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

Zur Strategie der Besiedlung, der Konsumption und des Wachstums bei benthischen Primärkonsumentenpopulationen

Bruno Streit

There exists an equilibrium between the activity of primary consumers and primary producers in ecosystems. The nature of this equilibrium is quite different in pelagic communities, where a strong grazing effect of the consumers may control the primary production, and in forest communities, where the living plant biomass is affected only in part by the consumers (ODUM 1971). Still unclear is the relationship so far in benthic communities of stony habitats in the freshwater. To elucidate this relationship, one may analyze population density variations. Most benthic consumers show the maximum population density when the young hatch and the adult are still alive (fig. 1). These oscillations should not be used for studying density-related factors. But fluctuations are also found between different years. So it is necessary to study the survival curve of single cohorts. Different phases of an exponential decrease in individual numbers of *Ancylus fluviatilis (Basommatophora)* can be found, as is shown in fig 2. The lowest decrease in individual numbers is found during winter, when the animals remain relatively inactive. During spring they crawl over the rock surfaces and may accumulate on suitable reaches of the river (fig. 3). They are mostly found on stones of a certain minimal size class (fig. 4), which probably is the result of an elimination of those who crawled onto the smaller stones and were then crashed through action of the running water. The specimens show irregular patterns of moving, resting, and feeding (fig. 5). Even at the time of maximum population density, in summer, the populations of *A. fluviatilis* consume but 0.1 - 5% of the consumable standing crop of benthic algae (fig. 6). In table 1, the maximum value of the intrinsic rate of natural increase in typical primary consumers of the plankton (according to ALLAN 1976) and of *A. fluviatilis* are compared. Benthic primary consumers show much smaller r_{max}-values than the planktonic forms. For the limpet, it may have been more advantageous in evolution, not to grow as fast as possible, but to remain relatively small, and to spend enough time to crawl over the rock surface and lead to a more or less arbitrary distribution pattern in the brook habitat.

1. Einleitung

Zwischen Primärproduzenten und Primärkonsumenten besteht in Ökosystemen eine Gleichgewichtsbeziehung, die je nach Ökosystemstruktur ganz verschieden aussehen kann. In Waldökosystemen beispielsweise ist der Fraßdruck auf lebende und produzierende Pflanzengewebe verhältnismäßig gering, wenn von sporadischen Massenvermehrungen phytophager Insekten abgesehen wird. Der größte Teil der pflanzlichen Biomasse nimmt den Weg über eine detritische Nahrungskette, das heißt, die von Tieren konsumierte Nahrung besteht zum überwiegenden Teil aus abgestorbenen Blättern oder ähnlichem (ODUM 1971). In pelagischen Ökosystemen oder Ökosystemausschnitten besteht zwischen dem Zooplankton und dem Phytoplankton im allgemeinen eine wesentlich intensivere Wechselwirkung, indem der Fraßdruck der Zooplankter als "grazing effect" zu einer raschen Dezimierung der Phytoplankter führen kann. Eine Folge hiervon sind starke kurzfristige Dichteschwankungen. Im einzelnen sind die Verhältnisse sehr komplex, indem z.B. sowohl die Primärkonsumenten als auch indirekt die Primärproduzenten über eine Fraßdruckwirkung von Sekundärkonsumenten beeinflußt werden können.

Nahezu ungeklärt ist diese Beziehung bisher noch im Süßwasserbenthal, speziell im steinigen Süßwasserbenthal, das für Seenbrandungsufer und für den Oberlauf von Fließgewässern typisch ist. Besteht hier ein intensiver grazing effect von Primärkonsumenten auf Primärproduzenten, d.h. tendieren die Primärkonsumenten dazu, die produzierte Algennahrung rasch intensiv auszunutzen, oder beobachtet man andere Strategien? Denn es könnte für Primärkonsumenten, namentlich wenn sie keine Dauerstadien ausbilden und keine hohe Ausbreitungspotenz haben, eine bessere Adaptation sein, wenn sie trotz hoher Algendichte nicht allzu stark anwachsen und nicht nach erfolgtem Kahlfraß aus Nahrungsmangel lokal aussterben oder wenigstens auf eine sehr geringe Populationsdichte fallen.

Diese denkbaren Anpassungen der Primärkonsumenten an ihre biotische Umwelt, und hier speziell an die pflanzliche Nahrung, sollen hier als "Strategien" bezeichnet werden. Der Begriff stammt in dieser Bedeutung aus der Planspieltheorie und meint das festgelegte optimale Verhalten gegenüber einem nach bestimmten Regeln operierenden Gegner. Wir sind zwar noch weit entfernt davon, eine mathematisch-formale Beziehung einer Adaptation für ein Benthos-Tier anzugeben, doch lassen sich durchaus gewisse Elemente hierzu erkennen.

