Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum	7	273—287	Wien 1990
--	---	---------	-----------

Populationsdynamik der xerophilen Landschnecke Helicella obvia (Menke, 1828 Mollusca, Helicidae)

W. BITTERMANN

Zusammenfassung

- (1) Die Populationsdynamik von Helicella obvia wurde 1982 und 1983 am Donauuferdamm in der Lobau an der Grenze Wien-Niederösterreich beobachtet. 1979/80 fanden am Donauuferdamm bei Schwechat Vorerhebungen statt.
- (2) Klimamessungen im Sommer 1982 zeigten, daß die "Übertagung" von H. obvia an der Vegetation in 10-50 cm Höhe eine überlebensnotwendige Anpassung an die Temperaturbedingungen ihres Lebensraumes darstellen.
- (3) Trotz ähnlicher Populationsentwicklung 1982 und 1983 konnten signifikante klimaabhängige Unterschiede in der Produktionsbiologie nachgewiesen werden.
- (4) Die Populationsbeobachtungen zeigten, daß H. obvia unter natürlichen Bedingungen keinen Trockenschlaf hält, sondern den nächtlichen Taufall nutzt.
- (5) Eine Spaltung der Population in zwei Gruppen, von denen sich eine im Frühjahr, die zweite im Herbst fortpflanzt, konnte nachgewiesen werden.
- (6) H. obvia hat in der Regel einen einjährigen Lebenszyklus und stirbt nach der Eiablage ab.

Einleitung

Die Untersuchungsfläche ist ein etwa 800 m² großer, SO-exponierter Trockenrasen am Donauuferdamm, der allseitig von Straßen und Güterwegen umgeben ist. Vom Beginn der Vegetationsperiode bis Mitte Juli ist das Untersuchungsgebiet mit niedrigen Kräutern dicht bewachsen. Die einzige höherwachsende Pflanze ist die Luzerne, die in unterschiedlicher

274 W. Bittermann

Dichte die gesamte Fläche besiedelt. Aufgrund anhaltender Trockenperioden kam es in beiden Untersuchungsjahren zwischen Mitte Juli und Mitte August zu einem fast vollständigen Zusammenbruch der Vegetation – nur die Luzerne konnte überdauern.

Da Untersuchungen des Fraßverhaltens von H. obvia keine deutliche Präferenz für bestimmte Futterpflanzen ergaben (Schmid 1930), konnte eine genaue Erhebung der Vegetation unterbleiben. Die Klimamessungen ergaben, daß von Mai bis September an Schönwettertagen an der Bodenoberfläche, sowohl in der Sonne als auch im Schatten über längere Zeit Temperaturen jenseits der Toleranzgrenze von H. obvia (45 °C) auftraten. Diese Temperaturen sind insofern relevant, als Schmid-Nielsen et al. (1972) nachweisen konnten, daß die Wärmeleitung vom Untergrund über das Gehäuse bei am Boden übertagenden Wüstenschnecken die Hauptursache der Erwärmung der Tiere ist. Mit 64,2 °C (6, 7, 1982, 13,00 Uhr) liegt der höchste gemessene Wert nur unwesentlich unter dem in der Wüste Negev festgestellten Maximum von 65 °C (Schmid-Nielsen et al. 1972). 15 cm über dem Boden stiegen die Temperaturen, bedingt durch die Windkühlung, auch in der Sonne nie über 35 °C. Diese Temperatur kann H. obvia problemlos zwölf Stunden überdauern (Bittermann 1984). Die Wirksamkeit der Windkühlung erkennt man daran, daß die Lufttemperatur knapp über dem Boden, wo wegen der dichten Vegetation Windstille herrschte, bis zu 8°C über der Strahlungstemperatur in 15 cm Höhe lag.

Die niedrige Luftfeuchte untertags, das Minimum wurde mit 30 % rF gemessen, stellt ebenfalls kein Problem dar, da durch das extreme Strahlungsklima fast jede Nacht der Taupunkt erreicht wird und *H. obvia* dadurch die untertags erlittenen Wasserverluste leicht wettmachen kann.

Material und Methode

Die Populationsdynamik von *H. obvia* kann im Biotop nur dann methodisch einwandfrei untersucht werden, wenn Flächeneinheiten quantitativ besammelt und die dabei gefundenen Individuen für die Datenerhebung verwendet werden. Dafür sind zwei Gründe ausschlaggebend: erstens können alle Größenklassen nebeneinander auftreten, was dazu führt, daß kleine Individuen leicht übersehen werden; der zweite Grund ist die Tatsache, daß frisch geschlüpfte Tiere (in Ausnahmefällen sogar bis 3,5 mm Durchmesser) nicht wie größere Exemplare an der Vegetation festgeheftet übertagen, sondern am Wurzelhals von Pflanzen, knapp unter der Bodenoberfläche. Dieses Übertagungsverhalten kann als Austrocknungsschutz gedeutet werden, da die an Wurzelhälsen gefundenen Individuen fast ausnahmslos nur sehr schwach verkalkte Gehäuse aufwiesen. Diese bieten möglicherweise keinen ausreichenden Verdunstungsschutz.

