

Reproduktionsbiologische Untersuchungen an drei *Littorina*-Arten der südlichen Nordsee

C. S. Gallardo¹ & K.-J. Götting²

¹ Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile; Valdivia, Chile

² Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie, Justus-Liebig-Universität Gießen;
D-6300 Gießen, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Investigations on reproductive biology in three *Littorina* species of the southern North Sea. Populations of *Littorina mariae*, *L. obtusata* and *L. saxatilis* from the coast near Roscoff (Brittany), from the North Sea islands Helgoland and Sylt were investigated with regard to several characters of their reproductive biology. Important factors are body size and weight, maturation size, shell thickness, sex ratio and reproductive effort of adults as well as number, size and mortality of embryos. Mature *L. saxatilis* individuals inhabiting sandy shores are smaller and have thinner shells and higher reproductive effort than those on rocky coasts. On shores with loose and semi-permanent boulders the adults are clearly larger. Interannual variations in some life history parameters may be explained by changes in food supply. In populations with small adults, ♀♀ are bigger than ♂♂. In localities where *L. mariae* and *L. obtusata* occur sympatrically, a tendency to accentuate interspecific contrast is recognized. Life history patterns, especially in *L. saxatilis* populations, show two tendencies: (a) a rapid increase of shell-size and thickness, which offers better chances of survival and of maximizing clutch-size and clutch-numbers during life-time; (b) early entrance into maturity leads to accelerated reproduction, but life expectation is reduced. Both tendencies are balanced by the action of biotic and abiotic factors.

EINLEITUNG

Die frühe Ontogenese der *Littorina*-Arten der Deutschen Bucht verläuft sehr unterschiedlich. Die Divergenzen zwischen den Arten sind Teil der spezifischen Einnischung, wie sie auch in den unterschiedlichen ökologischen Anforderungen zum Ausdruck kommen. Jede der *Littorina*-Arten hat während ihrer Phylogenese bestimmte Strategien entwickelt, die ihr langfristiges Überleben sichern. Einige Faktoren aus dem Gesamtkonzept sind Größe der Individuen bei Eintritt der Geschlechtsreife, Gelegetgröße, Zeitpunkte der Reproduktion im Lebenslauf, Wachstumsrate, Lebenserwartung und der Reproduktionsaufwand (zu dessen Ermittlung vgl. "Material und Methoden"). Diese und andere Faktoren werden bei langfristig existierenden Populationen in einem ausbalancierten Verhältnis stehen. Zunehmender Reproduktionsaufwand setzt im allgemeinen die Lebenserwartung und/oder die Wachstumsrate herab und verringert damit das Potential der zukünftigen Reproduktionsfähigkeit (vgl. dazu auch Begon & Mortimer, 1982). Viele der Überlegungen in diesem Zusammenhang sind überwiegend theoretischer Natur und widersprüchlich (Überblick bei Stearns, 1976, 1977; s. auch Hart & Begon, 1982 und Menge, 1974), so daß der Ermittlung von Fakten besondere Bedeu-

tung zukommt, vor allem auch an Spezies mit individuenreichen Populationen, wie sie die *Littorina*-Arten an vielen Stellen der Nordseeküste bilden. Wir haben dazu eine Reihe von biometrischen Parametern ermittelt, die einen Bezug zur Reproduktionsbiologie erkennen lassen.

MATERIAL UND METHODEN

Untersucht wurden die drei in der südlichen Nordsee einschließlich der Deutschen Bucht vorkommenden Strandschnecken-Arten, die keine planktische Entwicklungsphase haben: *Littorina mariae* Sacchi & Rastelli, 1966, *L. obtusata* Linné, 1758 und *L. saxatilis* Olivi, 1792.

L. mariae und *obtusata* konnten im Labor unterschieden werden; im Gegensatz zu den Populationen in Dänemark (Nielsen, 1980) waren auch die ♀♀ zu determinieren, vor allem nach der Pigmentierung des Ovipositors. Die Felsstrandschnecken haben eine bewegte taxonomische Geschichte hinter sich. An den britischen Küsten werden in jüngster Zeit 4 Arten unterschieden (Hannaford Ellis, 1983). In den von uns untersuchten Populationen waren keine Unterschiede nachweisbar, die eine Aufspaltung erfordert hätten. Entsprechend den Nomenklaturregeln benutzen wir daher weiterhin den Namen mit Priorität: *L. saxatilis*.

L. mariae und *obtusata* wurden an *Fucus*-Thalli auf dem N-Watt Helgolands (H-2: vor der „Langen Anna“) sowie an der bretonischen Küste bei Roscoff gesammelt (R-4). Von den Probenflächen (jeweils 1 m²) wurden Schnecken und Gelege quantitativ entnommen. Die Probenflächen wurden in verschiedenen Bereichen der Gezeitenzone festgelegt. *L. saxatilis* stammt von den Küsten bei List auf Sylt (L-1: steinerner Schutzwall am „Filmwatt“, L-2: *Zostera*-Bestand im Königshafen), von Helgoland (H-1: Felsstrand) und von Roscoff (R-2: steiniger Strand, R-3: Felsküste mit Spalten, R-5: geschützter Wattenbereich). Die Proben wurden in regelmäßigen Zeitabständen zwischen September 1981 und September 1982 gesammelt.

Bei *L. mariae* und *obtusata* wurde der größte Gehäuse-Durchmesser, bei *L. saxatilis* die Gehäusehöhe gemessen (entspricht dem üblichen Verfahren); Geschlecht und gegebenenfalls der Reifezustand wurden festgestellt. Nach Trocknen bis zur Gewichtskonstanz konnte das Trockengewicht der Schale als Prozentsatz des Gesamtgewichtes berechnet werden. Um die Schalendicken gleichgroßer Individuen verschiedener Populationen vergleichen zu können, berechneten wir einen Schalendickenindex S:

$$S = \frac{\text{Trockengewicht der Schale (mg)}}{\text{Schalenhöhe (mm)}} \times 100$$

Ferner wurden Anzahl und Durchmesser der Eier bzw. Embryonen, ihr Trockengewicht und die pränatale Mortalitätsrate bestimmt. Aus den Zahlenwerten war der Reproduktionsaufwand für die einzelnen Populationen zu berechnen. Unter Reproduktionsaufwand verstehen wir das Verhältnis des Trockengewichts der Embryonen zum Trockengewicht des ♀ (Weichkörper inclusive Eier bzw. Embryonen; in %). Für *L. saxatilis* war der Reproduktionsaufwand direkt zu ermitteln, für *L. mariae* und *obtusata* nur indirekt, und zwar aus dem Trockengewicht der ♀♀ pro m² Habitatfläche und dem Gewicht der Gelege auf derselben Fläche. Dabei wird eine signifikante Korrelation zwischen ♀♀- und Gelegezahl vorausgesetzt. Die Artzuordnung wurde nach der Gele-

gegröÙe vorgenommen, entsprechend den deutlich verschiedenen, sich nicht überschneidenden GehäusegröÙen der ♀♀ von *L. mariae* und *obtusata*.

BEFUNDE

Littorina saxatilis

Populationen der Felsstrandschnecke gibt es in sehr verschiedenen Biotopen: im geschützten Wattenmeerbereich (Königshafen und Kernie bei Roscoff), auf mäßig exponierten Hartsubstraten (am Filmwatt, List, und Bloscón bei Roscoff) und auf sandigen und steinigten Stränden (Helgoland und Roscoff). Allgemein ist festzustellen, daß die Individuen von L-2 (Königshafen) kleiner, ihre Gehäusewandungen dünner sind als solche von Steinstränden. Tiere mittlerer Größe und Schalendicke treten an Felsblöcken in relativ wenig exponierten Strandbereichen auf. Bei Schnecken von L-2 und R-5 macht die Schale etwa 92 % des Gesamtgewichtes, bei denen von Steinstränden bis 97 % aus. Adulte mit dicken Schalen variieren stärker in der Gehäusehöhe (Tab. 1; z. B. Station R-2: von 8,0 bis 14 mm). In Populationen mit kleinen Adulten sind die ♀♀ größer als die ♂♂, und es gibt mehr ♀♀ als ♂♂ (Abb. 1). Umgekehrt dominieren in Populationen mit mittleren und großen Adulten die ♂♂ in der Anzahl; ein Geschlechtsdimorphismus ist nicht ausgeprägt.

Unterschiede zeigen sich auch bei den Eiern (Tab. 2). Die kleinsten und die geringste Schlüpfgröße gibt es bei List (L-1), die größten im Wattenbereich von Kernie (R-5, bretonische Küste). Embryonen gleichen Entwicklungsstadiums aus verschiedenen Populationen unterscheiden sich in ihren Trockengewichten und in ihrer Größe: die leichtesten fanden sich bei List (L-1; Tab. 3), die schwersten bei Kernie (R-5). Variabel ist auch die Fruchtbarkeit (Tab. 4, 5), wobei allgemein eine direkte Korrelation zwischen ♀-Größe und Embryonenzahl nachweisbar ist, wie auch zwischen ♀-Gewicht und Embryonenzahl (keine signifikante Beziehung in der Population L-1). Populationen im Wattenmeer weisen sehr unterschiedliche Durchschnittszahlen an Nachkommen pro ♀ auf. Die Fruchtbarkeit wird also nicht nur durch die ♀-Größe bestimmt, sondern auch durch Ernährungszustand und Gewicht. So sind die ♀♀ bei Roscoff (R-3; Tab. 6, 7) klein, haben ein hohes relatives Gewicht und erzeugen mehr Embryonen ($\bar{n} = 213$) als die ♀♀ auf Helgoland (Tab. 8, 9) ($\bar{n} = 194$), die zwar größer sind, aber ein geringeres relatives Gewicht haben.

