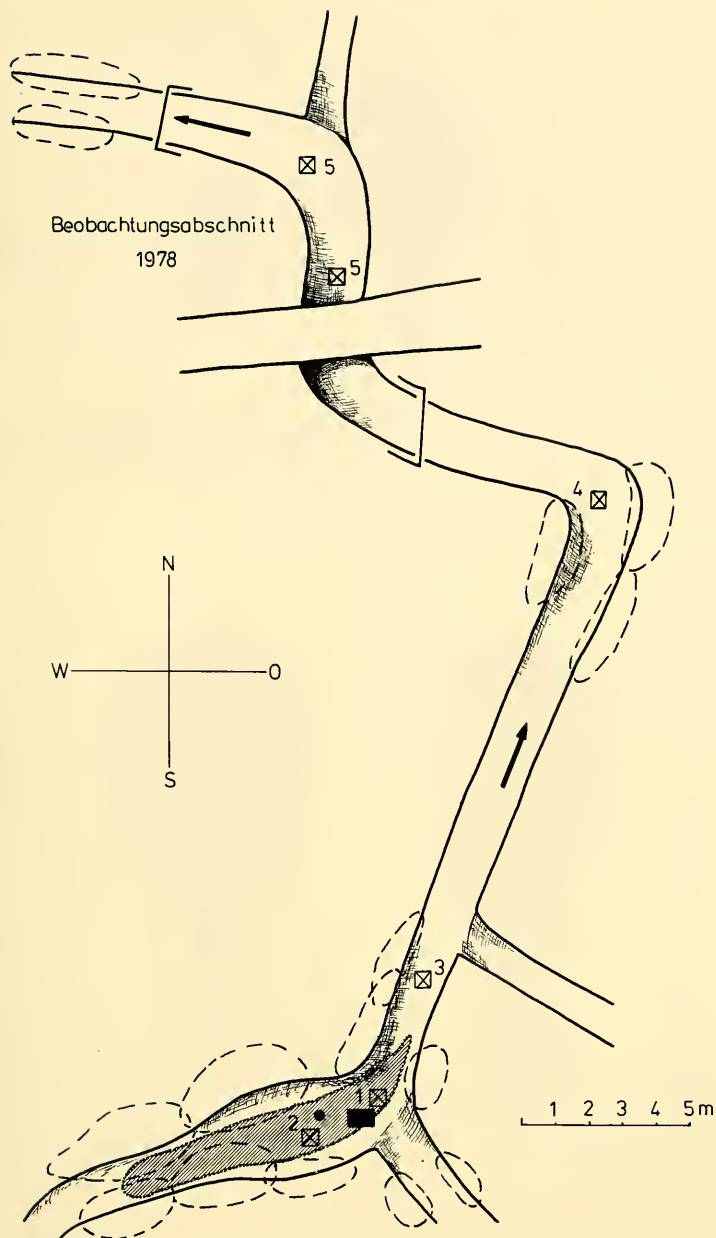


Abb. 1: Bachabschnitt in einem Kulturgebiet der Provence bei Rochefort du Gard, die Pfeile deuten die Fließrichtung im Jahre 1978 an.

☒ 1-5 Sedimentprobestellen (1981)

■ Sedimentprobestelle (1979)

Schraffierte Fläche - Wasserführung 1979

● - tiefster Punkt in diesem Abschnitt

gestrichelte Umrisse - randliche Büsche und Bäume, die den Graben beschatten

Beobachtungszeitraum	Wasserführung im Bachsystem	Erfassung aquat. Macroinvertebraten (+ Vertebraten)	<i>Lepidurus apus</i> L. Indiv./ m ²	Sedimentproben
22.-23.7.1975	trocken	-	-	-
10.-24.6.1976	gering, nicht fließend	+	-	-
16.-18.5.1977	gering, schwach fließend	+	-	-
1. - 7.6.1977	gering, nicht fließend	+	-	-
11.-16.5.1978	stark, fließend und klar	+	erwachsene Indiv. 58/m ²	ausschließlich Suche nach Sedimentbewohnern
22.-27.4.1979	sehr gering, nur ein kleiner Restwasserkörper	+	juvenile Indiv. 1432/m ²	+ 1 Probe: 500 cm ²
9. -16.4.1981	trocken	-	-	5 Proben a' 300 cm ²
8. -10.5.1981	trocken	-	-	-

Tab. 1: Beobachtungszeiträume, Wasserführung im Bachsystem, Erfassung aquatischer Macroinvertebraten, Funde von *Lepidurus apus* L. und deren Individuendichte sowie Termin und Größe der Sedimentproben (zeitliche Daten).

	Sedimentprobe:					
	1979		1981			
	1.	1.	2.	3.	4.	5.
Fläche / cm ²	500	300	300	300	300	300
Aushubtiefe / cm	3	4	4	4	4	4
Gewicht / g	-	535	705	307	535	805
Konsistenz:						
Schlamm	+	+	+	+	(+)	-
Schotter	-	-	-	-	(+)	+
Vegetation	-	-	(+)	+	-	-
<i>Lepidurus apus</i> L.:						
Reste der Vorjahrespopulation	+	+	+	+	+	-
nachgewiesene Eier und zum Schlupf gebrachte Jungtiere		13	26	-	-	-
Mandibeln erwachsener Tiere des Vorjahres	25	75	154	7	3	-
Populationsdichte des Vorjahres beim Absterben der Indiv. (min. 1/2 der Mandibelzahl)	250	1250	2567	117	50	-
- Indiv / m ²						

Tab. 2: Auswertung der Sedimentproben, Bestimmung der Anzahl der Mandibeln und der Populationsdichte von *Lepidurus apus apus* L. sowie Eischlüpfversuche.