Aufgrund früherer Beobachtungen in Schwechat wurde eine weitgehend homogene Verteilung der Tiere im Biotop angenommen. Im ersten Untersuchungsjahr wurden daher nur zwei Probequadrate von je 1 m² ein- bis zweimal pro Monat, vom ersten Auftreten bis zum Verschwinden von H.

obvia, quantitativ besammelt. Die in Quadrat 1 gesammelten Individuen wurden vermessen (Meßgenauigkeit 0,1 mm). In Quadrat zwei wurde nur die Anzahl festgestellt. Von allen vermessenen Individuen konnte weiters mit der Formel Os=e^{-0,7+0,337 × Durchmesser} die organische Substanz berechnet werden (Bittermann 1984). Mit diesen Daten wurde versucht, die Populationsentwicklung während des Jahres 1982 zu rekonstruieren. Die Aufsammlungen erfolgten am 11. 4., 23. 4., 17. 5., 1. 6., 6. 7., 5. 8., 27. 9., 26. 10. und 7. 11. 1982.

Die Annahme einer homogenen Verteilung auf der Untersuchungsfläche erwies sich jedoch als nicht zutreffend. Die Ergebnisse der Aufsammlung deuteten vielmehr auf eine aggregierte, an die Luzerne gebundene Verteilung hin. Im Probequadrat 1 wurden, bei doppelt so dichtem Luzernebestand wie in Probequadrat 2, immer wesentlich mehr *H. obvia* vorgefunden. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurden 1983 je fünf Probequadrate – Fläche pro Quadrat 1 dm² – mit und ohne Luzerne quantitativ besammelt und die Individuen von 4 dm² vermessen (je zwei Quadrate mit und ohne Luzerne). Die quantitativen Aufsammlungen erfolgten am 25. 3., 4. 4., 18. 4., 17. 5., 3. 6., 30. 6., 18. 7., 3. 8. und 30. 8. 1983. – Am 30. 6. und 3. 8. 1983 wurden keine Tiere vermessen.

Zwischen dem 25.4. und dem 3.8.1983 erfolgte an den Aufsammlungstagen zwischen 23.00 und 24.00 Uhr eine nächtliche Kontrolle der Aktivität von *H. obvia* im Biotop.

Ab dem 30. 8. 1983 war die Individuendichte so gering, daß die quantitativen Aufsammlungen beendet werden mußten. Am 16. 9. und am 31. 10. wurden jedoch jeweils 100 Tiere gesammelt und vermessen, um die Populationsentwicklung weiter zu beobachten. Diese nicht quantitativen Aufsammlungen waren in diesem Fall zulässig, da aus den Erfahrungen von 1982 und der Populationsentwicklung bis 30. 8. 1983 ein Auftreten von Jungtieren nicht mehr zu erwarten war. Trotzdem wurden zusätzlich stichprobenartig die Wurzelhälse von Luzernestauden nach frisch geschlüpften Tieren abgesucht.

Ergebnisse und Diskussion

Der Jahresverlauf der Individuendichte 1982 ist, für beide Probequadrate getrennt, in Abb. 1 dargestellt. Für 1983 sind die Mittelwerte mit Standardabweichung von den 5 dm² mit und ohne Luzerne in Abb. 3 dargestellt.

Wenn man diese beiden Diagramme vergleicht, fällt der ähnliche Kurvenverlauf von Q1 (1982) und dem Mittelwert der fünf luzerne-bestandenen dm 1983 bzw. von Q2 und den luzernefreien dm² auf. Da, wie schon oben erwähnt, der Luzernebestand in Q1 wesentlich höher war als in Q2, ist diese Übereinstimmung der Kurven ein deutlicher Hinweis darauf, daß die Verteilung von H. obvia im Biotop mit der Verteilung der Luzerne in Zusammenhang steht. Untermauert wird diese Hypothese durch die mit Hilfe des Vorzeichentests (Mühlberg 1976) ermittelte Signifikanz der im gesamten

276

Jahr höheren Individuendichte in Q1 gegenüber Q2 (p = 0.05 %) bzw. in den Quadraten mit Luzerne gegenüber den luzernefreien (p < 0.05 %) 1983.

Die Bindung von H. obvia an die Luzerne ist leicht verständlich, wenn man den bereits erwähnten Zusammenbruch der krautigen Vegetation in beiden Untersuchungsjahren, den nur die Luzerne überdauerte, berücksichtigt. Die Ergebnisse der Klimamessungen zeigen weiters, daß sich die Bodenoberbläche an hochsommerlichen Schönwettertagen bis über 64 °C erwärmt. Schmidt-Nielsen, Taylor & Shkolnik (1972) konnten nachweisen, daß sich der Weichkörper einer am Boden übertagenden Helicella seetzeni bei einer Bodentemperatur von 65 °C auf 53 °C erwärmt. Für H. obvia, vor allem für juvenile Tiere, ist diese Weichkörpertemperatur bereits letal. Nopp (1965) gibt die 3-4 Stunden lang gerade noch ertragene Temperatur für adulte H. obvia mit 45-50 °C an.