2. Problem der Dichteschwankungen

Ein möglicher Zugang zu diesem Problem ist die Analyse von Dichteschwankungen der Konsumenten und der Versuch, Korrelationen zur Primärproduktion oder zu anderen abiotischen oder biotischen Faktoren zu finden, die in offensichtlicher Wechselwirkung zum Organismus stehen. In Abb. 1 sind die Individuendichten von drei benthischen Primärkonsumenten zusammengestellt, die sich alle vorwiegend von Algen ernähren: *Dreissena polymorpha* (Dreikantmuschel), *Ancylus fluviatilis* (Flußmützenschnecke) und *Chaetogaster limnaei limnaei* (ein Oligochaet aus der Familie der *Naididae*, der auf Wasserschnecken sitzt und von dort aus einzelne Algen oder andere Nahrungspartikel vom Substrat ergreift). Damit sind gleichzeitig auch drei Vertreter dreier unterschiedlicher Vermehrungsformen dargestellt: *Dreissena* ist getrenntgeschlechtlich, *Ancylus* zwittrig, *Chaetogaster* zeigt (in der hier untersuchten Population offenbar ausschließlich) eine vegetative Vermehrungsweise durch Teilung. Im Anschluß an die Vermehrungsphase ist die Individuendichte normalerweise erhöht, zu anderen Zeiten des Jahres niedriger: Nach Beendigung der pelagischen Schwarmperiode der Veligerlarven von *Dreissena* im Herbst (vgl. WALZ 1973, EINSLE 1973) setzen sich die Jungmuscheln am Bodenseelitoral fest und werden im Laufe des Winters und im Frühjahr zu einem erheblichen Teil dezimiert. Jungschnecken von *Ancylus fluviatilis* schlüpfen vom Spätfrühjahr bis Herbst. Hier gibt es vom normalen Muster der Dichteoszillation, wie es bei Stelle I und IV zum Ausdruck kommt, starke Abweichungen, indem die Jungtiere eine so hohe Mortalitätsrate aufweisen können, daß eine Dichtefluktuation aufgrund anderer Faktoren vorherrschen kann. Auf der Schneckenpopulation an der Stelle I lebt *Chaetogaster limnaei limnaei*, der im Untersuchungsjahr 1974, in welchem gleichzeitig auch *A. fluviatilis* untersucht wurde, die in Abb. 1c dargestellte Populationsdichte zeigte. Hier sind allerdings nur diejenigen Individuen gezählt worden, die sich auch zum Zeitpunkt des Sammelns auf der Schnecke befunden haben. Im Frühjahr und Sommer sind stets auch einige Würmer frei, aber schwer quantitativ zu erfassen (GRUFFYDD 1965, BUSE 1974, STREIT 1974, 1977). Im Laufe des Frühjahrs nimmt die Gesamtzahl trotz abnehmender Wirtstierzahl dank der intensiven vegetativen Vermehrungsweise stark zu.

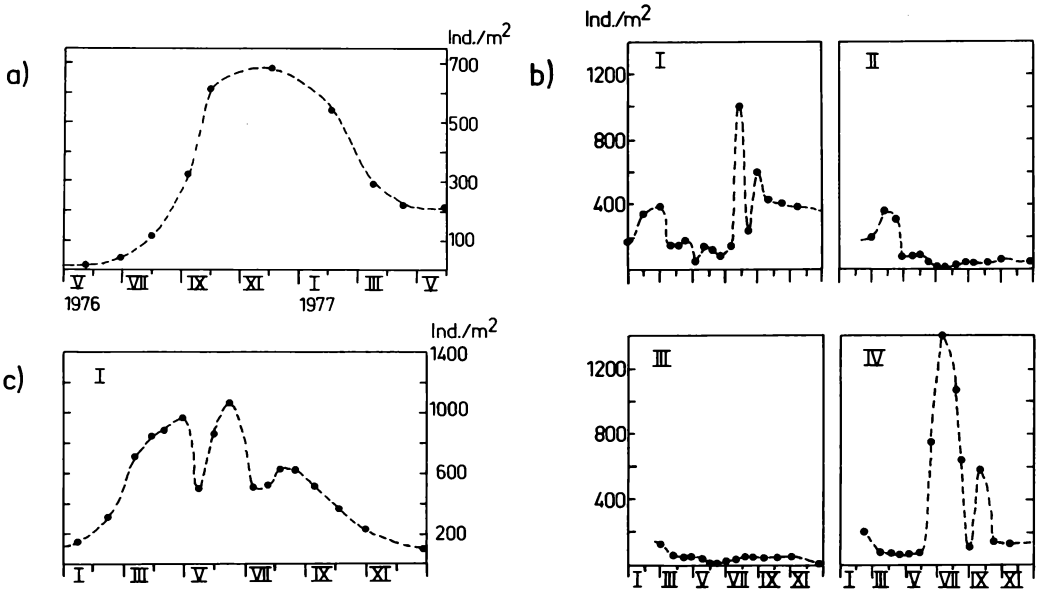

Abb. 1: Individuendichte im Jahresverlauf. a) *Dreissena polymorpha* im Bodenseelitoral bei Konstanz-Egg, 1976/77. b) *Ancylus fluviatilis* an vier verschiedenen Bachabschnitten 1974 (nach STREIT 1976a). c) *Chaetogaster limnaei limnaei* in der *Ancylus fluviatilis*-Population I der Abb. 1b.

Diese aufgrund der artspezifischen Fortpflanzungsverhältnisse auftretenden Dichteschwankungen dürfen nicht für den zu analysierenden Zusammenhang mit der Primärproduktion verwendet werden. Wenn man aber die Individuendichte zu einem bestimmten Zeitpunkt von Jahr zu Jahr vergleicht, so treten unregelmäßige Schwankungen auf, die recht erheblich und oft stärker als die jahreszeitlichen Oszillationen sein können. RUSSEL-HUNTER (1961) vermutete früher, daß solche Schwankungen auf einer unterschiedlich intensiven Primärproduktion beruhen könnten; er hat die Idee später (1970) selbst etwas verlassen, ohne aber eine Alternativerklärung zu finden. In den für Abb. 1 ausgewählten Untersuchungsjahren zeigen vor allem *Dreissena polymorpha* und *Ancylus fluviatilis* an den Stellen II und III Dichteunterschiede in den jeweils aufeinanderfolgenden Jahren.

