Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Kiel 1977 (1978):

# Zeitpläne limnischer Gammariden unter naturnahen Bedingungen*

Meertinus Meijering und Werner Teichmann

Couples of *Gammarus fossarum* KOCH were kept in cages, which were exposed in undisturbed woodland tributaries of the Schlitzerland and in experimental channels fed by polluted water of the river Schlitz. The duration of instars of reproducing ♀♀ was found to be quite similar in both the polluted and the unpolluted water. In comparison to *Gammarus* kept under constant conditions in the laboratory, those kept in a natural environment showed a markedly higher moulting frequency in the lower and medial range of temperature, which is mainly induced by varying temperatures. In woodland tributaries most of the reproductive instars occur at medial temperatures; only a few ♀♀ reproduce, when the average temperature during an instar is lower than 6°C, and this only happens in the early spring. The moulting frequency of *G. fossarum*-♀♀ proved to be quite similar to that of other limnic *Gammarus*-species, i.e. *G. pulex* and *G. roeselii*. Some marine species, on the other hand, were found to be quicker, since their instars were shorter even in the higher range of temperatures.

## 1. Einleitung

Die Untersuchung tierischer Zeitpläne in aquatischen Lebensräumen wird seit langem mit dem Ziel betrieben, Beiträge zu leisten zur Frage der Kausalität von Verbreitungsmustern verschiedener Arten, zur interspezifischen Konkurrenz oder auch zu Bestandsschwankungen in Populationen, letzteres besonders im Rahmen produktionsbiologischer Arbeiten. Diese Untersuchungen fanden vorwiegend in Laboratorien statt (Lit. siehe MEIJERING 1972a). Inzwischen liegen auch Ergebnisse aus dem Freiland, vorwiegend an Cladoceren vor (MEIJERING 1972b, 1975), weiterhin aber auch solche an Gammariden in Fließgewässern (KOCH-KALLNBACH u. MEIJERING 1977). Sie folgen auf Laboruntersuchungen an marinen und limnischen Arten der Gattung *Gammarus*, deren Gegenstand u.a. die Geschwindigkeit der Embryonal- und Jugendentwicklung, die Intensität der Respiration, die Höhe der Herzfrequenz und die Frequenz der Häutungen unter verschiedenen Milieubedingungen war (CLEMENS 1950, KINNE 1953, 1959, 1960, 1961, PINKSTER et al. 1977, ROUX 1971, 1975, C. ROUX 1972, STEELE u. STEELE 1969, 1973, 1975). Inwieweit nun die unter konstanten Laborbedingungen gemessenen Stoffwechselintensitäten und Entwicklungsgeschwindigkeiten für die Verhältnisse im Freiland repräsentativ sind, blieb offen und erschien zunehmend unsicher, als ROUX (1975) nachwies, daß um einen Mittelwert von 10°C schwankende Temperaturen die Zeit des Häutungsintervalls bei ♀♀ von *G. pulex* und *G. fossarum* merklich verkürzten gegenüber derjenigen von bei konstanter Temperatur von 10°C gehaltenen Versuchstieren. Die von ROUX (1975) bei schwankender Temperatur gehaltenen ♀♀ von *G. pulex* stimmten in ihren Stadienlängen stärker mit *G. pulex*-♀♀ überein, die von KOCH-KALLNBACH u. MEIJERING (1977) unter den naturnahen Bedingungen des Schlitzer Fließwasserlabors (ILLIES et al. 1974) untersucht wurden.

Es sollte nun an einem größeren Material geprüft werden, welche Zeitpläne sich bei dem in Mittelgebirgsbächen bedeutsamen *G. fossarum* ergeben unter mehr oder weniger ungestörten Bedingungen in Waldbächen des Schlitzerlandes, in denen außer *G. fossarum* auch *G. pulex* vorkommt, und in dem von der mesosaproben Schlitz durchflossenen Fließwasserlabor der Schlitzer Flußstation, vor dem bis vor wenigen Jahren *G. roeselii*, *G. pulex* und *G. fossarum* heimisch waren (MEIJERING 1971). Dabei sollten sich die Erhebungen über mindestens eine vollständige Reproduktionsperiode hinziehen.

## 2. Material und Methode

Die Untersuchungen im Schlitzer Fließwasserlabor erstreckten sich von Juli 1975 bis Juni 1977. Da *G. fossarum* infolge teilweise völligen Sauerstoffverlustes in der Schlitz dort in den letzten etwa 5 Jahren verschwand, mußte als Versuchsmaterial *Gammarus fossarum* (KOCH 1835) aus dem Schlitzerländer Sengelbach (MEIJERING 1971) verwendet werden. Die Tiere wurden jeweils mehrere Monate lang in mit Müller-Gaze bespannten Schiffchen in den mit dem Wasser der Schlitz durchströmten Fließwasserrinnen voradaptiert. Organischer Detritus, der aus der Schlitz eingetragen wurde, diente den Tieren als Nahrung, die durch Zugabe von Erlenlaub ergänzt wurde. Aus diesen Hälterungsgefäßen wurden Pärchen aussortiert, die eine Präkopula eingegangen waren. Sie wurden dann in bereits früher beschriebenen (KOCH-KALLNBACH u. MEIJERING 1977) Hostalendosen isoliert und darin bis zum Tode des Weibchens gehalten. Starb ein Männchen vorzeitig, so wurde es umgehend ersetzt.