Im Gegensatz dazu sind Tiere, die auf Pflanzen übertagen, nur Temperaturen bis knapp über 30 °C ausgesetzt. Stärkere Erwärmung durch längere Sonneneinstrahlung ist nur in geringem Ausmaß zu erwarten, da bis zu 90 % des sichtbaren Lichtes und 95 % der Infrarotstrahlung vom Gehäuse reflektiert wird (Schmidt-Nielsen, Taylor & Shkolnik 1972). Temperaturen bis 40 °C werden aber von *H. obvia* problemlos längere Zeit ertragen (Nopp 1964).

Daß die Luzerne nur als Struktur und nicht als Futterpflanze genutzt wird, beweisen die Versuche über die Futterwahl von *H. obvia* (Schmid 1930), bei denen die Luzerne nie angefressen wurde. Dies bedeutet, daß in anderen Biotopen durchaus verschiedene Pflanzen oder sonstige räumliche Strukturen wie etwa Lichtmasten diese Funktion übernehmen können. Als Futter dürfte *H. obvia* während dieser Zeit vom Tau befeuchteter Detritus dienen.

Die Interpretation der Kurven in Abb. 1 und 3 – unter Berücksichtigung der Umweltbedingungen – läßt vier Phasen für den Jahresverlauf der Individuenverteilung im Biotop erkennen.

- Phase 1: Vom Beginn bis zum Höhepunkt der Schlupfperiode ist eine starke Aggregation an den Gelegestandorten zu beobachten. Daß diese zum überwiegenden Teil im Wurzelbereich der Luzerne zu finden sind, hat zwei wahrscheinliche Ursachen: erstens stellt die Luzerne zur Fortpflanzungszeit im Herbst die einzige Übertagungsstruktur dar, und zweitens dürfte das Eindringen in den Boden zur Eiablage entlang der Luzernestengel für H. obvia einfacher sein. Gegen Ende dieser Periode ist jedoch bereits eine Abwanderung von Tieren über 4 mm Durchmesser und damit eine beginnende Gleichverteilung über die gesamte Fläche zu bemerken. Diese Phase dauerte 1982 bis Mitte Mai, 1983 bis Ende April.
- Phase 2: Die Abwanderung von den Gelegestandorten setzt, begünstigt durch die jetzt stark entwickelte krautige Vegetation, voll ein. Im Gegensatz zur Phase 1 ist die Mortalitätsrate bereits höher als die Schlupfrate. Diese Periode dauert in beiden Untersuchungsjahren bis ca. Mitte Juli.
- Phase 3: Diese ist durch eine starke Abnahme der Populationsdichte gekennzeichnet. Der Beginn fällt in beiden Untersuchungsjahren exakt

mit dem Zusammenbruch der weitgehend bodendeckenden krautigen Vegetation zusammen. Diese Tatsache beweist gemeinsam mit den Klimadaten ziemlich eindeutig, daß das Übertagungsverhalten vom H. obvia eine Anpassung an das Mikroklima ihres Lebensraumes darstellt, zeigt jedoch andererseits, daß H. obvia nicht fähig ist, geeignete Strukturen aktiv aufzusuchen. Die Auszählergebnisse der Probeflächen deuten vielmehr darauf hin, daß diese nur zufällig gefunden werden. Bedingt durch die hohen Bodenoberflächentemperaturen an hochsommerlichen Schönwettertagen, haben die nicht auf Luzerne übertragenden Tiere nur geringe Überlebenschancen. Dies vor allem auch deshalb, weil die Tiere bei starkem Temperaturanstieg dazu neigen auszukriechen (Nopp 1965, eigene Beobachtungen im Infrarottrockner) und dadurch dem Vertrocknungstod schutzlos ausgeliefert sind. Ein weiteres wichtiges Indiz für diese Theorie ist, daß keine Populationszunahme auf der Luzerne zu beobachten war. Dies wäre aber bei einem aktiven Aufsuchen von räumlichen Strukturen zu erwarten.

- Phase 4: Diese tritt im Herbst ab Mitte September auf und ist durch die Stabilisierung der Restpopulation gekennzeichnet. Klimafaktoren haben keine Auswirkung mehr auf die Mortalitätsrate. Dies wird durch eine weitgehende homogene Verteilung bewiesen. Diese Phase konnte nur 1982 flächenbezogen erfaßt werden (Abb. 1 ab 27. 9.) da 1983 die Dichte für die Probequadratgröße bereits zu gering war. Bei den Aufsammlungen am 16. 9. und 31. 10. 1983 konnte aber eine Gleichverteilung im Biotop beobachtet werden.

Diese vier Phasen der Individuenverteilung sind jedoch nicht scharf gegeneinander abgegrenzt, sondern gehen kontinuierlich ineinander über. Sie sind wie aus der Beschreibung der einzelnen Phasen bereits deutlich hervorgeht, stark klimaabhängig. Ihre Ausprägung in verschiedenen Jahren kann daher durchaus unterschiedlich sein.