Am Beispiel der Population I von *Ancylus fluviatilis* wird in Abb. 2 die Überlebenskurve einer Kohorte im Laufe ihrer gesamten Lebenszeit dargestellt, d.h. vom Sommer des ersten Jahres bis zum Herbst des zweiten Jahres. Die Summe der abgelegten Eier wurde gleich 100% gesetzt. Der Kurvenverlauf folgt einer Exponentialfunktion der Form

$$y = a \cdot e^{-kt} ,$$

(y: Prozentzahl Überlebender; a: Konstante; k: Exponentieller Koeffizient der Sterblichkeit; t: Zeit in Tagen)

die aber in vier unterschiedlichen Phasen auftritt. Sie wurden in ähnlicher Form auch in anderen Populationen von *Ancylus fluviatilis* gefunden:

1. Phase: Juni - September: Hohe Mortalitätsrate mit einem Wert von -k = -0.04 (Tage^{-1}). Das heißt, alle 19 Tage erniedrigt sich die Kohortendichte auf die Hälfte des jeweiligen Wertes. Da allerdings während der gesamten Zeit noch Jungschnecken schlüpfen, ist dies nur ein rein rechnerischer Wert.
2. Phase: Oktober - Februar: Sehr niedrige Mortalitätsrate. -k ist -0.003 (Tage^{-1}). Die Tiere sind während der winterlichen Niedrigtemperaturen verhältnismäßig inaktiv. Sie wachsen nur wenig, legen keine Eikapseln und halten sich überwiegend an den Steinunterseiten auf.
3. Phase: März - September: Die Mortalitätsrate ist wieder erhöht und beträgt jetzt -0.01. Die Tiere zeigen im Freiland und im Experiment hohe Wachstumsraten und Eiablageintensitäten. Experimentell zeigen sie eine hohe Ingestionsrate und wandern viel umher.
4. Phase: Ab Oktober: Die letzten Adulttiere, die noch nicht gestorben sind, verschwinden. Die Deutung als Exponentialverlauf ist für diesen letzten Kurventeil wahrscheinlich nicht ideal.

Die Ursachen für das Absterben der Individuen in diesen vier Phasen sind sicher unterschiedlich und recht komplex. Es kommen in Frage:

1. Mechanische Zerstörung der Tiere durch bewegtes Geröll,
2. Vertilgung durch Sekundärkonsumenten,
3. Verhungern als Folge von Nahrungsmangel,
4. Verschiedene weitere biotische Faktoren, wie Krankheit oder natürlicher Tod aufgrund individuell unterschiedlicher Lebenslänge.

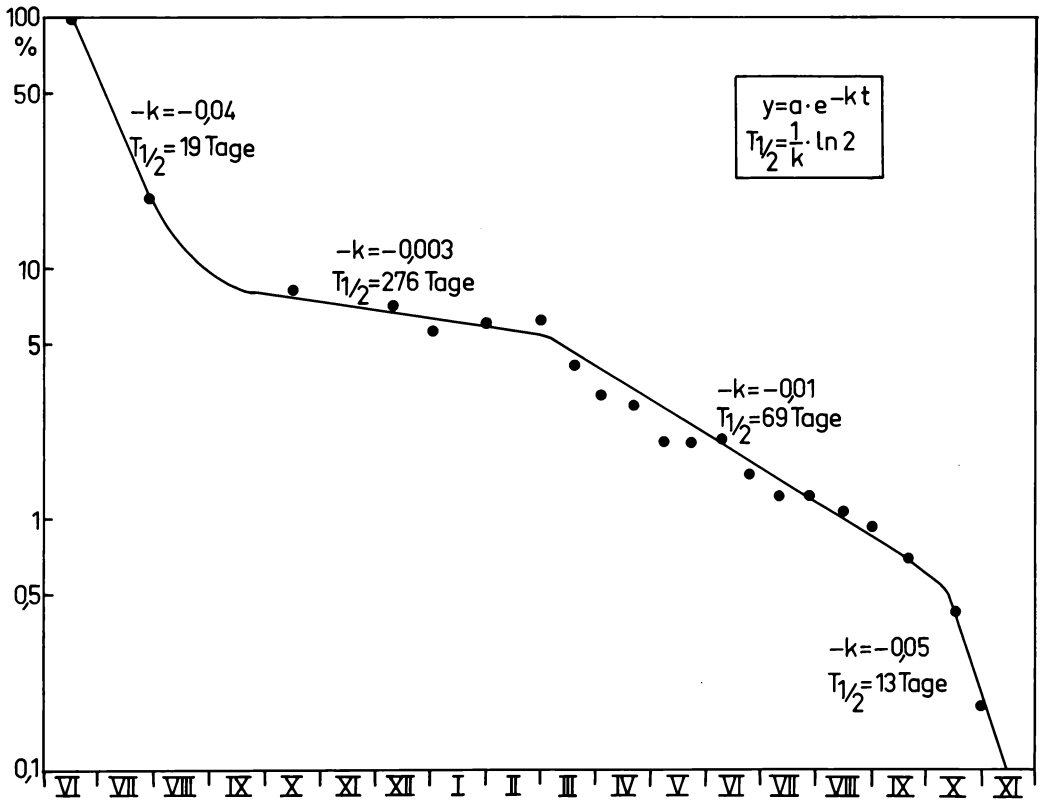

Abb. 2: Überlebenskurve einer Kohorte von *Ancylus fluviatilis* (Erklärung im Text).

Eine Entscheidung darüber, welche dieser Ursachen für jede der vier Phasen entscheidend ist, ist sehr schwierig. Nahrungsmangel als Ursache scheidet für den Winter deswegen aus, weil dann keine hungernden Individuen, die an niedrigem Lipoid- und Kohlenhydratgehalt erkannt werden können, gefunden werden (STREIT 1978a). Für den Sommer ist das auch zumindest sehr oft unwahrscheinlich, wie weiter unten gezeigt werden wird. Langfristige Untersuchungen von 1973 bis Sommer 1977 zeigen in Populationen mit starken Dichteschwankungen lockere negative Korrelationen mit der Abundanz von *Glossiphonia complanata (Hirudinea)*, was möglicherweise ein mehrjährig unregelmäßiges Räuber - Beute-Fluktuationsmuster induziert. Für die Schneckenpopulation ist es aber unter Umständen nicht sehr wichtig, welches letztlich die Ursachen für ihre Dezimierung sind. Da die überlebenden Schnecken eine genügend große Anzahl von Eiern ablegen, kann diese exponentielle Populationsabnahme in Kauf genommen werden. Im Jahr, in dem diese Population untersucht wurde, legte jedes adulte Tier (Pulmonaten sind Zwitter!) im Durchschnitt 66 Eier (STREIT 1976b). Da die Individuendichte zur Zeit der Hauptfortpflanzungsperiode auf etwa 2% der Anfangsdichte zurückgegangen war, wurde damit der ursprüngliche Bestand wieder hergestellt.

