

# Der Anteil der Tierwelt an der Bildung von Unterwasserböden.

Von Ludwig Dölling, Graz \*).

## Inhalt.

### Einleitung

- I. Die bodenbildenden Milieuverhältnisse in stehenden Gewässern
  - II. Der Abbau des Fallaubes in stehenden Kleinwässern
    - 1. Primärzersetzung
      - Prüfung des Verhaltens der an Primärzersetzung beteiligten Tiere gegenüber verschiedener Blattnahrung
      - Zusammenfassung des Verhaltens der Primärzersetzer
      - Zusammensetzung des Kotes
      - Vergleich mit den in der freien Natur vorhandenen Abbauresten
    - 2. Sekundärzersetzung
      - Kotabbau durch verschiedene Sekundärzersetzer: Impfversuche
      - Kotabbau durch Nematoden
  - III. Die Beziehungen zwischen Primär- und Sekundärzersetzer
- Zusammenfassung  
Literaturverzeichnis

## Einleitung.

In dieser Arbeit sollen von der großen Zahl der Faktoren, die an der Bildung von Unterwasserböden beteiligt sind, nur jene näher untersucht werden, die durch die Lebenstätigkeit von Tieren bedingt sind. In der Literatur liegen zusammenfassende Arbeiten hinsichtlich des gestellten Themas nicht vor, wohl aber zahlreiche Hinweise (KUBIENA 1953, KÜHNELT 1928). In keinem einzigen Falle aber ist der Umfang der bodenbildenden Tätigkeit der Bodenorganismen unter Wasser bisher näher analysiert worden. In diesem Zusammenhang möchte ich das umfassende Literaturmaterial erwähnen, das sich im Laufe der Zeit angesammelt hat und das über Anwesenheit, Zusammensetzung, Menge und Verteilung der Bodentiere insbesondere größerer Gewässer genauestens berichtet.

Das Beobachtungsmaterial für die Untersuchungen stammt zumeist aus der Umgebung von Graz, zum Teil auch aus der Umgebung von Gallsbach in O.Ö. Es wurde gewonnen auf dem Wege von Teichbegehungen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. W. KÜHNELT, der die Anregungen und Richtlinien zu dieser Arbeit gegeben hat, sei an dieser Stelle

---

\*) Die vorliegende Arbeit wurde als Dissertation am Zoologischen Institut der Universität Graz im Jahre 1951 ausgeführt. Für die Drucklegung wurde sie auf den neuesten Stand gebracht. Es wird gebeten, alle Korrespondenz an Prof. Dr. W. KÜHNELT, Wien I, Universität, II. zoologisches Institut, zu senden.

herzlichst gedankt. Ebenso bin ich Herrn Prof. O. PESTA für die Bestimmung des Phyllopodenmaterials, Herrn Doz. K. STUNDL und Herrn Prof. O. HÄRTL für wertvolle Ratschläge zu Dank verpflichtet.

### *I. Die bodenbildenden Milieuverhältnisse in stehenden Gewässern.*

Tierwelt und Unterwasserboden stehen in engem Wechselverhältnis zueinander, denn die Bodentierwelt ist für die Bodenbildung von größter Wichtigkeit: Sie arbeitet das gesamte organische Material, das im Wasser gebildet wird oder von außen in dieses gelangt, in sukzessiver Aufeinanderfolge auf, setzt es in feines Sedimentationsmaterial um und wirkt zusammen mit den anorganischen Sedimenten somit an der steten Höherverlagerung des schon vorhandenen Unterwasserbodens mit. Das Endergebnis ist der feine Schlamm am Grunde unserer Gewässer.

Als das für die Sedimentation zur Verfügung stehende Ausgangsmaterial kommt in Betracht:

1. Autochtones, also im jeweiligen Gewässer selbst entstandenes, organisches Material: abgestorbene Reste pflanzlicher und tierischer Herkunft und Kot von Wassertieren.

2. Allochtones, also von außen in das Gewässer gelangtes, organisches Material: falls Ufergehölze vorhanden, große Mengen von Fallaub, Pollen von Windblütern (Erle, Kiefer), Knospenschuppen (Buche), abfallende, männliche Blüten (Rotbuche), Tierkot (z. B. von auf Uferbäumen lebenden Insektenlarven), abgestorbene Landtiere (ins Wasser gefallene Insekten, Schnecken).

Den weitaus bedeutsamsten Sedimentationsfaktor stellt die Beschickung organischer Substanz in Form von abgestorbenen oder im Absterben begriffenen Laubmassen dar. Die zu Boden sinkenden Tier- und Pflanzenleichen kommen über den schon vorhandenen Schlamm zu liegen. Es kommt zu einer Profilbildung.

Zone III: Freiwasserschicht.

Zone II: Bodenwasserschicht.

Zone I: Organische Sedimentschicht („Äfja“, Abbauzone).

Gyttja (oder Sapropel).

Die günstigsten Verhältnisse für die Bodenbildung sind dann gegeben, wenn bei relativ mächtiger Ausbildung der organischen Sedimentschicht (Zone I) gleichzeitig eine maximale Produktion der Tiere stattfindet, die als Pflanzenrestfresser in dieser Schichte leben und die als Konsumenten Pionierarbeit beim Zerkleinern und Primärabbau der an der Gytjtjaoberfläche abgelagerten, organischen Substanzen leisten.

Zur Bildung einer eigenen Bodenwasserschicht (Zone II) kommt es dadurch, daß das Bodenwasser durch eine von der Zone I und der Gytjtja ausgehenden Sauerstoffzehrung und Gasentwicklung ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{CH}_4$ ), sowie durch Beimengung gelöster organischer Stoffe chemisch verändert wird. Die Zersetzungs Vorgänge im Schlamm Boden beeinflussen den Chemismus der Bodenwasserschichten (v. BRANDT, 1935). Tritt  $\text{O}_2$ -Mangel auf, so verarmt zu bestimmten Zeiten die Bodenfauna, stirbt oft sogar ab und

bildet weiteres Sedimentationsmaterial. Die eng miteinander verbundene mechanische und chemische Tätigkeit der Bodentierwelt ist für die Bodenbildung unter Wasser von enormer Bedeutung und erreicht insbesondere im Frühjahr ein Höchstmaß an Intensität. Bei der Bildung von Unterwasserböden sind also folgende Vorgänge zu unterscheiden:

1. Phase: Anreicherung des Gewässerbodens mit organischen Resten pflanzlicher und tierischer Herkunft. *Nährstoffüllung*. (Spätherbst).
2. Phase: Umwandlung der Pflanzenreste durch Organismen, die sich als spezifische Blattfresser erweisen. 1. Destruktionsphase, Blattdestruktion, Kotbildung, *Primärzersetzung* (Frühjahr bis Sommer).
3. Phase: Aufarbeitung des Kotes durch Bodenorganismen, die sich als spezifische Kotfresser erweisen. 2. Destruktionsphase, Kotdestruktion, Detritusbildung durch Kotabbau, *Sekundärzersetzung*.

## *II. Der Abbau des Falllaubes in stehenden Kleingewässern.*

### *1. Die Primärzersetzung.*

Abbau der organischen Substanz durch Primärzersetzer.

Die, wie gesagt, teils autochtonen, teils allochtonen, insbesondere Pflanzenreste, z. T. auch lebende Wasserpflanzen bilden in Teichen die Nahrung der sich vegetabilisch ernährenden, wirbellosen Tierwelt. Ein Überschuß von Nahrungsstoffen (Blätter) begünstigt ihre überreichliche Entwicklung (falls auch die Milieufaktoren günstig sind), Nahrungsmangel führt zu einer Verminderung oder zum Fehlen der einen oder anderen Organismengruppe. Die Jahreszeiten verursachen einen für die Sedimentation bedeutsamen Rhythmus. Beginn und Dauer des Laubfalles sind von den Witterungseinflüssen abhängig.

Die über Winter im Wasser liegenden Laubblätter erfahren durch verschiedene Prozesse eine Veränderung, die sich auf Farbe, Härte, Konsistenz des Blattes erstreckt. An einem längere Zeit im Teichwasser liegenden Laubblatt können folgende Veränderungen eintreten:

1. Lösungsvorgänge: Monosaccharide, Salze und manche Säuren werden durch Wasser herausgelöst.
2. Auflockerung des Gewebes (Mazeration): Quellungsvorgänge am Blatt begünstigen die Auflockerung des Blattgewebes, das Auseinanderweichen der Zellen (Pektingärung), und führen zur Aufweichung (Mazeration).
3. Chemische Umsetzungen: Zellulose wird bakteriell abgebaut. Intrazelluläre Veränderungen (Ballung des Zellinhaltes, Absterben der Zellelemente u. a.) bewirken Schwarzfärbung, Luftabschluß fördert das Gedeihen der Fäulnisbakterien, die die Zersetzung eiweiß- und anderer stickstoffhaltiger Stoffe einleiten.

Diese im Herbst einsetzenden, genannten Prozesse bereiten den eigentlichen Abbauvorgang vor, der im Frühjahr mit Beginn der neuen Vegetationsperiode einsetzt. Das Laub, das im Herbst infolge seiner schweren Angreifbarkeit für viele Tiere ungenießbar war, bildet nun die Nahrung der zahllosen, neu erwachenden Organismen, die als Zersetzer dieser orga-

nischen Blattmassen eine rege Tätigkeit entfalten. Die aufgeweichte Blattsubstanz bildet in den ersten Wochen des Frühjahrs oft deren einzige Nahrung. Das Tempo des Abbaues ist im Frühjahr am intensivsten, verlangsamt sich aber gegen den Sommer zu, zumal die am Abbau beteiligten Organismengemeinschaften sich qualitativ und quantitativ ändern können.

Prüfung des Verhaltens der an der Primärzersetzung beteiligten Tiere gegenüber verschiedener Blattnahrung.

In den untersuchten Kleingewässern waren folgende Organismen in wechselndem Grade an der Aufarbeitung des Bodenlaubes beteiligt:

Crustaceen:

Asellus aquaticus

Gammarus pulex

Trichopterenlarven:

Limnophilus flavicornis

Chironomidenlarven:

Chironomus sp.

Tanytarsus flexilis

Gastropoden:

Pulmonaten:

Limnaea stagnalis, L. auricularia, L. ovata;

Planorbis corneus, P. glaber, P. crista.

Prosobranchia:

Paludina vivipara.

Oligochäten:

Lumbriculus variegatus, Dero limosa, Dero furcatus.

Im Kernpunkt der Untersuchungen stand zunächst die Frage: Welche Blattnahrung wird bevorzugt? Es wurden Fütterungsversuche und Beobachtungen in der Natur gemacht. Diese Fütterungsversuche sollten feststellen, ob die Tiere unter den Laubsorten der einzelnen Bäume, die ihnen in gleicher Quantität zugänglich sind, auswählen und ob sie, falls eine Auswahl getroffen wird, durch Hunger gezwungen werden können, eine für gewöhnlich von ihnen verschmähte Nahrung zu fressen. Zu den Versuchen verwendete ich kleine Blattstücke von 15 mm Seitenlänge, die in Quadratform aus faulenden Blättern geschnitten wurden. Das Blattmaterial stammte aus den Rosenhainteichen bei Graz, wo es seit dem Herbst des Vorjahres (Laubfall) am Teichgrunde lag. Blattstücke samt Versuchstieren kamen in wassergefüllte Petrischalen (8 cm Durchmesser), in denen täglich das Wasser gewechselt wurde, um Sauerstoffzehrung und Verunreinigung zu verhindern.

*Limnophilus flavicornis.*

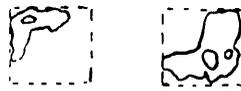
Bietet man der Larve von *Limnophilus flavicornis* verschiedenartige Blattstücke, so werden nur bestimmte davon angefressen. Unter Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Rotbuche (*Fagus*

silvatica) und Eiche (*Quercus robur*) sind es die beiden ersteren Blattsorten, die eindeutig bevorzugt werden. Nach 24 Stunden können an diesen umfangreiche Fraßschäden beobachtet werden, während das Eichenblattstück nur randlich angenagt wird; Rotbuche bleibt unberührt. Nach weiteren 24 Stunden findet man Schwarzerle und Hainbuche von der Trichopterenlarve fast vollständig aufgezehrt, Eiche und Rotbuche jedoch bieten das gleiche Bild wie am Vortag.

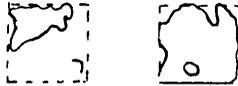
Betrachtet man die Blattstücke unter dem Mikroskop, so kann man bei Schwarzerle und Hainbuche einen lückenhaften, lockeren Gewebeaufbau vorfinden. Die „Lücken“ im Blattgewebe sind nichts anderes als durchsichtige (dünnwandige) Zellen, die ihren Zellinhalt scheinbar verloren haben. Ihre Membranen bilden die dunklen Grenzen. Diesem aufgelockerten (mazierten) Gewebebild steht der kompakte, feste Zellaufbau der Eichen- und Rotbuchenblätter gegenüber. Und diese werden daher nicht gerne oder überhaupt nicht gefressen. Doch wird später noch gezeigt werden, daß es vor allem die Trichopterenlarven sind, die unter Umständen auch die „harten“ Eichen- und Rotbuchenblätter restlos verzehren können und das in relativ kurzer Zeit. Bei den anderen untersuchten Wassertieren läßt sich diese Fähigkeit der Totalverzehrung nicht feststellen und die Abneigung gegen Eiche und Rotbuche findet sich in verstärktem Maße ausgeprägt. Trichopterenlarven, die mehrere Tage lang keine Nahrung erhalten, verschonen nicht einmal die Hauptnerven der Blätter, sondern zerbeißen sie, wobei allerdings nur ein geringer Teil den Larvendarm passiert und mehr oder weniger unverändert (unausgenutzt) wieder abgegeben wird. Auch das Gehäusematerial wird in diesem Hungerzustand angefressen. Daß der mechanische Faktor in erster Linie darüber entscheidet, ob ein Blatt gefressen wird oder nicht, geht auch aus folgendem Versuch hervor. Den Trichopterenlarven wurden pro Versuch 2 Blätter der gleichen Baumart geboten, das eine aus der Laubstreu des Waldes, das andere war seit dem vorjährigen Laubfall im Teichwasser gelegen. Verfüttert wurden je solche zwei Blattstücke der bereits zu den früheren Versuchen verwendeten Baumarten (Schwarzerle, Hainbuche, Eiche, Rotbuche). Nach 24 Stunden wurde geprüft. Dabei konnte festgestellt werden, daß die Blattstücke der Laubstreu weitaus stärkere Fraßstörungen aufweisen, als die anderen (Abb. 1). Dabei spielen zweifellos auch die chemischen Veränderungen des Nährstoffgehaltes der Blätter eine große Rolle, die am Lande in anderer Richtung ablaufen als im Wasser, wo die Laubmassen den schwankenden Witterungseinflüssen weniger ausgesetzt und von einem mehr oder weniger gleichbleibenden Medium umgeben sind. Die Konsistenz des Bodenlaubes, wie es zu den Versuchen Verwendung fand, war ausgesprochen „mürb“, (spröd) und stand in krassem Gegensatz zu den „elastischen“ gequollenen Laubblättern im Wasser. Selbstverständlich zeigen sich an den 4 verwendeten Blattsorten abgestufte Fraßschäden, die den bereits oben geschilderten entsprechen.