Beide Untersuchungsjahre wiesen im Sommer ausgeprägte und langanhaltende Schönwetterperioden auf. Dies ermöglichte das Erkennen der jahreszeitlichen Verteilungsmuster und ihrer wahrscheinlichen Ursachen in dieser Deutlichkeit. Dieser 1982 und 1983 ähnliche, jedoch zeitlich etwas verschobene Jahresverlauf der Individuenverteilung ist aber nur ein Teilaspekt der Populationsdynamik. Wie unterschiedlich die Populationsentwicklung trotz der oben erwähnten Übereinstimmung verlief zeigt sich, wenn man den in Abb. 2 und 4 dargestellten Jahresverlauf der Biomasse von H. obvia 1982 und 1983 vergleicht. Diese flächenbezogenen Werte wurden berechnet, indem die durchschnittliche organische Substanz pro Individuum (Bittermann 1984) mit der Individuenanzahl pro Probequadrat multipliziert wurde.

1982 erreicht die Biomasse ihr Maximum Anfang August, zu einem Zeitpunkt, an dem die Individuendichte auf die Hälfte (Q2) bis ein Drittel (Q1) ihres Höchstwertes abgesunken ist; zur Zeit der höchsten Populationsdichte hat sie nur einen kleinen Zwischengipfel. Auffällig ist auch, daß das Maximum der Biomasse, im Gegensatz zu 1983 in beiden Probequadraten

W. Bittermann

278

gleichzeitig erreicht wird. 1983 fällt das Maximum der Individuendichte und der Biomasse in den Probeflächen mit und ohne Luzerne zusammen, ist zwischen diesen jedoch um eineinhalb Monate verschoben.

Die in Abb. 5 bis 8 dargestellten Prozentanteile der Individuen bzw. der organischen Substanz der verschiedenen Größenklassen an der Gesamtpopulation im Jahresverlauf verdeutlichen den unterschiedlichen Biomasseverlauf in den beiden Untersuchungsjahren. Zwischen 3 mm und 15 mm Durchmesser beträgt die Klassenweite 1 mm; kleinere und größere Tiere wurden zu je einer Klasse zusammengefaßt. Bei vergleichender Betrachtung erkennt man, daß am 5.8.1982, dem Zeitpunkt des Biomassenmaximums 63 % der Population bereits adult war (≥11 mm) und diese Tiere 83 % der Biomasse ausmachten (Abb. 5 und 6). Gleichzeitig war aber die Individuendichte noch relativ hoch (Abb. 1). Die organische Substanz steigt aber exponentiell mit dem Durchmesser und wächst ab 11 mm stark an. Im Gegensatz dazu ist 1983 ein nennenswerter Prozentsatz erst nach dem 18.7. adult, also zu einem Zeitpunkt, an dem die Populationsdichte bereits stark abgesunken war (Abb. 7 und 8). Im Zeitraum davor dominieren jene Größenklassen, zwischen denen nur geringe Unterschiede in der organischen Substanz zwischen den Klassen auftreten. Dies bedeutet aber, daß der Biomassezuwachs bei dem starken Rückgang der Individuendichte in den Probeflächen geringer ist, als der Abgang durch Abwanderung und Mortalität. Gemeinsam mit der Tatsache, daß H. obvia 1983 drei Wochen früher auftrat als 1982, zeigen diese Befunde die unterschiedliche Populationsentwicklung in den beiden Untersuchungsjahren auf.

Auffällig ist eine Übereinstimmung in der Populationsdynamik – weder 1982 noch 1983 traten im Frühjahr adulte Tiere auf. Gemeinsam mit den zwei folgenden Indizien beweist diese Tatsache eindeutig, daß *H. obvia* nach der Eiablage abstirbt:

- Große Individuen über 14 mm Durchmesser treten bevorzugt dann auf, wenn der Anteil adulter Tiere gering ist (August). Bei zunehmender Dichte kopulationsbereiter Individuen verschwinden sie wieder. Dies demonstriert einerseits, daß H. obvia bis zur Kopula weiterwächst, andererseits aber das Absterben nach der Eiablage. Da größere Tiere, wie ökophysiologische Befunde zeigen (Bittermann 1984), bei dem während dieses Zeitraumes herrschenden Mikroklima bessere Überlebenschancen haben als kleinere, müßte der Prozentanteil dieser Individuen an der Population steigen und nicht fallen. Er wächst aber erst wieder im Spätherbst, zu einem Zeitpunkt, an dem die Individuendichte stark abnimmt und daher auch die Wahrscheinlichkeit des Aufeinandertreffens zweier kopulationsbereiter Tiere geringer wird.
- Von zwanzig in fünf Vierergruppen in Blumentöpfen gehaltenen Individuen starben 18 Tiere nach der Eiablage; von zehn einzeln gehaltenen Tieren überlebten neun diese von 16. Juni bis 1. Oktober 1983 dauernde Laborhaltung.