Zwei Aspekte sollen jetzt näher dargestellt werden, die aufzeigen, wie sich dieser Primärkonsument einerseits mit den Eigenheiten seines Habitats, andererseits mit dem zur Verfügung stehenden Nahrungsangebot auseinandersetzt.

2.1 Besiedlung des Habitats

A. fluviatilis ist nicht gleichmäßig über das Bachbett verteilt. An der Stelle I befinden sich auf der rechten, etwas tieferen Hälfte des rund 2 m breiten Baches im Frühjahr viele Algenbüschel, während der Bewuchs an abweidbarem Algenmaterial oft recht dünn ist. Dieser ist reichlich auf dem linken, etwas flacheren Ufer, wo die Fließgeschwindigkeit auch etwas erniedrigt ist. Im Laufe des Frühjahrs verteilt sich nun die Vorjahrskohorte bevorzugt auf diesen linken Bachabschnitt, wie dies in Abb. 3 dargestellt ist. Hier ist von einzelnen Probeaufsammlungen aufgetragen, wieviele Tiere prozentual in der linken Hälfte (linke Ordinatenachse) bzw. in der rechten Hälfte (rechte Ordinatenachse) waren. Die Population zeigt also im Frühjahr eine gewisse Wanderbewegung in der Größenordnung eines Meters. Allerdings sind bei Einzeltieren bis jetzt nie gerichtete Wanderungen gefunden worden. Diese wandern vielmehr nach einem zufälligen Muster umher und verharren an Orten mit reichlichem Nahrungsangebot (CALOW 1974, STREIT 1975a). So kann die Schnecke auf kleine wie große Steine gelangen, auf gut wie auf schlecht mit Algen bewachsene.

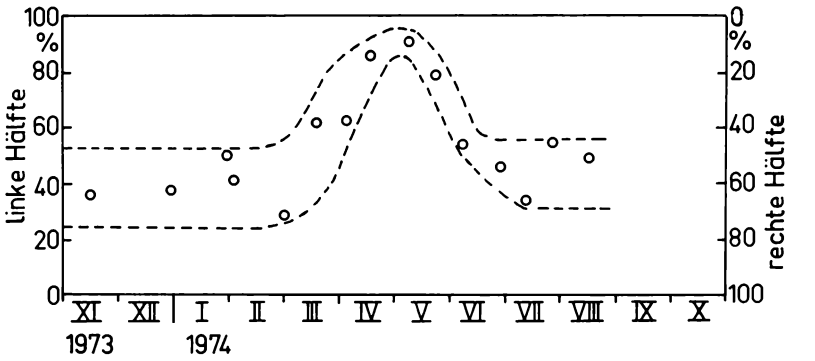

Abb. 3: Prozentuale Verteilung der Schnecken über der ganzen Bachbreite.
Die Kreise geben die gefundenen Prozentwerte für die linke bzw. die rechte Hälfte des Baches an. Die rechte Hälfte war tiefer und stärker von Fadenalgen besiedelt als die linke.

A. fluviatilis wird in der Natur auf unterschiedlichen Steingrößen gefunden. So hat bereits CALOW (1974a) festgestellt, daß Steine mit einer Länge von weniger als 6 cm nicht besiedelt werden. Ganz offensichtlich aber ist diese Grenze nur lokal für den Uferbereich des Sees gültig, an dem jene Untersuchungen durchgeführt wurden. Abb. 4 zeigt ein Häufigkeitsdiagramm für die verschiedenen Steingrößen, wobei alle Steine die mindestens eine Schnecke trugen, gezählt wurden. I und III (versch.Stellen des gleichen Bachs) zeigen ähnliche Verteilungen. Die kleinsten Steingrößen, die von bewegtem Wasser leicht umgelagert werden können, sind praktisch nicht besiedelt. (Aus methodischen Gründen sind sie wahrscheinlich leicht unterrepräsentiert, doch ändert sich das generelle Bild dadurch nicht stark). Die Stelle IV hat nicht so große Steine wie I und III, so daß sie auch nicht auf dem Diagramm erscheinen können; es ist aber die kleinste Steingrößenklasse (0-3 cm) deutlich vertreten. Das Geröll ist hier dichter gepackt als bei I und III. Zudem fließt der Bach bei durchschnittlichem Niedrigwasser erheblich langsamer. In einer künstlichen, 6 m langen Fließwasserrinne, die ein stets gleichbleibendes Wasserangebot hat, was Sedimentumlagerungen nach einem einmal eingestellten Gleichgewicht praktisch ausschließt, war die kleinste Klasse schließlich noch stärker besiedelt.

Zwar ist aus dieser graphischen Darstellung keine quantitative Beziehung zur möglichen Eliminationsrate aufgrund von Sedimentumlagerungen abzulesen. Es ist aber deutlich zu sehen, daß unter ungestörten Sedimentbedingungen alle Größenklassen besiedelt werden. In der Natur jedoch ist *A. fluviatilis* oft nicht auf den kleinsten Steinen zu finden. Eine etwas erhöhte Mortalität aufgrund dieser Dispersionsdynamik ist also sehr wahrscheinlich und erklärt wohl ebenfalls die jahreszeitlich variablen Sterblichkeitskoeffizienten (geringe Sterblichkeit bei geringer Aktivität im Winter).