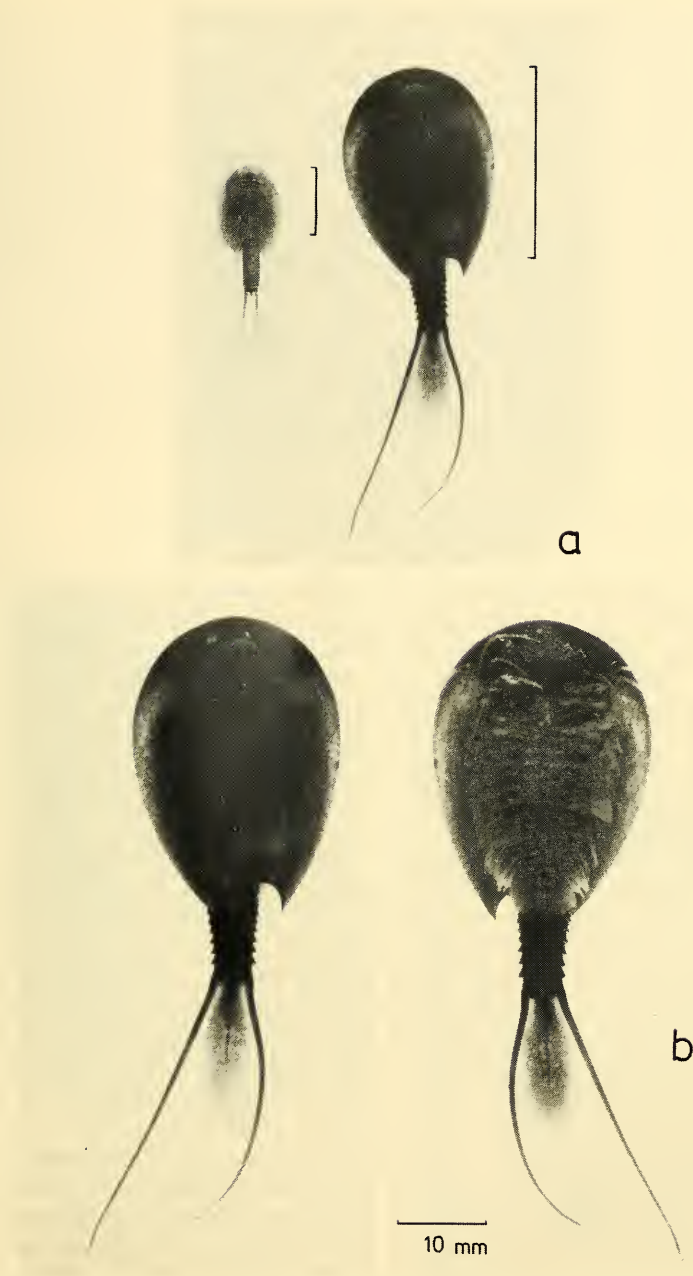


Abb. 2: *Lepidurus apus apus* L. geschlechtsreifes Tier der Population 1978 und juveniles der Population 1979. Der Maßstab gibt die Meßstrecke an die der Abbildung 3 zu Grunde liegen. a) Oberseite; b) Ober- und Unterseite eines geschlechtsreifen Individuums.

Lepidurus apus L. nachgewiesen werden, im Jahre 1979 waren nur Jungtiere in einem kleinen Gewässerabschnitt um den tiefsten Punkt herum (Abb. 1, 2) zu beobachten. Im Jahre 1979 wurde ebenfalls in diesem stark eingegengten Restgewässer eine Bodenprobe entnommen, die Aufschluß über die Populationsdichte der Individuen des Vorjahres geben konnte (Tab. 2). Im Jahre 1981 wurden fünf Sedimentproben im Bachsystem entnommen und auf ihren Bestand an *Lepidurus*-Resten geprüft (Tab. 2). Im Sediment ließen sich nachweisen: Pleon-Segmentringe, Telsonplatten, Cephalothoraxteile mit Labrum und Mandibeln. Letztere sind stark sklerotisiert und besonders auffällig, aus ihrer Anzahl läßt sich die Population des Vorjahres abschätzen (Tab. 2). Mandibeln der Individuen, die vor zwei Jahren das Gewässer besiedelten sind im Sediment stark zersetzt und nur die schwärzliche Zahnreihe (Abb. 6) ist noch nachzuweisen. Eine Verwechslung mit den vollständigen Mandibeln der Vorjahresgeneration ist ausgeschlossen. Mandibeln juveniler Tiere waren nicht zu finden, auch sind solche der Häutungen nicht beobachtet worden.

Die definierten ausgestochenen Sedimentproben wurden aufgeschwemmt (mit aqua dest.), um möglicherweise vorhandene Eier zum Schlupf zu bringen (Tab. 2) (BRAUER 1891, MARGRAF und MAASS 1982). Das Erscheinen der rötlichen Nauplien war nach etwa 5 Tagen zu beobachten. Gemeinsam mit diesen schlüpften eine Vielzahl schnell heranwachsender Ostracoda, Copepoda stellten sich erst später ein.

Biologie und Populationsstruktur von *Lepidurus apus* L.

MARGRAF (1980) und MARGRAF und MAASS (1982) weisen besonders darauf hin, daß die Biologie und Ökologie von *Lepidurus apus* L. weitgehend unbekannt ist. Besonders sind Freilanduntersuchungen mit Ausnahme der Beobachtungen dieser Autoren bisher nicht bekannt geworden. Die hier vorliegende Untersuchung erscheint besonders interessant, da sie die ökologische Potenz, bzw. Variabilität dieser altertümlichen Art unterstreicht und Angaben oft nur lokalen Charakter besitzen. Als Bewohner temporärer Gewässer des Frühjahres (s. o.) ist er als Cystobiont einzustufen, da ausschließlich die Eier die permanenten Trockenzeiten überdauern. Eine vollständige Entwicklung kann dann in max. 3 Monaten durchlaufen werden.

Wie auch *Triops* lebt *Lepidurus* ausschließlich am Boden, wo er die oberste Sedimentschicht durchwühlt, vermutlich nach Nahrungsorganismen, oder das Feinsediment vollständig aufnimmt. Im Darmtrakt der juvenilen Tiere (Vorderdarm) konnten vor allem Diatomeen, juvenile Schnecken und Oligochaeten-Reste nachgewiesen werden. Bei den adulten Tieren fanden sich ebenfalls bodenbesiedelnde Würmer neben Resten von aquatischen Insekten-Larven. Neben einem großen Sedimentanteil sind im Vorderdarm auch Teile von fädigen Grünalgen, Schnecken, Cladoceren und Copepoden sowie zahlreichen Ostracoden nachzuweisen. Auf den von HEMPEL-ZAWITKOWSKA (1967) und KAESTNER (1967) erwähnten Kanibalismus vor allem von *Triops*, *cancriformis* Bosc., den MARGRAF und MAASS (1982) für *Lepidurus apus* L. nicht nachweisen konnten, soll im Folgenden noch eingegangen werden. Bei Beunruhigung schwimmen die Tiere vom Boden auf und bewegen sich fort durch Schlagen des Pleon. Bei steigender Temperatur, die eine Verarmung des Sauerstoffanteiles im Wasser zur Folge hat, schwimmen die Tiere mit dem Bauch nach oben an die Wasseroberfläche, wobei die Blattbeine heftig schlagen (GASCHOTT 1928).