Wenn man die unterschiedliche Populationsentwicklung 1982 und 1983

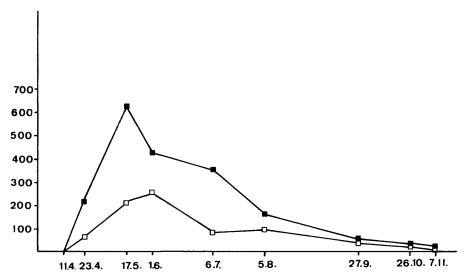


Abb. 1: Jahresverlauf der Individuendichte von H. obvia in 2 m² 1982 (schwarze Quadrate – Q1, weiße Quadrate – Q2, siehe dazu auch Abb. 9).

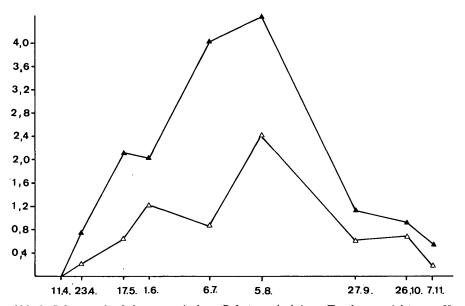


Abb. 2: Jahresverlauf der organischen Substanz (os) in g
 Trochengewicht von H. obvia in 2 m² 1982 (schwarze Dreiecke – Q1, Weiße Dreiecke – Q2).



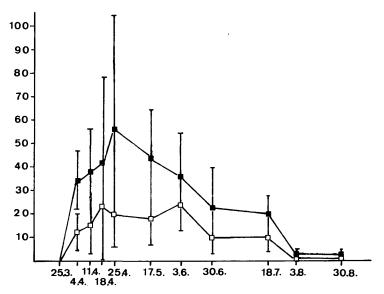


Abb. 3: Mittelwert des Jahresverlaufes der Individuendichte von *H. obvia* in je 5 dm² mit Luzerne (schwarze Quadrate) und ohne Luzerne (weiße Quadrate) 1983 Standardabweichung eingezeichnet.

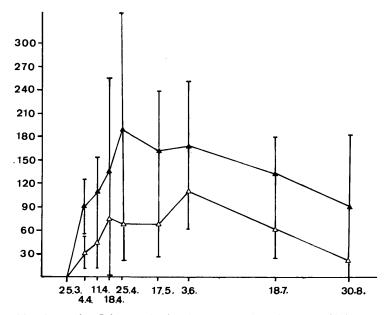


Abb. 4: Mittelwert des Jahresverlaufes der organischen Substanz (Os) in mg Trokkengewicht von $H.\ obvia$ in je 5 dm² mit Luzerne (schwarze Dreiecke) und ohne Luzerne (weiße Dreiecke) 1983 Standardabweichung eingezeichnet.

mit dem in der Tab. 1 zusammengefaßten Klimaverlauf dieser beiden Jahre in Verbindung setzt, ergibt sich folgendes Bild:

Die Ursache dafür, daß die Schlupfperiode 1983 drei Wochen früher einsetzte als 1982, ist der milde Winter 82/83. Im Gegensatz zum Winter 81/82 sank die Durchschnittstemperatur in 2 cm Tiefe – dies entspricht der Gelegetiefe von H. obvia (Frömming 1954) – nie unter 0°C. Bis Mitte Mai entwikkelte sich dann die Population 1982 wesentlich rascher als 1983, so daß zu diesem Zeitpunkt die Größenklassenzusammensetzung der Population 1982 und 1983 ziemlich ähnlich ist. Der Grund für dieses raschere Wachstum 1982 ist wahrscheinlich die kühl-feuchte Witterung Ende April und Anfang Mai, die durch das Ausbleiben starker Regenfälle H. obvia zumindest eine teilweise Aktivität während des Tages und dadurch stärkeres Wachstum ermöglichte. Bis Anfang Juni verlief die Populationsentwicklung in beiden Jahren dann ziemlich parallel. Im Juni entwickelte sich die Population 1982 erneut rascher als 1983. Ausschlaggebend dafür waren wahrscheinlich die starken, vorwiegend während der Nacht aufgetretenen Niederschläge im Juni 1983. Da sich aktive Landpulmonaten gegen das osmotische Eindringen von Wasser in ihren Körper nicht schützen können, zwangen die anhaltenden Regenfälle H. obvia zur Inaktivität und bewirkten dadurch möglicherweise die Entwicklungsverzögerung. Im Gegensatz zum Juni war der Juli 1983 extrem trocken und heiß. Dies führte zu einem früher einsetzenden und rascher verlaufenden Zusammenbruch der Vegetation als 1982, der sich in der starken Populationsabnahme auswirkte. Die anhaltend höheren Bodentemperaturen führten gleichzeitig zu einer rascheren Entwicklung der Frühjahrsgelege. Diese stammten von juvenil überwinterten H. obvia, die bereits Anfang März aktiv waren. zwischen Mitte April und Mitte Mai adult wurden, kopulierten und Eier ablegten. Aufgrund der hohen Julitemperaturen hatten diese frisch geschlüpften Tiere jedoch keine Überlebenschance.