Beobachtet man eine Limnophiluslarve beim Aufzehren eines Blattes, so kann man die Feststellung machen, daß häufig mehr oder weniger große Teile des Blattes abgeissen werden, die nicht in den Darm der Larve

gelangen, somit nicht verwertet werden. Dieser „Mundabfall“ ist im Verhältnis zur Kotmenge gering und bei hungrigen Trichopterenlarven weniger deutlich als bei gesättigten Tieren. Hungrige Trichopterenlarven scheinen demnach weniger verschwenderisch beim Fressen zu sein.



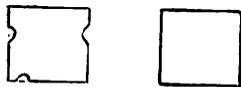
Schwarzerle



Hainbuche



Eiche



Rotbuche

Abb 1

Abb. 1:  
Fraß von *Limnophilus flavicornis*: Blattstücke nach 24 Stunden; links aus Bodenlaub, rechts aus in Wasser gelegnem Laub geschnitten.  
--- ursprüngliche Flächenform

Um die Zeit festzustellen, die die Nahrung zum Passieren des Larvendarms benötigt, wurde einer Anzahl hungriger *Limnophilus*larven, die sich in getrennten Gefäßen befanden, verschiedenfarbige Nahrung gereicht. Mit Eosin gefärbte Kartoffelstückchen wurden begierig angefressen. Nach einer gewissen Zeit konnte man im abgegebenen Kot die rot gefärbten Kartoffelzellen feststellen. Die Zahlen schwanken je nach der Freßtätigkeit der einzelnen Tiere und werden bestimmt von der Häufigkeit der Unterbrechungen während des Fressens. Aus 4 Einzelbeobachtungen ergibt sich eine Durchschnittszeit von 4 Stunden 49 Minuten. Die Kotabgabe erfolgt im Durchschnitt alle 16 Minuten.

Fichtennadeln, die durch längeres Liegen im Wasser von ihrer ursprünglichen Festigkeit vieles verloren und durch die Fäulnisprozesse Schwarzfärbung angenommen haben, werden von *Limnophilus*larven an-

genagt. Versuche lassen jedoch erkennen, daß der Nahrungswert ein äußerst geringer ist und eine Bereitschaft zum Fressen nur im Zustand des Hungerns besteht. Bietet man einer Trichopterenlarve Fichtennadeln zusammen mit Laubblattnahrung, so bleibt die Nadelsubstanz solange unbeachtet, als noch Blattnahrung (einschließlich Eichen- und Buchenblätter) vorhanden ist. Auch die stärkeren Blattnerven werden faulenden Fichtennadeln vorgezogen. Ein Versuch, der die Abneigung gegen Fichtennadeln zum Ausdruck bringt, war folgender: Eine *Limnophilus*larve erhielt eine faulende (schwarze) Fichtennadel von 17 mm Länge (0,0085 g Nadelsubstanz). Am folgenden Tag hatte sie noch nichts gefressen. Am 3. Tag fand sich nur mehr der Spitzenteil der Nadel mit 9 mm Länge (0,0040 g) vor, der Basalteil war abgefressen und hatte den Larvendarm passiert. Am 5. Tag nach Versuchsbeginn waren nur mehr 3 mm der Nadel vorhanden, 5 Stunden später wurde auch dieser Nadelrest gefressen. Weitere Versuche führten zu ähnlichen Ergebnissen und ließen erkennen, daß die Tiere nur durch den eintretenden Nahrungsmangel dazu veranlaßt werden, eine für sie ungewohnte und auch ungeeignete Nahrung aufzunehmen. Eine *Limnophilus*larve, die zu 10 faulenden Fichtennadeln gesetzt wurde, nagte in den folgenden Tagen nur wenig daran. Während der Versuchsdauer wurden nur dürftige Kotmengen abgesetzt, die reichlich Faserelemente enthielten. Am 11. Tag war die *Limnophilus*larve tot; ihr Darm war vollkommen leer; das Tier verhungert. (Bei gleicher Versuchsanordnung verwendete eine andere *Limnophilus*larve am 4. Tag das gebotene Nadelmaterial zum Verschließen ihres Gehäuses und fiel in Puppenruhe). Die angestellten Versuche mit Fichtennadeln zeigen deutlich, daß ein Abbau von Nadelsubstanz durch Trichopterenlarven (*Limnophilus*) kaum ins Gewicht fällt. Beim Bau des Köchers werden faulende Fichtennadeln in kurze Stücke zerbissen und als Baumaterial gesetzmäßig dem Köcher angeheftet. Bierens de HAAN (1925) hat gezeigt, daß der Grad der Auflockerung des Nadelgewebes maßgebend für die Verwendbarkeit ist; Dunkelgrüne, „frische“ Nadeln, die erst kurze Zeit im Wasser lagen, konnten zum Gehäusebau nicht verwendet werden, mit trockenen abgefallenen Nadeln dauerte die Ausführung des Baues eine Nacht, mit faulenden Nadeln ca. 4 Stunden.

#### *Asellus aquaticus.*

Die Versuche mit *Asellus aquaticus* wurden in ähnlicher Weise, wie die bei *Limnophilus* durchgeführt. Auch hier wurde durch Verfütterung verschiedener Blattsorten deren Verwertbarkeit als pflanzliche Nahrung geprüft. Jede Versuchsreihe wurde an gleichgroßen Tieren (12 mm Länge) durchgeführt.

Verwendet wurden Blattstücke bereits beschriebener Größe und Form von Schwarzerle, Hainbuche, Birke, Salweide, Rotbuche und Eiche aus einem Teich.

Auch die Wasserasseln besitzen ein weitgehendes Unterscheidungsvermögen der Beschaffenheit der Nahrung. Bei freier Wahl zwischen Hainbuchen-, Eichen- und Rotbuchen-Blattstücken werden nur die weichen

Hainbuchenstücke angefressen, während die harten (nicht mazerierten) Eichen- und Rotbuchenstücke unberührt bleiben. Erst nach einigen (4—5) Tagen, wenn Hainbuche bereits verzehrt ist, zwingt der Nahrungsmangel die Tiere, auch Eiche und Rotbuche anzugreifen. Dabei ist für diese bezeichnend, daß auch hier erhebliche Unterschiede eintreten können, wenn möglichst weiche Eichenblätter gereicht werden, deren Gewebe den Mundwerkzeugen geringeren Widerstand bietet. In diesem Falle zeigen sich dann an Eichenblattstücken meist längliche Fraßlücken beschränkten Umfanges, während Rotbuche mit Ausnahme einiger „aufgerauhter“ Stellen unberührt bleibt.

Gern wird auch Schwarzerle, Birke und Salweide gefressen. Auch hier spielt das Ausmaß der Auflockerung des Gewebes eine große Rolle. Je länger ein Blatt im Wasser liegt, um so weicher wird seine Konsistenz, umso mehr sein Nahrungswert gehoben. Folgender Versuch mit Schwarzerle brachte dies klar zum Ausdruck: Fünf hungrige Wasserasseln erhielten 2 gleichgroße Schwarzerlenblattstücke, die deutliche Unterschiede des Fäulnisgrades erkennen ließen. Bereits nach 5 Stunden zeigte das stärker mazerierte Blattstück deutliche Fraßlücken, zwischen denen die Blattadern netzartig hervortraten. Das andere, weniger stark mazerierte Stück war nur sehr schwach angenagt worden. Nach 24 Stunden war das Versuchsergebnis noch klarer.

Aus den Ergebnissen der vorgenommenen Versuche kann gefolgert werden, daß Tümpel mit faulenden Hainbuchen-, Birken-, Salweiden- und Schwarzerlenblättern die günstigsten Ernährungs-Verhältnisse für Wasserasseln bieten. Dabei ist es nicht gleichgültig, ob das einfallende Blatt mit der Ober- oder Unterseite auf den Gewässerboden zu liegen kommt. Die Wasserasseln pflegen sich nämlich an der räumlich nach unten orientierten Seite der Blätter festzuhalten und diese auch von unten her zu verzehren. Versuche haben gezeigt, daß Blätter, die mit ihrer Oberseite nach unten gelegt werden, im Gegensatz zu normal gelagerten Blättern nicht oder zumindest nur spärlich am Rand angefressen wurden. Das ist bei Hainbuche, Birke, Salweide und Schwarzerle der Fall. Das Hindernis bildet das zarte Cuticulahäutchen der Blattoberseite, das sonderbarerweise nicht gefressen wird und unverletzt zurückbleibt, obwohl es den Mundwerkzeugen der Asseln kaum einen Widerstand bieten könnte. Der Grund hierfür liegt vermutlich im gänzlichen Fehlen jeglichen Nährwertes dieses Schutzorgans der Pflanze.

Eine normal gefütterte Wasserassel von 12 mm Länge fraß innerhalb 24 Stunden an einem Schwarzerlenblatt eine Fläche von ca. 33 mm<sup>2</sup>. Es wird nur das weiche Blattparenchym genommen. Das zurückbleibende Blattnervenskelett wird nicht mehr als Nahrung betrachtet. Tiere, die sowohl mit als auch ohne einem solchen gehalten wurden, gingen zu gleicher Zeit zugrunde, nämlich nach 13—14 Tagen; so lange vermag eine Wasserassel zu hungern.

Interessante Ergebnisse, die noch einer Deutung bedürfen, erbrachten die Versuche mit gekochten Eichen- und Hainbuchenblättern. Blattstücke, die 5 Minuten lang gekocht und zugleich mit ungekochten geboten wurden, fanden eine

deutliche Ablehnung. Während die ungekochten nach 24 Stunden und in den folgenden Tagen deutliche Fraßschäden zeigten, blieben die gekochten vollkommen unberührt. Dies gilt sowohl für Eichen- als auch für Hainbuchenblätter. Nie setzte sich eines der Tiere auf diese und kam es mit seinen Antennen in Berührung mit ihnen, so erfolgte eine plötzliche Kehrtwendung und die Tiere entfernten sich in raschen Bewegungen von den gekochten Blattstücken. Dazu kam noch, daß das Verhalten der Tiere eindeutig auf einen giftigen Stoff hinwies, der erst durch das Kochen der Blätter frei geworden war. Wasserasseln, die in ein Gefäß mit 4 gekochten Eichenblattstücken gesetzt wurden, zeigten sich nach 24 Stunden stark ermattet und gegen Reize mehr oder weniger unempfindlich (bei Berührung mit einer Pinzette erfolgte keine Fluchtreaktion). Sie starben dann in den darauffolgenden Stunden. Auch ein öfterer Wasserwechsel hob die Wirkung dieses Stoffes nicht auf. Weitere Wasserasseln, die in das Gefäß, in dem die 4 Eichenblattstücke lagen, eingesetzt wurden, waren ebenfalls nach 20 bis 30 Stunden tot, obwohl innerhalb dieser Zeit das Wasser zweimal gewechselt wurde. Fast die gleichen Resultate ergaben weitere Versuche (Wassermenge in allen Versuchen ca. 50 cm<sup>3</sup>!). Es steht somit fest, daß *Asellus aquaticus* durch gekochte Eichenblätter, in geringerem Maße auch durch gekochte Hainbuchenblätter geschädigt wird. Aus dieser Erscheinung muß, wie schon angedeutet, geschlossen werden, daß Eichenblätter ein Antibioticum enthalten, das durch Kochen aus der vorgebildeten (ungiftigen) in die wirksame (giftige) Form übergeführt wird\*). Dieser Giftstoff veranlaßt die Tiere zu negativen Reaktionen (Kehrtwendung bei Berühren der Blattstücke mit den Antennen). Aus den Versuchen geht auch hervor, daß längere Diffusionszeiten, d. h. anhaltende Diffusion des Stoffes in das umgebende Wassermedium den Tod der Tiere zur Folge hat.

Zum guten Gelingen der bisher angegebenen Wasserasselvversuche ist wünschenswert, die Tiere weder dem grellen Tageslicht noch der Dunkelheit auszusetzen. KAULBERSZ (1913) hebt hervor, daß Wasserasseln bei Nacht lebhafter sind als am Tage. Doch konnte auf Grund eines Experimentes festgestellt werden, daß Dunkelheit (zumindest am Tage) die Freßlust der Tiere im ungünstigen Sinne beeinflusst. Zur Fütterung gelangten die faulenden Blatthälften eines Hainbuchenblattes. Die Blatthälften wurden auf 2 Glasgefäße verteilt, in denen sich je 5 gleichgroße Tiere befanden. Das eine Gefäß kam in die Dunkelkammer, während das andere dem normalen Tageslicht ausgesetzt blieb. Nach 6 Stunden wurden die Blatthälften gewogen: Die Blatthälfte, die dem Lichte ausgesetzt geblieben war, zeigte einen Gewichtsverlust von 0,0370 g, die in völliger Dunkelheit belassene hatte nur 0,0020 ihres ursprünglichen Gewichtes eingebüßt.

Wasserasseln nehmen außer der Blattnahrung auch animalisches Futter, z. B. tote Molchlarven und Kaulquappen. Auch Häutungsreste werden nicht verschmäht (in einigen Fällen wurde auch Kanibalismus gegenüber sich gerade häutenden Tieren beobachtet).

Bei Wasserasseln ist beim Fressen auch ein gewisser „Mundabfall“ zu beobachten, dieser ist aber im Verhältnis zu der den Darm passierenden Nahrungsmenge vollkommen unbedeutend. — Um die Zeit festzustellen, die die Nahrung zum Passieren des Darmkanals benötigt, wurde an ein Tier abwechselnd dunkle Blattnahrung und Kartoffelstückchen verfüttert. Drei Stunden 46 Minuten benötigte ein Nahrungsbrocken zum Passieren

---

\*) C. WEHMER (1929, „Die Pflanzenstoffe“, 1. Bd.) macht auf Seite 218 Angaben über den Inhalt der Eichenblattzellen.

des stabförmigen Darmkanals. Während dieser Zeit fraß die Assel nahezu ununterbrochen. Die Darmentleerung erfolgte während dieser Zeit 13 mal. Jedenfalls ist der Aufenthalt der Nahrung im Darm ein relativ kurzer. Hört das Tier zu fressen auf, so geht die Kotabgabe noch so lange mit gleicher Geschwindigkeit weiter, bis der Darm nahrungsfrei ist.

*Gammarus pulex.*

Als wichtiger Verarbeiter von Blattsubstanz ist *Gammarus pulex* zu nennen. Bringt man mehrere Tiere (8 Stück von wechselnder Größe) in ein Gefäß, in dem sich Blattstücke von Schwarzerle, Hainbuche, Salweide und Eiche befinden, so werden diese in wechselndem Ausmaß angefressen. Der Verlauf dieses Versuches ist aus Abb. 2 ersichtlich. Die ursprüngliche Quadratform der Blattstücke (15 mm Seitenlänge) ist bereits nach wenigen Stunden nicht mehr erkennbar. Schwarzerle wird allen anderen vorgezogen. Bemerkenswert ist, daß auch Eiche stark angefressen wurde und zwar in einem Ausmaß, wie es bei den bisher untersuchten Tieren (*Limnophilus flavicornis*, *Asellus aquaticus*) nicht beobachtet werden konnte. Auch Jungtiere (5 Stück), die Eichenblätter vorgesetzt bekamen, fraßen innerhalb 24 Stunden ansehnliche Flächen heraus, wobei auch hier die Cuticula der Oberseite unversehrt zurückblieb, die Eichenblätter also von der Unterseite her verzehrt werden. Auch die großen Blätter von Feldahorn (*Acer campestre*) werden in relativ kurzer Zeit skelettiert. Bei eintretendem Nahrungsmangel werden von *Gammarus* also auch härtere Blattsorten verarbeitet. BICK (1958) stellte ebenfalls die große Rolle fest, die *Gammarus pulex* bei der Fallaubzersetzung in kleinen Waldgewässern spielt. Er stellte Fütterungsversuche mit frischem Fallaub an. Er stellte weiters fest, daß auch lebende Pflanzen (z. B. *Elodea*) gefressen werden, daß aber Fallaub vorgezogen wird.

	nach 3 Stunden	nach 7 Stunden	nach 12 Stunden
Schwarz- erle			
Hain- buche			
Sal- weide			
Eiche			

Abb. 2: Fraß von *Gammarus pulex* an Blattstücken.