Der Reproduktionsaufwand ist in der Population Königshafen (L-2, Juli 1981) am größten (22,4 %), auf Helgoland am geringsten (11,6 % im August 1981). Extrem große ♀♀ brauchen viel Material für das Gehäuse (97 % des Trockengewichtes), sie sind sehr fruchtbar bei geringem Aufwand (12 %). Kleine ♀♀ erreichen ähnliche Fruchtbarkeitsraten, wenn sie weniger in das Gehäuse investieren (92 %) und ein hohes relatives Gewicht haben; allerdings ist dann der Reproduktionsaufwand größer (22 %). Werden wenige Embryonen erzeugt, so sind sie beim Schlüpfen größer.

Die saisonalen Schwankungen der reproduktionsbiologischen Parameter wurden am Beispiel dreier Populationen der bretonischen Küste untersucht (Abb. 2). Trächtige ♀♀ fanden sich zu allen Jahreszeiten; in allen Populationen gibt es bestimmte Höhepunkte der Reproduktionsaktivität. Diese Hauptphase fällt bei zwei Populationen auf den September, bei einer auf den Januar (im Untersuchungszeitraum IX 1981 bis IX

1982). In letzterer sind jedoch nur 70 % der ♀♀ trüchtig. Das Geschlechterverhältnis verschiebt sich mit der Jahreszeit, im Mittel dominieren die ♂♂ an Fels- und Steinküsten, die ♀♀ im Wattenmeer. Die Anzahl der Nachkommen pro ♀ weist erhebliche Unterschiede auf, wenn man die beiden Untersuchungsjahre vergleicht. Da die ♀♀ einer Population (R-2) im September 1982 signifikant größer waren als im September

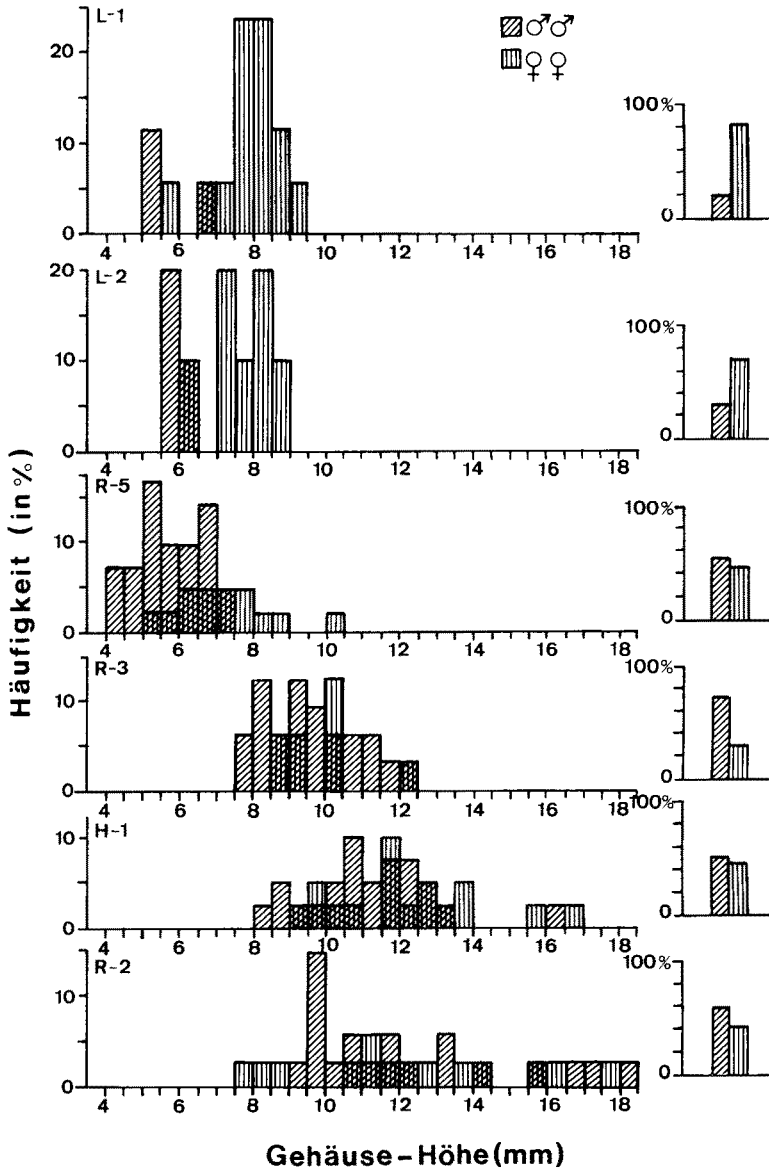


Abb. 1. *Littorina saxatilis*; Häufigkeit verschiedener Größengruppen der Adulten in 6 Populationen. Rechts: Mittlere Häufigkeit der Geschlechter

Tab. 1. *Littorina saxatilis*, Dickenindices gleichgroßer Gehäuse in 6 Populationen. *: statistisch signifikanter Unterschied ($P \leq 0,05$)

| Station | Gehäusehöhen (mm) | Durchschnittlicher Dickenindex | $N_1 + N_2$ | t |
|---------|-------------------|--------------------------------|-------------|--------|
| R-5 | 4,8– 9,0 | 0,565 ± 0,21 | 38 | 2,017 |
| L-2 | 4,8– 9,0 | 0,738 ± 0,30 | | |
| L-2 | 5,5– 9,0 | 0,821 ± 0,29 | 27 | 3,369* |
| L-1 | 5,5– 9,0 | 1,178 ± 0,24 | | |
| R-5 | 7,2– 9,0 | 0,859 ± 0,16 | 24 | 3,692* |
| R-3 | 7,2– 9,0 | 1,206 ± 0,24 | | |
| L-2 | 7,2– 9,0 | 1,002 ± 0,26 | 21 | 1,639 |
| R-3 | 7,2– 9,0 | 1,206 ± 0,24 | | |
| R-3 | 7,0– 8,8 | 1,170 ± 0,21 | 29 | 1,034 |
| L-1 | 7,0– 8,8 | 1,240 ± 0,11 | | |
| R-3 | 8,0–13,0 | 1,611 ± 0,56 | 61 | 6,553* |
| H-1 | 8,0–13,0 | 2,661 ± 0,66 | | |
| L-1 | 6,9– 9,6 | 1,270 ± 0,15 | 26 | 2,692* |
| H-1 | 6,9– 9,6 | 1,618 ± 0,42 | | |
| H-1 | 8,0–14,0 | 2,699 ± 0,97 | 58 | 2,169* |
| R-2 | 8,0–14,0 | 3,169 ± 0,82 | | |

Tab. 2. *Littorina saxatilis*, Ei- und Schlüpfgrößen sowie die Anzahl der Embryonen pro Brutsack. Gewicht = mittleres Trockengewicht beim Schlüpfen

| Station | Ei-Ø (µm) | | Schlüpfgröße (µm) | | Gewicht (µg) | Embryonen pro Brutsack | |
|---------|-----------|--------------|-------------------|--------------|--------------|------------------------|-----------|
| | D | \bar{D} | S | \bar{S} | | N | \bar{N} |
| L-1 | 174–188 | 180,0 ± 5,0 | 432–576 | 517,5 ± 40,0 | 13,1 | 14–140 | 57 ± 35 |
| L-2 | 187–216 | 208,5 ± 9,9 | 486–612 | 548,5 ± 29,7 | – | 26–272 | 167 ± 72 |
| H-1 | 180–216 | 195,7 ± 14,0 | 486–612 | 547,4 ± 30,6 | 17,5 | 22–749 | 194 ± 213 |
| R-2 | 180–225 | 200,4 ± 7,6 | 450–594 | 520,8 ± 30,0 | 16,8 | 53–721 | 225 ± 175 |
| R-3 | 171–216 | 197,5 ± 14,9 | 494–630 | 563,8 ± 35,0 | 24,1 | 50–422 | 213 ± 116 |
| R-5 | 195–261 | 211,4 ± 14,5 | 522–774 | 639,3 ± 48,1 | 25,0 | 24–157 | 56 ± 32 |

1981 und ein höheres mittleres Körpergewicht hatten, war auch die Anzahl ihrer Embryonen signifikant größer. Umgekehrt liegen die Verhältnisse in einer anderen Population (Kernie). Hier wären also langjährige Untersuchungen notwendig, um die mittleren Fruchtbarkeitsraten und die kausalen Ursachen erfassen zu können.

Der durchschnittliche Reproduktionsaufwand im Zeitraum der Untersuchungen ist bei den mittelgroßen ♀♀ von R-3 am höchsten (14,9%; durchschnittlich 604 Nachkommen/♀). Die Produktivität der ♀♀ (das ist mittlere Embryonenzahl × mittleres Embryo-

Tab. 3. *Littorina saxatilis*, reproduktionsbiologische Parameter und Reproduktionsaufwand in 6 Populationen

| Station | Datum | Gehäuse- höhe trächtiger ♀♀ (mm) | Anteil der Schale (trocken, %) | Weich- körper- Gewicht trächtiger ♀♀ (mg) | Anzahl der Embryo- nen/Brut- sack | Eimasse (trocken) | Reproduk- tionsauf- wand (in %) |
|---------|-------------|---|---|---|--|----------------------|--|
| L-1 | 15. 7. 1981 | 7,9±0,8 | 96,0±0,5 | 4,1± 1,0 | 57± 35 | 0,59±0,3 | 12,3±6,2 |
| L-2 | 15. 7. 1981 | 7,8±0,8 | 92,3±2,6 | 6,4± 2,0 | 167± 72 | 1,96±0,8 | 22,4±7,8 |
| H-1 | 16. 8. 1981 | 12,4±2,1 | 97,1±0,7 | 13,4± 5,7 | 194±213 | 2,19±2,2 | 11,6±6,6 |
| R-2 | 13. 9. 1981 | 12,5±2,9 | 97,0±0,6 | 18,8±13,9 | 225±175 | 2,50±1,8 | 12,2±4,1 |
| R-3 | 10. 1. 1982 | 9,9±1,0 | 92,8±1,4 | 13,3± 5,6 | 213±116 | 4,03±2,6 | 21,9±8,6 |
| R-5 | 14. 9. 1981 | 7,1±1,1 | 92,4±1,3 | 3,9± 1,6 | 56± 32 | 0,96±0,6 | 18,7±5,4 |

nengewicht, bezogen auf das mittlere ♀-Gewicht) betrug in der Population R-3 126 %, bei R-2 86 % und bei R-5 nur 68 %. Die ♀♀ der spaltenreichen Felsküste (R-3) erbringen also den höchsten durchschnittlichen Reproduktionsaufwand.