*) Schlitzer produktionsbiologische Studien (30)

Die Hostalendosen hatten eine Grundfläche von 9 x 9 cm, auf der sich Detritus und Sand ansammelte, sie erhielten einen Stein aus dem Flußbett der Schlitz als Deckung und ein Erlenblatt als zusätzliche Nahrung. Durch die aus Edelstahl-Gaze bestehenden strömungsexponierten Wände hatte das Wasser der Schlitz freien Zutritt. Diese Siebe wurden bei den täglichen Kontrollen gereinigt, bei denen dann gleichzeitig etwaige Häutungen, Eiablagen, die Bildung oder Auflösung von Präkopula-Pärchen und etwaiges Absterben von Tieren registriert wurde. Auf diese Weise wurden im Laufe von 2 Jahren 753 Pärchen gehalten.

Zur Vermeidung der in den letzten Jahren sich häufenden extremen Sauerstoffverluste in der Schlitz wird in der Zeit von Mai bis Oktober eine Belüftung vorgenommen, die das Wasser vor Eintritt in die Rinnen mit Sauerstoff anreichert. Sie bewirkt, daß der $O_2$-Gehalt im Sommer nur selten unter 4 und überhaupt nicht unter 2 mg/l absinkt. Weitere Einzelheiten zum Chemismus der Schlitz sollen anderenorts mitgeteilt werden.

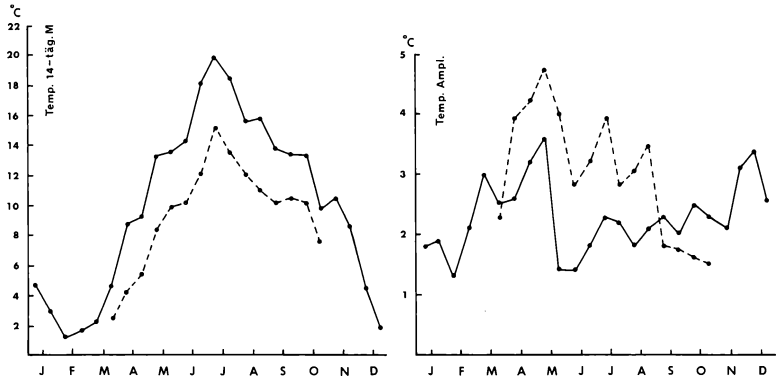


Abb. 1: Temperaturen in Mittelwerten aus Maxima und Minima von jeweils 14 Tagen (links) in der Schlitz (ausgezogene Linie) und 4 Waldbächen (gebrochene Linie) sowie die entsprechenden Amplituden der Temperaturschwankungen (rechts) als Differenzen der mittleren Maxima und Minima in den gleichen Gewässern im Jahre 1976.

Nach der gleichen Methode wurden in der Zeit vom März bis Oktober 1976 Pärchen von *G. fossarum* in 4 Schlitzerländer Bächen gehältert, und zwar im Rodenbach, dem Trossbach, dem Rimbach und dem Eisenbach, über deren *Gammarus*-Populationen bereits früher berichtet wurde (MEIJERING 1971). In diesen Bächen liegt der Sauerstoffgehalt ganzjährig nahe dem Sättigungswert. Ebenso wie im Fließwasserlabor wurde die Temperatur dieser Bäche ständig mitgeschrieben. Die 14-tägigen Mittel der Temperatur wurden für die 4 Bäche zusammengefaßt und sind in Abb. 1 aufgetragen, zusammen mit den entsprechenden Werten der Schlitz im Fließwasserlabor. Abb. 1 enthält weiter die Amplituden der Temperaturschwankungen als Differenzen der mittleren Maxima und Minima für jeweils 14 Tage im Jahre 1976. Seiner Lage am Potamal entsprechend sind die Temperaturen im Fließwasserlabor im Mittel höher als im Rhithral der Bäche, wogegen in den Bächen die Temperaturschwankungen diejenigen der Schlitz deutlich übersteigen. Alle in den genannten Bächen gehälterten Gammariden wurden dem Rimbach entnommen. Die Zahl der *G. fossarum*-Pärchen betrug 91.

Die Sterblichkeit der Versuchstiere lag in den Bächen ähnlich früheren Erfahrungswerten (MEIJERING et al. 1974); in dem belasteten Wasser der Schlitz war sie jedoch stark erhöht. Abb. 2 enthält Überlebenskurven beider Gruppen von Versuchstieren, und zwar nur der ♀♀. Die Überlebenszeit wurde nach der Anzahl der unter den Versuchsbedingungen absolvierten Häutungsstadien gemessen. Die Bezugstemperatur wurde nach KINNE (1959) jeweils als Mittel aller Tagesmaxima und -minima der Temperatur im Zeitraum des betreffenden Häutungsstadiums gerechnet. Für die Regressionsanalyse der Häutungsstadiendauer in ihrer Abhängigkeit von der Bezugstemperatur wurde die geometrische Regressionsgleichung $y = ax^b$ angewendet.

Es wurden Stadien von adulten ♂♂ und ♀♀ innerhalb und außerhalb der Reproduktionsperiode vermessen. Hier soll zunächst nur auf die für die Produktionsbiologie von *Gammarus* wichtigsten Stadien, nämlich diejenigen reproduzierender ♀♀ eingegangen werden. Es handelt sich also um Stadien, an deren Beginn eine Oviposition erfolgte. Kenntnisse über die Frequenz dieser Stadien erlauben zugleich Aussagen über die Frequenz der Eiablagen.