Den Populationsaufbau von *Lepidurus apus lubbocki* BRAUER in einem Süßwasserflachsee Sardinien beschreiben MARGRAF und MAASS (1982) als sehr uneinheitlich, vermuten ein schubweises Massenschlüpfen, was durch die Größe der Individuen einer Popula-

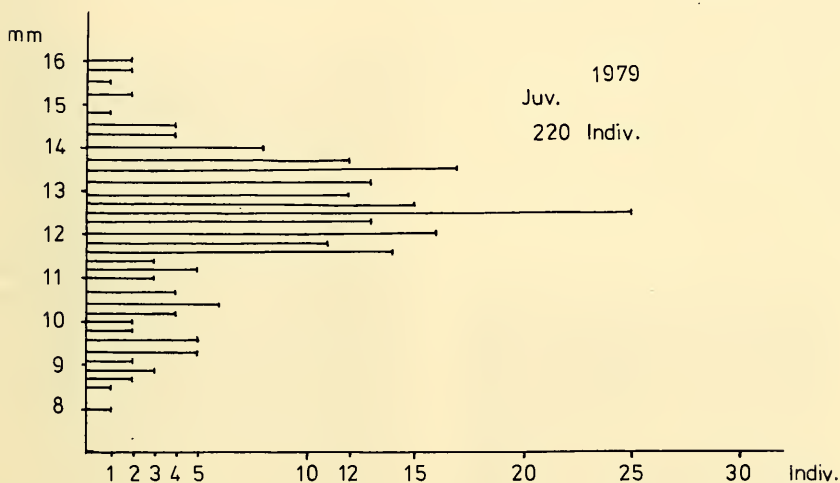
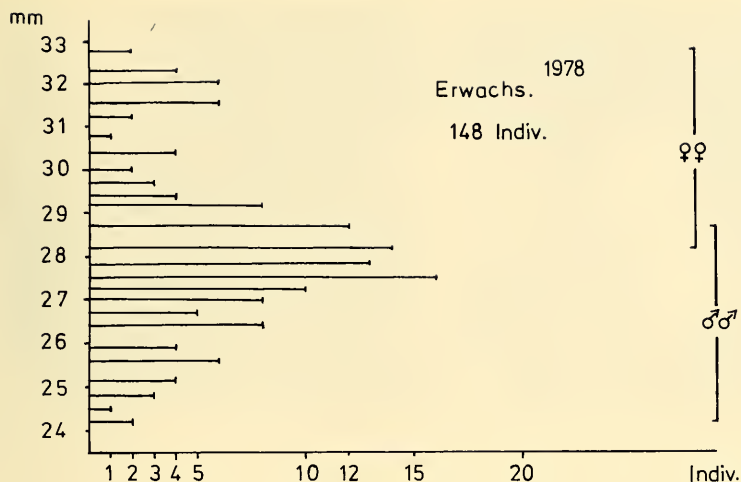


Abb. 3: Populationsaufbau von *Lepidurus apus apus* L. im Untersuchungsgewässer auf Grund von Carapaxlängenmessungen.

tion bestätigt wird (Carapaxlänge). Eine derartige Anpassung an das Leben in temporären Gewässern, bei der ein Populationsanteil vorausgeschickt wird und ein zweiter folgt, womit eine günstige Überlebensstrategie gewährleistet wird, konnte im hier untersuchten Gewässer nicht beobachtet werden. Auf Grund der Carapax-Längenmessung (Abb. 3) läßt sich aussagen, daß die 148 geschlechtsreifen Individuen des Jahres 1978 einem Schlupfzyklus entstammen und daß die Weibchen im Durchschnitt größer sind als die Männchen, die aber zahlenmäßig deutlich dominieren. Ebenfalls gleichen Altersaufbau zeigen die vermessenen Jungtiere des Jahres 1979 (Abb. 3). Die Aufschwemmung

der Bodenproben im Jahr 1981 ergab ebenfalls nur eine einheitliche Schlüpfzeit von etwa 20 Stunden (1. bis letztes Ei). MARGRAF und MAASS (1982) berichten von 3 versetzten Schlüpfphasen von 34 bzw. 22 Tagen. Eine Vermischung von Teilpopulationen ist auszuschließen, da auch bei der Erfassung der Jungtiere keine verschiedenen Größenklassen beobachtet werden konnten. Auch BASWELL (1967) konnte in seinen Experimenten zum Schlupf der Eier keine Anzeichen eines schubweisen Schlupfes der Nauplien finden.

Vor der Katastrophensituation im Jahr 1978, in der die Population von *Lepidurus apus* L. vollständig zusammenbrach und dies trotz beständiger Wasserführung des Grabensystems, konnte die Kopulation beobachtet werden. Diese ist vergleichbar mit der Beschreibung bei HOTOVY (1937) von *Triops cancriformis* Bosc. Durch die verbreiterte Telsonplatte ist jedoch *Lepidurus* in viel stärkerem Maße befähigt durch schnelles Schwimmen einen Geschlechtspartner zu verfolgen oder einen Paarungswilligen abzuschütteln.

Meist nähert sich das Männchen von hinten, schwimmt dann an eine Seite des Weibchens und versucht mit dem Vorderrand des Cephalothorax die Seite anzuheben. Gelingt dies – das Weibchen schwimmt meist etwas vom Boden ab – dreht sich das Männchen auf die Rückenseite und schwimmt so quer zur Längsachse des Weibchens Bauchseite an Bauchseite unter das Weibchen bis die Segmente der Geschlechtsorgane aneinander zu liegen kommen. Durch Bewegungen zwischen Vorder- und Hinterkörper des Männchens wird das Weibchen stets vom Boden hochgehalten und ein seitliches Abkippen verhindert. Häufig kommt es vor, daß das Männchen zwar auch mit der Bauchseite nach oben unter die Bauchseite des Weibchens von der Seite her kriecht, dabei aber das Weibchen auf die Seite wirft, wie dies auch bei einem Angriff beobachtet werden konnte (s. u.). Dies wird durch die Druckwirkung des Telsons, das mit dem Pleon seitlich am Cephalothorax des Weibchens aufragt, bewirkt.