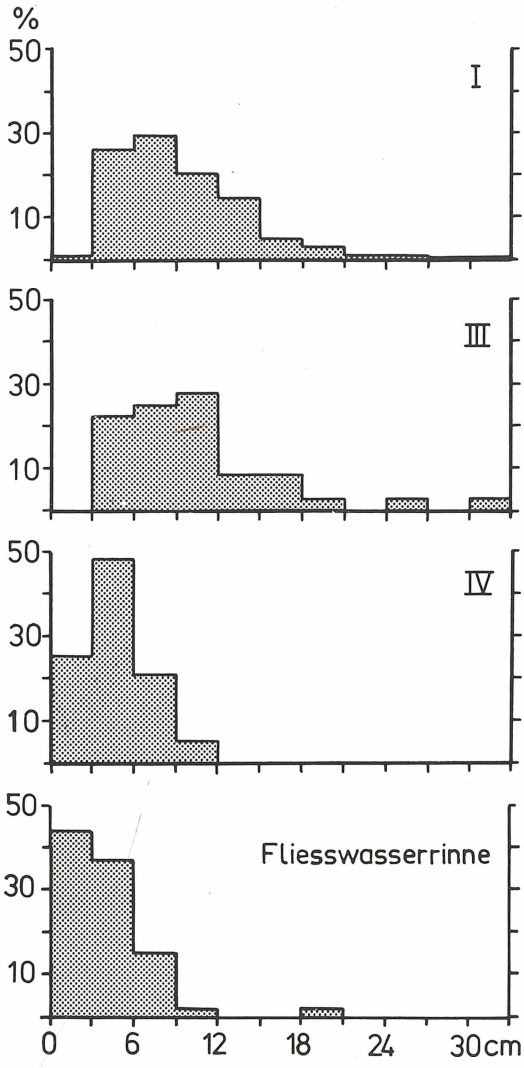

Abb. 4: Prozentuale Häufigkeitsverteilung der von *Ancylus fluviatilis* besiedelten Steingrößen bei I, III und IV sowie in einer künstlichen Fließwasserrinne. Alle Steine, die wenigstens 1 Exemplar von *A. fluviatilis* trugen, wurden vermessen. Als Maß wurde der größte Durchmesser verwendet.

2.2 Konsumption und Wachstum im Verhältnis zum Algenangebot

Werden Individuen unter quasi-natürlichen Bedingungen in Fließwasserrinnenanlagen markiert oder werden isolierte Tiere unter definierten Experimentalbedingungen verfolgt, so sieht man sie mit unterschiedlich großen Pausen über das Substrat wandern und von Zeit zu Zeit von der Algenunterlage fressen. In Abb. 5 ist an drei willkürlich ausgewählten Individuen, die bei 7°C (a und b) und 16°C (c) untersucht wurden, das Aktivitätsmuster festgehalten. Bei diesem Versuch wurden Diatomeen, die einer homokontinuierlichen Kultur entstammten, auf Membranfilter gebracht und in Erlenmeyer-Weithalskolben den Schnecken angeboten. Verschiedene Vergleichsuntersuchungen haben gezeigt, daß die so gewonnenen Ergebnisse auf das Freiland prinzipiell übertragbar sind (STREIT 1978b). Es gibt Tiere, die immer wieder ein bißchen fressen, dazwischen aber mehrere Stunden lang nichts fressen und entweder praktisch unbeweglich auf dem Substrat verharren oder nach einem zufälligen Muster umherwandern (5a und 5b). Andere fressen verhältnismäßig viel zu manchen Zeiten (5c). Das ganze hängt stark von der Temperatur ab. Auch in den Stunden, während derer die Schnecken viel fressen, legen sie meist zwischendurch Pausen von mehreren Minuten ein. Irgendein Zusammenhang dieser Aktivitätsphase mit der Tageszeit besteht nicht; im Winter und generell bei tieferer Temperatur werden die Phasen mit Inaktivität länger. Ein wichtiges Ergebnis ist, daß diese Phasen von Inaktivität oder solche mit reinem Wanderverhalten auch bei reichlichem Nahrungsangebot auftreten. Es gibt für diese Tiere keine optimalen Bedingungen in dem Sinne, daß sie dann mehr oder weniger gleichmäßig kontinuierlich fressen und damit rascher wachsen. CALOW (1975) hat zusätzlich zeigen können, daß Tiere, die man hat hungern lassen, anschließend eine verstärkte Wanderungs- und Freßintensität zeigen.