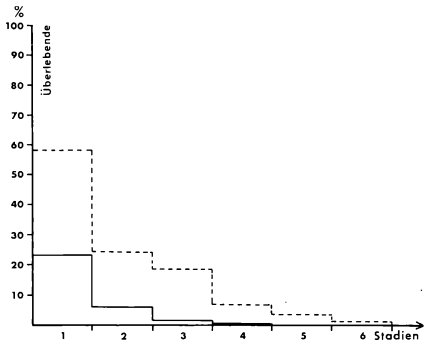


Abb. 2: Überlebenskurven von *G. fossarum*-♀♀ bei Hälterung in Waldbächen (gebrochene Linie) und der Schlitz (ausgezogene Linie) gemessen in Häutungsstadien adulter Tiere.

## 3. Ergebnisse

In Abb. 3 sind die im Fließwasserlabor ermittelten Stadienlängen gegenüber einer Skala der Bezugstemperaturen eingetragen. Die Regressionskurve hat die Formel $y = 535.4x^{-1,141}$, der Korrelationskoeffizient beträgt 0.95 und der Standardschätzfehler 0.13. Manche Meßpunkte, deren Gesamtzahl sich auf 236 belief, stehen für mehrere Werte, ohne daß dies besonders kenntlich gemacht wurde. Sie wurden jedoch entsprechend in der Regressionsanalyse berücksichtigt. Innerhalb des in der Schlitz beobachteten Bereichs der Bezugstemperaturen von 3.0 bis 20.5°C erstreckte sich die Stadiendauer erwachsener und reproduzierender ♀♀ von 14 bis zu 99 Tagen.

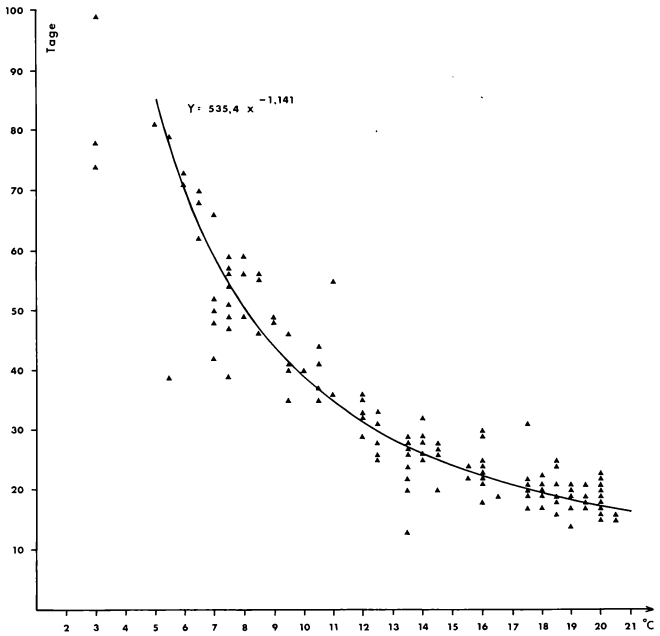


Abb. 3: Stadiendauer adulter und reproduzierender *G. fossarum*-♀♀ bei Hälterung in durchfließendem Wasser der Schlitz und verschiedenen Bezugstemperaturen.

In Abb. 4 sind die in den Bächen bei erwachsenen und reproduzierenden *G. fossarum*-♀♀ gemessenen Stadienlängen in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur dargestellt. Der hierbei beobachtete Bereich der Bezugstemperatur reichte von 4.0 bis 17.5°C, worin Stadien einer Länge von 15 bis zu 67 Tagen auftraten. Die geometrische Regressionsformel lautet $y = 250.2x^{-0,831}$, der Korrelationskoeffizient 0.90 und der Standardschätzfehler 0.14. Auch in dieser Abbildung gibt es eine Reihe deckungsgleicher Meßwerte, die nicht besonders gekennzeichnet, rechnerisch aber berücksichtigt wurden. Die Gesamtzahl der Meßwerte betrug 102.

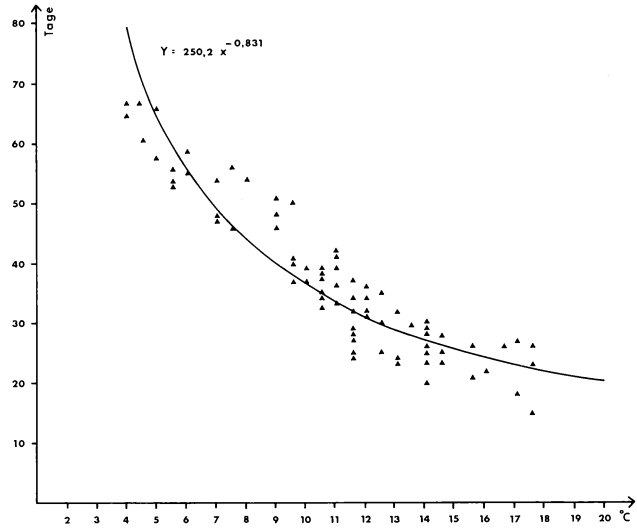


Abb. 4: Stadiendauer adulter und reproduzierender *G. fossarum*-♀♀ bei Hälterung in durchfließendem Wasser von Waldbächen und verschiedenen Bezugstemperaturen.