Populationen des oberen Eulitoral unterscheiden sich von solchen aus dem unteren in der Adultgröße, im Geschlechterverhältnis und im Anteil trächtiger ♀♀. ♀♀ aus dem höhergelegenen Bereich Helgolands sind größer und haben ein mittleres Gewicht von 13,4 mg gegenüber denen aus dem unteren Bereich mit 7,1 mg. Es gibt jedoch keine signifikanten Unterschiede in der Schalendicke gleichgroßer Individuen sowie in Eidurchmesser und Schlüpfgröße.

Die ♂♂ des oberen Eulitoral Helgolands sind durchschnittlich 11,3 mm hoch und werden mit 8,1 mm geschlechtsreif, die aus dem unteren Eulitoral erreichen nur 8,9 mm und werden mit 6,9 mm reif. Die ♀♀ sind im oberen Niveau ebenfalls signifikant größer (12,6 mm gegenüber 10,1 mm), aber sie weisen in beiden Küstenzonen keine Unterschiede in der minimalen Reifegröße auf. In beiden Bereichen dominieren die ♂♂, besonders im unteren: hier stellen sie 66 % der Adulten. Im oberen Litoral ist der Prozentsatz trächtiger ♀♀ höher (73,7 %) als im unteren (37,5 %).

Im Vergleich zur Helgoland-Population zeichnen sich die ♀♀ von Roscoff (R-2) durch das hohe relative Gewicht aus. Auch hier gibt es Unterschiede je nach dem Tidenbereich, in dem die Schnecken leben, doch sind die Daten bezüglich Körpergröße und relativem Körpergewicht starken Schwankungen unterworfen. Ei- und Schlüpfgrößen sind nicht signifikant verschieden. Im oberen Eulitoral ist das Geschlechterverhältnis im Jahreslauf variabel mit einer geringfügigen Dominanz der ♂♂ (52,5 %), im unteren Gezeitenbereich überwiegen die ♀♀ (60,2 %). Die Situation ist hier also entgegengesetzt der an der Küste Helgolands.

Littorina mariae und *L. obtusata*

Die einander äußerlich sehr ähnlichen Arten *Littorina mariae* und *obtusata* waren im Freiland nicht zuverlässig zu unterscheiden. Ihre Lebensräume überschneiden sich, und die wesentlichen Unterschiede waren erst im Labor festzustellen, so daß diese Arten hier auch zusammen besprochen werden sollen. Die Artzuordnung erfolgte im wesentli-

Tab. 4. *Littorina saxatilis*, Anzahl der Embryonen pro Brutsack, Reproduktionsaufwand, Gewicht und Größe der ♀♀ in 3 Populationen bei Roscoff zu verschiedenen Zeiten. * : statistisch signifikanter Unterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reproduktionsphasen

| Station Datum | Embryonen/Brutsack von-bis | \bar{N} | Reproduktionsaufwand (%) von-bis | \bar{R} | Mittlere Gesamtzahl Embryonen/Periode ($S \bar{N}$) | Gesamter Reproduktionsaufwand (%) | Mittleres Gewicht trächtiger ♀♀ (mg) | Gehäusehöhe trächtiger ♀♀ (mm) |
|---------------|----------------------------|-----------|----------------------------------|-----------|---|-----------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|
| R-2 | | | | | | | | |
| 13. 9. 1981 | 53-721 | 225* | 3,8-18,5 | 12,2±4,1 | 1460 | 11,55±6,2 | 18,8±13,9* | 12,5±2,9* |
| 7. 1. 1982 | 33-528 | 160 | 1,8-15,0 | 5,6±4,2 | | | 26,9± 4,3 | 14,4±0,8 |
| 23. 5. 1982 | 5-1065 | 499 | 0,4-25,6 | 13,6±7,6 | | | 36,0± 6,5 | 15,2±1,7 |
| 14. 9. 1982 | 73-926 | 576* | 3,6-19,0 | 14,8±4,1 | | | 32,3± 6,9* | 14,9±1,3* |
| R-3 | | | | | | | | |
| 13. 9. 1981 | 68-205 | 143 | 6,9-19,5 | 12,9±4,5 | | | 10,1± 2,0 | 9,4±0,7 |
| 10. 1. 1982 | 50-422 | 213 | 3,5-33,2 | 21,9±8,6 | 604 | 14,88±7,2 | 13,3± 5,6 | 9,9±1,0 |
| 22. 5. 1982 | 35-269 | 123 | 2,4-19,6 | 12,8±5,0 | | | 11,5± 3,3 | 9,5±1,1 |
| 17. 9. 1982 | 39-228 | 125 | 6,9-15,2 | 11,1±3,5 | | | 10,8± 1,8 | 9,6±0,7 |
| R-5 | | | | | | | | |
| 14. 9. 1981 | 24-157 | 56* | 8,1-25,7 | 18,7±5,4* | | | 3,9± 1,6* | 7,1±1,1 |
| 8. 1. 1982 | 4- 38 | 18 | 0,4-16,2 | 9,8±3,7 | | | 4,6± 2,0 | 7,6±1,2 |
| 24. 5. 1982 | 4- 27 | 13 | 1,2- 8,5 | 4,6±2,2 | 108 | 11,58±6,8 | 4,6± 2,2 | 7,5±1,1 |
| 16. 9. 1982 | 5- 40 | 21* | 1,4-16,5 | 9,6±3,8* | | | 2,8± 0,8* | 6,8±0,9 |

Tab. 5. *Littorina saxatilis*, durchschnittliche Produktivität und durchschnittliches Gewicht der ♀♀ in 3 Populationen bei Roscoff zu verschiedenen Zeiten

| Station | Datum | Embryonen pro ♀ | Reproduktionsproduktivität \bar{P} (mg) | Körpergewicht der ♀♀ G (mg) | Gesamte Reproduktionsproduktivität $S\bar{P}$ | Mittleres Gesamtkörpergewicht \bar{G} | Produktivität in % des mittl. Körpergewichts der ♀♀ |
|---------|-------------|-----------------|---|-----------------------------|---|---|---|
| R-2 | 13. 9. 1981 | 225 | 3,78±2,9 | 18,8±13,9 | 24,50 | 28,48±6,5 | 86 |
| | 7. 1. 1982 | 160 | 2,69±2,7 | 26,9± 4,3 | | | |
| | 23. 5. 1982 | 499 | 8,37±5,2 | 36,0± 6,5 | | | |
| | 14. 9. 1982 | 576 | 9,68±4,6 | 32,3± 6,9 | | | |
| R-3 | 13. 9. 1981 | 143 | 3,44±1,2 | 10,1± 2,0 | 14,55 | 11,59±3,9 | 126 |
| | 10. 1. 1982 | 213 | 5,12±2,8 | 13,3± 5,6 | | | |
| | 22. 5. 1982 | 123 | 2,98±1,6 | 11,5± 3,3 | | | |
| | 17. 9. 1982 | 125 | 3,01±1,5 | 10,8± 1,7 | | | |
| R-5 | 14. 9. 1981 | 56 | 1,41±0,8 | 3,9± 1,6 | 2,69 | 3,98±1,9 | 68 |
| | 8. 1. 1982 | 18 | 0,44±0,2 | 4,6± 2,0 | | | |
| | 24. 5. 1982 | 13 | 0,32±0,2 | 4,6± 2,2 | | | |
| | 16. 9. 1982 | 21 | 0,52±0,2 | 2,8± 0,8 | | | |

Tab. 6. *Littorina saxatilis*, Anzahl und Größe des Gehäuses reifer und unreifer Tiere pro m² in zwei Populationen bei Roscoff

| Station | Datum | Unreife Tiere/m ² | | Reife Tiere/m ² | | Gesamt |
|---------|-------------|------------------------------|--------|----------------------------|--------|--------|
| | | Höhe (mm) | Anzahl | Höhe (mm) | Anzahl | |
| R-5 | 8. 1. 1982 | bis 4,8 | 291 | ab 4,9 | 172 | 463 |
| | | Probe 2 " 4,8 | 305 | " 4,9 | 349 | 654 |
| R-5 | 24. 5. 1982 | Probe 1 " 4,8 | 85 | " 4,9 | 227 | 312 |
| | | Probe 2 " 4,8 | 653 | " 4,9 | 1085 | 1738 |
| R-5 | 16. 9. 1982 | Probe 1 " 4,8 | 263 | " 4,9 | 30 | 293 |
| | | Probe 2 " 4,8 | 1415 | " 4,9 | 934 | 2349 |
| R-2 | 7. 1. 1982 | " 8,5 | 116 | " 8,6 | 480 | 596 |
| R-2 | 23. 5. 1982 | " 8,5 | 46 | " 8,6 | 134 | 180 |
| R-2 | 14. 9. 1982 | " 8,5 | 131 | " 8,6 | 332 | 463 |

chen nach der Struktur des Penis und der Größe der Adulttiere (Tab. 10) (zu den Artmerkmalen vgl. Goodwin & Fish, 1977; Fretter & Graham, 1980).