*Gammarus pulex* besitzt aber auch die Fähigkeiten, außer Fallaub noch andere Stoffe umzusetzen: Gibt man 5 Jungtiere in ein Gefäß, in dem sich außer einem Schwarzerlenblattstück noch reichlich Kot einer

Chironomidenlarve befindet, so ist am folgenden Tag alles zu Grobdetritus aufgelöst. Auch die Wohnröhren der Chironomidenlarven, die zum Großteil aus deren Exkrementen aufgebaut sind, werden in relativ kurzer Zeit (meist schon in wenigen Stunden) verarbeitet. Dasselbe ergibt sich, wenn man Limnaeen- oder Planorbiskot verwendet. Dagegen bleibt Wasserasselkot unberührt.

Aus diesen Befunden ergibt sich, daß die Grenze zwischen primärabbauender und sekundärabbauender Tätigkeit bei *Gammarus pulex* keine scharfe ist. Großen Exemplaren von *Gammarus* dürfte die höchste Abbaufähigkeit unter allen am Primärvorgang beteiligten Tieren zukommen. In Teichen, in denen *Gammarus pulex* vorkommt, bleibt auch das Eichenlaub von der Aufarbeitung nicht verschont. Der regen Tätigkeit der Tiere ist es zu verdanken, daß der Boden solcher Gewässer meist frei von faulenden Blattlaubmengen ist (Juli, August), so daß eine Verschlechterung der Bodenwasserschichten (z. B. Herabsetzung des absoluten Sauerstoffgehaltes, was den Tieren sehr unzutraglich wäre) durch Entstehung von Fäulnisstoffen nicht eintreten kann.

Der Kot von *Gammarus pulex* unterscheidet sich von dem von *Asellus aquaticus* dadurch, daß er rund ist, d. h. es fehlt ihm die dorsoventrale Abplattung.

#### *Chironomidenlarven.*

Die schlammbewohnenden Larven der artenreichen Zuckmücken (Gattung *Chironomus*) sind für die Aufarbeitung organischer Stoffe von allergrößter Bedeutung. In kleinen, flachen Tümpeln ist der Schlammboden oft von ungeheuren Mengen von in ihren Röhren sitzenden roten Chironomidenlarven bedeckt. Ihre Tätigkeit ist deshalb so bemerkenswert, da sich ihre Nahrung vorwiegend aus jenen kleinen pflanzlichen Resten zusammensetzt, die bei der Aufarbeitung des Laubes durch andere Bodenorganismen (*Trichopterenlarven*, *Gammarus*, *Asellus*) entstanden sind. Sie setzen also den Abbau der organischen Substanz dort fort, wo andere aufgehört haben! Deshalb findet man sie zahlreich meist dort, wo der Schlamm von größeren Pflanzenteilen (faulende Bruchstücke von Laubblättern, Gefäßbündelteile, „Mundabfall“ der *Trichopteren*, Grobdetritus u. dgl.) durchsetzt ist. Sie nehmen insofern eine Übergangstellung zu den Sekundärzersettern ein, als sie auch den Kot der Süßwasserschnecken, Wasserasseln und Flohkrebse als Nahrung betrachten und zusammen mit Schlammmaterial in ihren Darm aufnehmen. Diesem letzteren Umstand kommt auch deshalb besondere Bedeutung zu, weil die Chironomidenlarven dabei die oberflächlichen Schichten des Bodenschlammes auflockern und lufthaltig machen, was sowohl für die hier stattfindenden chemischen Umsetzungen (Oxydationsprozesse) als auch für die Sekundärzersetzer von Bedeutung ist. Chemische und biologische Prozesse wirken also auf die in dieser Zone abgelagerten, bereits fein zerkleinerten Pflanzenstoffe ein, so daß diese einer schnellen Zersetzung anheimfallen und innerhalb kurzer Zeit dem Boden wieder nutzbar gemacht werden.

Die Chironomidenlarven können aber sehr wohl auch als Primärzersetzer tätig sein: 7 rote Chironomidenlarven der Gattung *Chironomus* (14 mm Körperlänge) erhielten quadratische Blattstücke (7 mm Seitenlänge) von Schwarzerle, Hainbuche, Salweide, Birke, Eiche und Rotbuche. Die Schwarzerle war bereits nach 6 Stunden, Birke, Hainbuche und Salweide nach 24 Stunden vollständig skelettiert. Die Cuticulahäutchen der Blattoberseite blieben unbeschädigt. Die Blattnervenbilder von Birke und Hainbuche boten feinste Strukturen, da nur das parenchymatische, weiche Zwischengewebe von den Chironomidenlarven herausgefressen wurde, bzw. das gesamte Nervenetz (auch die feinen verbindenden Queranastomosen) erhalten blieb (feinstes Adernetz). Von ihnen unterschieden sich Schwarzerle und Salweide durch gröbere Strukturen, da auch stärkere Blattadern, bzw. ganze Aderfelder stellenweise herausgefressen waren (grobes Adernetz). Eiche und Rotbuche zeigten keinerlei Beschädigungen, doch konnten an ihnen nach Ablauf weiterer 24 Stunden randliche Nagespuren festgestellt werden, die bei Eiche etwas ausgeprägter waren als bei Rotbuche. Auch hier zwang der Hunger die Chironomidenlarven, eine für gewöhnlich verschmähte Blattsorte zu fressen.

Faulendes Blattmaterial wird jeder anderen Nahrung vorgezogen. Eine Chironomidenlarve, die ein grünliches, noch nicht lange im Wasser gelegenes *Salix*-Blattstück sowie ein faulendes (schwarzes) Schwarzerlenblattstück vorgesetzt bekam, fraß nur das stärker zersetzte Schwarzerlenblattstück. Auch dem Assel- oder Schneckenkot gegenüber wird faulendes Blattmaterial vorgezogen.

Auch *Tanytarsus flexilis* (eine gehäusetragende Chironomidenlarve) beteiligt sich am Abbau faulender Blätter. Im Versuch wird Birke vor Hainbuche und Schwarzerle bevorzugt, während Salweide, Eiche und Rotbuche abgelehnt wird. Wasserassel- und *Limnaea*kot wird von *Tanytarsus flexilis* in gleichem Ausmaß gefressen, wie bereits von *Chironomus* beschrieben.

Es ist in fischereibiologischen Kreisen bekannt, daß Gründüngung auf den Fischertrag im allgemeinen einen günstigen Einfluß ausübt, da das zur Gründüngung benutzte faulende Pflanzenmaterial ein besonders günstiges Substrat für Chironomidenlarven darstellt und deren Bevölkerungsdichte sehr stark ansteigt. Ich verweise hier auf die Arbeiten von W. WUNDER 1935, 1936, 1938, 1939). Der genannte Autor überprüfte auch die Besiedelung verschiedener Wasserpflanzen: Laichkräuter, Wasserhahnenfuß, Wasserknöterich, Schilf und Rohr durch Chironomidenlarven und stellte fest, daß die Verarbeitung dieser absterbenden Pflanzen durch bestimmte Chironomidenarten eingeleitet wird, bzw. die einzelnen Arten eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge ihres Auftretens zeigen. Die maximale Entfaltung dieser abbauenden Chironomidenlarven fällt naturgemäß in die Zeit von Juli bis September. Wieder andere Chironomidenarten sind am Abbau andersartigen, zerfallenden Pflanzenmaterials beteiligt (WESENBERG-LUND, 1943). Ich selbst fand rote Chironomidenlarven in nicht geringer Anzahl in morschen, vermodernden Stengeln (weniger in Blättern) von *Iris pseudacorus* und *Alisma plantago-aquatica*.

Auf Grund der Versuchsergebnisse und der anfangs dargestellten Beobachtungen ergibt sich, daß gerade die schlammbewohnenden Chironomidenlarven — dazu gehört in erster Linie *Chironomus plumosus* — für den Primärabbau von entscheidender Bedeutung sind, da sich vorwiegend ihre Abbautätigkeit auf jenes kleinere pflanzliche Restmaterial richtet, das bei der Tätigkeit anderer Primärersetzer oder beim Zerfall mazerierten Pflanzengewebes entstanden ist. Direkte Beobachtung und Kotuntersuchungen lassen erkennen, daß die fraglichen Chironomidenlarven sich größtenteils von diesen Pflanzenstoffen nähren. Es muß aber betont werden, daß dabei fast immer auch Schlammmaterial und anderes oft schwer identifizierbares Material (z. B. zerfallender Kot) mit aufgenommen wird. Dadurch, daß die Chironomidenlarven auch dieses Material nochmals verarbeiten, nehmen sie direkten Anteil an der Entstehung der Gyttaablagerungen und erhöhen so den Kulturwert des Unterwasserbodens \*).

#### *Süßwasserschnecken.*

In den Frühlingsmonaten sind es neben den Trichopterenlarven insbesondere die Süßwasserschnecken, die in Gewässern mit geeigneten Existenzbedingungen die Blattzersetzung in großem Ausmaße durchführen, d. h. vorwiegend faulende Laubblätter als Nahrung aufnehmen. Zu anderen Zeiten (Sommer, Herbst) werden mehr grüne Wasserpflanzen angefressen (WESENBERG-LUND, 1939). Daß im Frühjahr frische (grüne) Pflanzenteile der Wasserpflanzen von den Süßwasserschnecken im allgemeinen nicht angegriffen werden, zeigen uns die Versuche und zugleich kann man sich von dieser Tatsache im Freien überzeugen.

Die Versuche wurden in ähnlicher Weise durchgeführt, wie bereits beschrieben. Geprüft wurden *Limnaea stagnalis*, *L. auricularia*, *L. ovata*, *Planorbis corneus* und *Paludina vivipara*. Gereicht wurden Blattstücke von Schwarzerle, Hainbuche, Birke, Eiche und Rotbuche. Dabei zeigte es sich, daß hinsichtlich der gewählten Blattsorten weitgehende Übereinstimmungen bestehen.

Bei freier Nahrungswahl wird Schwarzerle allen anderen vorgezogen, dann folgt Hainbuche und Birke, während Eiche und Rotbuche erst dann angenommen werden, wenn nur mehr Blattskelette von Schwarzerle, Hainbuche und Birke vorliegen. Die größte Abneigung besteht gegenüber Rotbuche.

Grüne Blattstücke, die aus frischen Blättern von *Alisma plantago aquatica* und *Potamogeton natans* geschnitten und zugleich mit Laubblattstücken geboten wurden, fanden eine ähnliche Ablehnung wie Eiche und Rotbuche.

#### *Oligochäten.*

Außer den bereits erwähnten besonders wichtigen Tierformen können noch gewisse Oligochäten des Süßwassers als nennenswerte Konstituenten der primärzersetzenden Bodenfauna auftreten. Zur Beurteilung der

\*) Flache Teiche werden häufig abgelassen und ihr nährstoffreicher Boden in landwirtschaftliche Dienste gestellt.

Abbauleistung der in Frage kommenden Oligochäten wurden Fütterungsversuche mit faulendem Blattmaterial (Blattstücke von Schwarzerle, Hainbuche, Birke, Salweide, Eiche und Rotbuche) sowie Wasserassel- und Limnaeenkot durchgeführt. Es wurde jeweils mit einer größeren Individuenzahl (30—40 Stück) gearbeitet, um klare Relutate in möglichst kurzer Zeit zu erhalten. Die Dauer der Versuche richtete sich nach der Freßbereitschaft der Tiere. Als Gefäße dienten kleine Glasschalen von 2 cm Durchmesser.

*Nais elinguis* und *Stylaria lacustris* ließen die gebotenen Blattstücke unberührt. Kot wurde nur in sehr spärlichem Ausmaße abgesetzt. Beobachtete man die Tiere mittels einer Lupe, so konnte man sie oft beim Abweiden des Blattbelages antreffen. Andere Resultate erhielt man, wenn man Kot verabreichte, Wasserasselkot (30 Ballen) und Limnaeenkot (*L. ovata*-Kot, 30 mm Gesamtlänge) wurden innerhalb 24 Stunden aufgelöst, bzw. in Oligochätenkot umgesetzt. Bot man beide Kotsorten gemeinsam, so wurde der weichere, leichter zersetzbare Limnaeenkot dem festeren Wasserasselkot vorgezogen.

*Tubifex tubifex* erlangt im Ralmen dieser Untersuchungen keine Bedeutung. Es bleibt sowohl Blattgewebe als auch Kotsubstanz unberührt.

An *Dero limosa* konnte gute Abbaufähigkeit festgestellt werden. Blattstücke (Quadratform, 2 cm Seitenlänge) wurden angefressen, wobei nach 4 Tagen erhebliche Unterschiede in Erscheinung traten: Schwarzerle war bis auf einen schmalen Gewebestreifen um den Mittelnerv skelettiert, Hainbuche und Birke zeigten lokal verteilte Fraßfelder, Salweide wurde nur angegagt; Rotbuche und Eiche blieben unberührt. Auch Kot wird in erstaunlich kurzer Zeit gefressen. So waren 20 Kotballen von *Asellus aquaticus* von 30 Stück *Dero* bereits nach 3 Stunden aufgelöst. Ein 15 mm langer Kotballen einer großen *Limnaea stagnalis* war nach 4 Stunden von den 30 Stück *Dero* gefressen worden.

Bemerkenswert ist, daß bei einer Untersuchung bereits stark skelettierten Blattmaterials verschiedener Baumarten, das einem Tümpel entnommen wurde, eine größere Anzahl von Vertretern der Gattung *Dero* im Gewebe des Blattstieles und — in Fortsetzung desselben — in der Basis des Blattmittelnerven festgestellt werden konnte. Eine geringere Menge hielt sich zwischen oberer Cuticula und dem darunter liegenden Blattgewebe auf. Es ist dies umso bemerkenswerter, als gerade die Blattstiele und starken Adern von vielen Primärzersetzern verschmählt werden. So wird auch dieses Material von innen her ausgehöhlt und so dem Abbau näher gebracht.