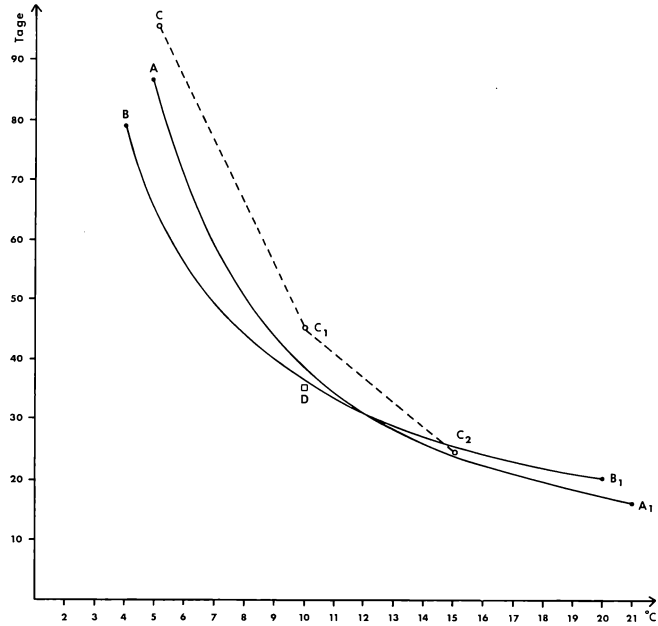


Abb. 5: Regressionskurven zur Beziehung zwischen Temperatur und Stadiendauer bei adulten und reproduzierenden ♀♀ von *G. fossarum* im Wasser der Schlitz (A - A1) und von Waldbächen (B - B1). C, C1 und C2 sind Mittelwerte entsprechender Stadien von *G. fossarum*-♀♀ bei konstanter, und D bei schwankender Labortemperatur (nach ROUX 1975).

Um nun den Vergleich zwischen den beiden Versuchsgruppen der Schlitz und der Waldbäche zu ermöglichen, wurden in Abb. 5 die Regressionskurven beider zusammengestellt. Dabei zeigt sich, daß in mittleren und höheren Bereichen der Bezugstemperatur die Stadienlängen übereinstimmen. Im unteren Temperaturbereich erscheinen die in den Waldbächen gehaltenen Tiere als akzeleriert gegenüber den im Wasser der Schlitz gehaltenen.

Weiterhin enthält Abb. 5 die Mittelwerte der Stadiendauer erwachsener ♀♀ von *G. fossarum*, die ROUX (1975) unter konstanten Bedingungen im Labor hielt, und zwar bei Temperaturen von 5, 10 und 15°C. Bei 15°C stimmt der Wert von ROUX mit unseren Werten aus dem Freiland überein, wogegen seine bei 10 und 5°C gehaltenen Tiere deutlich gegenüber denen unserer Versuchsreihen verlangsamt sind. Dagegen stimmt die Stadienlänge von Tieren, die ROUX bei um 10°C schwankenden Temperaturen hielt, wiederum mit unseren Befunden überein. Diese sind also gegenüber solchen in konstanter Temperatur akzeleriert.

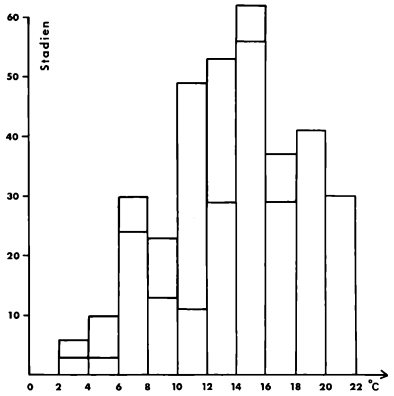


Abb. 6: Anzahl der im Versuch beobachteten Stadien reproduzierender *G. fossarum*-♀♀ bei verschiedenen Bezugstemperaturen im Wasser der Schlitz (weißer Säulenabschnitt) und von Waldbächen (grauer Säulenabschnitt).

Wie bereits aus den Abb. 3 und 4 zu ersehen war, erhielten wir nur wenige Werte aus dem Temperaturbereich unter 6°C, wo sich die Regressionskurven unserer beiden Versuchsgruppen voneinander entfernen und zudem die Einzelwerte stärker streuen. Um nun die quantitative Bedeutung der einzelnen Kurvenabschnitte in Abb. 5 besser einschätzen zu können, wurden in Abb. 6 alle erhaltenen Stadienwerte jeweils für Temperaturspannen von 2°C zusammengefaßt und, getrennt nach den Versuchsgruppen in den Bächen und im Fließwasserlabor an der Schlitz, der beobachteten Skala der Bezugstemperaturen gegenübergestellt. Danach ergibt sich, daß es unterhalb von 2°C keine reproduktiven Stadien gab (sie lagen sämtlich über 3°), zwischen 2 und 6°C nur wenige (etwa 5% aller beobachteten Stadien), erst darüber in größerere Anzahl: Die meisten reproduktiven Stadien hatten in den Bächen Bezugstemperaturen von 10-12°C, und die höchsten Einzelwerte lagen hier bei 17.5°C. Im Wasser der Schlitz lag das Maximum zwischen 14 und 16°C, und es wurden Werte bis 20.5°C beobachtet.

In Abb. 7 sind die im Verlauf der Versuchszeit von Juli 1975 bis Juni 1977 im Fließwasserlabor ermittelten Stadienlängen reproduktiver ♀♀ von *G. fossarum* einer Skala der Kalendermonate gegenübergestellt. Jeder Meßpunkt wurde dabei jeweils für die zeitliche Mitte eines Stadiums eingetragen. Dauerte ein solches z.B. vom 1. bis 21. April, so wurde der Längenwert von 20 Tagen auf den 11. April eingesetzt. Auch in dieser Abbildung gibt es zahlreiche deckungsgleiche Punkte, die aber nicht besonders gekennzeichnet wurden. Stadien, deren Länge mehr als 45 Tage beträgt, liegen ausschließlich zu Beginn der Reproduktionsperiode im Winter und Frühjahr, nicht aber im Spätherbst und frühen Winter, wenn zwar tiefe Temperaturen auftreten können, die Gammariden sich aber in der Reproduktionsruhe befinden. Die kleine Zahl reproduktiver Stadien bei niedrigen Temperaturen ergibt sich also zu Anfang der Reproduktionsperiode.