Die Schalen beider Arten sind ziemlich dick (Tab. 11); sie repräsentieren 95,4 bis 96,2% des Gesamtgewichtes ohne signifikante Unterschiede zwischen beiden Spezies. *L. obtusata* ist signifikant größer; ihre Abundanz nimmt vom oberen zum unteren Eulitoral ab. Demgegenüber zeigt *L. mariae* einen deutlicheren Sexualdimorphismus

Tab. 7. *Littorina saxatilis*, reproduktionsbiologische Parameter im oberen und unteren Gezeitenbereich an Station R-2

| Bereich Datum | Geschlechter- verhältnis V (%) ♂♂ | Prozentsatz trächtiger ♀♀ | Embryonen pro ♀ | Trockengewicht (mg) der Eier und Embryonen | Reproduktions- aufwand (%) R | Eidurchmesser (µm) D | Schlüpfgröße (µm) s |
|------------------|---|------------------------------|--------------------|--|------------------------------------|----------------------------|---------------------------|
| Oberer | | | | | | | |
| 7. 1. 1982 | 43,9 | 65,2 | 160 ± 162 | 1,8 ± 1,7 | 5,6 ± 4,2 | | |
| 24. 5. 1982 | 51,3 | 89,5 | 499 ± 308 | 6,0 ± 3,6 | 13,6 ± 7,6 | | |
| 16. 9. 1982 | 61,9 | 93,8 | 576 ± 273 | 5,8 ± 2,3 | 14,8 ± 4,1 | | |
| | \bar{V} : 52,5 | 47,5 | | | \bar{R} = 11,3 ± 4,05 | \bar{D} = 200,4 ± 7,6 | \bar{s} = 520,8 ± 30,0 |
| Unterer | | | | | | | |
| 7. 1. 1982 | 34,8 | 86,7 | 423 ± 209 | 5,1 ± 2,8 | 21,7 ± 6,3 | | |
| 24. 5. 1982 | 42,1 | 68,2 | 430 ± 203 | 4,7 ± 2,4 | 12,9 ± 5,7 | | |
| 16. 9. 1982 | 43,6 | 81,8 | 318 ± 211 | 3,1 ± 2,2 | 14,8 ± 4,1 | | |
| | \bar{V} : 39,8 | 60,2 | | | \bar{R} = 16,5 ± 3,78 | \bar{D} = 194,9 ± 7,1 | \bar{s} = 524,5 ± 27,2 |

Tab. 8. *Littorina saxatilis*, Größe, Gewicht und Schalendicke adulter Tiere an der Station H-1 im August 1981 in verschiedenen Gezeitenzonen

| Habitat | H ♂♂ | H ♀♀ | H ♀♀ | Gehäuse- gewicht (trocken, %) | Dicken- index | Gewicht der ♀♀ (mg) | Gewicht trächtiger ♀♀ (mg) | Mittl. Ge- wicht trächt. ♀♀ |
|----------------------|----------|------------|----------|-------------------------------------|------------------|---------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
| Oberes Eulitoral | 8,1–16,1 | 11,3 ± 1,8 | 9,2–16,9 | 12,6 ± 2,2 | 2,23 ± 0,44 | 13,5 ± 6,1 | 7,4 ± 27,1 | 13,4 ± 5,7 |
| Unteres Eulitoral | 6,9–11,2 | 8,9 ± 1,0 | 9,2–11,3 | 10,0 ± 0,6 | 2,03 ± 0,40 | 7,7 ± 2,3 | 5,2 ± 10,0 | 7,1 ± 2,0 |

Tab. 9. *Littorina saxatilis*, Reproduktionsparameter an der Station H-1 im oberen und unteren Eulitoral im August 1981

| Merkmale | Oberes Eulitoral | Unteres Eulitoral |
|--|------------------|-------------------|
| Geschlechterverhältnis (%) ♂♂ : ♀♀ | 53,7 : 46,3 | 66,7 : 33,3 |
| Anzahl trächtiger ♀♀ | 14 | 3 |
| Trächtige ♀♀ (in %) | 73,7 | 37,5 |
| Anzahl der Embryonen pro ♀ | 22-749 | 27-87 |
| Durchschnittliche Anzahl der Embryonen pro ♀ | 194 ± 212 | 54 ± 25 |
| Trockengewicht aller Embryonen | 0,06-8,24 | 0,09-0,54 |
| Mittleres Trockengewicht aller Embryonen | 2,19 ± 2,2 | 0,35 ± 0,2 |
| Reproduktionsaufwand (%) | 11,6 ± 6,6 | 4,6 ± 2,7 |
| Eidurchmesser (µm) | 180-216 | 180-207 |
| Mittlerer Eidurchmesser | 195,7 ± 14,0 | 194,4 ± 9,2 |
| Schlüpfgröße (µm) | 486-612 | 468-648 |
| Mittlere Schlüpfgröße | 547,4 ± 30,6 | 535,5 ± 67,8 |

(♀♀ größer als ♂♂) und ihre Häufigkeit nimmt vom oberen zum unteren Gezeitenbereich zu.

Bei *L. mariae* dominieren die ♂♂, besonders im höheren Bereich (im September 71-88 % ♂♂). Bei *L. obtusata* ließ sich ein stärkerer Wechsel im Geschlechterverhältnis nachweisen, der auch niveauabhängig war. Im oberen Eulitoral überwogen im Januar die ♂♂ leicht (52,4 %), deren Anzahl sich relativ verringerte, bis im September der Anteil nur noch 25 % betrug. Im mittleren Bereich dominierten im Januar die ♀♀ (78,6 %), deren Anzahl bis September auf 43,9 % abnahm (Abb. 3).

Das Durchschnittsgewicht der Eier einschließlich der zugehörigen Gallertmasse ist bei beiden Arten ähnlich (0,022 mg); das durchschnittliche Gewicht der Embryonen nimmt mit der Entwicklung geringfügig ab (auf 0,019 mg bei *L. obtusata* und 0,016 mg bei *L. mariae*) (Tab. 12).

Die indirekte Bestimmung der Fruchtbarkeit und des relativen Reproduktionsaufwandes zeigt für beide Arten eine Korrelation zwischen Trockengewicht der Gelege und Größe und Gewicht der ♀♀ sowie zwischen Anzahl der ♀♀ und der Anzahl der Gelege in der jeweiligen Probenfläche (Tab. 13). Entsprechend der Verteilung der reifen ♀♀ dominieren im unteren Eulitoral kleine Gelege mit niedrigem Gewicht. Das Gelege-Trockengewicht beträgt bei *L. mariae* zwischen 0,01 und 4,0 mg, bei *L. obtusata* meist über 3,0 mg. Pro Gelege entwickeln sich bei *L. mariae* 80-120 Embryonen bei einem Reproduktionsaufwand von 11,8-17 % des ♀♀-Körpergewichts. Dagegen enthalten die Gelege von *obtusata* 250-300 Embryonen, also rund das Dreifache, bei einem Aufwand von 8,6 bis 11,2 %.

Beide Arten sind das ganze Jahr über fruchtbar, mit Höhepunkten im Januar und im Mai. Dann werden durchschnittlich 2 Gelege pro ♀ produziert. Da die Proben alle Entwicklungsstadien enthalten, legen die ♀♀ wahrscheinlich in kurzer Zeit mehrmals. Die Fortpflanzungsrate verringert sich bis zum September: dann kommt etwa 1 Gelege auf jedes ♀ von *L. obtusata*, bei *L. mariae* nur 1 Gelege auf 2-3 ♀♀. Frühe Entwicklungsstadien fehlen, woraus auf längere Zeitabstände zwischen den Eiablagen zu schließen ist.

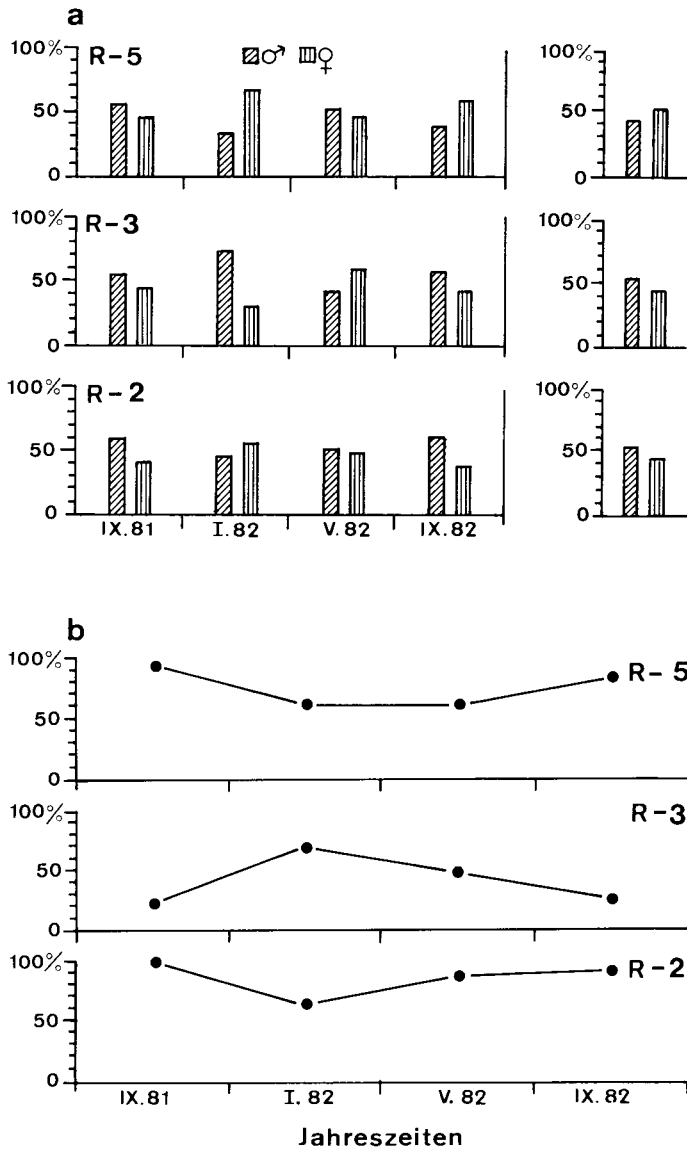


Abb. 2. *Littorina saxatilis*; (a) Geschlechterverhältnis in 3 Populationen zu verschiedenen Zeiten; rechts: Mittelwerte für den Zeitraum der Untersuchungen. (b) Prozentualer Anteil der ♀♀ mit Brut in 3 Populationen zu verschiedenen Zeiten

Die pränatale Mortalitätsrate ist beachtlich. Das Absterben vieler Gelege ist auf ungünstige Umwelteinflüsse besonders im oberen Eulitoral, auf Überwachsen durch Epibionten (vor allem Bryozoa) und – im mittleren und unteren Bereich – auf Freßfeinde zurückzuführen. Der relative Anteil geschädigter Gelege nimmt von Januar bis September zu. Im Herbst sind besonders viele Fraßspuren an den Laichballen nachzuweisen.