Im Gegensatz dazu verlief der Juli 1982 wesentlich ausgeglichener. Zwar begann auch 1982 der Vegetationszusammenbruch im Juli, jedoch später und nicht so rapide. Die Populationsabnahme war ebenfalls geringer als 1983. Gemeinsam mit dem Umstand, daß die überlebenden Individuen durch die relativ hohen Temperaturen rasch wuchsen (RGT-Regel), führte diese Tatsache zum Biomassemaximum Anfang August. Ab Ende August verlief die Entwicklung in beiden Jahren ziemlich parallel. Der Prozentanteil der Tiere über 13 mm Durchmesser war allerdings 1983 deutlich höher als 1982.

1982 entwickelten sich die Frühjahrsgelege langsamer, die Eier wurden auch möglicherweise später abgelegt als 1983, so daß der Schlupf erst im September erfolgte. Die zu diesem Zeitpunkt bereits relativ kühle Witterung hatte zur Folge, daß die klimabedingte Mortalität bei den frisch geschlüpften Tieren gering war und zumindest ein Teil überwintern konnte. Diese Tiere wurden dann im Frühjahr 1983 adult und legten Ende April Anfang Mai ihre Eier ab.

Der durch physiologische Befunde (BITTERMANN 1984) und die Populationsentwicklung belegte Ausnutzung des Taufalles konnte bei den nächtli-

W. BITTERMANN

Tab. 1: Monatliche Mittelwerte der Lufttemperatur (LT) und der Bodentemperatur in 2 cm Tiefe (BT) sowie der Niederschlagsmenge in mm (NS) und der Sonnenscheindauer in Stunden (SO).

Die Daten stammen aus den monatlichen Berichten der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Wien, Hohe Warte. Werte, die keinen Zusammenhang mit der Populationsdynamik aufweisen, wurden weggelassen.

	LT	ВТ	NS	SO
1981			,	
Oktober	_	12,1 °C	_	
November	_	6,1 °C	_	_
Dezember	-	1,2 °C	-	-
1982				
Jänner	_	-0;3°°C	-	_
Februar	_	−0,3 °C	_	_
März	6,7 °C	4,9 °C	22 mm	170,0 h
April	8,9 °C	10,4 °C	18 mm	195,5 h
Mai	15,9 °C	17,1 °C	62 mm	245,1 h
Juni	19,5 °C	21,7 °C	$60~\mathrm{mm}$	238,3 h
Juli	20,9 °C	23,4 °C	72 mm	209,2 h
August	20,3 °C	22,7 °C	20 mm	207,7 h
September	18,6 °C	20,8 °C	$30~\mathrm{mm}$	207,9 h
Oktober	10,9 °C	12,5 °C	57 mm	86,7 h
November	_	6,5 °C	_	_
Dezember	-	3,4 °C	-	_
1983				
Jänner	_	3,5 °C	_	_
Februar	_	1,1 °C	_	_
März	7,3 °C	6,4 °C	8 mm	134,0 h
April	12,3 °C	12,6 °C	67 mm	145,3 h
Mai	16,3 °C	18,4 °C	$69~\mathrm{mm}$	222,9 h
Juni	18,6 °C	21,3 °C	108 mm	213,5 h
Juli	22,8 °C	25,2 °C	6 mm	295,0 h
August	21,0 °C	23,2 °C	29 mm	219,4 h
September	16,3 °C	18,4 °C	52 mm	214,9 h

chen Aktivitätskontrollen bestätigt werden. In allen sechs Nächten kam es zu Taufall und zum Auskriechen von *H. obvia*.

Die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen bestätigen und ergänzen die im Labor erhobenen ökophysiologischen Befund (Bittermann 1984). So erfolgte der gesamte Lebenszyklus von Schlupf bis zur Eiablage sowohl 1982 als auch 1983 innerhalb eines Jahres. Das Weiterwachsen während der in beiden Jahren langandauernden Trockenperioden und die beobachtete Nachtaktivität widerlegen das schon aufgrund der Laborbefunde (Bittermann 1984) angezweifelte Auftreten einer Trockenruhe bei H. obvia unter natürlichen Bedingungen und beweisen die tatsächliche Ausnutzung des nächtlichen Taufalls. Das von vielen Autoren vermutete Auftreten eines Trockenschlafes (Mazek-Fiala 1933, 1935; Frömming 1954 u. v. a.) hat zwei Ursachen: erstens wurden von diesen Autoren Laborbeobachtungen direkt auf Freilandverhältnisse übertragen und zweitens nur qualitative und punktuelle Populationsbeobachtungen durchgeführt, die leicht falsch

282



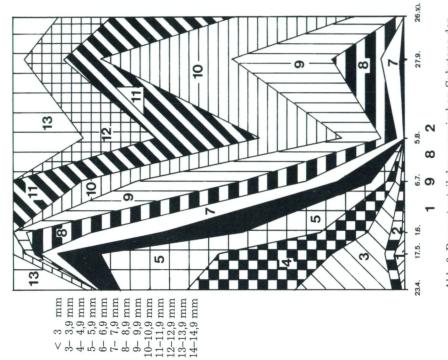


Abb. 6: Prozentanteil der organischen Substanz der einzelnen Größenklassen im Jahresverlauf in der Helicella obvia-Population am Kaisermühlendamm.