In Abb. 8 sind schließlich Stadienlängen reproduktiver ♀♀ von *Gammarus pulex* L. und *G. roeselii* GERVAIS eingetragen, die schon früher unter vergleichbaren Bedingungen im Fließwasserlabor an der Schlitz gemessen wurden (KOCH-KALLNBACH u. MEIJERING 1977) zusammen mit der Regressionskurve der in dieser Anlage gehaltenen ♀♀ von *G. fossarum*. Die drei Arten stimmen weitgehend überein; gleiches gilt für den Mittelwert der Stadienlängen erwachsener *G. pulex*-♀♀, die ROUX (1975) bei um 10°C schwankenden Temperaturen fand. Er liegt geringfügig unter der Regressionskurve von *G. fossarum*. Eine deutlich kürzere Stadiendauer als die Arten limnischer Fließgewässer weist dagegen die marine Form *Gammarus salinus* SPOONER auf (KINNE 1960), die im Temperaturbereich über 13°C bei konstanten Bedingungen im Labor untersucht wurde.

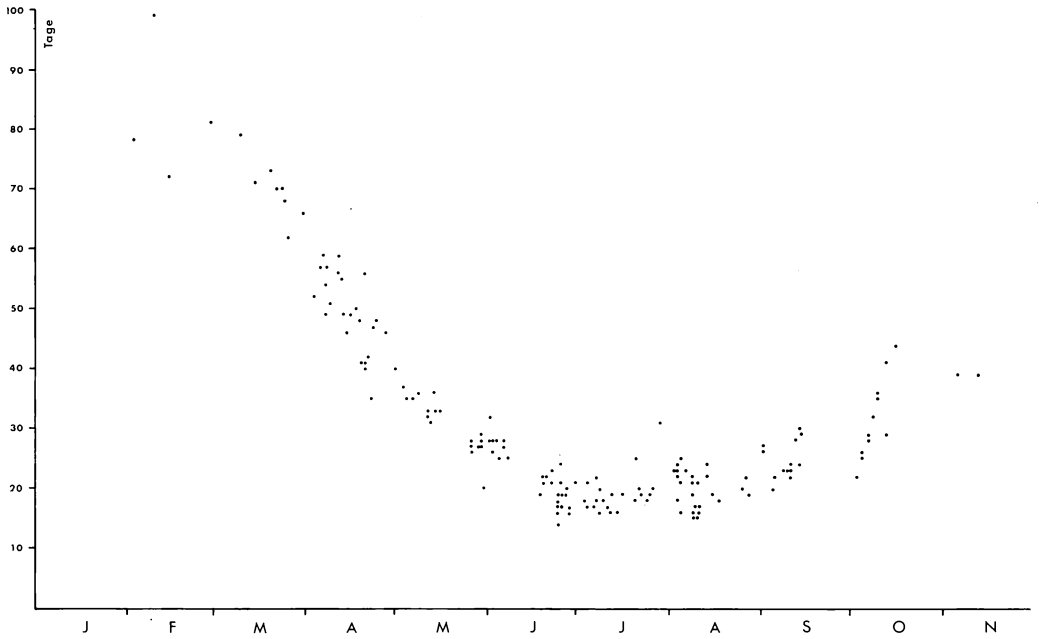


Abb. 7: Verteilung verschieden langer Häutungsstadien reproduzierender *G. fossarum*-♀♀ im Jahreslauf.

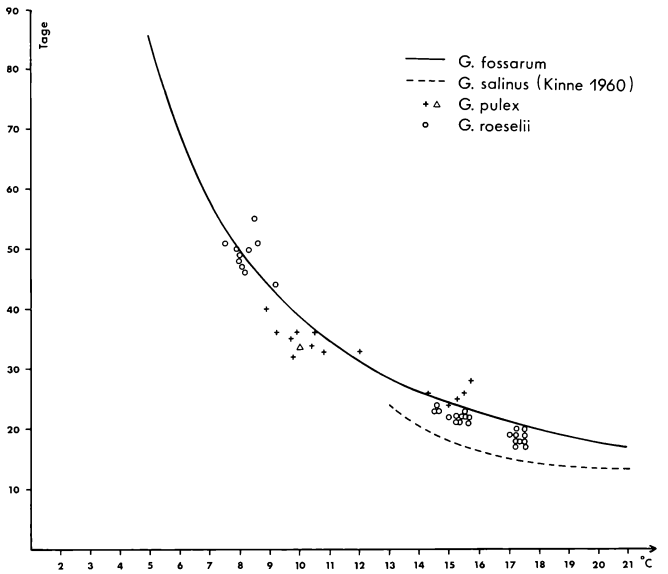


Abb. 8: Stadiendauer adulter ♀♀ verschiedener *Gammarus*-Arten. Δ = Mittelwert von *G. pulex*-♀♀ bei schwankender Labortemperatur (nach ROUX 1975).