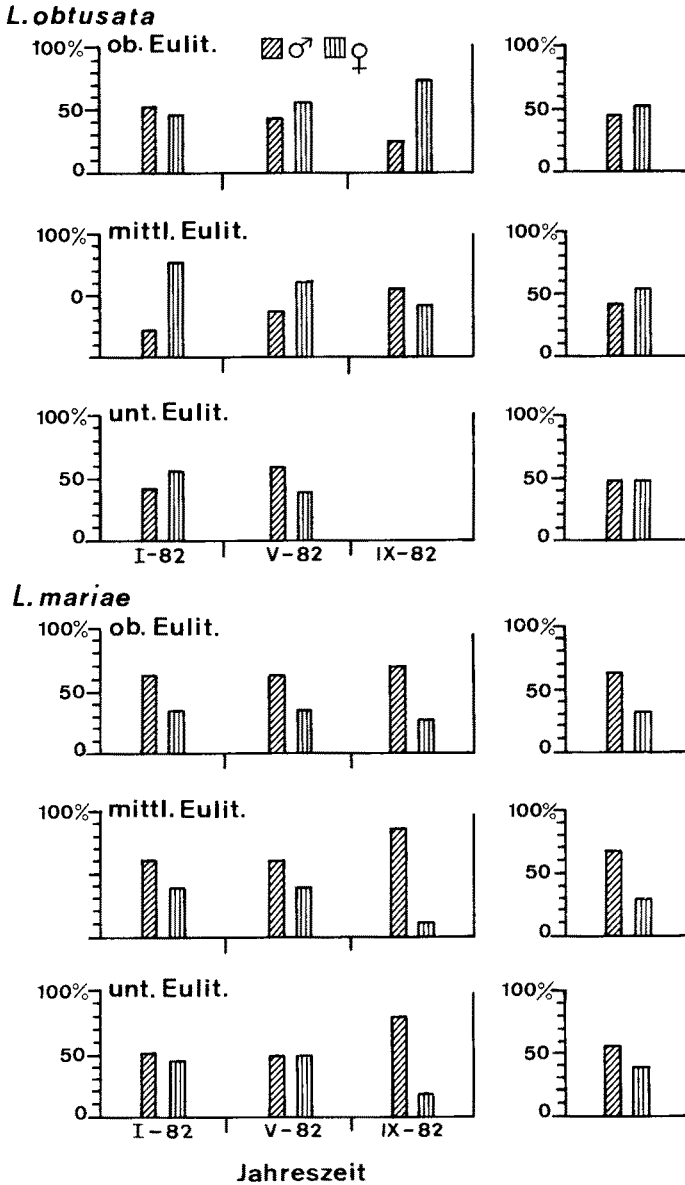


Abb. 3. Geschlechterverhältnis von *Littorina obtusata* und *mariae* bei Roscoff (R-4) im oberen, mittleren und unteren Eulitoral. Rechts: Mittelwerte für den Zeitraum der Untersuchungen

Die embryonale Mortalitätsrate ist bei *L. mariae* höher als bei *L. obtusata*, besonders im oberen Eulitoral; im mittleren und unteren Bereich nimmt sie vor allem im Mai und September zu.

Im Untersuchungszeitraum gehörten die Stumpfen Strandschnecken an den *Fucus*-Beständen Helgolands fast ausschließlich zu *L. mariae*. Nach der Analyse der Penis-

Tab. 10. *Littorina mariae* und *obtusata*, Anzahl der adulten Individuen auf dem Tang pro m² Oberfläche. Tang: Feuchtgewicht in kg

| Art | Datum | Oberes Eulitoral | | Mittleres Eulitoral | | Unteres Eulitoral | |
|--------------------|-------------|------------------|--------|---------------------|--------|-------------------|--------|
| | | Tang | Anzahl | Tang | Anzahl | Tang | Anzahl |
| <i>L. obtusata</i> | 7. 1. 1982 | 8,9 | 84 | 5,4 | 14 | 12,1 | 14 |
| | 21. 5. 1982 | 9,5 | 48 | 5,9 | 40 | 11,2 | 10 |
| | 14. 9. 1982 | 9,0 | 61 | 16,3 | 92 | 11,3 | – |
| <i>L. mariae</i> | 7. 1. 1982 | 8,9 | 48 | 5,4 | 43 | 12,1 | 72 |
| | 21. 5. 1982 | 9,5 | 12 | 5,9 | 10 | 11,2 | 24 |
| | 14. 9. 1982 | 9,0 | 6 | 16,3 | 26 | 11,3 | 27 |

struktur von 96 ♂♂ war unter diesen nur 1 ♂ von *L. obtusata*. Die Größen der Adulttiere und der Gelege tendierten zu einer Normalverteilung, was ebenfalls für eine einheitliche Population spricht. Die Adulten von *L. mariae* sind bei Helgoland signifikant größer als bei Roscoff, doch kleiner als *L. obtusata*. Die ♂♂ erreichen durchschnittlich 13, die ♀♀ mindestens 14 mm größten Durchmesser. Die Schale macht 95,8–96 % des Trockengewichtes aus. Unterschiede zwischen den Tieren aus verschiedenen Gezeitenbereichen waren nicht festzustellen. Das Geschlechterverhältnis wurde nur im August ermittelt: im oberen Eulitoral 70 %, im mittleren 36 % und im unteren 10 % ♀♀. Der Eidurchmesser liegt in Helgoland (wie in Roscoff) zwischen 182 und 204 µm. Es wurde nur ein Gelege im Schlüpfstadium gefunden (Größendurchschnitt der Schlüpfreifen 498 µm). Das höhere Körpergewicht der ♀♀ von *L. mariae* auf Helgoland entspricht den größeren Gelegen; diese enthalten mehr Embryonen: im oberen Eulitoral 192 ± 67 (Reproduktionsaufwand 10,3 %), im mittleren 148 ± 67 (Aufwand 9,6 %) (in der unteren Gezeitenzone wurde nur 1 Gelege gefunden).

Die pränatale Mortalitätsrate von *L. mariae* betrug im August 1981 auf Helgoland 9,4 % im oberen, 26,5 % im unteren Eulitoral.

DISKUSSION

Littorina saxatilis

Wegen des ovoviviparen Vermehrungsmodus ist *Littorina saxatilis* für die Ermittlung des Reproduktionsaufwandes besonders geeignet. Unsicherheiten, wie sie in gewissem Maße mit der Zuordnung der Gelege zu *L. mariae* und *L. obtusata* verbunden sind, entfallen hier. Die Adulten sind variabel in der Größe und der Schalendicke, in der Fruchtbarkeit und im Reproduktionsaufwand. Grundsätzlich sind die Schnecken klein im vegetationsbestandenen Wattenmeer, größer an Steinküsten. Nach dem relativen Weichkörpergewicht sind 2 Gruppen zu unterscheiden:

- (a) solche mit einem hohen Anteil des Weichkörpergewichts (7–8 %) am Gesamttröckengewicht (Populationen L-2, R-3, R-5), entweder mit relativ dünner Schale oder einem großen Anteil Weichkörpermasse und einem Reproduktionsaufwand von 18–22 %;

Tab. 11. *Littorina mariae* und *L. obtusata*, Größen, prozentuales Trockengewicht, Schalendicke und Besiedlungsdichte der Adulten in 3 Bereichen der Gezeitenzone