Daß *Dero* außer Blattstielmateriale aber auch gerne Blattparenchym frißt, zeigt folgende Beobachtung: In einem 2-Litergefäß wurden eine größere Menge faulender Laubblätter für die Experimente aufbewahrt. Nach 4 Monaten waren fast sämtliche skelettiert. Als Urheber konnte eine Unmenge von *Dero* festgestellt werden. Ihr Kot fand sich gehäuft am Boden des Gefäßes (Abb. 3). Da sämtliche Blätter, bevor sie in das Gefäß kamen, auf das sorgfältigste gereinigt wurden, ist wahrscheinlich, daß einzelne Tiere in den stärkeren Hauptadern verborgen gewesen waren oder auf anderem Weg mit eingeschleppt wurden. Bemerkenswert ist die äußerst feine Skelettierung der Blattflächen, wie sie bisher noch bei keinem der

Versuchstiere beobachtet wurde. Da das Wasser, in dem sich die Laubblätter befanden, niemals gewechselt wurde, nahm es in der Zwischenzeit einen intensiven Faulgeruch (Schwefelwasserstoffgeruch!) an. Die Bestimmung seines Sauerstoffgehaltes erbrachte  $0,73 \text{ O}_2$  für  $30 \text{ cm}^3$ . Diese ungewöhnlich niedrige Sauerstoffmenge sowie die Verschlechterung des Wassers durch Fäulnisstoffe ( $\text{H}_2\text{S}$ ) scheinen aber — nach der starken Vermehrung von *Dero* zu schließen — keine ungünstige Wirkung gehabt zu haben.



Abb. 3: Kot von *Dero limosa* 10-fach vergrößert.

Neben *Dero limosa* (BOUSFIELD) \*) wurde in einigen Fällen auch *Dero* (*Aulophorus*) *furcatus* beobachtet.

Das Pflanzenmaterial passiert recht rasch den Tierkörper: An einem 8,5 mm langen Tier wurde die Darmdurchgangszeit von 40 Minuten beobachtet.

Auch *Lumbriculus variegatus* spielt bei der Aufarbeitung faulender pflanzlicher Stoffe zweifellos eine wichtige Rolle. Dieser Süßwasseroligochät wurde im Freien zwischen faulenden Blattresten und in nicht unbeträchtlicher Anzahl in modernden Schilfstengeln (*Phragmites*) angetroffen. Auch *Scirpus*- und *Equisetum*bestände werden von ihm gerne besiedelt (MRAZEK, 1913). Wenn man bedenkt, in welcher großen Mengen besagter Oligochäten auftreten kann, so wird es klar, welche Bedeutung auch dieses Tier für den Abbau hat. Es muß betont werden, daß dabei fast immer faulende, moderne Pflanzenteile in Betracht kommen.

Im Fütterungsversuch wurden 3 Gruppen mit je 4 (2,5 cm langen) Tieren angesetzt, die mit Schwarzerle, Salweide und Schilfstengelgewebe gefüttert wurden. Um den Tieren geeignete Verhältnisse zu bieten, wurde aus jeder der beiden erwähnten Blattsorten (Schwarzerle und Salweide) immer je 2 kreisrunde Blattstücke von 2 cm Durchmesser ausgeschnitten und mit ihren Unterseiten aneinander gelegt. Diesen dunklen Zwischenraum benützten die Tiere zu ihrem Aufenthalt. Tabelle 1 gibt darüber Aufschluß, nach welcher Zeit ein deutlicher Gewichtsverlust des gebotenen Futters festgestellt werden konnte. Bei Salweide war das untere Blattstück

---

\*) Die Ausbildung der Dorsallippe des Kiemenapparates stimmt nicht ganz mit den Angaben (Abbildungen) BOUSFIELD'S (1890) überein. Die Tiere, die ich untersuchte, ließen eine deutliche Vorwölbung des mittleren Dorsallippenteiles erkennen.

Tabelle 1.

	Schwarzerle	Salweide	Schilfstengelstück
Gewicht nach 6 Wochen	0,0990 g	0,0800 g	0,0250 g
Anfangsgewicht	0,1140 g	0,1460 g	0,1460 g
Kotfarbe	grasgrün	dkl. grau	hellbräunlich

vollkommen skelettiert, während das obere unverändert geblieben war. Auch hier ließ sich eine äußerst feine Skelettierung beobachten, die an die bei *Dero* beschriebene erinnerte.

Der reichlich abgesetzte Kot läßt auf eine rege Nahrungsaufnahme schließen. Auch war der Darm stets mit Pflanzenstoffen gefüllt. Die mikroskopische Untersuchung des Kotes ergab eine feine Detritusmasse, der einzelne Zellelemente (feine Fasern, Epidermishäutchen), Steinchen, gabelspitzige Chitinborsten, sowie lebende Diatomeen und Grünalgensporen eingelagert waren. Die Fähigkeit, Kotballen (Wasserassel-, *Limnaeenkot*) in Detritusmasse umzuwandeln, ist bei *Lumbriculus variegatus* nur in geringem Maße ausgebildet.

#### Zusammenfassung des Verhaltens der Primärzersetzer.

Es wurde in den vorausgegangenen Ausführungen auf Grund von Versuchen und Beobachtungen im Freien festgestellt, daß gewisse bodenbewohnende Wasserorganismen einen hervorragenden Anteil an der Aufarbeitung faulender pflanzlicher Stoffe nehmen. Es besteht in ernährungsphysiologischer Hinsicht ein beträchtlicher Unterschied zwischen den einzelnen Blattsorten. Schwarzerle, Hainbuche, Birke und Salweide werden bevorzugt gefressen. Eine deutliche Ablehnung besteht gegenüber „harter“ Blattnahrung (Eiche, Rotbuche, Fichtennadeln). Nur Nahrungsmangel veranlaßt die Tiere, diese zu fressen. Die Nahrungsauswahl ist vorwiegend mechanisch bedingt.

Der Abbau wird in den Frühlingsmonaten vornehmlich von Trichopterenlarven, Süßwasserschnecken, *Asellus aquaticus* und *Gammarus pulex* durchgeführt, während in den Sommer- bis Herbstmonaten (Juli—September) die Chironomidenlarven in den Vordergrund treten.

Im Folgenden soll durch die Abbildungen (4—17) eine übersichtliche Darstellung des in diesem Abschnitt Dargelegten gegeben werden. Die Angaben gehen auf gesonderte Versuche zurück, bei denen von den hier untersuchten 7 Tierarten immer je 6 gleichgroße Individuen (mittlerer Größe) auf die 6 untersuchten — in diesen Versuchen *g a n z e n* — Blätter verteilt wurden. Natürlich erfolgte in den 42 Versuchsgefäßen (8 cm Durchmesser) täglich Wasserwechsel. Die Wägung der Blätter erfolgte möglichst exakt und unter möglichst konstanten Bedingungen. Aus den Abbildungen ist zu entnehmen, in welcher Weise, bis zu welchem Grad und wie rasch der Abbau der Blätter erfolgte. (Wurde bei den täglichen Wägungen kein weiterer Gewichtsverlust mehr festgestellt, so wurde der Abbau als beendet

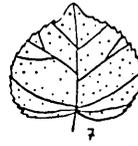
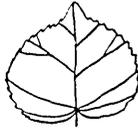
betrachtet.) Bei den Blättern von Eiche und Buche, die als Nahrung meist recht wenig geeignet waren, mußte z. T. durch Erhöhung der Individuen pro Versuch oder auch durch Ersatz abgestorbener Tiere durch frische ein möglichst weitgehender Abbau erzwungen werden, was aber bei den Einzelversuchen jeweils vermerkt ist.

Hainbuche



a

Burke



b

Eiche



c

Abb. 4:

- a) rascher Abbau: 12 Tage. Blatt:  $23\frac{1}{4}$  cm<sup>2</sup>, 0,3215 g. Gefressen: 0,2420 g. Rest: feinstes Adernetz bei vollständiger Skelettierung des Blattes, 0,0795 g.  
 b) rascher Abbau: 14 Tage. Blatt: 22 cm<sup>2</sup>, 0,3365 g. Gefressen: 0,2575 g. Rest: feinstes Adernetz, 0,0790 g.  
 c) sehr langsamer Abbau: nach 2—4 Wochen Stillstand. Blatt: 19 cm<sup>2</sup>, 0,2495 g. Gefressen: sehr wenig. Rest: Abbau wurde erzwungen, die Asselzahl auf 9 erhöht und die abgestorbenen Individuen durch neue ersetzt. Abbaurest: 1 Mittelnerv, Seitennervenreste, 0,0080 g.

Die fein verteilten Punkte auf der Blattfläche bedeuten immer diffusen Fraß auf der Blattfläche unter Vermeidung der Adern.

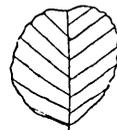
Die neben einzelnen Abbildungen stehenden Zahlen bedeuten, am wievielten Tag nach Versuchsbeginn sich das jeweilige Fraßbild ergab.

Rotbuche

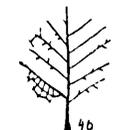


a

Schwarzerle



21



46

e

Salweide



5



72

f

Abb. 5:

- d) Sehr langsamer Abbau, nach einigen Wochen völliger Stillstand. Blatt: 24 cm<sup>2</sup>, 0,4025 g. Gefressen: sehr wenig. Rest: ein Abbau konnte nicht erzwungen werden trotz Erhöhung der Individuenzahl auf 9 und ständigem Ersatz der abgestorbenen Tiere. Rest: 0,0900 g.  
 e) relativ rascher Abbau: 46 Tage. Blatt: 26 cm<sup>2</sup>, 0,6085 g. Gefressen: 0,5705 g. Rest: 1 Mittelnerv, sämtliche Seitennerven, wenige Nebenseitennerven, 0,0380 g.  
 f) rascher Abbau: 12 Tage. Blatt: 14 cm<sup>2</sup>, 0,3430 g. Gefressen: 0,3130 g. Rest: Feinstes Adernetz, 0,0300 g.

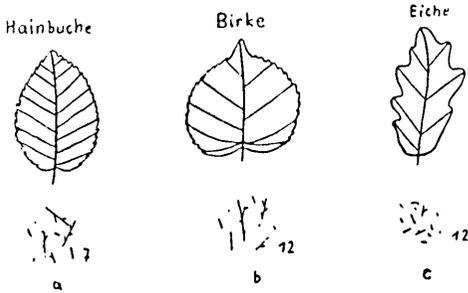


Abb. 6:

- a) rascher Abbau: 7 Tage. Blatt:  $28\frac{1}{4}$  cm<sup>2</sup>, 0,3785 g. Gefressen: 0,3680 g. Rest: spärliche Nervenreste, 0,0105 g.
- b) rascher Abbau: 12 Tage. Blatt: 25 cm<sup>2</sup>, 0,4035 g. Gefressen: 0,3900 g. Rest: spärliche Nervenreste, 0,0135 g.
- c) rascher Abbau: 12 Tage. Blatt: 17 cm<sup>2</sup>, 0,3135 g. Gefressen: 0,3110 g. Rest: spärliche Nervenreste, 0,0025 g.

- Abb. 7:
- d) rascher Abbau: 18 Tage. Blatt: 30 cm<sup>2</sup>, 0,4045 g. Gefressen: 0,3995 g. Rest: einige Nervenreste, die in den folgenden Tagen nicht gefressen, nur zer-bissen werden. 0,0050 g (0,0000 g).
  - e) rascher Abbau: 6 Tage. Blatt:  $40\frac{1}{4}$  cm<sup>2</sup>, 0,6015 g. Gefressen: 0,6015 g. Rest: restlose Aufzehrung des Blattes. Die gesamte Blattsubstanz passierte den Darm, 0,0000 g.
  - f) rascher Abbau: 5 Tage. Blatt: 36 cm<sup>2</sup>, 0,5380 g. Gefressen: 0,5380 g. Rest: es erfolgte eine restlose Aufzehrung des Blattes, 0,0000 g.

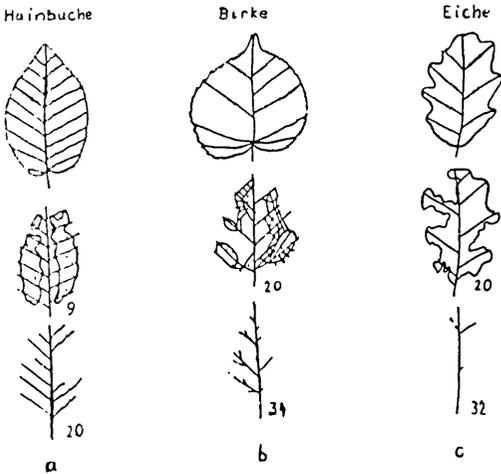
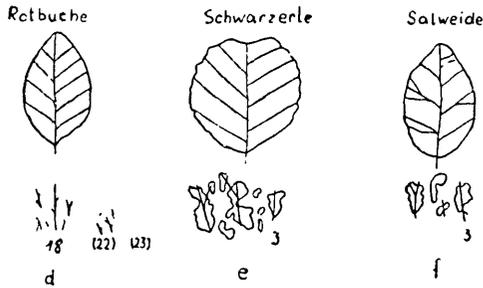


Abb. 8:

- a) rascher Abbau: 20 Tage. Blatt: 23 cm<sup>2</sup>, 0,2350 g. Gefressen: 0,2220 g. Rest: 1 Mittelnerv, die meisten Seitennerven, 0,0130 g.
- b) rascher Abbau: 34 Tage. Blatt:  $20\frac{1}{2}$  cm<sup>2</sup>, 0,2550 g. Gefressen: 0,2490 g. Rest: 1 Mittelnerv und Basalreste von Seiten-nerven, 0,0060 g.
- c) rascher Abbau: 32 Tage. Blatt:  $20\frac{1}{2}$  cm<sup>2</sup>, 0,5140 g. Gefressen: 0,4950 g. Rest: 1 Mittelnerv, 2 basal Seitennervenreste, 0,0190 g.

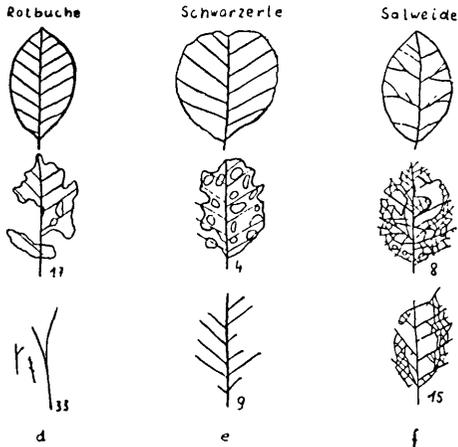


Abb. 9:

- d) rascher Abbau: 33 Tage. Blatt:  $21 \text{ cm}^2$ ,  $0,2490 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,2420 \text{ g}$ . Rest: 1 Mittelnerv, Seitennervenreste,  $0,0070 \text{ g}$ .  
 e) rascher Abbau: 9 Tage. Blatt:  $28\frac{1}{2} \text{ cm}^2$ ,  $0,4770 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,4470 \text{ g}$ . Rest: 1 Mittelnerv und Seitennerven,  $0,0300 \text{ g}$ .  
 f) rascher Abbau: 15 Tage. Blatt:  $23 \text{ cm}^2$ ,  $0,3700 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,3430 \text{ g}$ . Rest: feines Adernetz mit dazwischenliegenden großen Aderlücken,  $0,0270 \text{ g}$ .