## 4. Diskussion

Zwei Wege wurden bisher beschritten, die Populationsdynamik der Gammariden in ihren quantitativen Aspekten aufzuhellen. Der erste geht von regelmäßigen, zumeist monatlichen Aufsammlungen im Freiland aus (siehe u.a. LEHMANN 1967, HYNES u. HARPER 1972, v.d. BELD 1973), wobei die erhaltenen Proben nach Geschlecht und Altersgruppen analysiert werden. Da die Gammariden Reproduktionspausen durchlaufen, die in der Altersstruktur einer Population ihren Niederschlag finden, kann auf die Entwicklungsgeschwindigkeit zumindest der ersten in der Reproduktionsperiode abgesetzten Jungen rückgeschlossen werden. Der zweite Weg wird im Laboratorium beschritten, wo die Hälterung von Individuen deren unmittelbare Beobachtung erlaubt, und wo Modellvorstellungen unter definierten Bedingungen entworfen werden können über die Dauer der Embryonal- und Jugendzeit oder der Frequenz der mit Wachstum und Reproduktion korrellierten Häutungen. Die Grenzen der ersten Methode werden dadurch gezogen, daß alsbald nachfolgende Generationen von Jungen unter inzwischen veränderten Temperaturbedingungen sich gegenüber älteren asynchron entwickeln, wodurch nach und nach eine Überlagerung von Generationen eintritt, die die richtige Deutung von Populationsproben erschwert. Bei der Hälterung von Tieren im Labor kann diese Schwierigkeit umgangen werden, wobei hier allerdings unsicher ist, inwieweit die Ergebnisse auf das Freiland übertragen werden dürfen.

Den Vergleich unserer an Gammariden in naturnahen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse mit solchen von früheren Autoren, die unter konstanten Laborbedingungen arbeiteten, führt auf eine Reihe wichtiger Übereinstimmungen wie auch auf Unterschiede, für die frühere experimentelle Untersuchungen Erklärungshilfen bieten. Zunächst kann festgestellt werden, daß die Zeitpläne der reproduktiven ♀♀ von *G. fossarum* in unseren beiden Versuchsgruppen sehr weitgehend übereinstimmten, obwohl der Komplex von Milieufaktoren in der belasteten Schlitz und im relativ ungestörten Rhithral der Waldbäche sehr verschieden ist. In Bezug auf das Temperaturregime liegt im Potamal der Schlitz eine höhere Durchschnittstemperatur vor bei gleichzeitig vergleichsweise geringer Schwankungsbreite, die im Rithral wesentlich stärker hervortritt bei im Durchschnitt niedrigeren Temperaturen. Nach den Ergebnissen von ROUX (1975) über die akzelerierende Wirkung schwankender Temperaturen kann die im Rhithral stärker variierende Temperatur als eine Ursache für die dort beobachtete Akzelerierung der Häutungsfrequenz im unteren Temperaturbereich angesehen werden, die zeitlich ja nur im Frühjahr eintritt. Sauerstoffmangel in der Schlitz scheidet insofern als wirksamer Faktor aus, als dieser ja nur in den Sommermonaten eine Rolle spielt. Abgesehen von der relativen Beschleunigung von Tieren im Rhithral gegenüber solchen im Potamal bei niedriger Temperatur muß aber festgestellt werden, daß beide im Freiland bzw. den naturnahen Bedingungen des Fließwasserlabors gehaltenen Versuchsgruppen von *G. fossarum*-♀♀ in ihrer Häutungsfrequenz übereinstimmten. Verglichen mit den von ROUX (1975) bei 10°C konstanter Temperatur gehaltenen Gammariden weisen beide Versuchsgruppen bei uns eine deutliche Verkürzung der Stadiendauer auf, die wiederum mit der von ROUX durch schwankende Temperaturen erreichten Länge der Stadien übereinstimmt. Erst bei 15°C findet man gleiche Stadienlängen sowohl im Freiland als auch bei konstanter Temperatur im Labor. Nach ROUX u. ROUX (1967) kann bei *Gammarus fossarum* die Respiration durch steigende Temperaturen intensiviert werden bis etwa 20°C, wobei von 5 bis 15°C etwa eine Verdoppelung des $O_2$-Konsums erfolgt, darüber aber nur noch eine geringfügige Zunahme. Oberhalb von 20°C fällt bei dieser kaltstenothermen *Gammarus*-Art die Atemintensität bereits ab. In der Temperaturspanne von 15-20°C ist der Stoffwechsel demnach schon bis nahe an die Grenze beschleunigt, woraus verständlich wird, daß zusätzliche stimulierende Faktoren nicht mehr zur Geltung kommen. Auch PIEPER (1977) fand die stärkste Stoffwechselsteigerung bei *G. fossarum* zwischen 8 und 12°C, während nach FRANKE (1977) der Standardstoffwechsel bis 23°C linear ansteigt, nicht aber der Routinestoffwechsel, der für die Verhältnisse im Freiland wichtig ist.