Im Gegensatz zu den Angaben von MARGRAF und MAASS (1982), nach denen die Eiblage dieser Krebse an Wasserpflanzen erfolgt, wurden im Bachsystem die Eier am Boden und an herausragendem Hartsubstrat abgelegt vermutlich auf Grund fehlender Wasserpflanzenbestände. Zahlreiche Eier konnten auch an den Blattbeinen der Weibchen klebend (Abb. 4) nachgewiesen werden (auch bei toten Individuen). Solche Weibchen besaßen dann keine Eier in den durch das 11. Beinpaar gebildeten Eikapseln (KAESTNER 1967). Eier konnten bei den juvenilen Tieren des Jahres 1979 nie beobachtet werden. Das Ablegen der Eier im oder am Feinsediment könnte die Vermutung von HEMPEL-ZAWITKOWSKA (1967) bestätigen, nach der das Sediment, das an der klebrigen Oberfläche der Eier haften bleibt, eine zur Entwicklung notwendige Schutzschicht bildet und so die Eier stärker vor hohen (und tiefen?, da möglicherweise entwicklungsauslösend) Temperaturen schützt.

Wie bereits erwähnt kam es am Ende der Beobachtungszeit 1978 (14.–16. Mai) zum Zusammenbruch der *Lepidurus*-Population. Nach dieser Zeit konnten im gesamten Bachsystem nur noch drei lebende Individuen von *Lepidurus apus* L. beobachtet werden, wohingegen vor dieser Zeit weit über 300 erwachsene Individuen gezählt wurden. Von diesen wurden in einem begrenzten Abschnitt 148 vermessen, was einer Besiedlungsdichte von 58 Tieren/m² entspricht (Abb. 2, 3, Tab. 2). Diese Populationskatastrophe wurde eingeleitet durch die Bewegungsunfähigkeit zahlreicher Individuen, die dann sofort von ihren Artgenossen attackiert worden sind. Dabei wurden die Tiere ähnlich wie beim Kopulationsvorspiel mit dem Cephalothorax angestoßen. Dieser wurde dann unter das ermattete Tier geschoben und durch Schlagen des Schwanzes auf den Rücken geworfen. Anschließend wurden mit den kräftigen Mandibeln die Extremitäten heraus-

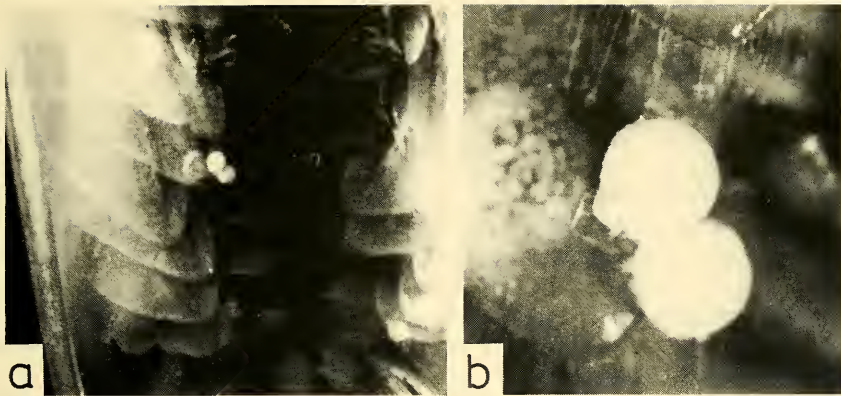


Abb. 4: An Blattbeinen eines Weibchens anheftende Eier. a) 6fache, b) 15fache Vergrößerung.



Abb. 5: *Lepidurus apus* L. Individuum von oben mit Bißwunde eines Artgenossen im Carapax (Tiefe etwa 2 mm), die gleiche Stelle vergrößert. Das Tier wurde noch zwei Tage gehältert, wobei die Wundränder etwas vernarbt. Der Biß wurde direkt beobachtet.

gerissen und die Bauchseite sowie die Pleonunterseite aufgebissen. Zahlreiche derart verletzte Tiere konnten im klaren Wasser des Baches beobachtet werden, in dem keine Hinweise auf ein plötzliches Absinken des Wasserspiegels oder gar Trockenfallen des Grabensystems festgestellt werden konnten. Die Weibchen besaßen zu diesem Zeitpunkt nie Eier in den Eitaschen (s. o.). Auch wurde von angreifenden Individuen versucht gut konstituierte Tiere auf den Rücken zu drehen, was jedoch meist in der Flucht des Angegriffenen, im Gegenangriff oder gar im Erfolg des Angreifers endete. Viele Individuen besaßen nur noch einen Teil ihrer zahlreichen Extremitäten, schienen aber kaum behindert. Sehr selten wurden Tiere auch von oben angegriffen, worauf Wunden im Cephalothorax zurückzuführen sind (Abb. 5). Überraschend war der plötzliche Rückgang der Tiere (auf 1%) innerhalb weniger Tage. Hier scheint ein Regulativ die Katastrophe (SCHÄFFER 1971) vorauszubestimmen, das die Eiablage abgewartet aber nicht erst mit dem Ende der Wasserführung des Habitats einsetzt. In wie weit hier äußere Faktoren mit einwirken, ist nicht bekannt. Besonders bemerkenswert ist allerdings die Artenarmut an anderen Macroinvertebraten im Gewässer während der Katastrophe (Tab. 3).

In den Jahren 1976 bis 1979, in denen das Grabensystem Wasser führte (Tab. 1), wurden stets die nachgewiesenen Wassertiere (Macroinvertebraten + Vertebraten) bestimmt und deren relative Häufigkeit ermittelt (Tab. 3). Bemerkenswerterweise konnte *Lepidurus apus* L. in den beiden ersten Jahren nicht beobachtet werden, auf Anzeichen einer bereits zurückliegenden Population wurde nicht geachtet. Deutlich zeigt sich in diesen Jahren eine arten- und individuenreiche Wasserfauna. Eine solche ist auch im Jahr 1979 festzustellen, in dem nur ein kleiner Restwasserkörper vorhanden war, in dem juvenile *Lepidurus apus*-Individuen lebten. Eine Vergrößerung dieses Gewässerabschnittes durch folgende Regenfälle ist wahrscheinlich (s. u.). Die Häufigkeitsverteilung der tierischen Organismen ist in den Jahren durchaus unterschiedlich, was für temporäre Gewässer vermutlich charakteristisch ist. Im Gewässer dominieren die räuberischen Wasserkäfer, vermutlich Konkurrenten von erwachsenen Individuen von *Lepidurus*. Auffälligerweise fehlen unter den Wasserkäfern die phytophagen Hydrophilidae fast vollständig. Allgemein sind Pflanzenfresser selten, Substratfresser häufiger und carnivore Individuen sehr häufig. Unabhängig vom Gewässer selbst sind die die Oberfläche besiedelnden, nachgewiesenen aquatischen Heteroptera und *Gyrinus*-Arten. Aus Tabelle 3 wird deutlich sichtbar, daß zum Zeitpunkt des Endabschnittes der *Lepidurus*-Entwicklung (Beobachtungszeit 11.–16. 5. 1978) die Besiedlung durch andere Organismen im Gewässer minimal war, im Gegensatz zu den übrigen Beobachtungsjahren. Räuberische Wasserkäfer waren nur in Einzelexemplaren oder nur als Reste aufzufinden. Sedimentbewohner fehlten fast vollständig. Dieser Zustand hat möglicherweise zwei Ursachen:

1. Das Grabensystem war lange Zeit trockengefallen und wurde kurz vor der Untersuchung mit Wasser gefüllt. Dadurch konnten aquatische Faunenelemente das Habitat noch nicht besiedeln. Dies bedeutet jedoch auf Grund des Auftretens erwachsener *Lepidurus*-Individuen, daß im Gewässerbereich zumindest ein Teilabschnitt seit längerem Wasser führte, in dem die Entwicklung von *Lepidurus* und den aquatischen Wanzen (Heteroptera) erfolgt ist. Warum dann allerdings nicht auch mehr Wasserkäfer sich im Bachsystem ausgebreitet haben, vergleicht man die Populationsdichte im stark eingegengten Abschnitt 1979, bleibt ungeklärt, da es sich um sehr vagile Tiere handelt.

Begleitfauna :	1976	1977	1978	1979	1976	1977	1978	1979
Mollusca - Gastropoda:								
Galba truncatula Müll.	•	•	•	•	•	•	•	•
Lymnaea stagnalis L.	•	•	•	•	•	•	•	•
Annelida - Oligochaeta:								
Tubificidae	•	•	•	•	•	•	•	•
Naididae	•	•	•	•	•	•	•	•
Hydracarina	•	•	•	•	•	•	•	•
Crustacea - Copepoda								
Crustacea - Ostracoda	•	•	•	•	•	•	•	•
Crustacea - Isopoda:								
Asellus aquaticus L.	•	•	•	•	•	•	•	•
Aquat. Heteroptera:								
Gerris gibbifer Schumm.	•	•	•	•	•	•	•	•
Hydrometra stagnorum L.	•	•	•	•	•	•	•	•
Velia caprai Tam.	•	•	•	•	•	•	•	•
Trichoptera:								
Limnephilidae - Larvae	•	•	•	•	•	•	•	•
Diptera:								
Culicidae - Larvae	•	•	•	•	•	•	•	•
Chironomidae - Larvae	•	•	•	•	•	•	•	•
Chironomus sp. (Larvae)	•	•	•	•	•	•	•	•
Aquat. Coleoptera:								
Gyrinus marinus Gyll.	•	•	•	•	•	•	•	•
Gyrinus substriatus Steph.	•	•	•	•	•	•	•	•
Gyrinus urinator Illig.	•	•	•	•	•	•	•	•
Halipus lineatocollis Marsh.	•	•	•	•	•	•	•	•
Laccophilus minutus L.	•	•	•	•	•	•	•	•
Hydrophilus cantabricus Sharp	•	•	•	•	•	•	•	•
Hydrophilus discretus Fairm.	•	•	•	•	•	•	•	•
Hydrophilus marginatus Duft.	•	•	•	•	•	•	•	•
Hydrophilus melanarius Sturm	•	•	•	•	•	•	•	•

Begleitfauna :	1976	1977	1978	1979
Hydrophilus planus F.	•	•	•	•
Hydrophilus tessellatus Drap.	•	•	•	•
Graptodytes bilineatus Sturm	•	•	•	•
Graptodytes granularis L.	•	•	•	•
Scarodytes halensis F.	•	•	•	•
Agabus biguttatus Oliv.	•	•	•	•
Agabus bipustulatus L.	•	•	•	•
Agabus brunneus F.	•	•	•	•
Agabus chalconotus Panz.	•	•	•	•
Agabus didymus Oliv.	•	•	•	•
Agabus nebulosus Forst.	•	•	•	•
Agabus sp. Larvae	•	•	•	•
Colymbetes fuscus L.	•	•	•	•
Cybister sp. Larvae	•	•	•	•
Helophorus flavipes F.	•	•	•	•
Hydrochus angustatus Germ.	•	•	•	•
Vertebrata - Amphibia:				
Triturus helveticus Raz.	•	•	•	•
Anura - Larvae	•	•	•	•
Hyla meridionalis Boett. Larvae	•	•	•	•

Zeichenerklärung:

- - sehr selten, Einzelfunde
- - selten
- - häufig
- - sehr häufig
- * - ausschließlich Käferreste
- (*) - neben lebenden Individuen auch Käferreste

Tab. 3: Die Fauna aquatischer Macroinvertebraten und Vertebraten im Graben während der Was-
sertführung der Jahre 1976 bis 1979, sowie deren relative Häufigkeit.

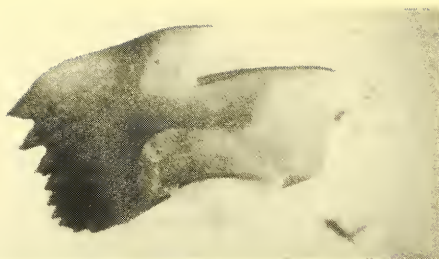


Abb. 6: Mandibel aus dem Sediment des Gewässers, von einem Individuum der Vorjahresgeneration.

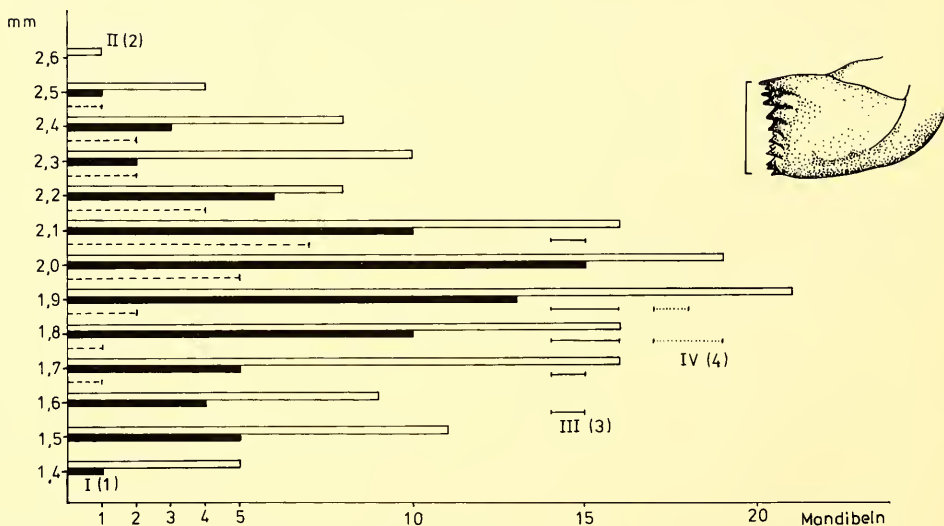


Abb. 7: Populationsaufbau von *Lepidurus apus apus* L. im Untersuchungsgewässer des Vorjahres an Hand von Längenmessungen der Mandibelzahnreihen.