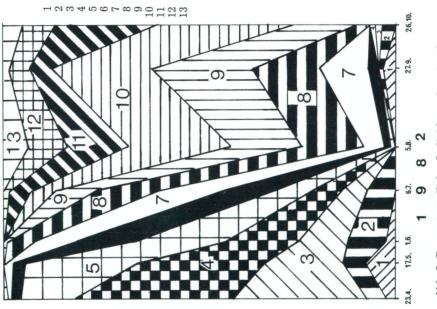


Abb. 5: Prozentanteil der Individuen der einzelnen Größenklassen im Jahresverlauf in der Helicella obvia-Population am Kaisermühlendamm.

W. BITTERMANN

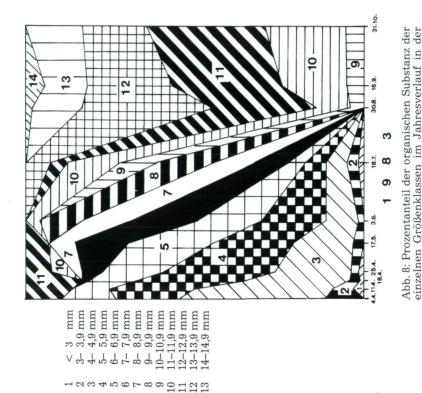


Abb. 7: Prozentanteil der Individuen der einzelnen Größenklassen im Jahresverlauf in der Helicella obvia-Population am Kaisermühlendamm.

± ∞

0

Kaisermühlen-

am

obvia-Population

Helicella damm. interpretiert werden können. Darüber hinaus zeigen die Populationsuntersuchungen aber, daß die Entwicklung von *H. obvia* trotz aller physiologischen Anpassungen (temperaturabhängige Regulation des Stoffwechsels und des Wasserverlustes) aber auch ethologischen (Übertagungsverhalten) und morphologischen (Gehäusebildung) Adaptationen an ihren Lebensraum stark vom Witterungsverlauf, sowohl direkt als auch indirekt, beeinflußt wird.

Direkte Witterungseinflüsse sind z.B. ein kühl-feuchter Wetterverlauf ohne stärkere Niederschläge, der *H. obvia* auch Tagaktivität ermöglicht oder anderseits anhaltende Regenfälle, welche die normale Nachtaktivität unterbinden.

Ein indirekter Einfluß ist der durch die anhaltende Trockenheit verursachte Vegetationszusammenbruch in beiden Untersuchungsjahren. Der dadurch bedingte, weitgehende Wegfall geeigneter Übertagungsstrukturen hatte, gemeinsam mit den hohen Bodenoberflächentemperaturen die hohe Mortalität von *H. obvia* zur Folge.

Diese Befunde zeigen, wie vorsichtig man bei der Übertragung der Ergebnisse dieser beiden Jahrgänge der Populationsdynamik auf andere Jahre oder Biotope vorgehen muß; so könnte etwa eine unterschiedliche Vegetationszusammensetzung, die eine solche Trockenperiode besser überdauert, den, im Juli und August beobachteten, starken Populationsrückgang von H. obvia abschwächen oder sogar ganz verhindern. Wie stark ein kühl-feuchter Sommer die Populationsdynamik von H. obvia beeinflußt, deuten qualitative Beobachtungen der Population in Schwechat von August 1979 bis November 1980 an. In diesem Zeitraum konnten Tiere über 10 mm Durchmesser mit Ausnahme von Jänner und Februar zu jeder Jahreszeit ohne auffällige Dichteschwankungen gefunden werden. Über Prozentanteile an der Gesamtpopulation kann keine Aussage gemacht werden, da keine quantitativen, flächenbezogenen Aufsammlungen durchgeführt wurden. Die kleineren Individuen sind daher in diesen Proben unterrepräsentiert. Dieses relativ konstante Auftreten subadulter und adulter Tiere während des gesamten Zeitraumes kann aufgrund der Ergebnisse vom Kaisermühlendamm und der zur Verfügung stehenden Klimadaten (Beobachtungen der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik Wien, Hohe Warte, Juli 1979 bis November 1980) folgendermaßen interpretiert werden:

Durch den kühlen und regnerischen Sommer kam es sowohl 1979 als auch 1980 zu keinem oder nur einem schwachen klimabedingten Populationsrückgang bei den im Frühjahr geschlüpften Tieren. Da sich dieser Witterungsverlauf 1979 bis in den Frühherbst fortsetzte, kam es auch bei den im Herbst schlüpfenden Tieren kaum zu Ausfällen. Sie überwinterten bereits ziemlich groß und waren Ende März 1980 adult oder fast adult und täuschten so eine Überwinterung eines Großteiles der bereits im Herbst 1979 adulten Tiere vor. Ähnliche Beobachtungen bzw. Beobachtungen an im Labor (einzeln?) gehaltenen Tieren, die bis zu drei Jahre alt wurden, führten zu dem falschen Schluß, daß H. obvia in der Regel zweijährig ist. Auf einzeln gehaltene Tiere bzw. Individuen, die keinen Kopulations-

286

partner finden, trifft dies auch im Freiland zu; die Ergebnisse der Populationsuntersuchung beweisen jedoch eindeutig das Absterben von *H. obvia* nach der Eiablage.