Die quantitative Bedeutung der verschiedenen Abschnitte der Zeitplankurve ist unterschiedlich. Bei niedrigen Temperaturen ist die Zahl der reproduzierenden ♀♀ gering. Erst von etwa 6°C an erhöht sich deren Anzahl. Das Temperatur-Maximum der Stadien, in denen *G. fossarum*-♀♀ in den Bächen reproduzierten, lag zwischen 10 und 12°C. Bei dieser Bezugstemperatur spielt, wie unsere Ergebnisse in Zusammenhang mit denen von ROUX (1975) erwiesen, der Verlauf der Temperaturkurve eine wesentliche Rolle; Schwankungen der Temperatur beschleunigen die Häutungsfrequenz demnach zu einer Zeit, in der das Maximum der Stadien reproduzierender ♀♀ durchlaufen wird. Oberhalb von 15°C, wo die Stadienlängen von Tieren im Freiland und unter konstanten Laborbedingungen übereinstimmen, werden im Rhithral nur noch wenige Stadien durchlaufen, da die längerfristigen Mittelwerte der Temperatur kaum höher ansteigen. Das ist dagegen wohl noch im Potamal der Fall, wo *G. fossarum* bei wenig über 20°C seine höchste Häutungsfrequenz erreicht, die nicht nur durch Freiland- sondern auch durch Laboruntersuchungen belegt werden konnte.

Die Frequenz der Häutungen reproduktiver *G. fossarum*-♀♀ stellt sich in sehr verschiedenen Gewässern in fast dem ganzen für die Reproduktion bedeutsamen Temperaturbereich auf eine bestimmte Größe ein, die selbst dann eingehalten wird, wenn organische Gewässerbelastungen eintreten. Diese verändern die Mortalitätsraten, nicht aber die Zeitpläne der Überlebenden. Während die Sterblichkeit der Versuchstiere in den Waldbächen früheren Erfahrungswerten (MEIJERING et al. 1974) entsprach, war sie demgegenüber im Fließwasserlabor an der Schlitz um mehr als das Doppelte erhöht.

Die Häutungsfrequenz reproduzierender *G. fossarum*-♀♀ unter den Bedingungen des Schlitzer Fließwasserlabors stimmt weitgehend mit derjenigen von *G. pulex* und *G. roeselii* überein, die in der gleichen Anlage gehalten wurden (KOCH-KALLNBACH u. MEIJERING 1977). Bei 10°C scheinen die Stadien von *G. pulex* etwas kürzer zu sein als bei *G. fossarum*, was mit Ergebnissen von ROUX (1975) übereinstimmt, der beide Arten im Labor verglich. Weiterhin verläuft der Zeitplan der Häutungen von *G. fossarum* sehr ähnlich wie bei der Brackwasser-Art *G. duebeni*, die KINNE (1959) bei konstanten Temperaturen im Labor untersuchte. Dagegen häuten sich adulte ♀♀ von *G. salinus* selbst bei konstanten und relativ hohen Temperaturen über 13°C deutlich schneller als die Arten limnischer Fließgewässer, wie der Vergleich unserer Ergebnisse mit denen von KINNE (1960) ergibt. Gleiches gilt für *G. zaddachi*, eine weitere marine Art, deren Häutungsfrequenz mit derjenigen von *G. salinus* praktisch übereinstimmte (KINNE 1961).

PINKSTER et al. (1977) zeigten bei Experimenten unter konstanten Laborbedingungen, daß die Zeit der Jugendentwicklung des in den letzten Jahren auf Kosten von limnischen Gammariden vordringenden *G. tigrinus* gegenüber der von *G. pulex* u.a. verkürzt ist. Hierin kann ein entscheidender Konkurrenzvorteil erblickt werden. Bei der Ähnlichkeit der Zeitpläne der limnischen Gammariden in Fließgewässern dürften sie für die Verbreitung dieser Arten nur von untergeordneter Bedeutung sein. Für die Zonierung dieser Formen in Fließgewässern sind vielmehr deren Strömungsresistenz (MEIJERING 1971, 1972c), Temperatur- und Sauerstoffansprüche (ROUX u. ROUX 1967, MEIJERING et al. 1974, SCHOLZ u. MEIJERING 1975) maßgebend. Entsprechend ergeben sich weite Bereiche in Fließgewässern, in denen *G. fossarum*, *G. pulex* und *G. roeselii* gemeinsam, oder aber doch zwei dieser Arten vertreten sind.

## 5. Zusammenfassung

1. *Gammarus fossarum* wurde unter naturnahen Bedingungen in durchfließendem Wasser der Schlitz und in vier Waldbächen gehältert.
2. In der mesosaproben Schlitz war die Sterblichkeit der *G. fossarum*-♀♀ gegenüber solchen in den Waldbächen stark erhöht.
3. Die Länge der Häutungsstadien adulter und reproduzierender ♀♀ war abhängig von der Bezugstemperatur und stimmte in den Waldbächen mit denen in der Schlitz im wesentlichen überein.
4. Im Vergleich zu Stadien von Gammariden unter Freilandbedingungen erscheint die Häutungsfrequenz von Tieren unter konstanten Laborbedingungen verlangsamt, insbesondere bei mittleren und tieferen Temperaturen. Schwankende Temperaturen im Laborversuch (ROUX 1975) brachten die Häutungsfrequenz auf eine Höhe, die mit denen der Freilandtiere übereinstimmt.
5. Nur im Frühjahr übersteigt die Dauer der Stadien reproduzierender ♀♀ von *G. fossarum* 45 Tage; dies hängt mit der Reproduktionspause im Spätherbst zusammen. Die Stadienlänge betrug maximal 99 Tage.
6. In Waldbächen liegen die meisten Stadien reproduzierender ♀♀ von *G. fossarum* bei Bezugstemperaturen, bei denen Temperaturschwankungen noch eine deutliche Erhöhung der Häutungsfrequenz bewirken.
7. Die Stadienlängen der drei limnischen Fließwasser-Gammariden sind einander ähnlich; einige marine *Gammarus*-Arten häuten sich dagegen mit deutlich höherer Frequenz.