- | Sedimentproben des Jahres 1979
 - I (1) – IV (4) Sedimentproben des Jahres 1978
 -| an den Probestellen im Gewässersystem (Abb. 1)
- Die Mandibelgesamtzahlen ergeben sich aus Tabelle 2.

2. Der Schwund an Gewässerbewohnern im Jahr 1978, in dem erwachsene Individuen von *Lepidurus apus* L. auftraten, ist direkt auf diese zurückzuführen.

Eine Populationsdichte von 58 Individuen/m² (oder mehr, s. u.) führt zum Verlust von Sedimentbewohnern durch die Freßtätigkeit und ebenso zum Verlust oberflächlich lebender Kleinkrebse. Gleichzeitig ist dies möglicherweise ein Hinweis für das Fehlen der carnivoren Käfer, die ebenfalls auf diese Nahrungsorganismen angewiesen sind. Beide Gruppen, *Lepidurus* und andere Konsumenten II. und III. Ordnung, sind demnach Konkurrenten, wobei *Lepidurus* besser an den Lebensraum angepaßt erscheint.

Möglicherweise sind beide Erklärungsmöglichkeiten miteinander im Untersuchungs-jahr und Gewässerabschnitt miteinander gekoppelt. Vorausgegangene Regenfälle konnten allerdings nicht ermittelt werden.

Hinweise auf den Populationsaufbau von *Lepidurus apus* L. im Endstadium der Entwicklung (möglicherweise jeweils mit Katastrophe) geben die Mandibelfunde im Sediment, die eine Beurteilung der Vorjahrespopulation zulassen. Im Einzugsgebiet des tiefsten Punktes im Grabensystem, in dem 1979 auch zahllose Jungtiere von *Lepidurus* nachgewiesen werden konnten, ergaben Funde von Mandibeln, deren Zahnreihenlänge von 1,7–2,5 mm schwankt (Abb. 6), daß die Vorjahrespopulation in diesem Bereich 250 Indiv./m² betragen haben muß. Dieser Wert liegt deutlich höher als der in diesem Jahr bachwärts beobachtete von 58 Indiv./m². Es ist jedoch möglich, daß die Besiedlung in diesem Rückhaltebecken (!) deutlich dichter ist und am Boden sich die Mandibeln durch Nachrutschen der Ränder anhäufen. Dies muß sicher auch für die Mandibelfunde des Jahres 1981 angenommen werden, nach denen für das Jahr 1980 eine Populationsdichte von bis zu 2567 Indiv./m² errechnet wurde, d. h. das 10fache der Population von 1978. Hierbei sind noch stärkere Populationsstressbedingungen zu berücksichtigen. Abbildung 7 zeigt, daß die Mandibelfunde im Einzugsgebiet des tiefsten Punktes im Grabensystem (Abb. 1) – I und II – deutlich häufiger sind als im abwärts gelegenen Teil. Auch die geschlüpften Nauplien aus Eiern dieses Abschnittes weisen darauf hin, daß in diesem Gebiet der Zusammenbruch der Population erfolgt ist. In diesem Falle muß angenommen werden, daß das Gewässer stark eingengt war und dies zum Untergang der Population 1980 geführt hat, möglicherweise mit ähnlichen Erscheinungen wie 1978. Die Einengung des Wasserkörpers führt zu einer sehr starken Anhäufung von *Lepidurus*-Individuen. 1979 konnten 1432 Indiv./m² der Jungtiere festgestellt werden (Tab. 1). Bei einer durchschnittlichen Flächendeckung von 1,7 cm² eines Individuums ergibt sich eine Gesamtflächendeckung eines Quadratmeters Boden zu $\frac{1}{4}$ mit juvenilen *Lepidurus apus* L. (0,2435 m²). Ausgewachsene Tiere mit einer Mandibelgröße (Zahnreihenlänge), wie sie in Abb. 7 errechnet wurde und wie sie auch bei den erwachsenen Tieren 1978 aufgetreten ist, bedecken eine Fläche von 4,5 cm² im Durchschnitt. Dies bedeutet bei einer Individuenzahl (min. $\frac{1}{2}$ Mandibelzahn) von 2567 einen Flächendeckungsgrad von 1,16 m², d. h. nimmt man an, daß die Tiere dicht an dicht lagen, müssen sie sogar zum Zeitpunkt der Populationskatastrophe teilweise mehrfach übereinander gelegen haben. Hierbei ist jedoch der nicht synchrone Tod der Tiere zu berücksichtigen, die vom tiefsten Punkt des Gewässers weiter entfernt sind, wie aus den Funden der Probestelle 3 und 4 (Abb. 1, Abb. 7) hervorgeht, sowie das Nachrutschen des Sediments mit eingelagerten Mandibeln. Reste anderer Cuticulateile der Vorjahresgeneration zeigen Biß- oder Abrißstellen, die jedoch keine eindeutige Aussage über das Ende der Population 1980 zulassen. Auch sind hier Verwechslungen mit der Cuticula gehäuteter Tiere nicht auszuschließen. Das Fehlen von Mandibeln im Gewässerabschnitt bzw. im Sediment, in dem 1978 das Endstadium einer Jahrespopulation beobachtet werden konnte (5) – mehrere Populationen in einer Vegetationsperiode wie sie bei *Triops cancriformis* beobachtet werden können, sind auszuschließen – zeigt, daß hier keine erwachsenen Tiere verendet sind oder getötet wurden und die Populationskatastrophe im eingengteren Gewässer stattgefunden hat. Dies erscheint bemerkenswert, da von der Probestelle 4 (Abb. 1) zur Probestelle 5 ein leichtes Gefälle auftritt und bei höherem Wasserstand das Wasser in dieser Richtung abfließt. Es ist denkbar, daß die Tiere, wie dies von MARGRAF und MAASS (1982) beobachtet wurde, ein

Driftausgleichsverhalten zeigen und bei hohem Wasserstand, der nur für kurze Zeit anhält, und erhöhter Fließgeschwindigkeit dennoch den tiefsten Punkt im Gewässer aufzusuchen versuchen. Diese Hypothese findet möglicherweise in der Beobachtung ihre Bestätigung, daß 1978 an Probestelle 5 58 Individuen/m² in Probestelle 1 und 2 (tiefster Punkt – Abb. 1) auf Grund der Mandibelfunde 1979 für das Vorjahr 250 Individuen/m² ermittelt wurden. Ein Trend der Tiere gegen die Strömung zu schwimmen, konnte im Jahr 1978 nicht beobachtet werden, doch wurde hierauf auch nicht besonders geachtet. Bedauerlicherweise wurden auch 1979 keine Sedimentproben etwa an Probestelle 4 und 5 entnommen, um ebenfalls hier die Populationsdichte zu bestimmen, die mit der Beobachtung der erwachsenen Tiere 1978 im Zustand des Populationszusammenbruchs übereinstimmen müßte.