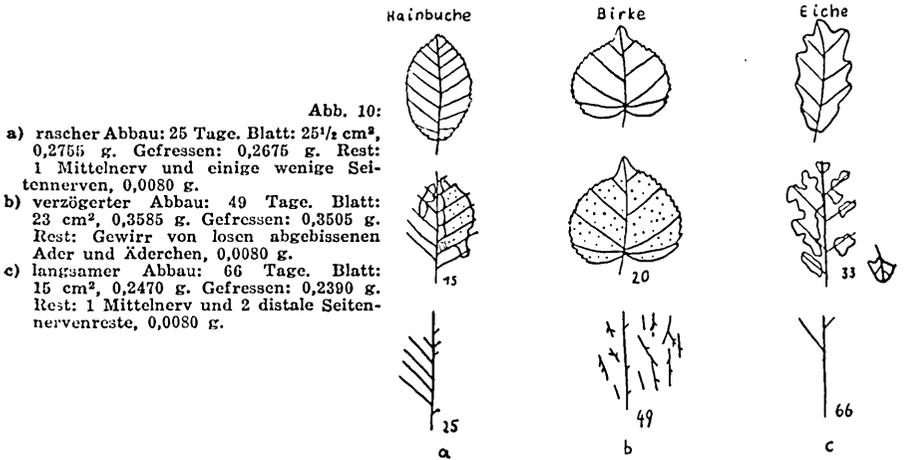


Abb. 10:

- a) rascher Abbau: 25 Tage. Blatt:  $25\frac{1}{2} \text{ cm}^2$ ,  $0,2755 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,2675 \text{ g}$ . Rest: 1 Mittelnerv und einige wenige Seitennerven,  $0,0080 \text{ g}$ .  
 b) verzögerter Abbau: 49 Tage. Blatt:  $23 \text{ cm}^2$ ,  $0,3585 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,3505 \text{ g}$ . Rest: Gewirr von losen abgeissenen Ader und Aderchen,  $0,0080 \text{ g}$ .  
 c) langsamer Abbau: 66 Tage. Blatt:  $15 \text{ cm}^2$ ,  $0,2470 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,2390 \text{ g}$ . Rest: 1 Mittelnerv und 2 distale Seitennervenreste,  $0,0080 \text{ g}$ .

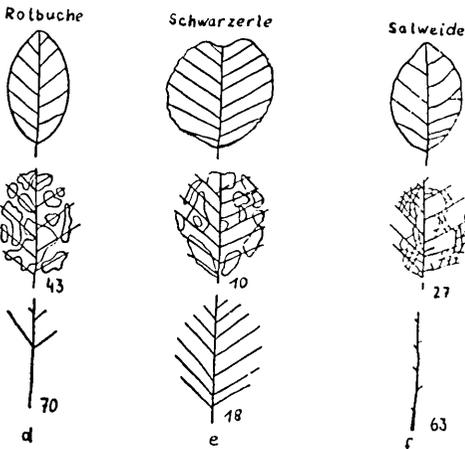
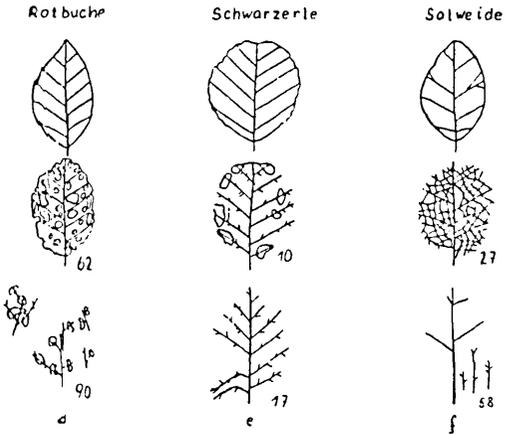
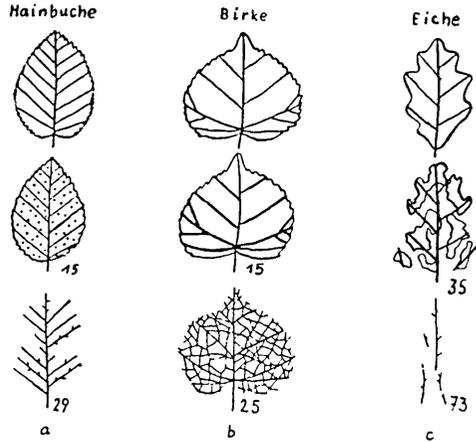


Abb. 11:

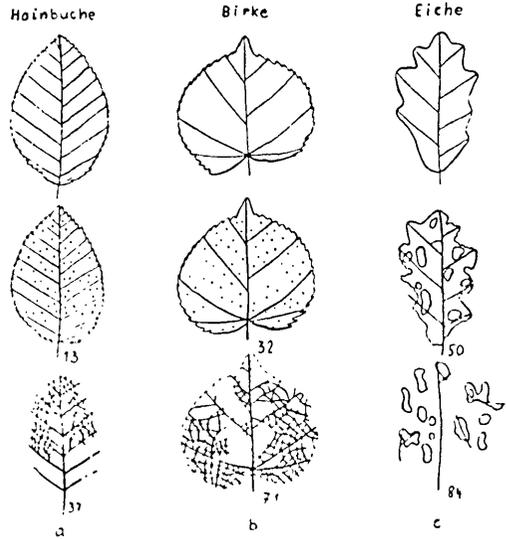
- d) langsamer Abbau: 70 Tage. Blatt:  $20 \text{ cm}^2$ ,  $0,1950 \text{ g}$ . Rest: 1 Mittelnerv, 3 Seitennerven,  $0,0060 \text{ g}$ .  
 e) rascher Abbau: 18 Tage. Blatt:  $19\frac{1}{4} \text{ cm}^2$ ,  $0,3800 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,3580 \text{ g}$ . Rest: 1 Mittelnerv, alle Seitennerven,  $0,0220 \text{ g}$ .  
 f) langsamer Abbau: 63 Tage. Blatt:  $20 \text{ cm}^2$ ,  $0,4250 \text{ g}$ . Gefressen:  $0,4110 \text{ g}$ . Rest: 1 stark angegriffener („entrindeter“) Mittelnerv,  $0,0140 \text{ g}$ .

- Abb. 12:**
- a) rascher Abbau: 29 Tage. Blatt:  $17\frac{1}{4}$  cm<sup>2</sup>, 0,1650 g. Gefressen: 0,1570 g. Rest: 1 Mittelnerv, die meisten Seitennerven, einige Nebenseitennerven (Unterschied zu *L. auricularial*), 0,0080 g.
  - b) rascher Abbau: 25 Tage; Blatt: 23 cm<sup>2</sup>, 0,2590 g. Rest: feines Nervennetz (feinste Äderchen herausgefressen), 0,0500 g.
  - c) langsamer Abbau: 73 Tage. Blatt:  $17\frac{1}{4}$  cm<sup>2</sup>, 0,2570 g. Gefressen: 0,2540 g. Rest: wenige Nervenreste, 0,0030 g.



- Abb. 13:**
- d) einigermaßen zufriedenstellender Abbau doch noch erreicht bei Verwendung von 16 Individuen. Sehr langsamer Abbau: (90 Tage). Blatt: 18 cm<sup>2</sup>, 0,1635 g. Gefressen: 0,1535 g. Rest: Hauptnerven in Verbindung mit kleinen Blattflächen, 0,0100 g.
  - e) rascher Abbau: 17 Tage. Blatt: 16 cm<sup>2</sup>, 0,2960 g. Gefressen: 0,2730 g. Rest: 1 Mittelnerv, alle Seitennerven, Nebenseitennervenreste (Unterschied zu *L. auricularia*), 0,0230 g.
  - f) langsamer Abbau: 58 Tage. Blatt:  $18\frac{1}{4}$  cm<sup>2</sup>, 0,3970 g. Gefressen: 0,3770 g. Rest: 1 stark „entrindeter“ Mittelnerv, spärliche Seitennervenreste, 0,0200 g.

- Abb. 14:**
- a) rascher Abbau: 37 Tage. Blatt: 28 cm<sup>2</sup>, 0,3010 g. Gefressen: 0,2610 g. Rest: feines Nervennetz (basale Seitennerven freistehend), 0,0400 g.
  - b) langsamer Abbau: 71 Tage. Blatt: 27 cm<sup>2</sup>, 0,3820 g. Gefressen: 0,3630 g. Rest: feines Nervennetz, dem die Hälfte der feinsten Nervenverbindungsfelder fehlt, 0,0190 g.
  - c) sehr langsamer Abbau, nach 84 Tagen völliger Stillstand. Blatt: 22 cm<sup>2</sup>, 0,2870 g. Gefressen: 0,2520 g. Rest: unvollständiger Abbau, Auflösung der Blattfläche in zahlreiche kleine Teilflächen, 0,0350 g.



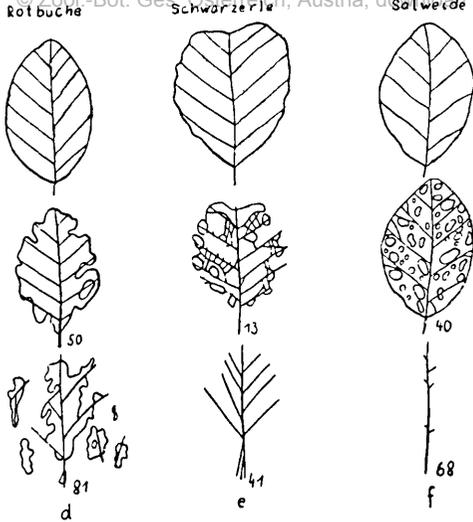


Abb. 15:

- d) sehr langsamer Abbau, nach 81 Tagen völliger Stillstand. Blatt: 17 cm<sup>2</sup>, 0,1870 g. Gefressen: 0,1050 g. Rest: unvollkommener Abbau, zahlreiche kleine Teilflächen mit einem Restgewicht von 0,0820 g.
- e) rascher Abbau: 41 Tage. Blatt: 30 1/2 cm<sup>2</sup>, 0,5850 g. Gefressen: 0,5570 g. Rest: stark angegriffener Mittelnerv, alle Seitennerven, 0,0280 g.
- f) langsamer Abbau: 68 Tage. Blatt: 25 cm<sup>2</sup>, 0,4470 g. Gefressen: 0,4300 g. Rest: nur der Mittelnerv, 0,0170 g.

- Abb. 16:
- a) rascher Abbau: 41 Tage. Blatt: 20 cm<sup>2</sup>, 0,1830 g. Gefressen: 0,1480 g. Rest: 1 Mittelnerv, einige Seitennerven, restliche fein gesiebte Blattflächen, 0,0350 g.
  - b) langsamer Abbau, nach 71 Tagen Stillstand. Blatt: 20 cm<sup>2</sup>, 0,3400 g. Gefressen: 0,1780 g. Rest: grob gesiebte Blattfläche mit stärkeren randlichen Fraßschäden, 0,1620 g.
  - c) sehr langsamer Abbau, nach 78 Tagen Stillstand. Blatt: 25 cm<sup>2</sup>, 0,3530 g. Gefressen: 0,0880 g. Rest: kompakte Blattfläche mit nur geringen Fraßschäden, 0,2650 g.

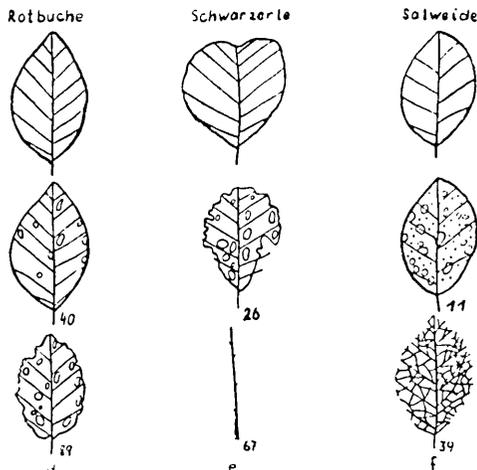
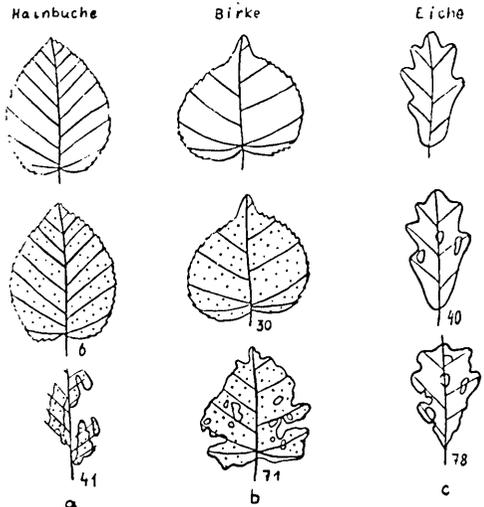


Abb. 17:

- d) sehr langsamer Abbau, nach 89 Tagen Stillstand. Blatt: 24 cm<sup>2</sup>, 0,2310 g. Gefressen: 0,0710 g. Rest: kompakte Blattfläche mit nur geringen Fraßschäden, 0,1600 g.
- e) langsamer, jedoch totaler Abbau: 67 Tage. Blatt: 17 cm<sup>2</sup>, 0,3090 g. Gefressen: 0,2980 g. Rest: Blattmittelnerv, 0,0110 g.
- f) rascher Abbau: 39 Tage. Blatt: 22 1/2 cm<sup>2</sup>, 0,4360 g. Gefressen: 0,3910 g. Rest: feines Nervennetz, 0,0450 g.

Wie aus den Abbildungen (4—17) hervorgeht, sind die Fraßbilder sowohl für die Blatt- als auch für die Tierarten charakteristisch. Z. T. gibt es häufig Ähnlichkeit, wie die Fraßbilder an Hainbuche und Birke, z. T. überraschende Unterschiede, wie z. B. zwischen *Limnaea auricularia* und *L. ovata*.

Wie genaue, tägliche Wägungen bei dieser Versuchsreihe zeigen, ist die Fraßmenge während der ersten Tage am stärksten. Solange das Blatt noch reichlich Nahrung bietet, erfolgt die Abnahme des Blattgewichtes mehr oder weniger gleichmäßig und es werden annähernd gleiche Mengen täglich gefressen. Sobald aber Nahrungsmangel eintritt, somit der in der Natur gegebene Nahrungsüberschuß fehlt, nimmt auch die Fraßintensität ab. Ist also ein großer Teil des Blattes bereits verzehrt oder stehen nur mehr restliche Fraßfelder zur Verfügung, so tritt das Tier in eine Art Hungerzustand ein. Die Tiere kriechen nun intensiv umher und es macht entschieden den Eindruck, daß es sich hier um ein Suchen von Nahrung handelt. Es ist anzunehmen, daß bei dem in der Natur vorhandenen Blatt-nahrungsüberschuß (bei abwechselnder Nahrung) täglich optimale Nahrungsaufnahme stattfindet und somit viel mehr Blattsubstanz umgesetzt wird. Reicht man zum Beispiel einer *Limnaea stagnalis* mehrere faulende Schwarzerlenblätter, so werden alle mit gleicher Aufzehrungstendenz ange-fressen und die Zerstörungen an den Blättern verlaufen täglich parallel. Es errechnet sich dann (bei Nahrungsüberschuß!) ein mehr oder weniger konstanter Fraßwert.