Wie unterschiedlich die Populationsentwicklung innerhalb einer Art verlaufen kann, zeigen auch Populationsuntersuchungen an Theba pisana ('Müller), einer küstenbewohnenden Helicidae, die im gesamten Mediterranraum und in Westeuropa vorkommt. Diese Species zeigt viele Übereinstimmungen mit H. obvia. Sie gilt ebenfalls als xerophil und nachtaktiv (MAZEK-FIALA 1934), stirbt ebenfalls nach der Eiablage ab und hält (angeblich) im Sommer einen Trockenschlaf (Cowie 1984). Der Lebenszyklus wird für das gesamte Verbreitungsgebiet zwischen ein- und zweijährig angegeben und zwar derart, daß verschiedenen Autoren für denselben Großraum wie z.B. für Israel – allerdings für verschiedene Untersuchungsjahre - unterschiedliche Entwicklungszyklen angeben (Harpaz & Oseri 1961; Avidov & Harpaz 1969; alle zitiert aus Cowie 1984). Diese Unterschiede führt Sacchi (1971, 1977, 1978; zitiert nach Cowie 1984) auf unterschiedliche Trockenschlafdauer zurück. Die Populationszusammensetzung schwankt ebenfalls im gesamten Verbreitungsgebiet zwischen bimodal, d. h. adulte und juventile Individuen treten gleichzeitig auf und unimodal, d. h. es treten entweder adulte oder juvenile Tiere auf. Diese Befunde zeigen die großen, wahrscheinlich klimaabhängigen Unterschiede der Populationsdynamik innerhalb einer Art. Sie machen noch einmal deutlich, wie vorsichtig man bei einer Verallgemeinerung von Populationsuntersuchungen vorgehen muß.

Literatur

- Avidov, Z. & I. Harpaz (1969): Plant Pests in Israel. Israel Universities Press, Jerusalem.
- BITTERMANN, W. (1984): Vergleichende Ökophysiologie von Helicella obvia (Menke 1928) and Arianta arbustorum (Linnaeus) (Mollusca: Helicidae). Diss Univ. Wien.
- Cowie, R. H. (1984): The life-cycle and productivity of the land snail Theba pisana (Mollusca: Helicidae). Journal of Animal Ecology 53: 311-325.
- Frömming, E. (1954): Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. Duncker und Humboldt, Berlin.
- Gebhardt-Dunkel, E. (1953): Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken. Zool. Jb. Allg. Zool. Phys. Tiere 64: 235–266.
- Geiger, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig.
- Harpaz, I. & Y. Oseri (1961): Crop damaging snails in Israel and their control. Hebrew University of Jerusalem, Faculty of Agriculture, Rehovot. and Citrus Marceting Board, Agricultural Department, Tel Aviv.
- Heller, J. (1982): Natural history of Theba pisana in Israel (Pulmonata: Helicidae). Journal of Zoology 196: 475–487.
- Mazek-Fiala, K. (1934): Die Lebensweise xerophiler Schnecken Syriens, Griechenlands, Dalmatiens und der Türkei und die Beschaffenheit ihrer subepithelialen Drüsen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 28: 445–468.
- Nopp, H. (1964): Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauches und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. Z. Verg. Phys. 50: 641–659.

Populationsdynamik der xerophilen Landschnecke Helicella obvia

Sacchi, C. F. (1971): Ecologie comparee des Gastropodes Pulmones des dunes Mediterraneennes et Atlantiques. Natura, Milano 62: 277-358.

Sacchi, C. F. (1977): La 'lacune nord – Adriatique # et son influence sur l'ecologie des Gastropodes dunicoles. Premisses methologiques. Atti della Societa die Scienze naturale, e del Museo civile die storia naturale, Milano 118: 213–225.

SACCHI, C. F. (1978): Il Delta des Po come elemento disiuntore nell'ecologia delle spiaggie adriatiche. Supplemento al bollentino de museo civico di storia naturale di Venezie 29: 43-73.

Schmidt-Nielsen, K., C. R. Taylor & A. Shkolnik (1972): Desert snails: Problems of survival. Symp. zool. Soc. Lond. 31: 1-13.

Anschrift des Verfassers: W. Bittermann, Österr. stat. Zentralamt, Hintere Zollamtstr. 2b, 1033 Wien 287

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Wissenschaftliche Mitteilungen Niederösterreichisches

<u>Landesmuseum</u>

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Bittermann Wolfgang

Artikel/Article: Populationsdynamik der xerophilen Landschnecke Helicella

obvia (MENKE, 1828 Mollusca, Helicidae). (N.F. 286) 273-287