Übrige im Gewässer lebende Krebse

Ebenfalls an den astatischen Charakter des Gewässers, in dem *Lepidurus apus* L. nachgewiesen werden konnte, angepaßt, sind die Ostracoda (SPANDL 1926). Demgegenüber sind Copepoda und Phyllopoda – Cladocera nur sehr selten oder letztere fehlen völlig. SPANDL (1926) gibt für diese Gruppe auch an, daß die in ephemeren Gewässern nachgewiesenen Arten von benachbarten großen Fließgewässern während der Überschwemmungszeit eingeschwemmt wurden und demnach nicht zum typischen Besatz eines temporären isolierten Lebensraumes gehören. Im Untersuchungsgewässer sind die Ostracoda im Jahre 1979, in dem das Gewässer stark eingengt war, in großer Zahl beobachtet

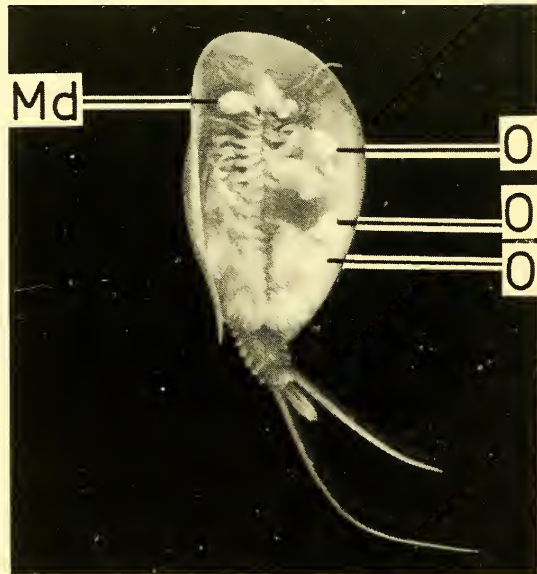


Abb. 8: Fixierte Ostracoda im Raum zwischen Carapax-Innenwand und Blattbeinreihe eines juvenilen *Lepidurus apus* L.

worden. Sehr häufig wurden sie unter dem Carapaxrand (Cephalothorax) zwischen den Blattbeinen und der Innenwandung des Carapax juveniler *Lepidurus apus* L. Individuen gefunden (Abb. 8). Vermutlich nützen die Muschelkrebse hier den ständigen Frischwasserstrom, der durch die Blattbeine der Notostraca herbeigefächelt wird. Gleichzeitig wird bei der Wühltätigkeit am Boden Sediment mit Nahrungspartikeln wie Diatomeen aufgewirbelt, das von den Komensalen in dem Außenraum genutzt werden kann. Daß ein Ostracode von einem juvenilen *Lepidurus* gefressen wurde, konnte nicht beobachtet werden, doch fanden sich im Vorderdarm der geschlechtsreifen Krebse deutlich Reste von Ostracoda.

Bei den Aufschwemmversuchen des Sedimentes (1981) konnten bereits am zweiten Tag nach Zugabe des destillierten Wassers Larvenstadien der Muschelkrebse nachgewiesen werden. In sehr schneller Folge wurden bis zu 8 Häutungen durchgeführt. Die geschlechtsreifen Tiere der verschiedenen Arten waren dann etwa so groß wie die Nauplien von *Lepidurus* oder deutlich größer. Nach etwa 3–4 Wochen nahm die Zahl der Ostracoda wieder deutlich ab, zahlreiche Tiere konnten dann mit Eiern in der Schalenkammer beobachtet werden. Auch die Ostracoda gehören wie die Notostraca zu den Cystobionten, die im Eistadium die trockene Jahreszeit überdauern und dann bei Wasserführung eine rasante Entwicklung durchlaufen. Eine Übersicht über die Ostracoden-Fauna temporärer Gewässer und deren Anpassung sowie Populationsaufbau geben WOLF (1919) und SPANDL (1926). Mit dem Untersuchungsgewässer vergleichbar sind auch die temporären Gewässer und deren Fauna, die den Beobachtungen von STELLA und MARGARITORA (1968) und STELLA, MARGARITORA und COTTARELLI (1967, 1972) entsprechen.

Zusammenfassung

In den Frühjahrsmonaten der Jahre 1976 bis 1979 wurde ein Grabensystem im Südwesten der Provence auf seinen Besatz an aquatischen Macroinvertebraten hin untersucht. In den Jahren 1975 und 1981 war im gesamten Gewässernetz keine Wasserführung festzustellen. Im Mai 1978 konnten in klaren Bachabschnitten erwachsene Individuen von *Lepidurus apus* L. und im April 1979 in einem stark eingeeengten Kleingewässer des Systems zahlreiche Individuen juveniler Tiere dieser Art beobachtet werden. An Hand von Zählungen wurde die Populationsdichte und der Populationsaufbau bestimmt. Auslesen von Resten toter Individuen im Sediment (1979 und 1981) besonders der stark sklerotisierten Mandibeln geben Aufschlüsse auf die Populationsdichte des Vorjahres. Freilandbeobachtungen an *Lepidurus apus* L. wurden mit einer Ausnahme (Gewässer in Sardinien) bisher nicht gemacht.

1. Beide beobachteten Populationen zeigen einen einheitlichen Altersaufbau (Carapaxlängenmessung).
2. Die Eier werden auf der Sedimentoberfläche oder an herausragenden Hartsubstraten abgelegt. Teilweise bleiben sie bis zum Tode der Muttertiere an den Blattbeinen angeheftet.
3. Die Nauplien schlüpfen synchron, zeitlich abgestufte Schlupftermine konnten nicht festgestellt werden.
4. Ein Driftausgleichsverhalten kann nur auf Grund von Tieransammlungen im Bereich des tiefsten Gewässerpunktes vermutet werden.
5. Auf Grund von Mandibelfunden im Sediment läßt sich im tiefsten Gewässerabschnitt eine Populationsdichte von bis zu 2567 Individuen/m² des Vorjahres errechnen.
6. Lebende Populationen ergaben eine Dichte von 58 bis 1432 Individuen/m².