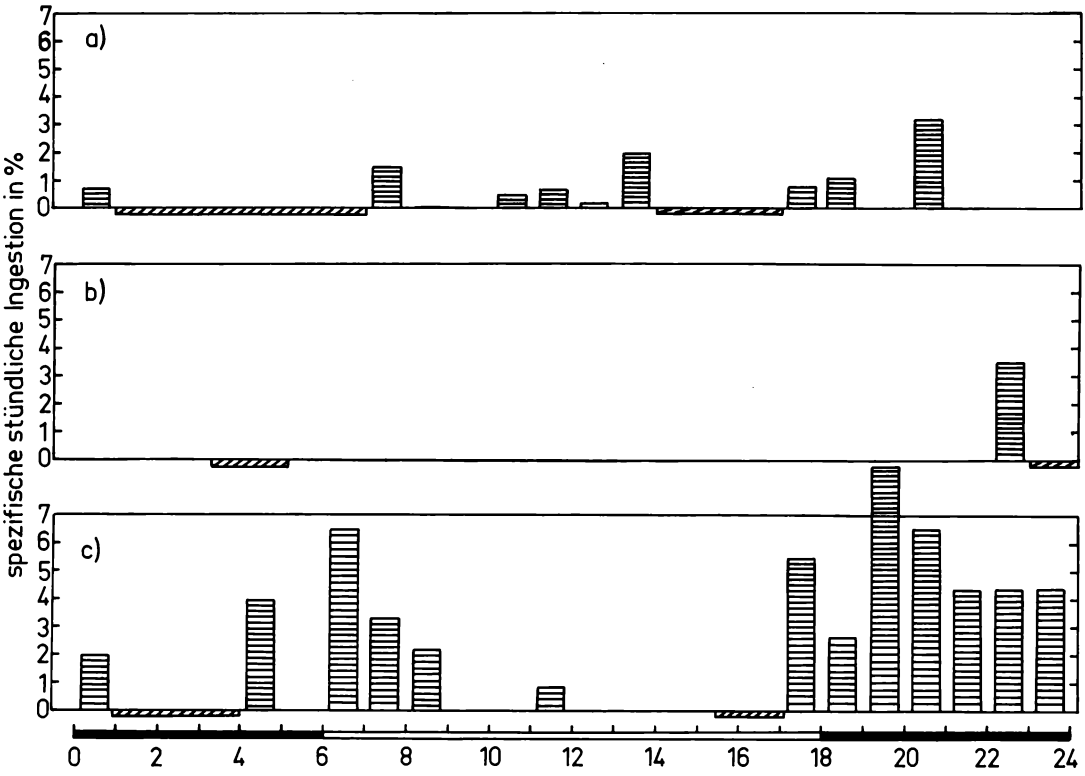

Abb. 5: Spezifische stündliche Ingestion in %, gemessen zu jeder abgelaufenen Stunde (horizontale Schraffur).
a) und b) bei 7°C, c) bei 16°C gemessen. Die Schrägschraffur unter der Null-Linie zeigt Phasen von weitgehender Immobilität an (keine Ortsbewegung feststellbar). Die Zeiten dazwischen werden zu Wanderungen nach einem zufälligen Richtungsmuster benutzt.

Im Sommer, zur Zeit der größten Ingestionsleistung der Population, findet man die in Abb. 6a dargestellten Werte für den Aufwuchs auf den Steinen der Stelle I. Mit einem Skalpell wurden von Steinflächen,die offensichtlich einen gewissen Bewuchs zeigten, bestimmte Flächen (1-3 cm^2) abgeschabt und einer Kohlenstoffbestimmung in einer C-H-Analyseapparatur unterworfen. Die Umrechnung der so gewonnenen Werte auf 1 m^2 Bachfläche, wie das auf der in Abb. 6a zusätzlich eingeschobenen Ordinate angegeben ist, ist zwar sicher nicht genau, dürfte aber die richtige Größenordnung angeben. Im Juli 1977 war in I eine wesentlich niedrigere Populationsdichte als 1974 (etwa 60 Individuen pro m^2, vgl. Abb. 1: b I), in III hingegen eine wesentlich höhere (etwa 300 Individuen pro m^2). Der Kohlenstoffgehalt des Aufwuchses lag in I signifikant höher als in III, also umgekehrt wie die Schneckendichte. Für *A. fluviatilis* wurde früher (STREIT 1975) experimentell ein kritischer Dichtenbereich bestimmt, der zwischen 0.1 und 0.3 µg C/mm^2 liegt, also zwischen A und B der Abb. 6b. Wird diese Konzentration unterschritten, so werden die Algen von der Schnecke nicht als Nahrung akzeptiert. Die zugeführte Energie könnte den Bedarf nicht decken. Darüber (über 0.3 µg C/mm^2) hat die Schnecke so viel zu fressen, daß sie die willkürlichen Pausen einlegen kann, die auch in Abb. 5 zum Ausdruck kommen. Die Angaben der Abb. 6a erlauben direkt einen Vergleich zur Ingestion der Population. In Abb. 6b ist die Ingestionsrate, wie sie experimentell für Einzeltiere unterschiedlicher Körpergröße bei verschiedenen Temperaturen und Jahreszeiten bestimmt wurde, unter Zuhilfenahme von Freilanddaten als Ingestion der Population I im Jahre 1974 dargestellt. Man sieht, daß das standing crop viel höher ist als die täglich gefressene Menge. Die Population von 1977, die noch viel schwächer ist als die von 1974, kann also das Nahrungsangebot bei weitem nicht konsumieren. 1974 betrug die gesamte Jahresingestion der Population I ca. 3044 mg C/m^2, diejenige der Population III ca. 1209 mg C/m^2.

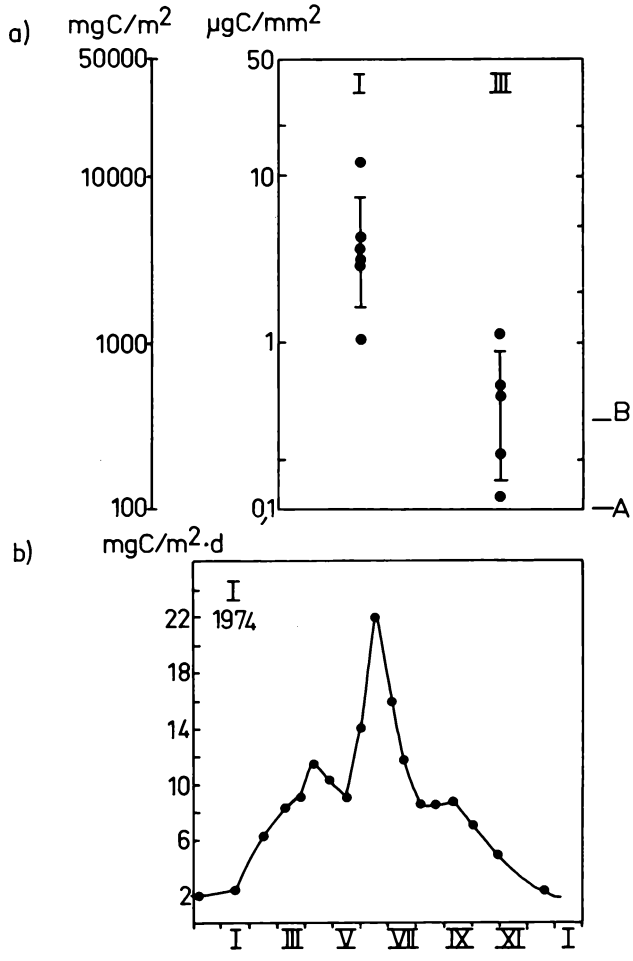

Abb. 6: a) Aktuelle Biomasse (standing crop) des potentiell konsumierbaren Algenaufwuchses bei I und III im Juli 1977. (A, B: siehe Text.) b) Tägliche Ingestion der Population I im Jahre 1974.