## Literatur


BELD F.A.J. v.d., 1973: Cycles annuels de *Gammarus duebeni* (LILJEBORG 1952) et de *Gammarus pulex* (LINNE 1758) le long de la côte française du Boulonnaise. Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 3: 79-98.

CLEMENS H.P., 1950: Life cycle and ecology of *Gammarus fasciatus* SAY. Contr. Stone Lab. Ohio Univ. 12: 63 pp.

FRANKE U., 1977: Experimentelle Untersuchungen zur Respiration von *Gammarus fossarum* KOCH 1835 *(Crustacea - Amphipoda)* in Abhängigkeit von Temperatur, Sauerstoffkonzentration und Wasserbewegung. Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 369-411.

HYNES H.B.N., HARPER F., 1972: The life histories of *Gammarus lacustris* and *G. pseudolimnaeus* in southern Ontario. Crustaceana Suppl. 3: 329-341.

ILLIES J., ROGLER A., MEIJERING M.P.D., 1974: Moderne Flußwasser-Experimentier-Gerinne. Ausbau der Flußstation Schlitz. Arch. Hydrobiol. 74: 48-59.

KINNE O., 1953: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ. I. Z. wiss. Zool. 157: 427-491.

- , 1959: Ecological data on the amphipod *Gammarus duebeni* - a monograph. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 6: 177-202.

- , 1960: *Gammarus salinus* - einige Daten über den Umwelteinfluß auf Wachstum, Häutungsfolge, Herzfrequenz und Eientwicklungsdauer. Crustaceana 1: 208-217.

- , 1961: Growth, molting frequency, heartbeat, number of eggs and incubation time in *Gammarus zaddachi* exposed to different environments. Crustaceana 2: 26-36.

KOCH-KALLNBACH M., MEIJERING M.P.D., 1977: Duration of instars and praecopulae in *Gammarus pulex* (LINNAEUS 1758) and *Gammarus roeselii* (GERVAIS 1835) under semi-natural conditions. Crustaceana Suppl 4: 120-127.

LEHMANN U., 1967: Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum*. Z. Morph. Ökol. Tiere 60: 227-274.

MEIJERING M.P.D., 1971: Die *Gammarus*-Fauna der Schlitzerländer Fließgewässer. Arch. Hydrobiol.68: 575-608.

- , 1972a: Tierische Zeitpläne in aquatischen Lebensräumen. Natur und Museum 102: 411-420.

- , 1972b: Herzfrequenz und Lebensablauf von *Daphnia pulex* DE GEER in Spitzbergen. Z. wiss. Zool. 184: 395-412.

- , 1972c: Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern. Arch. Hydrobiol.70: 133-205.

- , 1975: Life cycles and metabolic activity of *Daphnia*-populations in Arctic and Central-European biotopes. Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 2868-2873.

- , HAGEMANN A.G.L., SCHRÖER H.E.F., 1974: Der Einfluß häuslicher Abwässer auf die Verteilung von *Gammarus pulex* L. und *Gammarus fossarum* KOCH in einem hessischen Mittelgebirgsbach. Limnologica 9: 247-259.

PIEPER H.G., 1977: Ökophysiologische und produktionsbiologische Untersuchungen an Jugendstadien von *Gammarus fossarum* (KOCH 1835). Diss. Gießen.

PINKSTER S., SMIT H., BRANDSE DE JONG N., 1977: The introduction of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* (SEXTON 1939) in the Netherlands and its competition with indigenous species. Crustaceana Suppl. 4: 91-105.

ROUX A.L., 1971: Les Gammares du groupe *pulex*. Essai de systematique biologique. II. Quelques caracteristiques ecologiques et physiologiques. Arch. Zool. exp. gen. 12: 471-503.

- , 1975: Temperature stable et temperature fluctuante. II. Etude comparative de leurs effects sur la duree d'intermue de Gammaridae femelles. Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 3014-3021.

- , 1972: Les variations de la courbe metabolisme/temperature de *Gammarus lacustris* G.O. SARS (Crustace, Amphipode) sous l'influence de divers facteurs ecologiques. Crustaceana Suppl 3: 287-296.

- , ROUX A., 1967: Temperature et metabolisme respiratoire d'especes sympatriques des Gammares du groupe *pulex* (Crustaces, Amphipodes). Ann. Limnol. 3: 3-16.

SCHOLZ E., MEIJERING M.P.D., 1975: Vergleichende Untersuchungen zur Abwasserresistenz von *Gammarus pulex* L. und *Gammarus roeselii* GERVAIS in Osthessischen Fließgewässern. Beitr. Naturk. Osthessen 9/10: 81-85.

STEELE D.H., STEELE V.J., 1969: The biology of *Gammarus* in the northwestern Atlantic. 1. *Gammarus duebeni*. Can. J. Zool. 47: 235-244.

- , - , 1973: The biology of *Gammarus* in the northwestern Atlantic. 7. The duration of embryonic development in five species at various temperatures. Can. J. Zool 51: 995-999.

- , - , 1975: The biology of *Gammarus* in the northwestern Atlantic. 11. Comparison and discussion. Can. J. Zool. 53: 1116-1126.

## Adressen

Dr. Meertinus P.D. Meijering
Dipl.-Biol. Werner Teichmann
Limnologische Flußstation des
Max-Planck-Instituts f. Limnologie

D-6407 Schlitz

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: 7_1978

Autor(en)/Author(s): Meijering Meertinus P.D., Teichmann Werner

Artikel/Article: Zeitpläne limnischer Gammariden unter naturnahen Bedingungen 191-199