7. Die Populationen von *Lepidurus apus* L. endet nach maximal 3 Monaten Lebenszeit in einer Katastrophe, die durch veränderte Umweltbedingungen hervorgerufen wird.
8. Die Katastrophensituation kann durch Nahrungsmangel und durch Austrocknung des Wohngewässers eingeleitet werden.
9. Das Ende der Population 1978 konnte beobachtet werden. Die Tiere waren beim Aufeinandertreffen sehr erregt, es kam zum Kanibalismus.
10. Die Weibchen hatten beim Zusammenbruch der Population keine Eier mehr in den durch das 11. Blattbeinpaar gebildeten Eitaschen.
11. Die Kopulation von *Lepidurus apus* L. ähnelt stark der von *Triops cancriformis* Bosc. nur kommt es häufig zu einer kreisenden Bewegung um die Längsachse des Weibchens.
12. Das ausgezogene und verbreiterte Telson dient im besonderen Maße der Fortbewegung. Das plötzliche Schlagen mit dem Pleon befähigt zu weiten Sprüngen und zum Start von der Sedimentoberfläche aus.
13. Die Nahrung juveniler *Lepidurus apus* L. besteht vorwiegend aus Algen, Diatomeen, juvenilen Schnecken und Oligochaeten. Adulte fressen auch Kleinkrebse und Insektenlarven.
14. Die Ostracoda, die zwischen Carapax und Blattbeinreihe der Jungtiere von *Lepidurus apus* L. häufig zu beobachten waren, sind die zweite charakteristische Gruppe eines derartigen temporären Gewässers.
15. Die Untersuchungen zeigen im Vergleich mit anderen, daß *Lepidurus apus* L. wie auch andere Notostraca große Toleranz gegenüber den Bedingungen des Lebensraumes besitzt. Dargestellte Charakteristika erweisen sich häufig als lokale Erscheinungsformen. Die beobachteten Verhaltensweisen können jedoch alle als Anpassungen an den astatischen aquatischen Biotop gewertet werden.

Literatur

- BRASWELL, A. L. 1967: Preincubation treatment required for hatching of *Lepidurus apus*. – Utah Ac. Proc. 44/1, 344–352
- BRAUER, F. 1873: Die europäischen Arten der Gattung *Lepidurus* Leach., nebst einigen biologischen Bemerkungen über Phyllopoden. – Ver. Zool. bot. Gesell. Wien 23, 193–200
- — 1891: Das organische Leben in periodischen Wassertümpeln. – Vortr. d. Ver. z. Verbr. naturw. Kenntn. Wien 31, 227–262
- CHAIGNEAU, J. 1959: Action de la dessiccation et de la température sur l'éclosion de l'oeuf de *Lepidurus apus* (Leach) (Crustacé, Phyllopode) – Bull. Soc. zool. Fr. 84, 398–407
- FLOSSNER, D. 1972: Die Tierwelt Deutschlands – Teil 60: Krebstiere, Crustacea – Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda; Fischläuse, Branchiura. – Jena
- GASCHOTT, O. 1928: Beobachtungen und Versuche an *Triops cancriformis* (Bosc.). – Zool. Anz. 75, 261–280
- HEMPEL-ZAWITKOWSKA, J. 1967 Natural history of *Triops cancriformis* (Bosc.). – Zoologica Pol. 17, 173–239
- HESSE, E. 1935: Die Dauer des jährlichen Auftretens von *Lepidurus apus* (L.). – Zool. Anz. 112, 80–85
- — (1937): Welche Höchsttemperaturen verträgt *Lepidurus apus* (L.) unbeschadet? – Zool. Anz. 120, 152–154
- HOTOVY, R. 1937: Zur Kopulation von *Triops cancriformis* (Bosc.). – Zool. Anz. 120, 29–32
- KAESTNER, A. 1967: Lehrbuch der Speziellen Zoologie Bd. I – Wirbellose, 2. Teil (Crustacea). – Stuttgart, 2. Aufl.
- LONGHURST, A. R. 1955: A review of the Notostraca. – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.) 3, 1–57

- MARGRAF, J. 1980: *Lepidurus apus* (Leach) (Crustacea, Notostraca, Triopsidae) e il suo posto nell'ecosistema delle acque astatiche (Isoetion BR.-BL.) sulla Giara di Gesturi in Sardegna. – N. S. Lavori Società Italiana Biogeografia, XXIII Congresso, Vol. 7
- MARGRAF, J., MAASS, B. 1982: Zur Ökologie der temporären Süßwasserflachseen des Tafelberges „Giara di Gesturi“ auf Sardinien. – Spixiana 5, 69–99
- SCHÄFER, W. 1971: Der Kritische Raum. – Kl. Senckenberg Reihe Nr. 4, Frankfurt
- SCOTT, S. R., GRIGARICK, A. 1979: Laboratory studies of factors affecting egg hatch of *Triops longicaudatus* (Leconte) (Notostraca: Triopsidae). – Hydrobiologia 63, 145–153
- SPANDL, H. 1926: Die Tierwelt vorübergehender Gewässer Mitteleuropas. – Arch. Hydrobiol. 16, 74–132
- STELLA, E., MARGARITORA, F. G. 1968: La fauna ad Entomostraci di acque astatiche del'Lazio: ricerche ecologiche e biologiche. – Rend. Acc. Naz. 18, 1–59
- STELLA, E., MARGARITORA, F. G., COTTARELLI, V. 1967: Interessanti biocenosi ad Entomostraci in acque astatiche della Costa orientale sarda (Orosei). – Boll. Zool. 34, 1–175
- — (1972): La fauna ad Entomostraci di acque astatiche della Sardegna Nord Orientale: ricerche biologiche ed ecologiche. – Rend. Acc. Naz. 22, 3–50
- WOLF, P. 1919: Die Ostracoden der Umgebung von Basel. – Arch. f. Naturg. Abt. A, 85

Anschrift des Verfassers:

Dr. Ernst-Gerhard Burmeister,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Straße 1b, D-8000 München 19

Angenommen am 12. 1. 1982

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Spixiana, Zeitschrift für Zoologie](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [005](#)

Autor(en)/Author(s): Burmeister Ernst-Gerhard

Artikel/Article: [Ein Beitrag zur Biologie und Populationsstruktur von *Lepidurus apus* L. \(Crustacea, Notostraca\) 193-209](#)