| | Oberes Eulitoral | | Mittleres Eulitoral | | Unteres Eulitoral | |
|---|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|
| | <i>L. mariae</i> | <i>L. obtusata</i> | <i>L. mariae</i> | <i>L. obtusata</i> | <i>L. mariae</i> | <i>L. obtusata</i> |
| Januar 1982 | | | | | | |
| Größe der Schale (♂♂, mm) | 6,4–9,7 $\bar{H} = 8,1 \pm 0,9$ | 11,0–18,2 $\bar{H} = 14,4 \pm 1,7$ | 6,0–11,5 $\bar{H} = 8,3 \pm 1,0$ | 12,5–16,2 $\bar{H} = 14,6 \pm 1,5$ | 5,9–10,0 $\bar{H} = 8,0 \pm 1,0$ | 10,4–16,2 $\bar{H} = 14,2 \pm 1,9$ |
| Größe der Schale (♀♀, mm) | 8,7–11,6 $\bar{H} = 10,0 \pm 0,8$ | 12,5–18,0 $\bar{H} = 15,6 \pm 1,1$ | 7,6–10,3 $\bar{H} = 9,4 \pm 0,8$ | 14,0–16,7 $\bar{H} = 15,3 \pm 1,0$ | 7,2–12,0 $\bar{H} = 9,7 \pm 0,9$ | 11,8–18,0 $\bar{H} = 15,0 \pm 2,2$ |
| Mai 1982 | | | | | | |
| Größe der Schale (♂♂, mm) | 6,3–9,3 $\bar{H} = 8,1 \pm 1,0$ | 12,7–16,8 $\bar{H} = 15,3 \pm 0,9$ | 6,4–9,2 $\bar{H} = 8,1 \pm 0,9$ | 13,0–17,2 $\bar{H} = 15,5 \pm 1,0$ | 7,5–10,4 $\bar{H} = 8,6 \pm 0,9$ | 13,4–16,7 $\bar{H} = 15,1 \pm 1,0$ |
| Größe der Schale (♀♀, mm) | 8,9–10,3 $\bar{H} = 10,3 \pm 1,1$ | 14,6–18,1 $\bar{H} = 16,0 \pm 0,8$ | 10,0–11,4 $\bar{H} = 10,8 \pm 0,5$ | 14,2–17,0 $\bar{H} = 15,8 \pm 0,7$ | 8,1–10,9 $\bar{H} = 9,8 \pm 0,7$ | 13,0–16,1 $\bar{H} = 15,2 \pm 1,3$ |
| September 1982 | | | | | | |
| Größe der Schale (♂♂, mm) | 8,1–9,0 $\bar{H} = 8,5 \pm 0,4$ | 13,4–15,9 $\bar{H} = 15,2 \pm 0,8$ | 6,9–9,6 $\bar{H} = 8,0 \pm 0,6$ | 13,9–17,5 $\bar{H} = 15,6 \pm 0,8$ | 5,9–9,2 $\bar{H} = 7,8 \pm 0,7$ | — |
| Größe der Schale (♀♀, mm) | 10,0–11,0 $\bar{H} = 10,5 \pm 0,5$ | 13,7–18,0 $\bar{H} = 15,9 \pm 1,0$ | 9,0–9,6 $\bar{H} = 9,4 \pm 0,3$ | 14,2–18,4 $\bar{H} = 16,4 \pm 0,9$ | 8,0–10,1 $\bar{H} = 9,1 \pm 0,7$ | — |
| Prozentuales Trocken- gewicht der Schale | $\bar{G} = 95,4 \pm 1,1$ | $\bar{G} = 95,9 \pm 0,6$ | $\bar{G} = 96,2 \pm 0,6$ | $\bar{G} = 95,9 \pm 0,4$ | $\bar{G} = 96,2 \pm 0,6$ | $\bar{G} = 96,1 \pm 0,6$ |
| Dickenindex der Schale | $\bar{S} = 2,4 \pm 0,6$ | $\bar{S} = 6,6 \pm 1,5$ | $\bar{S} = 2,7 \pm 0,6$ | $\bar{S} = 7,4 \pm 1,2$ | $\bar{S} = 2,5 \pm 0,4$ | $\bar{S} = 7,3 \pm 2,0$ |
| Besiedlungsdichte pro m ² (Januar und Mai 1982) | 48 11 | 84 47 | 43 10 | 14 40 | 72 24 | 14 10 |

(b) solche mit niedrigerem Weichkörperanteil (3–4 %), mit dickerer Schale oder geringerer Körpermasse (L-1, H-1) und einem Reproduktionsaufwand von 11–12 %. Die Einteilung in diese beiden Gruppen macht deutlich, daß der Aufbau einer dickeren Schale Material und Energie kostet, die dem Reproduktionsaufwand verlorengeht.

Tab. 12. *Littorina mariae* und *L. obtusata*, Trockengewicht der Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien (Station R-4). Stadium 1: Oocyte bis Gastrula; Stadium 2: Trochophora bis Präveliger; Stadium 3: Veliger von 200 bis 300 µm Länge; Stadium 4: Veliger von 300 bis 400 µm Länge; Stadium 5: Veliger von mehr als 400 µm Länge

| Art | Entwicklungsstadium | Trockengewicht der Embryonen (mg) | |
|--------------------|---------------------|-----------------------------------|-----------------|
| | | Variationsbreite | \bar{x} und s |
| <i>L. obtusata</i> | Stadium 1 | 0,0163–0,0294 | 0,0223 ± 0,0038 |
| | Stadium 2 | 0,0135–0,0301 | 0,0207 ± 0,0045 |
| | Stadium 3–4 | 0,0118–0,0295 | 0,0224 ± 0,0056 |
| | Stadium 5 | 0,0128–0,0243 | 0,0193 ± 0,0032 |
| <i>L. mariae</i> | Stadium 1 | 0,0140–0,0407 | 0,0223 ± 0,0079 |
| | Stadium 2 | 0,0140–0,0300 | 0,0222 ± 0,0042 |
| | Stadium 3 | 0,0166–0,0250 | 0,0192 ± 0,0025 |
| | Stadium 4 | 0,0102–0,0223 | 0,0152 ± 0,0033 |
| | Stadium 5 | 0,0115–0,0233 | 0,0159 ± 0,0038 |

Die geringe Durchschnittsgröße der Populationen im Wattenmeer wird in ihren fortpflanzungsbiologischen Auswirkungen kompensiert durch Sexualdimorphismus (♀ größer als ♂♂) und durch das zugunsten der ♀♀ verschobene Geschlechterverhältnis. Beides führt zu einer Optimierung der Reproduktionsfähigkeit. Wie für zahlreiche andere Evertabrata und Fische gilt auch für *L. saxatilis* die Regel, daß größere ♀♀ fruchtbarer sind (Tab. 14); außerdem haben sie mehr Raum für Embryonen; Erhöhung der ♀♀-Zahl bedeutet Erhöhung der Embryonenzahl in der Population. Bei Populationen mit größeren Adulten scheint die Körpergröße reproduktionsbiologisch keine selektiven Vorteile zu bieten: ♂♂ und ♀♀ sind von gleicher Größe und gleicher Häufigkeit.

Der Reproduktionsaufwand wechselt. Als Alternativen treten dabei auf: weniger, aber größere, oder viele, aber kleinere Jungtiere. Diese Alternativen sind in vergleichbaren Biotopen nachweisbar, z. B. bei den Populationen R-5 (56 Juvenile von 639 µm Größe) und L-2 (167 Juvenile, 548 µm groß). Zwischen diesen Biotopen sind nur wenige ökologische Unterschiede erkennbar. Ein Unterschied ist die Wasserbedeckungszeit: die Population R-5 ist länger luftexponiert; größere Tiere sind hier besser gegen Austrocknung geschützt. Dieses Problem besteht in der Seegraswiese L-2 nicht, so daß hier die übliche Strategie der Erzeugung vieler Embryonen bei hohem Reproduktionsaufwand realisiert werden kann (Abb. 4).

Zwischen dem Ei-Durchmesser und der Schlüpfgröße ist nicht immer eine direkte Korrelation herzustellen. Wir deuten das mit Hart & Begon (1982) damit, daß sich die Embryonen nicht nur vom eigenen Dotter ernähren, sondern auch andere Quellen nutzen (Reste der Eihüllen, maternales Gewebe oder Sekrete, vielleicht auch Geschwister; vgl. Götting, 1974). Dieses Problem wurde jedoch nicht weiter verfolgt.

Einen reproduktionsbiologischen Jahreszyklus haben bei *L. saxatilis* schon Caugant

Tab. 13. *Littorina mariae* und *L. obtusata*, Fruchtbarkeit und Reproduktionsaufwand in verschiedenen Bereichen des Eulitoral

| Art Station | Eulitoral Datum | Trockengewicht der Gelege (mg) | | Körpergewicht der ♀♂ G ₂ (mg) | | Mittlerer Re- produktions- aufwand (%) | Anzahl/m ² ♀♂ Gelege | Gelege pro ♀ Embryonen pro Gelege | | |
|---------------------------|--------------------|-----------------------------------|-------------|---|-------------|--|------------------------------------|---|-----|---------|
| | | von-bis | \bar{G}_1 | von-bis | \bar{G}_2 | | | | | |
| <i>L. mariae</i> R-4 | Unteres | 0,87- 3,44 | 2,24±0,68 | 4,3-18,6 | 10,9± 3,1 | 17,05 | 34 | 58 | 1,7 | 119± 39 |
| | Unteres | 0,96- 3,14 | 2,01±0,62 | 8,0-19,9 | 12,6± 3,0 | 13,80 | 12 | 29 | 2,4 | 109± 35 |
| | Unteres | 0,87- 1,58 | 1,22±0,35 | 5,9-15,9 | 9,2± 3,7 | 11,80 | 5 | 2 | 0,4 | 80± 35 |
| <i>L. obtusata</i> R-4 | Unteres | 3,55-11,0 | 6,20±2,60 | 17,1-90,4 | 49,0±23,9 | 11,20 | 8 | 17 | 2,1 | 280±103 |
| | Oberes | 3,02-10,80 | 5,80±2,07 | 38,5-70,5 | 52,8± 8,3 | 9,90 | 27 | 54 | 2,0 | 302± 77 |
| | Oberes | 2,84- 8,70 | 4,78±1,57 | 28,6-65,5 | 50,9±10,3 | 8,60 | 18 | 23 | 1,3 | 255± 58 |
| <i>L. mariae</i> H-2 | Oberes | 1,67- 8,10 | 4,88±1,36 | 21,8-73,5 | 42,3±13,0 | 10,30 | 19 | 27 | 1,4 | 192± 67 |
| | Mittleres | 0,98- 7,90 | 3,73±1,78 | 18,5-53,1 | 35,1± 8,0 | 9,60 | 22 | 54 | 2,4 | 148± 67 |