#### Zusammensetzung des Kotes.

*Asellus aquaticus*: Die Farbe und Zusammensetzung des Kotes unserer Wasserassel wird bedingt von der Art der aufgenommenen Nahrung, da die Auslaugung durch die Verdauungssäfte eine äußerst geringe ist. Bei Fütterung mit faulenden Schwarzerlen- und Hainbuchenblättern ist die Farbe intensiv dunkelgrün-schwarz. Die mikroskopische Untersuchung des Kotes ergibt eine fein zerriebene Zellmasse von gelbbraungrünlicher Farbe (durch Zersetzung der Chromatophorenfarbstoffe). Die Zusammenballungen stellen Umwandlungsprodukte der Zellinhalte, vermutlich Gerbstoffe, bzw. deren Oxydationsprodukte (Phlobaphene) dar. Holzfasern und Mineral-körner (Sand, Lehm von 5—25  $\mu$ ) durchsetzen die Zellmasse in bedeutender Menge. Mikroorganismen und deren Fortpflanzungskörper sind keine zu sehen. Die feine Zerreibung der gebotenen Nahrung (faulende Blätter von Scharzerle und Hainbuche) ist auf die schabende, sorgfältige, ins Kleine gehende Tätigkeit der Mundwerkzeuge zurückzuführen.

*Limnophilus flavicornis* (Larve): Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß bei *Limnophilus*larven im Vergleich zu den Wasserasseln eine bedeutend schlechtere Ausnützung der Schwarzerlen- und Hainbuchennahrung stattfindet. Im Kot, der fast ausschließlich in vollkommen lockerer Konsistenz („Häufchenkot“) abgegeben wird, finden sich große Gewebestücke, die aus Blattrippenresten und angrenzenden Parenchymfeldern bestehen und ein unversehrtes Aussehen zeigen. Ferner bemerkt man in

nicht unbedeutender Menge unverdaute Haarbüschel, stark aufgequollene Zellwände, und nur sehr spärlich zerriebene Zellkomplexe. Nur diese dürften den Verdauungssäften Zutritt gestatten, womit eine verdauende Wirkung auf diese beschränkt bleibt. Das ganze macht den Eindruck eines bei weitem schlechter verdauten Gewebes als bei den Asseln.

Bei den Süßwasserschnecken (*Limnaeen*, *Planorbien*, *Paludinen*) wird die Nahrung nach ihrer Aufnahme in den Darmkanal durch die Tätigkeit von Muskelmagen unter Zuhilfenahme von Steinchen zerrieben (C. HEIDERMANNS 1924). Durch dieses Reiben wird eine weitgehende Zerkleinerung der Nahrung erzielt, was eine bedeutend bessere Ausnutzung und Aufschließung der Nahrung zur Folge hat. Dies ergibt sich bei der mikroskopischen Betrachtung der einzelnen Exkrementballen und man gewinnt den Eindruck eines gut verdauten Blattgewebes. In diesem Zusammenhang mag auf helle und dünne Kotabschnitte hingewiesen werden, die zuweilen und besonders bei Eintreten von Nahrungsmangel abgesetzt werden. Es handelt sich hier teils um Schleimausscheidungen, teils um Quarzkörneraggregate. Die Ausnutzung der Nahrung steigt mit dem Steinengehalt des Kotes, was daraus hervorgeht, daß die helleren sandreicheren Kotproben bei mikroskopischer Betrachtung eine bedeutend besser ausgenützte und verdaute Zellmasse aufweisen als die dunkleren. Verschiedene, kleine Organismen werden mit der Nahrung aufgenommen und können lebend im Darminhalt festgestellt werden. An Algen wurden verzeichnet: *Oscillatoria* (Cyanophyceae), Diatomeen (vornehmlich *Navicula* und *Gomphonema*). Es sei in diesem Zusammenhang eine Arbeit von G. SCHMID (1934) erwähnt, worin berichtet wird, daß neben Bakterien auch kleinere Diatomeenarten und Cyanophyceen den Darmkanal größerer Planorbisstücke unversehrt passieren. Nur selten wird eine dieser Algen zerbissen und für die Ernährung nutzbar gemacht. Das gleiche beobachtete A. WILLER (1917) an Wasserasseln. Auch Grünalgensporen konnten festgestellt werden.

## Vergleich mit den in der freien Natur vorhandenen Abbauresten.

Mit den in den Laboratoriumsversuchen festgestellten Tatsachen stimmen nun auch die Beobachtungen im Freien überein. Zahlreiche Teichbegehungen bewiesen immer wieder, daß der totale Abbauvorgang nicht nur im Laboratorium, sondern auch in der freien Natur stattfindet.

### 2. Die Sekundärzersetzung.

Weiterverarbeitung des von den Primärzersettern gebildeten Kotes.

Durch die Tätigkeit der Primärzersetzer ist eine Materialumbildung eingetreten: Die organische Substanz liegt in Form von beträchtlichen Kotmengen vor, die für die Ernährung kotfressender Tiere (Sekundärzersetzer) von großer Bedeutung sind. Daneben sind es Zerfallsprodukte von

niedrigen Aufwuchspflanzen, gröbere Abfallreste zerbissener Blätter und feine Fraßreste (Mundabfall), die zusammen einen organischen Nahrungsdetritus bilden. Diese Nahrungsquelle wird entweder nochmals von Tieren, die schon bei den Primärzersettern genannt wurden, weiterverarbeitet oder dient bereits Sekundärzsetzern als Nahrung. Als weitere Nahrungsquelle ist auch der Larvenkot zu nennen, der besonders in raupenreichen Jahren von den Ufergehölzen in die Gewässer fällt (*Agelastica alni* u. a.). Auch der Kot der räuberisch lebenden Wassertiere darf nicht vergessen werden.

Je mehr die Exkrementballen durch die zersetzende Tätigkeit der Organismen verkleinert werden, umso eher sind die Bedingungen für die Bildung einer Feindetritusgyttja gegeben. Das Vorhandensein von Sekundärzsetzern wird wesentlich beeinflusst von der Anwesenheit primärzetzender Tiere. Gewässer mit reicher Besetzung durch Destruktoren I. Ordnung lassen mit Sicherheit auf das reichliche Vorhandensein sekundärzetzender Bodenorganismen schließen. So führt dieses harmonische Zusammenwirken zur Bildung von ganzen Abaugemeinschaften.

#### Kotabbau durch verschiedene Sekundärzersetzer: Impfversuche.

Zur genaueren Beobachtung des Ablaufes der Sekundärzersetzung wurden folgende Versuche angesetzt: In wassergefüllte Glasschalen (8 cm Durchmesser, 2 cm Höhe) kamen größere Kotmengen. Die mit Teichschlamm durchgeführte Impfung erfolgte so, daß dieser in kleinen Glasschälchen (3½ cm Durchmesser, 5 mm Höhe) in die größeren, bereits mit Kot gefüllten Schalen gestellt wurde.

Im einzelnen ergab sich folgende Versuchsanordnung:

1. Wasserasselkot (ca. 500—600 Ballen) mit Schlamm:
  - a) Vom Grunde des Rosenheinteiches aus einer 5—10 cm unter der Schlammoberfläche liegenden Schichte = „Tiefenschicht“.
  - b) Vom Grunde des Waltendorfer Tümpels aus der obersten Schichte des Bodenschlammes = „Oberflächenschicht“.
2. Wasserasselkot ohne Schlamm.
3. Trichopterenkot (*Limnophiluslarve*) mit Schlamm: (a und b wie bei Nr. 1).
4. Trichopterenkot ohne Schlamm.
5. *Limnaea*enkot mit Schlamm: (a und b wie bei Nr. 1).  
(ca. 50 gekrümmte Kotballen von etwa 7 mm Länge von *Limnaea stagnalis*, *L. ovata*, *L. auricularia* 1 : 1 : 1).
6. *Limnaea*enkot ohne Schlamm.

Alle Exkremente mit Ausnahme des Trichopterenkotes zeigten zu Versuchsbeginn feste Konturen. Die Tabellen 2 bis 6 zeigen die fortschreitende Zersetzung des geimpften Materials vom 2.—23. Versuchstag.

Tabelle 2 (= 2. Versuchstag).

a-Versuche	b-Versuche	nicht geimpften Kotmengen
In den Gefäßen 1 a, 3 a und 5 a ist keine Veränderung am Kot zu bemerken.	Der Oberflächenschlamm in den Gefäßen 1 b, 3 b und 5 b hat seine Bewohner entlassen. Eine Gruppe von Bodenorganismen ist bereits an der Aufarbeitung des Kotes tätig: Ostracoden: Es sind 2 dominierende Ostracodenarten festzustellen: Candona sp. Cyclopypris sp. Copepoden: Canthocamptus staphylinus (JURINE). (Diese Harpacticiden bohren sich unter heftiger Bewegung in die Kotballen hinein.) Cyclops (Eucyclops) serrulatus (FISCHER) *. (Weibchen mit Eiersäckchen.) Farblose Nematoden (von 0,4 mm Länge) umschlingen die Kotballen.	In den Gefäßen 2, 4 und 6 ist keine Veränderung am Kot zu bemerken.

\*) Nur durch Cyclops serrulatus (FISCHER) konnte Kotzersetzung festgestellt werden. Andere Cyclopsarten lassen den Kot vollkommen unberührt.

Zu Tab. 2: Die in den b)-Versuchen sofort auftretenden Sekundärzersetzer sind somit als aktive Stadien an der Schlammoberfläche des (Waltersdorfer-)Tümpels tätig gewesen.

Die Verhältnisse im Schlammschälchen sollen nur kurz gestreift werden, da sie nicht im direkten Zusammenhang zu den Untersuchungszielen stehen: Die Schlammoberfläche wird in wechselnder Anzahl (1 a, 1 b, 3 a, 3 b und 5 a, 5 b) von *Lumbriculus* und *Tubifex* besiedelt, wobei letzterer durch seine schwingenden Atembewegungen besonders hervorsticht. Durch Bildung von kraterförmigen Exkrementanhäufungen um ihre hinteren Körperenden bekommen nun auch diese Oligochäten eine gewisse Bedeutung hinsichtlich der Produktion von neuen Ernährungsquellen. So mußten auch diese in die Beobachtungen einbezogen werden.

Zu Tab. 3: Im Schlammschälchen sind in erster Linie Cyclops serrulatus und Canthocamptus staphylinus mit gleicher Intensität wie am Limnaen-, Assel- und Trichopterenkot an der Aufarbeitung des Lumbriculus- und Tubifexkotes beteiligt. Exkrementballen, die von ihnen ergriffen werden, brechen in der Mitte auseinander und werden auf diese Weise immer kleiner. Sie sind imstande, innerhalb weniger Tage von den genannten Oligochäten verlassene Exkrementhäufchen dem Schlamm Boden gleichzumachen. Durch diese Tätigkeit erlangen die beiden Tierformen größte Bedeutung für die allgemeinen Abbauvorgänge am Schlamm Boden.

Tabelle 3 (= 4. Versuchstag).

a-Versuche	b-Versuche	nicht geimpften Kotmengen
Keine Veränderung am Kot.	<p>1 b: Zahlreiche Asselkotballen sind korrodiert, von feinen Abbauprodukten umgeben oder liegen in der entstandenen Zerfallsmasse des Kotes.</p> <p>3 b: Der Trichopterenkot, der keine festen Konturen aufweist, wird heftig bewegt durch die in ihm wühlenden Kotzer-setzer.</p> <p>5 b: Hier ist der Abbau am weitesten fortgeschritten. Die Exkrementmasse von ca. 50 Kotwürstchen ist auf die Hälfte zusammengeschrumpft, d. h. der Kot wurde zur Hälfte aufgelöst. Der Rest liegt in der bei der Aufarbeitung des Kotes neu entstandenen dunklen Detritusmasse.</p>	Keine Veränderung am Kot.

Tabelle 4 (= 11. Versuchstag).

a-Versuche	b-Versuche	nicht geimpften Kotmengen
In den Gefäßen 1 a, 3 a und 5 a sind die ersten Chydorus sphaericus zu bemerken. Ihre Zahl vermehrt sich in den folgenden Tagen u. Wochen zusehends. — Noch keine Veränderung des Kotes.	<p>Als weiterer Sekundärzersetzer ist Dero limosa aufgetreten.</p> <p>1 b: Überwiegender Teil der Kotmasse aufgelöst. Ein Teil der Ostracoden ist in das Schlammhäuschen zurückgekehrt und „knabbert“ an Tubifexkot oder durchwühlt tiefere Schlamm-schichten.</p> <p>3 b: Die Tätigkeit der Bodenorganismen äußert sich hier in einer zunehmenden Verfeinerung der Kotbestandteile.</p> <p>5 b: Der Limnaeenkot bietet ein Bild totalen Abbaues: Kot vollständig aufgelöst.</p>	Außer der Beobachtung, daß einige Kotballen eine Aufhellung aufweisen, keine Veränderung des Kotes.

Zu Tab. 4: Das Auftreten von Chydorus sphaericus bei den a)-Versuchen (nicht den ungeimpften Parallelproben 2, 4, 6) und auch da erst nach einigen Tagen zeigt, daß die Tiere aus dem Impfschlamm aus der „Tiefenschicht“ stammen und dort als Dauerstadien ruhten.

Tabelle 5.

a-Versuche	b-Versuche	nicht geimpften Kotmengen
Chydorus sphaericus beginnt die Abbautätigkeit.	<p>Nun auch der Kot in 1 b und 3 b vollständig aufgelöst und zu einer Detritusmasse umgewandelt.</p> <p>In allen 3 Versuchsschalen hat der Kot infolge der Verwertung durch die Bodenorganismen eine Verminderung seines Volumens erfahren, indem er beträchtlich (auf <math>\frac{1}{4}</math> bis <math>\frac{1}{6}</math>) zusammenschrumpfte.</p>	Außer einer teilweisen Aufhellung keine Veränderung des Kotes.

Tabelle 6 (= 23. Versuchstag).

a-Versuche	b-Versuche	nicht geimpften Kotmengen
Das verstärkte Auftreten von <i>Chydorus sphaericus</i> ist von sichtbarem Einfluß: Sämtliche Kotballen sind von einem „Detritusschein“ (Korrosion) umgeben.	Die Weiterverarbeitung und Verfeinerung der bereits zersetzten Kotmassen nimmt ihren Fortgang. Das Hervortreten des schwarz (Kotnahrung!) imprägnierten Darms der Kotzer-setzer beweist ihre unveränderte Aktivität.	In 2 und 6: Keine Organismen, keine Veränderung des Kotes. In 4 hat sich der Kot auf 5 Häufchen lokalisiert. Zerteilt man diese, so findet man in ihnen <i>Nais elinguis</i> (dschn. 15/Häufchen), einige Harpacticiden im farblosen Copepodidstadium).

Zu Tab. 6: Die Ursache des plötzlichen, unvermuteten Auftretens von *Nais elinguis* und einiger Harpacticiden in 4 liegt in der weniger intensiven Zerkleinerung und Verdauung der Nahrung durch die Limnophiluslarven. Daher konnten sich Dauerstadien erhalten, die nun zu aktivem Leben erwachten.

Obige Versuche zeigten nun folgenden, weiteren Verlauf. Schon bei mangelnder Kotnahrung verringert sich die Aktivität der sekundärzersetzen Kleinkrebse. Ist nur mehr aufgearbeiteter Kotrückstand vorhanden, so trägt diese Verschlechterung der Lebensbedingungen zu einer sichtbaren Individuenverminderung bei, die sich auf alle Kleinkrebsarten in gleichem Maße erstreckt. Arten, die schon zu Versuchsbeginn nicht sehr zahlreich waren, wie *Candona sp.* und *Canthocamptus staphylinus*, sind nun nur mehr in wenigen Exemplaren vertreten. Zahlreiche *Cyclops serrulatus* liegen tot am Boden, die restlichen Cyclopsweibchen aber sind mit neuen Eiersäckchen ausgestattet. Den weitaus größten Anteil an der weiteren Verfeinerung des Kotrückstandes scheint *Dero limosa* zu besitzen, deren Zahl eher stieg und die sich weiter vermehren. Bei *Dero* dürfte es sich, zumindest im Falle der Jungtiere, um Destruktoren III. Grades handeln. Für diese Annahme spricht die Vermehrung von *Dero* nach erfolgter Kotzer-setzung.