Ähnliche standing crop-Werte wie hier wurden für ein vergleichbares Fließgewässer von CASPERS (1975) gefunden. An verschiedenen Probestellen wurden 0.1 - 2.0 µg (Trockengewicht?) /mm^2 gemessen. Nach den Untersuchungen von McMAHON et al. (1974) dauert es auf künstlichem Substrat im Sommer und Herbst mehrere Wochen, bis eine Algendichte von 0.1 - 0.5 µg C/mm^2 vorliegt. Nach CATTANEO et al. (1975) werden nach dieser Zeit bereits 10 µg Trockengewicht/mm^2 gefunden, was schätzungsweise 4 µg C/mm^2 entsprechen dürfte. Die Ergebnisse hängen sicher einerseits vom untersuchten Bach ab, andererseits auch vom gewählten Substrat. Sowohl in dem Bach von CASPERS als auch in dem von McMAHON et al. lebten als wichtige Primärkonsumenten des Weidegängertyps Ancyliden *(A. fluviatilis*, resp. *Laevapex fuscus)*. Wird der Algenbewuchs durch Schnecken oder andere Primärkonsumenten weggefressen, so stellt sich mehrere Male im Laufe des Jahres ein solcher Bewuchs ein. - Sobald Fadenalgen oder höhere Wasserpflanzen auftreten, ist das standing crop wesentlich größer. Die Fadenalgen in dem untersuchten Bachabschnitt I hatten zur Zeit der Maximalentwicklung im Frühjahr eine Biomasse von etwa 200 g C/m^2, somit ein Vielfaches des konsumierbaren Periphytons. Sie sind aber von Schnecken nicht angreifbar.

Man kann also den folgenden Schluß ziehen: Von der Schneckenpopulation wird pro Tag auf jeden Fall nur ein geringer Prozentsatz des standing crop gefressen, selbst dann, wenn nur diejenigen Algen berücksichtigt werden, die von den Schnecken konsumiert werden könnten. Dadurch, daß sie abgeweidete Stellen erst dann wieder beweiden, wenn ein gewisser minimaler Bewuchs vorhanden ist, sorgen sie dafür, daß die Energieverausgabung für das Weiden nicht größer ist als der Energiegewinn. Wie die Tiere die Algendichte perzipieren können, ist allerdings nicht bekannt. Aus den angeführten Beispielen sowie einer Reihe weiterer Daten, auf die hier nicht eingegangen werden soll, kann geschlossen werden, daß eine *A. fluviatilis*-Population im Sommer zwischen etwa 0.1% und 5% des konsumierbaren standing crop täglich frißt.

3. Vergleich der Wachstumsraten von Zooplankton- und Zoobenthos-Primärkonsumenten

Bei ungestörtem Wachstum einer Kohorte vermehrt sich diese gemäß der exponentiellen Beziehung:

$$N_t = N_o \cdot e^{r \cdot t}$$

(N_t = Individuen zur Zeit t; N_o = Individuen zur Zeit 0;
r = spezifische Zuwachsrate)

Unter günstigen Bedingungen erlangt r in einer unbegrenzten Umgebung einen Maximalwert, der durch die speziellen physiologischen Eigenheiten der Art festgelegt ist. Das ist die maximale spezifische Zuwachsrate, r_{max}. Bei einjährigem Lebenszyklus mit festgelegter Fortpflanzungszeit kann diese Vermehrung nur diskontinuierlich in ein-Jahres-Schritten vor sich gehen.

Tab. 1: Ökologische Charakteristika aquatischer Primärkonsumenten

	Größenbereich der Nahrungspartikel (µm)	Typische adulte Körpergröße (mm)	r_{max} (d^{-1})	Minimale Biomasse-Verdoppelungszeit (Tage)+)
a) Benthosorganismus *Ancylus fluviatilis* (Eigene Werte)				
Jahresdurchschnitt (Freiland)	ca. 0-150	5.0 - 8.0	0.012 - 0.013	53-58
Winter (Wachstumsdepression)	"	"	± 0.0	-
Frühjahrswerte (experimentell und Freiland)	"	"	0.025	28
Sommer (Jungtiere (1-2 mm) maximal)	"	"	< 0.12	5.8
b) Typische Zooplankter-Taxa (Nach ALLAN 1976)				
Rotatoria	1- 20	0.2 - 0.6	0.2 - 1.5	0.5 - 3.5
Cladocera	1- 50	0.3 - 3.0	0.2 - 0.6	1.2 - 3.5
Copepoda	5-100	0.5 - 5.0	0.1 - 0.6	1.2 - 6.9

+) Eigene Berechnung aus r_{max} nach der Beziehung: Minimale Verdoppelungszeit = $\frac{\ln 2}{r_{max}}$

Die Wachstumsraten von *A. fluviatilis*-Populationen sind erheblich kleiner als bei planktischen Primärkonsumenten. Tab. 1 gibt Werte für Größenbereich der Nahrungspartikel, typische adulte Körpergröße, maximale Populationszuwachsrate und, daraus errechnet, für die theoretische, minimale Biomasse-Verdoppelungszeit in Tagen. Die Werte für die planktischen Rotatorien, Cladoceren und Copepoden entstammen einer Tabelle von ALLAN (1976).(Auch hier ist die vierte Kolonne aus der dritten berechnet.) Diese Tabellenwerte mögen im einzelnen durch weitere Untersuchungen noch Ergänzungen erfahren, im großen Ganzen dürften sie aber durchaus gültig sein. Man sieht, daß eine *A. fluviatilis*-Population, obwohl sie doch offenbar eine entsprechende ökologische Nische im Benthal besetzt, erheblich weniger rasch heranwachsen kann als eine Plankterpopulation. Nur Jungtiere von etwa 1-2 mm Länge haben eine relativ hohe Wachstumsrate. Sie nimmt mit zunehmender Länge von etwa 0.12 ($Tage^{-1}$) kontinuierlich ab.