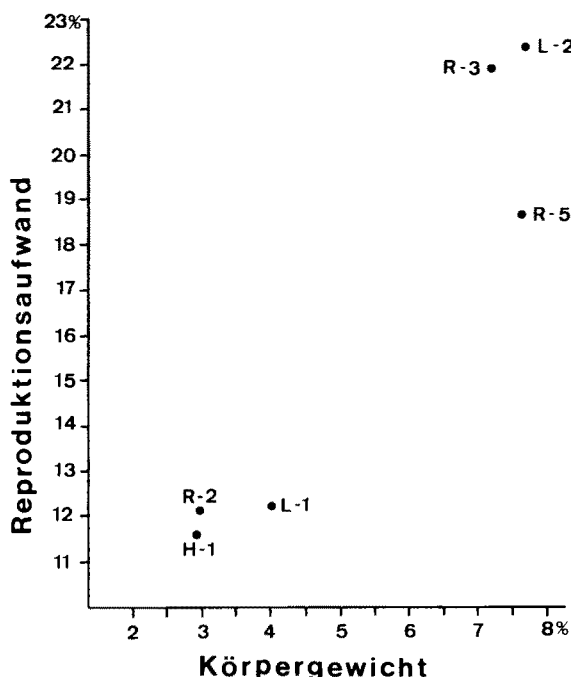


Abb. 4. *Littorina saxatilis*; Beziehung zwischen dem Weichkörpergewicht der ♀♀ (in % des Gesamtgewichtes) und dem erbrachten Reproduktionsaufwand in 6 Populationen

& Bergerard (1980) nachgewiesen. Danach findet sich der höchste Anteil trächtiger ♀♀ bei Kernie (R-5) im August und November (über 90 %), im Mai sind es 50 % und im Februar unter 10 %. Das entspricht etwa unseren Feststellungen. Bei Bloscón (R-3) sind dagegen ziemlich gleichmäßig 20–30 % der ♀♀ trächtig, mit einem gering ausgeprägten Maximum (40 %) im Februar. Möglicherweise sind die ♀♀ dieser Population, vor allem im Sommer, ovipar und steigern so die Fortpflanzungsrate. Hier sind weitere Untersuchungen nötig.

Im September 1981 und September 1982 war der Anteil trächtiger ♀♀ etwa gleich groß, Fruchtbarkeitsrate und Reproduktionsaufwand waren jedoch unterschiedlich. Differenzen gab es auch im durchschnittlichen Körpergewicht (R-5) und in der Größe (R-2). Die Verschiebungen lassen auf ein verändertes Nahrungsangebot schließen (vgl. dazu Spight, 1981a, b; Spight & Emlen, 1976; Todd, 1979). In Tab. 14 sind die Korrelationen von Fruchtbarkeit und Reproduktionsaufwand mit Größe und Gewicht der ♀♀ in Populationen mit kleinen (R-5) und großen ♀♀ (R-2) zusammengestellt. Für die Population R-5 (kleine ♀♀) zeigen sich deutliche Unterschiede in den Korrelationen zwischen beiden Zeitpunkten. Im September 1981 waren ♀♀-Gewicht und Embryonenzahl proportional zur ♀♀-Größe. Daraus ist zu entnehmen, daß das Nahrungsangebot zu diesem Zeitpunkt und damit das Energieangebot für die Fortpflanzung relativ hoch war. Entsprechend steht der Reproduktionsaufwand in direkter Beziehung zur ♀♀-Größe. Unter den gegebenen günstigen Voraussetzungen erzeugten die ♀♀ etwa doppelt so viele Embryonen wie ein Jahr später. Im September 1982 waren durchschnittliches

Tab. 14. *Littorina saxatilis*, Reproduktionsparameter und ihre Korrelationen an zwei Stationen bei Roscoff. * : statistisch signifikante Korrelation ($P = 0,05$)

| Station Datum | Korrelationskoeffizienten | | | | | | | Anzahl der Embryonen | Mittlerer Re-produktionsaufwand der ♀♀ (mm) |
|---------------|---------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------------|----------------------------------|--|----------------------|----------------------|---|
| | Höhe und Gewicht | Höhe und Fruchtbarkeit | Höhe und Fruchtbarkeit | Höhe und Reproduktionsaufwand | Gewicht und Reproduktionsaufwand | Fruchtbarkeit und Reproduktionsaufwand | Reproduktionsaufwand | | |
| 14. 9. 1981 | 0,97* | 0,93* | 0,91* | 0,51* | 0,42 | 0,62* | 56 ± 32 | 18,6 ± 5,4 | 7,1 ± 1,1 |
| 16. 9. 1982 | 0,82* | 0,24 | 0,59* | -0,10 | 0,01 | 0,81* | 21 ± 10 | 9,6 ± 3,8 | 6,8 ± 0,9 |
| 13. 9. 1981 | 0,94* | 0,61* | 0,57* | -0,25 | -0,27 | 0,43 | 225 ± 175 | 12,2 ± 4,1 | 12,5 ± 2,9 |
| 14. 9. 1982 | 0,90* | 0,75* | 0,75* | 0,58* | 0,41 | 0,81* | 576 ± 273 | 14,8 ± 4,1 | 14,9 ± 1,3 |

Körpergewicht sowie die Korrelation zwischen Größe und Gewicht der ♀♀ deutlich geringer. Die Embryonenzahl hängt unter diesen Umständen vom Körpergewicht, aber nicht von der Größe ab. Ebenso steht der Reproduktionsaufwand nicht mehr in Beziehung zur Körpergröße, sondern ist von der Embryonenzahl abhängig.

Dagegen blieben in Population R-2 Gewicht und Größe der ♀♀ in beiden Zeitpunkten proportional, was auf ein ausreichendes Nahrungsangebot schließen läßt. Letzteres war wahrscheinlich im September 1982 größer: die ♀♀ sind größer und schwerer. In beiden Zeitpunkten ist die Anzahl der Embryonen abhängig von Größe und Gewicht der ♀♀. Im September 1982 steigt jedoch der Reproduktionsaufwand mit der ♀♀-Größe und der Embryonenzahl: die größeren ♀♀ brauchen nur noch wenig Energie zum Wachsen, sie können den größten Teil für die Reproduktion anlegen. Obwohl sich die Fruchtbarkeit 1982 verdoppelte, stieg der Reproduktionsaufwand nicht im selben Ausmaß, da das Körpergewicht der ♀♀ ebenfalls beträchtlich anstieg.

Es ist festzustellen, daß von Jahr zu Jahr wechselnde Umweltfaktoren zu einer Veränderung der Reproduktions-Parameter führen. Unter den Umweltfaktoren kommt dem Nahrungsangebot wesentliche Bedeutung zu. Es ist ziemlich gleichbleibend im vegetationsbestandenen Biotop; Schwankungen der Fruchtbarkeit entsprechen daher hier Veränderungen des Körpergewichts. An steinigen Stränden (R-2) ist die Fruchtbarkeit von Größe und Gewicht der ♀♀ abhängig, und unter günstigen Bedingungen steigen Reifegröße und Fruchtbarkeit. Ähnliches hat Spight (1981b) bei *Thais* beobachtet. An den Steinstränden H-1 und R-2 beeinflußt der Abstand des jeweiligen Habitats von der Niedrigwasserlinie die maximale Größe der Adulten, das Geschlechterverhältnis und die Reproduktionsaktivität der ♀♀. In Helgoland sind im unteren Eulitoral die Adulten kleiner (11,2–11,3 mm) als im oberen (16 mm und mehr), und die Geschlechter sind gleichgroß. Die ♀♀ werden mit 9,2, die ♂♂ mit 6,9 mm Gehäusegröße geschlechtsreif. Der Selektionsdruck auf die unterschiedlichen Größen wird wahrscheinlich durch die Versteckmöglichkeiten vorgegeben: im oberen Eulitoral viele und auch große Spalten, im unteren Gezeitenbereich dagegen leben die Schnecken vorwiegend auf *Mytilus*-Bänken, und hier stehen nur kleine Zwischenräume zur Verfügung. Bei Überschreiten einer bestimmten Größe (ca. 11,3 mm) sind die Tiere einer zunehmenden Behinderung und Gefährdung durch den Wellenschlag und durch Feinde ausgesetzt (vgl. dazu McCormack, 1982 für *L. sitkana*). Die ♂♂ von *L. saxatilis* sind bei geringer Körpergröße gut geschützt, bei den ♀♀ wird ein Kompromiß mit der Reproduktionsfähigkeit eingestellt. Entsprechend beträgt das Geschlechterverhältnis in der unteren Gezeitenzone etwa 2:1 zugunsten der ♂♂. Die vergleichsweise geringe Größe der ♀♀ im unteren Eulitoral und die geringe Variationsbreite in der Größe erklären die insgesamt niedrige Fruchtbarkeit.

In der Literatur finden sich auch für Prosobranchia bereits Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen Biotop und Ontogenese. Am besten untersucht sind die Verhältnisse an felsigen und an steinigen Küsten. *L. rudis* schützt sich an exponierten Felsküsten, indem sich viele Individuen in Spalten versammeln (Hart & Begon, 1982). Die Möglichkeit dazu hängt von der Größe ab. Die Verfügbarkeit passender Spalten begrenzt daher die Populationsdichte und die Adultgröße (Emson & Faller-Fritsch, 1976; Raffaelli & Hughes, 1978). Experimentelle Vermehrung und Vergrößerung der Spalten führen zu einer Zunahme der Populationsdichte und der Größe. Unter normalen Freilandbedingungen sinkt jedoch die Lebenserwartung von einer bestimmten Größe an

schnell ab. Diese Faktoren bedingen daher einen Selektionsdruck zu früherer Geschlechtsreife, zu geringer Adultgröße mit dünnerer Schale und zu einem höheren Reproduktionsaufwand. An der steinigen Küste werden die Schnecken dagegen durch 2 Faktoren gefährdet: Zertrümmerung durch lockere Steine und Gefressenwerden durch Strandkrabben (Hart & Begon, 1982; Raffaelli, 1978). Dadurch wird die Ausbildung dickerer und größerer Gehäuse bevorzugt und dafür ein hinausgeschobener Eintritt der Geschlechtsreife in Kauf genommen. Der höhere Material- und Energieaufwand für die Schalenbildung erklärt den geringen Reproduktionsaufwand. Es werden mehr, aber kleinere Nachkommen erzeugt als bei den Spaltenbewohnern der Felsküste. Die geschilderten Effekte gelten auch für *L. saxatilis*, wie aus einem Vergleich der Beobachtungen an felsiger (R-3) und an steiniger Küste (R-2) hervorgeht. Für beide Strand- schnecken-Arten bestimmt die Beschaffenheit des Habitats die Richtung des Selektionsdrucks und führt zu vergleichbaren alternativen Möglichkeiten.