Eine Untersuchung der a-Versuche läßt bei Vermehrung der *Chydorus sphaericus* eine fortschreitende Korrosion der Kotballen erkennen. Dieser Kleinkrebs löst, auf dem Kotballen sitzend, mit seinen heftig bewegten Beinpaaren feine Teilchen los. Der losgelöste Feindetritus, der nur zum Teil den Darmkanal passiert und dann feine Kotsubstanz darstellt, sinkt zu Boden und bildet einen „Hof“ um den Kot. Schließlich kommt es zu einer Verminderung von *Chydorus* bis auf einige wenige. Der Abbau schreitet aber fort und wird jetzt durchgeführt von zahlreichen *Nematoen*, die im korrodierten Kot wühlen.

Die Untersuchung der nicht geimpften Kotschalen ergibt keine Veränderung gegenüber der letzten Kontrolle.

Die mikroskopische Untersuchung der durch Zersetzung des Kotes entstandenen Masse ergibt folgendes:

Der in den b-Versuchen (1 b, 3 b, 5 b) erhaltene Zersetzungsrückstand ergibt bei makroskopischer Betrachtung die vollkommene Auflösung der ursprünglich fest geformten Exkreme von *Asellus aquaticus* (1 b) und *Limnaea stagnalis*, *ovata* und *auricularia* (5 b). Es bleibt ein äußerst feiner, strukturloser Schlamm zurück, dessen Farbe in 1 b und 3 b schwarzbraun, in 5 b gelblichbraun ist. Die mikroskopische Untersuchung dieses homogen erscheinenden Schlammes läßt deutliche Unterschiede erkennen:

- 1 b: Weniger fein verarbeitete Detritusmasse mit eingelagerten Gefäßbündelelementen gröberer Struktur: *F e i n detritus* von gröberer Konsistenz.
- 3 b: Das mikroskopische Bild entspricht der schlechten Ausnützung der Nahrung, bzw. des äußerst grob struktuierten Kotes der *Limnophilus*-larve. *Feindetritus* tritt zurück, dafür dominiert *G r o b d e t r i t u s* in Form von Gefäßbündelsträngen, Epidermishäutchen, Holzfasern, dunklen Schabeteilchen.
- 5 b: Feinst zerriebene Detritusmasse von hellbräunlichgrauer Farbe ohne Mineralkörner: *F e i n d e t r i t u s*. Es ist gröberes Material in unbedeutender Menge darin eingelagert, das von den Kotfressern nicht verwertet wurde.

Das wichtigste Ergebnis dieser Untersuchung liegt zweifellos in der Tatsache, daß die mikroskopische Betrachtung des Kotrückstandes eine Abstufung in bezug auf die Gründlichkeit der Verarbeitung bietet: Feinstdetritus (5 b) — gröberer Feindetritus (1 b) — Grobdetritus (3 b). Diese Abstufung entspricht ganz dem jeweiligen Strukturcharakter des Kotes.

Dem Zerteilen des Kotes folgt also eine intensive Verfeinerung, die umso gründlicher ist, je mehr Feinbestandteile im Kot enthalten sind und je länger (bis zu einem gewissen Zeitpunkt) die Sekundärzersetzer daran tätig sind. Größere Kotelemente (Gefäßbündel) sind infolge ihres ungeeigneten Nahrungscharakters von der Verfeinerung ausgeschlossen.

Ergänzend kann noch auf Grund dieser und anderer Versuche zur Tätigkeit der Sekundärzersetzer festgestellt werden: Der Abbau von Schneckenkot erfolgt deutlich rascher als der von Crustaceen. Im Wahlversuch wird auch Schneckenkot und der ebenfalls weiche Trichopterenkot dem Crustaceenkot vorgezogen.

#### K o t a b b a u d u r c h N e m a t o d e n .

Koprophage Nematoden erleichtern den Zersetzungsprozeß, indem sie durch ihre wühlende Tätigkeit eine Auflockerung des Kotes von innen her bewerkstelligen. Im freien Wasser sind sie nur vereinzelt zu finden. Vor ihrem Eindringen beginnen sie die feinen Kotballen zu umschlingen und weichere Stellen der Oberfläche zu benagen. Lockere Stellen erleichtern den Zugang ins Innere. Ein solches *a k t i v e s* Eindringen aus dem umgebenden Außenmedium scheint der Normalfall zu sein, doch ist es auch nicht ausgeschlossen, daß in vereinzelt Fällen Nematoden, bzw. ihre Dauerstadien

bei der Nahrungsaufnahme in den Darm und somit auf diese *passive* Art und Weise ins Innere des Kotballens gelangen.

Um weiteren Einblick in diese Vorgänge zu gewinnen, wurden folgende Versuche angesetzt: etwa 100 Kotballen von *Limnaea ovata*, die vom Grunde des Waltendorfer Tümpels stammten, wurden in einer Glasschale zugedeckt stehen gelassen. Bei Versuchsbeginn zeigten sie feste Konturen. Bereits nach 14 Tagen befand sich  $\frac{1}{3}$  der Kotmenge im Zerfallsstadium (Abb. 18 a), was sich durch reichliche Detritusbildung an der Kotperipherie anzeigt. Einige Kotballen ließen die ursprünglich gekrümmte Kotgestalt nicht mehr erkennen, sondern waren zu einer flaumigen Detritusmasse von lehmgelber Farbe umgewandelt worden (Endstadium). (Abb. 18 b). Zahlreiche farblose Nematoden von 1,3 mm Maximallänge bewegten sich kriechend und schwimmend zwischen den Kotmengen. Nach insgesamt 26 Tagen gab es keinen Kotballen mehr, der sich nicht im fortgeschrittenen Zerfallsstadium befand. Unter dem Mikroskop ließen sich meist 12 bis 15 und mehr Nematoden pro 3 mm-Kotstück nachweisen. In den folgenden Tagen und Wochen nahm der Zerfall seinen Fortgang, sodaß  $1\frac{1}{2}$  Monate nach Versuchsbeginn sämtliche Kotballen das beschriebene ganz lockere Aussehen des Endstadiums aufwiesen. Es erstreckte sich die Abbauzeit also maximal über 6 Wochen; in günstigen Einzelfällen aber war bereits nach 14 Tagen das Endstadium eingetreten. Zieht man nun in Betracht, daß im Freiland stets neue Einwanderungsmöglichkeiten gegeben sind, so kann mit einer relativ kurzen Kotalauflösungszeit gerechnet werden, vorausgesetzt, daß eine größere Zahl von „Kotnematoden“ im Bodenschlamm lebt.

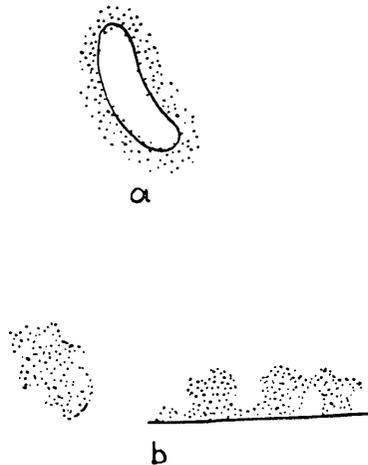


Abb. 18:  
a) Kotzersetzung durch Nematoden: nach 14 Tagen (mittleres Stadium).  
b) Von oben und seitlich, nach 4 Wochen (Endstadium) 5-fach vergrößert.

Es wurde schon anfangs darauf hingewiesen, daß eine Infektion des Kotes auch durch passive Aufnahme von Nematodendauerstadien bei der Nahrungsaufnahme stattfinden kann. Dazu wurde folgender Versuch angesetzt: Durch Verfüttern von sorgfältig gereinigten, faulenden Blättern (Schwarzerle, Hainbuche) an Wasserasseln, Trichopterenlarven und Schnecken (*Limnaea*, *Paludina*, *Planorbis*) kann Kot gewonnen werden, der mit Ausnahme von Bakterien keine Organismenkeime erkennen läßt. Solcher Kot blieb beim Stehenlassen stets unverändert. Kot, der dagegen im Aquarium abgenommen wurde, oder nach Verfüttern von nicht gereinigten, faulenden Blättern in Schälchen gesammelt wurde, der also natürlichen Verhältnissen entspricht, befand sich bereits nach 1 Monat im fortgeschrittenen Zerfallsstadium. Zahlreiche Nematoden durchbohren und lockern die Kotsubstanz nach allen Richtungen hin. Dabei ist für ihre Tätigkeit bezeichnend, daß sich durch diese Auflockerung und Schaffung von Hohlräumen, nicht zuletzt aber auch möglicherweise durch die Abscheidung ihrer Sekrete (WESENBERG-LUND, 1939, pag. 285) eine reiche Mikroflora aus bereits vorhandenen Keimen entwickelt. Hier seien genannt Fadenkolonien von Cyanophyceen (*Oscillatoria*), Grünalgen in fädiger Ausbildung (*Cladophora*) oder in inaktiven Sporenstadien, langsam sich bewegendes Diatomeen (*Navicula*). Ihre Anwesenheit ist nicht unbedeutend, da sie die Auflösungs- und Zersetzungsprozesse anregen und beschleunigen.

### *III. Die Beziehungen zwischen Primärzersettern und Sekundärzersettern.*

Daß sichtbare Beziehungen zwischen Primär- und Sekundärzersettern vorhanden sind, konnte zweifellos auf Grund von Versuchsergebnissen und der Beobachtungen im Freien festgestellt werden. Sie bilden zusammen jeweils die abbauende Lebensgemeinschaft des betreffenden Gewässers. In Gewässern mit günstigen Lebensbedingungen hat ein reichliches Auftreten einer primärzersetzenden Tierart ein ebensolches einer sekundärzersetzenden zur Folge. Nicht immer aber bleibt die Primärzersetzung auf einem Organismus beschränkt, vielmehr beobachtet man häufig eine Mehrzahl, wobei sich allerdings im Falle der primärzersetzenden Insektenlarven (Trichoptern, Chironomiden) eine zeitliche Gebundenheit ihres Auftretens ergibt. Auch die Sekundärzersetzer umfassen eine Anzahl von Arten, die, wie später gezeigt werden wird, nicht in beliebiger Vergesellschaftung vorkommen können, sondern in direkter Abhängigkeit zu bestimmten primärzersetzenden Tierarten stehen. Aus dem Folgeverhältnis beider Organismengruppen resultiert jeweils eine charakteristische, artbegrenzte Abbaugemeinschaft. Die Verteilung der Zersetzer I. und II. Grades auf die untersuchten Teiche und Tümpel geht aus Tabelle 7 hervor.

Tabelle 7.  
Gewässer der Umgebung Graz:

Waltendorfer „ovata-Tümpel“	Teich in Premstätten	Tümpel in Premstätten	Mr. Trost: Waldrandtümpel	Oberer Rosenheunteich
<i>Limnaea ovata</i> , Chironomidenlarven, <i>Dero limosa</i> .	<i>Limnaea stagnalis</i> ,	<i>Asellus aquat.</i> Chironomidenlarven	Chironomidenlarven	Trichopterenlarven, Chironomidenlarven, <i>Planorbis glaber</i>
<i>Canthocamptus staphylinus</i> , <i>Cyclops serrulatus</i> , <i>Candona</i> sp. <i>Cyclocypris</i> sp.	<i>Candona candida</i>	<i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Cyclocypris</i> sp.	<i>Canthocamptus staphylinus</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Candona</i> sp. <i>Cyclocypris</i> sp.	<i>Chydorus sphaericus</i>

Gewässer der Umgebung Gallspach:

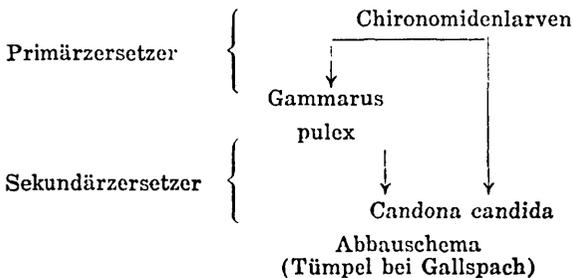
Teich bei St. Georgen	Weinberg-tümpel	Zehetholz-tümpel	Tümpel bei Hiering	Margareten-teich	Margareten-tümpel
Trichopterenlarven (Limnophilus), Chironomidenlarven	<i>Limnaea ovata</i>	Trichopterenlarven, <i>Limnaea ovata</i>	Chironomidenlarven, <i>Gammarus pulex</i>	Trichopterenlarven (Limnophilus), Chironomidenlarven, <i>Gammarus pulex</i>	Chironomidenlarven
Ostracoden <i>Cypria ophthalmica</i>	Ostracoden <i>Cypria ophthalmica</i>	Ostracoden	<i>Candona candida</i>	Ostracoden <i>Candona candida</i>	Ostracoden <i>Cypria ophthalmica</i>

Dort, wo Schneckenexkremeute wie Misthäufchen unter den Pflanzen liegen, entdeckt man viele Kleinkrebse bei ihrer zersetzenden Tätigkeit.

Der Kot von Chironomidenlarven wirkt wie ein aktivierender und anlockender Dünger:

1. Am Grunde des „Maria Troster Waldrandtümpels“ bauen die Chironomidenlarven an Stellen günstiger Substratbildung in kolonieartiger Anordnung zentimeterlange Röhren, die Sammelorte von sekundärzersetzenden Organismen (*Candona*, *Canthocamptus*, *Chydorus*) sind. Mit der Lupe kann man sehen, wie diese den Kot der Chironomidenlarven fressen. Zwischen dem Röhrensystem finden sich auch einige hyaline Nematoden, die, da sie auch im Kot selbst gefunden werden, an der Kotdestruktion maßgeblich beteiligt sind.