Ähnliche Verhältnisse wie bei dieser Schnecke würde man sicher bei den meisten anderen benthischen Primärkonsumenten wie Ephemeropteren, Trichopteren oder vor allem auch der anfangs angeführten *Dreissena polymorpha* finden. Viele Daten liegen zwar noch nicht vor, doch zeigen einige verfügbare Werte in der Literatur, daß die Wachstumsraten meist recht niedrig liegen (für *Dreissena polymorpha* vgl. z.B. WALZ 1978). Das hängt weitgehend mit der genetischen Fixierung dieser wichtigsten benthischen Primärkonsumenten auf einen ein- oder gar mehrjährigen Zyklus zusammen. Warum sich die Primärkonsumenten im Benthal an diese niederen r-Werte angepaßt haben, ist nicht einfach zu beantworten. Gewisse Hinweise kann man dem geschilderten ökologischen Verhalten von *A. fluviatilis* entnehmen: Offensichtlich ist die Wanderphase, die meist frei von Nahrungsaufnahme und energetisch ein Luxus ist, ein wesentlicher taktischer Aspekt in der Ökologie dieser Schnecke. Sie führt zu einer zufälligen Verteilung im Gewässer mit einer Tendenz zur Aggretationsbildung (d.h. die Varianz größerer Stichprobenumfänge ist größer als der Mittelwert; CALOW 1974a). Dieses Tier hat auf Grund dieser Verhaltensweisen eine recht ungünstige Kohlenstoffbilanz. So ist beispielsweise der Anteil der Assimilation, der für die Schleimproduktion, die immer ein Begleitaspekt der Wanderung ist, verwendet wird, rund doppelt so groß wie derjenige, der für das Gewebewachstum und die Eibildung verwendet wird (gilt für adulte Tiere; in Vorb.). Offenbar wirkte hier der Selektionsdruck eher in Richtung auf eine optimale Verteilung auf dem Gewässerboden als auf eine optimale Kohlenstoff- oder Energiebilanz, beziehungweise einen möglichst hohen r_{max}-Wert für das Populationswachstum.

Diese Untersuchungen wurden finanziell von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (Az. Schw. 63/13-16.)

Literatur

ALLAN J.D., 1976: Life history patterns in zooplankton. Amer. Natur. 110: 165-180.

BUSE A., 1974: The relationship of *Chaetogaster limnaei (Oligochaeta: Naididae)* with a variety of gastropod species. J. Anim. Ecol. 43: 821-837.

CALOW P., 1974a: Some observations on the dispersion patterns of two species-populations of littoral stone-dwelling gastropods *(Pulmonata)*. Freshwat. Biol. 4: 557-576.

- 1974b: Some observations on locomotory strategies and their metabolic effects in two species of freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilis* MÜLL. and *Planorbis contortus*. Oecologia (Berl.) 16: 149-161.

- 1975: The feeding strategies of two freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilis* MÜLL. and *Planorbis contortus* LINN. *(Pulmonata)*, in terms of ingestion rates and absorption efficiencies. Oecologia (Berl.) 20: 33-49.

CASPERS N., 1975: Untersuchungen über Individuendichte, Biomasse und kalorische Äquivalente des Makrobenthos eines Waldbaches. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 60: 557-566.

CATTANEO A., GHITTORI S., VENDEGNA V., 1975: The development of benthonic phytocoenosis on artificial substrates in the Ticino river. Oecologia (Berl.) 19: 315-327.

EINSLE U., 1973: Zur Horizontal- und Vertikalverteilung der Larven von *Dreissena polymorpha* im Pelagial des Bodensee-Obersees (1971). gwf-wasser/abwasser 114: 27-30.

GRUFFYDD L.D., 1965: The population biology of *Chaetogaster limnaei limnaei* and *Chaetogaster limnaei Vaghini (Oligochaeta)*. J. Anim. Ecol. 34: 667-690.

McMAHON R.F., HUNTER R.D., RUSSELL-HUNTER W.D., 1974: Variation in aufwuchs at six freshwater habitats in terms of carbon biomass and of carbon : nitrogen ratio. Hydrobiologica 45: 391-404.

ODUM E.P., 1971: Fundamentals of ecology. 3rd ed. Philadelphia/London/Toronto.

RUSSEL-HUNTER W.D., 1961: Annual variations in growth and density in natural populations of freshwater snails in the west of Scotland. Proc. Zool. Soc. London 136: 219-253.

- 1970: Aquatic Productivity. London.

STREIT B., 1974: Populationsdynamik von *Chaetogaster limnaei limnaei* in einer Population von *Ancylus fluviatilis*. Arch. Hydrobiol./Suppl. 47: 106-118.

- 1975: Experimentelle Untersuchungen zum Stoffhaushalt von *Ancylus fluviatilis (Gastropoda - Basommatophora)*. 1. Ingestion, Assimilation, Wachstum und Eiablage. Arch. Hydrobiol./Suppl. 47: 458-514.

- 1976a: Energy flow in four different field populations of *Ancylus fluviatilis (Gastropoda - Basommatophora)*. Oecologia (Berl.) 22: 261-273.

- 1976b: Comparative bioenergetics of freshwater snail populations. Naturwiss. 63: 46-47.

- 1977: Morphometric relationships and feeding habits of two species of *Chaetogaster, Ch. limnaei* and *Ch. diastrophus (Oligochaeta)*. Arch. Hydrobiol./Suppl. 48:424-437.

- 1978a: Changes in protein, lipid, and carbohydrate content during starvation in the fresh-water limpet *Ancylus fluviatilis (Basommatophora)*. J. comp. Physiol. 123: 149-153.

- 1978b: An experimental three-step benthic food chain. Verh. Int. Ver. Limnol. 20: 1293-1297.

WALZ N., 1973: Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* PALLAS im Bodensee. Arch. Hydrobiol./Suppl. 42: 452-482.

- 1978: Growth rates of *Dreissena polymorpha* PALLAS under laboratory and field conditions. Verh. Int. Ver. Limnol. 20 (in press).

Adresse

Dr. Bruno Streit
Zoologisches Institut
Rheinsprung 9

CH-4051 Basel

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): Streit Bruno

Artikel/Article: Zur Strategie der Besiedlung, der Konsumption und des Wachstums bei benthischen Primärkonsumentenpopulationen 223-232