Littorina mariae und *L. obtusata*

Die Stumpfen Strandschnecken Helgolands werden in der Literatur bisher ausschließlich *L. obtusata* zugeordnet. Tatsächlich ist jedoch auch *L. mariae* vertreten, und zwar im Untersuchungszeitraum sogar weitaus überwiegend. Die morphologischen und anatomischen Unterschiede zwischen diesen beiden sympatrischen, wohl als sibling species aufzufassenden Arten sind geringfügig (vgl. dazu Fretter & Graham, 1980); Adultgröße und Lebenszyklus unterscheiden sich (s. u.); ferner sind die ♂♂ zu identifizieren nach Anzahl und Anordnung der Drüsen auf dem Penis und dessen Form, die ♀♀ nach der Pigmentierung des Ovipositors.

Differenzen in Größe und Lebenszyklus sind bei verwandten und sympatrischen Arten auch von anderen Mollusken bekannt (Coe, 1949; Gallardo, 1977, 1979a, b; Gallardo & Perron, 1982). Das Prinzip der Konkurrenzvermeidung scheint dabei die Entwicklungstrends zu bestimmen. Da *L. mariae* und *L. obtusata* erst seit 1966 als verschiedene Arten erkannt wurden (Sacchi & Rastelli, 1966), ist bisher über ökologische und ontogenetische Unterschiede nur wenig bekannt (Goodwin, 1978; Goodwin & Fish, 1977; Sacchi, 1969a, b).

Unsere Daten wurden in einem Biotop ermittelt, in dem beide Arten gleichstarke Populationen bilden (R-4), sowie in einem Gebiet, in dem *L. mariae* deutlich dominiert (H-2). Sind beide Arten etwa im selben Maße vorhanden, so zeigt sich eine ausgeprägte Kontrastbetonung: *L. mariae* bleibt kleiner als *L. obtusata*. Die geringe Größe ist – ähnlich wie bei *L. saxatilis* – mit deutlichem Sexualdimorphismus verbunden: die ♀♀ werden größer als die ♂♂; die ♂♂ sind zunächst in der Überzahl, ihr Anteil nimmt jedoch mit fortschreitendem Alter ab. Die Gelege von *L. mariae* sind kleiner als die von *L. obtusata* und enthalten nur 80–120 Embryonen. Die Mortalitätsrate der Embryonen ist bei *L. mariae* größer. Die quantitative Auswertung ist wegen der indirekten Methodik (s. o.) mit Vorbehalt zu betrachten, doch können wir an Beobachtungen von Goodwin (1978) an Populationen von *L. obtusata* in Wales anschließen. Die ♀♀ sind bei *L. obtusata* größer, entsprechend sind die Gelege größer und enthalten 250–300 Embryonen und der Reproduktionsaufwand ist gering. Die Mortalitätsrate (vor allem durch Austrocknung bedingt) ist geringer als bei *L. mariae*.

Bei beiden Arten gibt es – im Gegensatz zu *L. saxatilis* – nur geringfügige Größen-

schwankungen der Adulten in Abhängigkeit von der Gezeitenzonierung, und es gibt auch keine signifikanten Differenzen in der Schalendicke. Der Grund dürfte in der ausgeprägten Homogenität des Habitats (*Fucus*) zu suchen sein. Die Adultgröße variiert jedoch in bezug auf den Expositionsgrad und die Verfolgung durch Krabben (Goodwin & Fish, 1977; Sacchi, 1969b). So lassen sich die unterschiedlichen Größen von *L. mariae* in verschiedenen Biotopen (R-4 und H-2) erklären. Entsprechend ihrer bedeutenderen Größe sind bei den Helgoländer Tieren die Anzahl der Embryonen größer und der Reproduktionsaufwand kleiner. *L. mariae* wird bei Helgoland größer, da *L. obtusata* hier während der Untersuchungen nur spärlich vertreten war und damit die Konkurrenz-situation und dadurch verursachte Kontrastbetonung (Osche, 1976) weitgehend entfielen. Es wäre interessant, diese Beziehungen künftig und bei eventuell sich ändernden Populationsdichten zu verfolgen.

Danksagung. Wir danken den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland und der Station Biologique de Roscoff für mehrfach gewährte Gastfreundschaft und Unterstützung sowie der Alexander-von-Humboldt-Stiftung und der Dirección de Investigación der Universidad Austral de Chile, Valdivia, für die Finanzierung des Projektes.

LITERATUR

- Begon, M. & Mortimer, M., 1982. Population ecology – a unified study of animals and plants. Blackwell, Oxford, 200 pp.
- Caugant, D. & Bergerard, J., 1980. The sexual cycle and reproductive modality in *Littorina saxatilis*. – *Veliger* 23, 107–111.
- Coe, W. R., 1949. Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. – *J. Morph.* 84, 383–399.
- Emson, R. H. & Faller-Fritsch, R. J., 1976. An experimental investigation into the effect of crevice availability on abundance and size-structure in a population of *Littorina rudis* (Maton) (Gastropoda: Prosobranchia). – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 23, 285–297.
- Fretter, V. & Graham, A., 1980. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 5: Marine Littorinacea. – *J. moll. Stud. (Suppl.)* 7, 243–284.
- Gallardo, C. S., 1977. Two modes of development in the morphospecies *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) from Southern Chile. – *Mar. Biol.* 39, 241–251.
- Gallardo, C. S., 1979a. Especies gemelas del género *Crepidula* (Gastropoda, Calyptraeidae) en la costa de Chile; una redescrpción de *C. dilatata* Lamarck y descripción de *C. fecunda* n. sp. – *Stud. neotrop. Fauna Environ.* 14, 215–226.
- Gallardo, C. S., 1979b. Developmental pattern and adaptations for reproduction in *Nucella crassilabrum* and other muricacean gastropods. – *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 157, 453–463.
- Gallardo, C. S. & Perron, F. E., 1982. Evolutionary ecology of reproduction in marine benthic molluscs. – *Malacologia* 22, 109–114.
- Götting, K. J., 1974. Malakozoologie. Fischer, Stuttgart, 320 pp.
- Goodwin, B. J., 1978. The growth and breeding cycle of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Prosobranchiata) from Cardigan Bay. – *J. moll. Stud.* 44, 231–242.
- Goodwin, B. J. & Fish, J. D., 1977. Inter- and intraspecific variation in *Littorina obtusata* and *L. mariae* (Gastropoda: Prosobranchia). – *J. moll. Stud.* 43, 241–254.
- Hannaford Ellis, C. J., 1983. Patterns of reproduction in four *Littorina* species. – *J. moll. Stud.* 49, 98–106.
- Hart, A. & Begon, M., 1982. The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles. – *Oecologia* 52, 37–42.
- McCormack, S. M., 1982. The maintenance of shore-level size gradients in an intertidal snail (*Littorina sitkana*). – *Oecologia* 54, 177–183.

- Menge, B. A., 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, *Leptasterias hexactis*. – *Ecology* 55, 84–93.
- Nielsen, C., 1980. On the occurrence of the prosobranchs *Littorina neritoides*, *L. mariae* and *L. obtusata* in Denmark. – *J. moll. Stud.* 46, 312–316.
- Osche, G., 1976. *Evolution*. Herder, Freiburg, 116 pp.
- Raffaelli, D. G., 1978. The relationship between shell injuries, shell thickness and habitat characteristics of the intertidal snail *Littorina rudis* Maton. – *J. moll. Stud.* 44, 166–170.
- Raffaelli, D. G. & Hughes, R. N., 1978. The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* Maton and *Littorina neritoides* (L.). – *J. Anim. Ecol.* 47, 71–83.
- Sacchi, C. F., 1969a. Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* (L.) et de *Littorina mariae* Sacchi et Rast. (Gastropoda, Prosobranchia) en Galicie et en Bretagne. – *Investigación pesq.* 33, 381–414.
- Sacchi, C. F., 1969b. Ricerche biometriche sul dimorfismo sessuale della coppia di specie intertidali *Littorina obtusata* (L.) e *L. mariae* Sacchi et Rast. (Gastropoda, Prosobranchia) in Bretagne ed in Galizia. – *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.* 24, 33–47.
- Sacchi, C. F. & Rastelli, M., 1966. *Littorina mariae*, nov. sp.: les différences morphologiques et écologiques entre "nains" et "normaux" chez l'espèce *L. obtusata* (L.) et leur signification adaptative et évolutive. – *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 105, 351–369.
- Spight, T. M., 1981a. The ecology of body growth: environmental influences on the growth of marine snails. – *Ecosynthesis* 1, 257–344.
- Spight, T. M., 1981b. Food, growth, and size of the marine snail, *Thais lamellosa*. – *Ecosynthesis* 1, 197–224.
- Spight, T. M. & Emlen, J., 1976. Clutch sizes of two marine snails with a changing food supply. – *Ecology* 57, 1162–1178.
- Stearns, S. C., 1976. Life history tactics: a review of the ideas. – *Q. Rev. Biol.* 51, 3–47.
- Stearns, S. C., 1977. The evolution of life history tactics: a critique of the theory and a review of the data. – *A. Rev. Ecol. Syst.* 8, 145–171.
- Todd, C. D., 1979. Reproductive energetics of two species of dorid nudibranchs with planktotrophic and lecithotrophic larval strategies. – *Mar. Biol.* 53, 57–68.