2. Im Schlamm des „Premstätter Teiches“ findet sich *Candona candida*. Besonders viele sind um die Turmbauten der Chironomidenlarven geschaart. Sie fressen auch den Kot von *Lumbriculus* und *Tubifex*, die hier zahlreich den Schlamm Boden bewohnen.
3. Am Ostufer des „St. Georgener Teiches“ hat der Westwind große Mengen von Schwarzerlenlaub angeschwemmt. Der hier gebildete Schlamm, der von größerem Zersetzungsmaterial des faulenden Schwarzerlenlaubes reichlich durchsetzt ist (Laubgyttja, Ufergyttja), wird bewohnt von Chironomidenlarven. Der Schlamm Boden wird aber auch belebt von Ostracoden, die sich mit besonderer Vorliebe in den Chironomidenröhren, und zwar am kiemen- und aftertragenden Körperende der roten Larven aufhalten, wo sie ein kotführender Wasserstrom umgibt. Am Vorderende der Larve hingegen sieht man nie Ostracoden. Macht die Chironomidenlarve in ihrer Wohnröhre eine Kehrtwendung, so ziehen sich die Ostracoden von ihrem Kopfende schleunigst zurück. Beim Aufsuchen des Körperendes reagieren die Ostracoden positiv rheotaktisch. Die von Löchern übersäte Schlammoberfläche beweist den lebensaktiven Charakter des dortigen Substrats; die Löcher entstehen durch das ständige Eindringen und Austreten der Ostracoden, die den Schlamm mehrere Dezimeter tief auf Suche nach Nahrung durchdringen.
4. Eine interessante Abbaugemeinschaft ist in einem Tümpel bei Gallsbach (Ortschaft Hierung) an der Aufarbeitung der organischen Substanzen tätig. Der Abbau der Blätter (Schwarzerle, Eiche) wird ohne Zweifel durch *Gammarus pulex* eingeleitet. Die Hauptaufgabe der Blattdestruktion fällt aber den Chironomidenlarven zu, die in ungeheuren Mengen den Boden dieses Tümpels bewohnen. Als Sekundärzersetzer findet *Candona candida* vorteilhafte Existenzbedingungen. Soweit die angestellten Versuche es überblicken lassen, ist das gegenseitige Verhältnis dieser 3 Tierformen ein sehr enges: *Candona* verarbeitet nicht nur den Kot der Chironomidenlarven, sondern auch den der Gammariden. Letztere nehmen, wie bereits früher schon erwähnt, insofern eine Zwischenstellung ein, als sie auch den Kot der Chironomidenlarven als Nahrung betrachten und in relativ kurzer Zeit auflösen. Für den Abbau der Chironomidenröhren sorgen *Candona* und *Gammarus pulex*. Dieses Zusammenwirken hat zur Bildung eines 3-gliedrigen Abbausystems geführt (siehe nachstehendes Abbau-schema!).



Hinsichtlich des Abbaues der Chironomidenröhren durch Candona wäre dem noch hinzuzufügen, daß die unbewohnten zuerst angegriffen werden; erst wenn diese zu Feindetritus aufgelöst sind, werden auch bewohnte angegriffen. Die Larven sieht man dann bald ihre Wohnröhren verlassen.

2. Die oberflächliche Schichte des Schlammes ist das bevorzugte Gebiet des Aufenthaltes der Sekundärzersetzer (lebensaktive Schichte, b-Versuche). Tiefere Lagen enthalten nur mehr Fortpflanzungskeime a-Versuche).
3. Die festgestellten Sekundärzersetzer zeigen im Laufe des fortschreitenden Kotzersetzungsprozesses zeitliche Aufeinanderfolgen ihrer aktiven Lebensphasen. Solange der Kot als solcher noch deutlich erkennbar ist, legen die Kleinkrebse höhere Aktivität an den Tag. Zu einem späteren Zeitpunkt sind es Dero und Nematoden, die die Kotzersetzung weiterführen.

### Zusammenfassung:

Es wurde die Zersetzung von Fallaub verschiedener Bäume am Grund stehender Gewässer der Umgebung von Graz untersucht. Dabei ergab sich, daß die einzelnen Blattsorten von den gleichen Tierarten in verschiedenem Maße angenommen werden. Hierbei dürfte die mechanische Beschaffenheit die Hauptrolle spielen. „Harte“ Blätter, wie Eichen-Buchenblätter und Fichtennadeln werden nur bei Mangel an anderer Nahrung angenommen. Ebenso werden die weichen Blatteile zuerst gefressen und erst bei Mangel an solchen die Blattrippen angenommen. Das frische Fallaub wird von einer bestimmten Organismengruppe, den „Primärzsetzern“ angegriffen. Hieher gehören Wasserasseln, Amphipoden, Trichopteren- und Chironomidenlarven und Schnecken.

Das Ergebnis der Tätigkeit der Primärzersetzer, Mundabfall und Losung, wird von einer Gruppe anderer Organismen, „Sekundärzsetzern“ weiter verarbeitet. Hieher gehören vorwiegend Kleinkrebse (Phyllopoden, Copepoden und Ostracoden). Obwohl am Primärabbau mehrere Organismen beteiligt sein können, sind Primär- und Sekundärzersetzer nicht uneingeschränkt miteinander kombinierbar und man trifft in der freien Natur jeweils bestimmte Kombinationen von Organismen an.

### Literaturverzeichnis.

- Abkürzungen: I.R.H.: Intern. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. A.f.H.: Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde.
- ALM, G., 1916. Faunistische und biologische Untersuchungen im See Hjälmaren. Archiv für Zoologi, Bd. 10. Stockholm.
- ALSTERBERG, G., 1924. Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. A.f.H. 15.
- 1930 a. Wichtige Züge in der Biologie der Süßwassergastropoden. Lund
- 1930 b. Die thermischen und chemischen Ausgleiche in den Seen zwischen Boden und Wasserkontakt sowie ihre biologische Bedeutung. I. R. H. 24.

- ANKEL, W. E., 1938. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. Verh. dtsh. zool. Ges.
- BICK, H., 1959. Gammarus pulex fossarum als Fallaubzersetzer. Z. f. Fischerei u. Hilfswissensch.: 8, 635—638.
- BLAZKA, Fr. de P., 1896. Die Molluskenfauna der Elbetümpel. Z. Anz. XIX.
- BRANDT, A. v., 1935. Hydrographische Untersuchungen an kleinen Waldgewässern unter besonderer Berücksichtigung der jahreszeitlichen Schwankungen. 57. Bericht d. Westpreuß. Bot.-Zool. Vereins, Danzig.
- 1941. Bestimmung der Zelluloseabbaufähigkeit natürlicher Gewässer. Zbl. Bakteriolog. II 103.
- COOK, P. M., 1949. A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.). Proceedings of the Malacological Society of London, Vol. 27, part. 6.
- CORI, C. J., 1924. Der Schlammsauger. Zschr. f. wiss. Mikroskopie u. Technik, Bd. 41.
- DECKSBACH, N. K., 1939. Vertikale Verteilung der Bodenfauna im Tiefensegment einiger bei Moskau gelegener Gewässer. Bull. Soc. Natural. Moscou, N. F. 48/4.
- EKMAN, Sven, 1915. Die Bodenfauna des Vättern. I.R.H. 7.
- 1917. Allgemeine Bemerkungen über die Tiefenfauna. I.R.H.
- FEHLMANN, J. W., 1911. Die Tiefenfauna des Luganer Sees. I.R.H., IV. Serie, Biol. Suppl.
- u. MINDER, L., 1920. Beitrag zum Problem der Sedimentbildung und Besiedelung im Zürichsee. Basel 1920.
- FOREL, A. F., 1878. Faunistische Studien in den Süßwasserseen der Schweiz. Zeitschr. f. wiss. Z. 30.
- FRIC u. VAVRA, 1901. Untersuchungen des Elbflusses und seiner Altwässer. Arch. f. Lds. Durchforsch. Rivnac, Prag.
- FRÖMMING, E., 1931. Beiträge zur Biologie unserer Süßwasserschnecken. Wchschr. f. Aug.- u. Terr.-Kunde 38 (Nr. 5, 9, 13, 15, 24, 32, 42, 47, 52).
- 1934 a. Zur Vermehrung von *Radix ovata* Drap. I.R.H. 31.
- 1934 b. Sind behaarte Pflanzen vor Schneckenfraß geschützt? A. f. Molluskenk. 66.
- 1935 a. Über die Lebensweise der *Stagnicola palustris* Müll. und ihre Beziehungen zur Umwelt. I.R.H. 32.
- 1935 b. Über das Verhalten unserer Süßwasserschnecken gegenüber den Pflanzen ihres Wohngewässers. Das Aquarium 9.
- 1937. Über die Ernährung unserer Schlammschnecken. I.R.H. 34.
- 1938. Untersuchungen über den Einfluß der Härte des Wohngewässers auf das Vorkommen unserer Süßwasser-Mollusken. I.R.H. 36.
- 1940. Beiträge zur Lebensweise unserer Sumpfdeckelschnecke *Viviparus viviparus*. I.R.H. 40.
- GAMS, H., 1921. Übersicht der organogenen Sedimente nach biologischen Gesichtspunkten. Naturwiss. Wochenschr. N. F. 20.
- GROTE, A., 1934. Über den Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffhaushalt, den benthal-faunistischen Besiedlungsverhältnissen und der Typenzugehörigkeit der Seen. I.R.H. 31.
- GÜCKEL, H., 1935. Untersuchungen über Bodentiere (Chironomiden) aus schlesischen Karpfenteichen. Fischerei-Zeitg. 38.
- HEIDERMANN, C., 1924. Über den Muskelmagen der Süßwasserlungenschnecken. Zool. Jb. 41, allgem. Abt.
- IMHOF, O., 1883. Pelagische Fauna und Tiefseefauna der Savoyerseen. Z. Anz., Jg. VI.
- 1885. Faunistische Studien in 18 kleineren und größeren Süßwasserbecken. Sitz.-Ber. d. Wr. Akad. d. Wiss. 91.
- 1888. Fauna der Süßwasserbecken. Z. Anz. XI.
- JAECKEL II, S., 1936. Zur Ökologie der Schnecken des Darsees. Arch. f. Molluskenk. 68.

- JÄRNEFELT, H., 1921. Untersuchungen über die Fische und ihre Nahrung im Tuusulasee. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 52, Nr. 1.
- KAULBERSZ, G. J. v., 1913. Biologische Studien an *Asellus aquaticus*. Zool. Jb. 33, allgem. Abt.
- KREUZER, R., 1940. Limnologisch-ökologische Untersuchungen an holstein. Kleingewässern. A.f.H. 10.
- KUBIENA, W., 1953. Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. E. Enke, Stuttgart.
- KÜHNELT, W., 1950. Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt, Verlag Herold, Wien.
- 1960. Zum Stand der Erforschung der Bodentierwelt. Forschungen und Fortschritte 34.
- 1961. Soil Biology, Faber & Faber, London.
- LEHMANN, C., 1935. Prod. biologische Untersuchungen an Karpfenteichen. I.R.H. 32.
- LENZ, Fr., 1921. Schlammsschichtung in Binnenseen. Die Naturwissenschaften IX.
- 1925. Chironomidenlarven und Sectypenlehre. Die Naturwissenschaften XIII.
- 1931. Untersuchungen über die Vertikalverteilung der Bodenfauna im Tiefensegment von Seen. Verh. Intern. Ver. theor. u. angew. Limn. 5/1.
- LUNDBECK, J., 1930. Die Bodenbevölkerung im Baltischen und im Alpensee. Die Naturwissenschaften 1930.
- LUNDQUIST, G., 1927. Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. Die Binnengew. 2, Stuttgart.
- MICOLETZKY, H., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Ufer- und Grundfauna einiger Seen Salzburgs. Z. Jb. Syst. 33.
- MRAZEK, A., 1913. Beiträge zur Naturgeschichte von *Lumbriculus*. Sber. kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag.
- NORDQUIST, O., 1887. Die pelagische und Tiefseefauna der größeren finnischen Seen. Z. Anz., Jg. X.
- OHLE, W., 1938. Die Bedeutung der Austauschvorgänge zwischen Schlamm und Wasser für den Stoffkreislauf der Gewässer. „Vom Wasser“ 13.
- PACAUD, A., 1939. Über Beziehungen der Cladoceren zu ihrer Umwelt. Bull. biol. France Belg., Suppl. 25.
- PESTA, O., 1937. Studien über Tümpelgewässer der Ostalpen. Sb. Ak. Wiss. Wien (I), 146.
- PICHLER, W., 1939. Der Riedelteich bei Leoben. Mitt. d. Naturwiss. Vereines für Stmk., Bd. 75.
- POINTNER, H., 1913. Die Oligochätenfauna der Gewässer von Graz und Umgebung. Mitt. d. Naturwiss. Vereines f. Stmk. 49.
- SCHMID, G., 1934. Verhalten von *Planorbis* zu Purpurbakterien. Arch. Moll.-Kde., Jg. LXVI.
- SCHNEIDER, J., 1905. Untersuchungen über die Tiefseefauna des Bieler Sees mit bes. Berücksichtigung der Biologie der Dipterenlarven der Grundfauna. Diss. Bern 1905.
- SEKERA, E., 1907. Zur Biologie einiger Wiesentümpel. A.f.H. 2.
- SOLOWIEW, M., 1924. Über die Rolle der *Tubifex* in der Schlammherzeugung. I.R.H. 12.
- VALLE, K. J., 1927/28. Ökologisch-limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-See. Acta Zool. Fennica 2 (1927), 4 (1928).
- VORNATSCHEK, J., 1938. Faunistische Untersuchungen des Lusthauswassers im Wiener Prater. I.R.H. 37.
- WAGNER, P. v., 1916. Zur Ökologie der *Tubifex* und *Lumbriculus*. Zool. Jb., Abt. Syst., 23.
- WASMUND, C., 1930. Lakustrische Unterwasserböden. Handbuch d. Bodenlehre, herausgeg. von E. Blank, Bd. 5, Berlin.

- WASMUND, E., 1930. Bitumen, Sapropel und Gyttja. Geol. Föreningens i Stockholm Förhandlingar 1930.
- WELTNER, W., 1905. Über den Tiefenschlamm, das See-Erz und über Kalkstein-aushöhlungen im Madüsee. Arch. f. Naturg. 71.
- WESENBERG-LUND, C., 1939. Biologie der Süßwassertiere.  
— 1943. Biologie der Süßwasserinsekten.
- WIEDERSHEIM, R., 1879. Zur Biologie von *Limnaea auricularia*. Zool. Anz., 2.
- WILLER, A., 1913. Zur Frage der Giftigkeit der Schlammsschnecke (*Limnaea stagnalis*). Z. Fischerei 16, H. 2.  
— 1922. Nahrungsuntersuchungen bei niedrigen Wassertieren, III, Z. Fischerei 21.
- WOTZEL, Fr., 1939. Zoologische Beobachtungen aus dem Gebiete der Wundschuher Teiche. Mitt. Naturwiss. Vereines f. Stmk., Bd. 75.
- WUNDER, W., 1935. Untersuchungen über die Anwendung der Gründüngung in der Karpfenteichwirtschaft. Fischereiztg., Neudamm, 38, H. 36.  
— 1936 a. Die Chironomidenlarven in der Uferzone und an den weichen Wasserpflanzen im Karpfenteich. Z. Fischerei 34.  
— 1936 b. Die Bedeutung der Chironomidenlarven für die Gründüngung in den Karpfenteichen. Z. Fischerei 34.  
— 1936 c. Wie kann der Teichwirt die Naturnahrung im Karpfenteich steigern? Fischereizeitung 39, H. 11.  
— 1938. Teichforschung in Schlesien. Biologe 7, H. 7.  
— 1939. Teichforschung in Oberschlesien. Forschgs.Dienst 8.
- WUNDSCH, H., 1921. Beiträge zur Frage nach dem Einfluß von Temperatur und Ernährung auf die quantitative Entwicklung von Süßwasserorganismen. Zool. Jb. 38, Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol.  
— 1930. Ausscheidungen der Wasserschnecke *Limnaea peregra* (Müll.) als raschwirkendes Fischgift. Z. Fischerei 28.
- ZSCHOKKE, F., 1906. Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. A.f.H. II.  
— 1911. Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Leipzig.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1962

Band/Volume: [101-102](#)

Autor(en)/Author(s): Dölling Ludwig

Artikel/Article: [Der Anteil der Tierwelt an der Bildung von Unterwasserböden. 50-85](#)